ANNALES DE PARASITOLOGIE

HUMAINE ET COMPARÉE

Tome XXXVII

1962

N° 3

MÉMOIRES ORIGINAUX

LA TOMITOGENESE DES *COLLINIA* CILIES APOSTOMES SANGUICOLES ENDOPARASITES DES CRUSTACES

Par PIERRE DE PUYTORAC et Jirí LOM

Historique

En 1852, Stein signale, dans le sang de l'Amphipode *Gammarus pulex*, l'existence d'un Cilié parasite astome (*Opalina branchiarum*), que Kent (1880-1882) incorpore au genre *Anoplophrya* Stein. Balbiani (1885) trouve chez l'Isopode : *Asellus aquaticus*, un parasite de même genre, dont il fait une espèce nouvelle : *A. circulans*. Schneider (1885), l'étudiant dans le même hôte, quelque temps après, adopte ce nom. Bütschli (1889), puis Collin (1909), ayant considéré ces deux formes comme identiques, Cépède (1910) les distingue d'abord du genre *Anoplophrya*, parasite des Oligochètes, en fait le genre *Collinia* et maintient l'individualité des deux espèces, sans base cytologique suffisante, en en créant même une troisième : *C. neoniphargi*, pour un parasite signalé par Moniez (1888-89) chez *Neoniphargus moniezi*. Brumpt (1912), sans apporter de précisions sur la morphologie de ces Ciliés, décrit, chez les *Collinia* des Aselles, les mêmes processus de la conjugaison que Collin (1909) avait fait connaître déjà chez les *Collinia* des Gammarus et que Summers et Kidder (1935-36) retrouvent chez un Cilié astome du sang d'*Orchestia agilis*. Ces auteurs, suivant l'exemple de Cheissin (1930), après une étude sommaire de la ciliature, rapprochent cet Infusoire des Ciliés astomes endoparasites du tube digestif des Vers et le nomment *Anoplophrya orchestiae*.

Ainsi, la cytologie (mis à part les phénomènes nucléaires de la conjugai-

son) et la position systématique des Ciliés sanguicoles des Amphipodes et des Isopodes restaient très imprécises, jusqu'à ce que l'un de nous (de Puytorac, 1953) démontre, par emploi des imprégnations argentiques, que les « formes conoïdes », retrouvées par tous les auteurs, et pullulant, par milliers, dans les *Gammarus pulex* infestés, sont des tomites typiques d'Apostomes, munis des trois stries buccales courtes, classiques depuis les travaux de Chatton et Lwoff (1935), la tomitogénèse s'effectuant à l'état libre et non sous kyste, dans le sang des Crustacés.

Ce sont, aujourd'hui, des détails sur la tomitogénèse de *Collinia* endoparasite d'un Amphipode (*Gammarus pulex fossarum*), et de *Collinia* endoparasite d'un Isopode (*Asellus aquaticus*), que nous ne croyons pas inutile de faire connaître.

L'étude en a été faite par observation vitale au contraste de phase et sur frottis, par imprégnations argentiques et colorations cytologiques habituelles.

1. *COLLINIA BRANCHIARUM* Stein

Les Gammares infestés proviennent d'une station, dans un ruisseau de la Couze-Pavin (Besse-en-Chandesse) et d'une localité des environs de Prague, dans laquelle 1 %, environ, des Crustacés était infesté en janvier, pour 20 % en août.

Les plus gros Ciliés sanguicoles qu'il nous a été possible de trouver, de forme ovoïde, légèrement aplatis, ont, environ, 90-100 μ de longueur pour 70-80 μ de largeur, un gros macronucléus central, lenticulaire, à nombreux nucléoles, un petit micronucléus sphérique et une douzaine de vacuoles contractiles, dont les pores sont alignés dans le même intervalle entre deux stries, d'un bout à l'autre du corps. Il y a une soixantaine de cinéties longitudinales, irrégulièrement distribuées, convergeant à la partie antérieure vers une ligne de suture qui peut être plus ou moins étroite, plus ou moins allongée, et dont les deux extrémités sont marquées par deux systèmes sécants d'inégale importance (fig. 1).

En effet, sur l'une des faces du Cilié (que l'évolution ultérieure permet de définir comme dorsale), les stries sont peu nombreuses (13-15) et largement espacées (jusqu'à 16 μ), tandis que, sur la face opposée, elles sont en grand nombre et irrégulièrement écartées : 30 à 35 cinéties ventro-latérales droites, très serrées, et dont les extrémités postérieures s'interrompent régulièrement plus ou moins tôt avant le pôle antapical, dessinent ainsi une importante ligne de sécance médio-postérieure. Les autres cinéties (ventro-latérales gauches) sont bien plus espacées les unes des autres que les précédentes. C'est dans la quatrième interstrie, à partir de l'axe du système sécant antérieur gauche, que sont logés les pores des vacuoles contractiles.

Au cours des divisions successives de ces formes de grande taille, il y a réduction progressive de la taille des individus fils et, dans chacun d'eux,

diminution graduelle du nombre de vacuoles et du nombre de cinéties, avec déformation du macronucléus qui devient une sorte de « boudin » axial, allongé. C'est, plus particulièrement, l'évolution de l'infraciliature, au cours de cette tomitogénèse, qui a fait l'objet de notre attention (fig. 1 à 8 et pl. I et II).

PLANCHE 1. — *Collinia branchiarum* : Frottis imprégné à l'argent, montrant différents stades de la tomitogénèse et des tomites (explications dans le texte). Grossissement : 1.000

Sont, progressivement et successivement, résorbées les stries situées à gauche de la ligne de sécance médio-postérieure dont les éléments constitutifs vont en disparaissant au fur et à mesure des divisions. On parvient ainsi à des individus fils n'ayant plus que 26 cinéties et seulement la trace de cette ligne de sécance, les cinéties convergeant alors aux deux pôles arrondis des Ciliés. La résorption graduelle des cinéties (pl. II) se poursuivant toujours

avec régularité, dans cette même zone, il se constitue enfin des cellules n'ayant plus que 12 cinéties. Les trois cinéties, les plus proches de la gauche de l'ancienne ligne de sécance, commencent à se raccourcir, alors, à leurs deux extrémités, de part et d'autre du plan de clivage. Se réduisant beaucoup de longueur, elles se localisent un peu au-dessous de l'équateur. Il est aisé de reconnaître, alors, les trois cinéties buccales des Apostomes : *x*, *y*, *z*. La

PLANCHE 2. — *Collinia branchiarum* ; en haut : cilié de grande taille à 37 cinéties (du début de la tomitogénèse) avec un tomite achevé à 9 cinéties somatiques plus 3 cinéties buccales. Grossissement : 1.000. En bas, à gauche : tomites achevés, vus par les faces ventrales et dorsales. Grossissement : 1.470. A droite : stade de régression des stries. Grossissement : 1.200

strie *x* reste plus longue que les deux autres et détache, en avant, un segment qui correspond à l'emplacement de la bouche. La strie 9 se rompt à mi-longueur.

Sur le tomite achevé (pl. II), qui ne mesure plus que 27 μ de longueur sur 20 μ de largeur, il y a neuf stries bipolaires (au lieu de 60). Les stries dorsales 4, 5, 6 n'atteignent pas l'extrémité antapicale, la cinétie 4 étant la plus courte et s'interrompant à peu près au niveau de l'équateur. Coudées dans leur parcours antérieur, ces stries sont plus espacées entre elles que ne le sont les cinéties ventrales. Le tronçon antérieur de la cinétie 9 forme, par

1) Tomonte à 35 cinéties ;
ligne de suture antérieure
en V ; ligne de sécance
médio-ventrale postérieure.

2) Extrémité antérieure de
tomonte à 35 cinéties, mais
avec résorption de 4 cinéties.

1

2

FIG. 1 à 8. — Schéma de l'infraciliature de *Collinia branchiarum*

3-4) Résorption des cinéties sur la face ventrale.

5) Résorption des trois dernières parmi les cinéties qui devaient disparaître.

6) Division d'un protomite

7) Protomite

8) Conjugaison entre tomites

prolifération des cinétosomes, un « champ falciforme » réduit, longeant le segment antérieur de la strie 8, habituellement formé de diplosomes. Entre les stries 2 et 3, presque à la partie apicale, se situe une maille argyrophile rectangulaire, d'environ $5\ \mu$ de longueur, « le cadre anastomotique » des

PLANCHE 3. — En haut : trophonte de *Gymnodinioides zonatum*. Observation vitale, contraste de phase (dans les mues de *Gammarus pulex fossarum*). Grossissement : 800. En bas, à droite : kyste phorétique de *Gymnodinioides zonatum* (sur les branchies de *Gammarus pulex fossarum*). Carmin acétique. Grossissement : 1.000. En bas, à gauche : tomite de *Collinia circulans*. Grossissement : 3.000

Apostomes de Chatton et Lwoff. Enfin, deux cinétosomes antérieurs de la cinétie 8 produisent toujours, dans l'intervalle de la huitième et de la septième, deux autres corpuscules argyrophiles auxquels ils sont reliés.

La zygose, qui revêt toujours une allure épidémique, s'observe entre tomites qui peuvent n'atteindre que $5\ \mu$ de longueur, et débute par leur accollement dans la région antéro-ventrale.

2. *COLLINIA CIRCULANS* (Balbiani)

Les Aselles parasités proviennent de stations des environs de Prague, d'une part, et de Clermont-Ferrand, d'autre part.

Les *Collinia* sont beaucoup moins fréquents que chez les Gammarès, le pourcentage des Crustacés infestés étant d'environ 1 à 2 %.

Les plus gros Ciliés qu'il nous a été possible de trouver, dans le sang circulant, et qui correspondent en gros au type fusoïde de Schneider, avec pôle antérieur renflé, avec macronucléus rubanné axial, micronucléus ovale

PLANCHE 4. — En haut : *Collinia branchiarum*. Ciliés de grande taille, au début de la tomitogénèse. Vue antérieure. Grossissement : 140. En bas, divers aspects de plaques argyrophiles présentes dans les interstries des *Collinia circulans*, 10 à 12 cinéties

équatorial et une dizaine de vacuoles contractiles en une seule rangée, ont, environ, 70-80 μ de longueur sur 30-35 μ de largeur. Ils portent 13 cinéties bipolaires, légèrement spiralées.

Au cours de la tomitogénèse (fig. 9 à 16), il y a, comme précédemment, diminution de la taille des individus, réduction du nombre des vacuoles, détorsion et disparition graduelle de certaines cinéties, la résorption des stries se faisant toujours dans une même zone, que l'évolution ultérieure permet de définir comme ventrale. Nous avons encore trouvé des Ciliés, de grande taille, n'ayant que 10 cinéties et encore très nettement spiralées. Inversement, peuvent s'observer des Ciliés à 11 cinéties méridiennes, complètement redressées. Chez les Ciliés de 10 à 12 cinéties, il apparaît, dans les interstries, irrégu-

lièrement, des plaques argyrophiles, plus ou moins larges, plus ou moins coalescentes (pl. III), non visibles par le protargol, dont la signification nous échappe, et qui disparaissent chez les jeunes tomites. En tout cas, il y a disparition progressive de la 11^e, puis de la 10^e et de la 9^e cinétie. Les Ciliés sont alors du type conoïde de Schneider (à pôle apical pointu), avec huit cinéties convergeant vers le pôle antérieur et quelques granules infraciliaires qui sont plus ou moins ordonnés en trois fragments de stries et qui représenteraient les derniers vestiges de cinéties buccales.

FIG. 9 à 19. — Schéma de l'infraciliature de *Collinia circulans*

9) Tomonte à 10 cinéties légèrement spiralées

10) Réduction de la 10^e cinétie

L'emplacement de la bouche est marqué par un cercle argyrophile, entourant un granule fortement imprégnable (pl. III). Le cadre anastomotique est toujours présent dans l'intervalle antérieur des stries 2 et 3 et, de part et d'autre de l'emplacement de la bouche, sont alignées un certain nombre de mailles argyrophiles, de forme variable, et en plus ou moins grand nombre. Les stries 3, 4, 5 sont légèrement tordues dans leur trajet antérieur. Les plus petits tomites n'ont plus que 16 μ de long sur 9 μ de large, ou même plus que 10 μ

11

12

13

11) Tomonte à 10 cinéties
méridiennes

12) Réduction de la 11^e et de
la 12^e cinétie

13) Réduction de la 10^e cinétie

14

14) Réduction de la 9^e cinétie

15) Tomite à 8 cinéties ; quelques granules infraciliaires en vestige des cinéties buccales ; c'est un ex-conjuguant avec micronoyau en division, deux macronoyaux

15

de long. La cinétie 8 est en grande partie résorbée et il ne reste aucune trace de stries buccales.

La conjugaison (fig. 17 à 19), qui, là aussi, est épidémique, peut se réaliser plus ou moins tôt, c'est-à-dire s'opérer entre des individus ayant 7, 8, 9, 10 ou même 11 cinéties. L'accolement débute par les extrémités antéro-ventrales, puis, au cours de l'échange des noyaux, le contact devient assez intime pour que le couple forme une masse ellipsoïdale, tandis que les cinéties s'écartent de la surface d'accolement. Les conjugants d'un même couple peuvent avoir

16) Tomite à 7 cinéties. 17-18-19) Couples à différents stades de la conjugaison

un nombre différent de stries et il n'est pas rare de trouver des associations de trois individus.

Discussion

Dans le sang des Amphipodes et des Isopodes, les *Collinia* subissent donc une tomitogénèse qui s'opère à l'état libre et non sous kyste, la zygopalintomie étant contingente. Les seuls stades initiaux, que nous ayons pu observer, dans le sang circulant, sont des tomites aux cinéties méridiennes et redressées (chez les Gammarès) ou d'abord légèrement spiralées (chez les Aselles) comme chez *Polyspira delagei*.

Nous n'avons pas encore pu préciser les autres étapes du cycle. On pourrait supposer, dans le cas le plus simple, que les tomites se fixant sur d'autres

Crustacés donnent des phorontes qui s'inoculeraient sous la peau de l'hôte pour donner des trophontes, comme chez les *Synophrya*. Mais les tomites meurent rapidement dans le milieu extérieur et nous n'avons jamais réussi à contaminer des Crustacés mis au contact de cadavres d'hôtes infestés.

On pourrait supposer qu'il y a, comme chez *Synophrya hypertrophica* Ch. et Lw., un cycle comportant une phase sanguicole et une phase exuvicole. On trouve, sur les branchies des Gammares et des Aselles, des phorontes, évoluant dans la mue de l'hôte, ou trophontes, donnant des tomites à neuf cinéties, mais ces kystes sont ceux de *Gymnodinioïdes zonatum* Pen. et *Gymnodinioïdes aselli*, et ils paraissent sans rapport avec le cycle des *Collinia*.

Dans les mues de Crustacés infestés de *Collinia*, nous n'avons pu suivre aucune évolution particulière et nous n'avons noté aucune modification chez les Ciliés sanguicoles au cours de la mue de l'hôte.

Nos observations permettent donc, seulement, de préciser que les *Collinia* des Gammares et ceux des Aselles sont bien deux espèces différentes d'Apostomes, et on peut avancer qu'il y a, actuellement, cinq espèces, au moins, de *Collinia* connues :

Collinia branchiarum (chez *Gammarus pulex*),

Collinia circulans (chez les Aselles),

Collinia neoniphargi (chez *Neoniphargus*),

Collinia orchestiae (chez *Orchestia*),

Collinia gammari (chez *Pallasea canceloïdes*).

Il est, en outre, intéressant de constater que les tomites de *Collinia circulans* n'ont plus de bouche et de cinéties buccales. Comme Chatton et Lwoff l'ont déjà montré à propos de *Chromidina elegans*, et comme Fauré-Frémiet et Mugard l'ont souligné pour le *Cyrtocaryum halosydnae*, certains Infusoires astomes peuvent dériver d'Apostomes par régression de l'appareil buccal. Les deux espèces de *Collinia* (*C. branchiarum* et *C. circulans*) fournissent un troisième exemple, particulièrement démonstratif, d'une telle évolution.

BIBLIOGRAPHIE

- BALBIANI (E. G.), 1895. — Sur un Infusoire cilié parasite du sang de l'Aselle aquatique (*Anoplophrya circulans*). *Zool. Suisse*, 2, p. 277-305.
- BRUMPT (E.), 1912. — Etudes sur les Infusoires parasites. I. La conjugaison d'*Anoplophrya circulans*, Balbiani, 1885. *Arch. Parasitol.*, 16, p. 187-210.
- CHEISSIN (E.), 1930. — Morphologische und systematischen studien über Astomata aus dem Baïkalsee. *Arch. f. Protistunk.*, 70, p. 531-618.
- COLLIN (B.), 1909. — Les phénomènes de la conjugaison chez *Anoplophrya branchiarum* Stein. *Arch. Zool. Exp. et Gen.*, 1, 5^e série, p. 345-388.
- FAURE-FREMIET (E.) et MUGARD (H.), 1949. — Un Infusoire Apostome parasite d'un Polychète : *Cyrtocaryum halosydnae*, n. g., n. sp. *C.R. Acad. Sc.*, 228, p. 1753-1755.
- PUYTORAC (P. DE), 1953. — *Anoplophrya branchiarum* (Stein), Cilié sanguicole de *Gammarus pulex* n'est pas un Astome, mais un Apostome. *C.R. Ac. Sc.*, 237, p. 1787-89.
- SCHNEIDER (A.), 1885. — *Anoplophrya circulans*. *Tablettes Zool.*, 1, p. 31-82.
- SUMMERS (F. M.) et KIDDER (G. W.), 1935-36. — Taxonomie and cytological studies in the ciliates associated with the amphipod family *Orchestiidae* from the woods hole district. II. The coelozoic astomatous parasites. *Arch. f. Protistunk.*, 86, p. 379-403.

(Laboratoire de Biologie cellulaire, Clermont-Ferrand
et Institut de Parasitologie, Département de Protozoologie, Praha)