Les différents types de gamétocytes chez les Hémosporidies de Mammifères.

Corrélations avec la morphologie
des schizontes tissulaires.

Hypothèses sur l'évolution du groupe (1)

par Irène LANDAU, F. MILTGEN et A.-G. CHABAUD

Laboratoire de Zoologie (Vers), associé au C.N.R.S.,
Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 05.

Résumé.

En se fondant sur la morphologie des gamétocytes, les Hémosporidies de Mammifères sont classées en 3 groupes : 1) « *vivax* », avec *Hepatocystis* et un premier groupe de *Plasmodium* ; 2) « *malariae* », avec *Nycteria* et un deuxième groupe de *Plasmodium* ; 3) « *falciparum* », avec uniquement un troisième groupe de *Plasmodium*.

Dans chaque ensemble, il existe une corrélation entre la morphologie des gamétocytes et celle des schizontes, exo-érythrocytaires. L'hypothèse d'un polyphylétisme des *Plasmodium* de Mammifères est proposée et discutée en fonction du spectre d'hôtes et de la comparaison entre les cycles des Hémosporidies d'Oiseaux, de Reptiles et de Mammifères.

Summary.

Different types of gametocytes in Mammal's Haemosporidia. Correlations with the morphology of the tissue schizonts. Hypothesis on the evolution of the group.

The Haemosporidia of Mammals are classified in 3 groups according to the morphology of the gametocytes: 1) group « *vivax* » with *Hepatocystis* and several species of *Plasmodium*; 2) group « *malariae* » with *Nycteria* and a second group of *Plasmodium*; 3) group « *falciparum* » with only *Plasmodium*.

In each group there is a correlation between the morphology of the gametocytes and that of the exo-erythrocytic schizonts. Through discussing the host-range and comparing the life cycles of Haemosporidia in Birds, Reptiles and Mammals, we suggest a hypothesis of the polyphyletism of *Plasmodium* of Mammals.

(1) Travail effectué grâce à une subvention de l'Organisation Mondiale de la Santé.

La morphologie des gamétocytes des *Plasmodium* de Mammifères est généralement considérée comme présentant peu d'intérêt taxonomique. Or, ces formes, en raison de leur stabilité, d'une part, de leur caractère archaïque, d'autre part, puisqu'ils représentent un stade fondamental et primitif du cycle de tous les Coccidiomorphes, pourraient avoir, en fait, une importance phylétique et taxonomique considérable.

Nous avons tenté, sur des critères uniquement morphologiques, d'établir une classification des gamétocytes des Hémosporidies de Mammifères. Nous nous sommes aperçus que la morphologie des formes sexuées des Haemoproteidae (*Hepatocystis*, *Nycteria* et *Polychromophilus*) était très stable et caractéristique pour chaque genre. Celle des *Plasmodium*, par contre, varie et les espèces peuvent être classées en trois catégories distinctes : celles du même type qu'*Hepatocystis*, celles du même type que *Nycteria* et, enfin, un certain nombre d'espèces dont les gamétocytes sont plus proches de ceux des Hémosporidies de Reptiles ou d'Oiseaux que des autres *Plasmodium* de Mammifères. D'autre part, il existe, dans chacun de ces groupes, une corrélation entre la morphologie des schizontes exo-érythrocytaires et celle des gamétocytes.

Le classement des *Plasmodium* en trois groupes, dont deux communs avec des Haemoproteidae, nous a amené à admettre un polyphylétisme des Hémosporidies de Mammifères, ce qui implique : 1) que les Haemoproteidae tels que *Nycteria* et *Hepatocystis* étaient déjà séparés lors de l'apparition des *Plasmodium* ; 2) que la schizogonie sanguine a été acquise indépendamment plusieurs fois par les Hémosporidies.

De telles conclusions sont en contradiction avec la taxonomie actuelle des *Plasmodium* ; dans la discussion, nous tenterons de montrer que l'analyse du spectre d'hôtes des Hémosporidies et la comparaison entre les différents cycles ne paraissent pas incompatibles avec les divisions que nous proposons.

I. - Classification des Hémosporidies de Mammifères

Trois groupes principaux sont définis ici. La classification est basée essentiellement sur la morphologie du microgamétocyte, qui nous a paru être à la fois l'élément le plus caractéristique et le plus facile à reconnaître dans les frottis. Dans certains cas, nous avons cité des caractères du macrogamétocyte.

En raison du caractère préliminaire de ce travail, nous ne proposerons ici aucune modification taxonomique. Chaque groupe sera désigné provisoirement par le nom de l'espèce de *Plasmodium* la plus connue : « *vivax* », « *malariae* » et « *falciparum* ». Les caractères morphologiques des gamétocytes choisis pour définir les groupes « *vivax* » et « *malariae* » sont ceux des Haemoproteidae, chez lesquels ils sont constants. L'un ou l'autre de ces caractères peut parfois manquer aux *Plasmodium* ; c'est donc sur la prédominance des caractères morphologiques propres à un groupe que ces *Plasmodium* ont été répartis. Le groupe « *falciparum* », plus hétérogène et

ne comprenant que des *Plasmodium*, sera plutôt défini par la présence de caractères « Reptile » ou « Oiseau » chez les gamétocytes (voir plus loin).

Seules figurent dans les listes d'espèces celles que nous avons pu examiner personnellement ou celles que leur description permet de rattacher à l'un des trois groupes. Dans de nombreux cas, le gamétocyte mâle est décrit simplement par les auteurs comme un élément rose, avec un noyau plus diffus que celui du gamétocyte femelle et un pigment plus ou moins abondant. C'est pourquoi de nombreux *Plasmodium* n'ont pas été classés ici.

Nous désignerons par * les frottis de sang d'espèces étudiées par nous ; par ** les lames de collection déposées au Muséum, ou très aimablement prêtées par les P^{rs} P. C. C. Garnham, W. Peters et le D^r Krampitz ; par *** les éléments fournis par la bibliographie.

Par ailleurs, dans quelques cas, les schizontes exo-érythrocytaires cités proviennent d'un matériel personnel, mais, le plus souvent, il s'agit d'illustrations et de descriptions de divers auteurs, qui sont désignés dans le texte.

1. Gamétocytes (fig. 1).

A) GROUPE « *falciparum* ».

Les gamétocytes de ce groupe sont ceux qui se rapprochent le plus de ceux des parasites de Reptiles et d'Oiseaux (Tableau I).

— Gamétocytes :

- ne remplissant souvent pas toute l'hématie ;
- forme ovulaire ou nettement allongée en croissant ;
- parfois présence de masses de chromatine apparemment expulsées dans l'hématie ;
- pigment généralement rassemblé tantôt autour du noyau, ou apparemment mêlé à lui, tantôt en amas grossiers dans le cytoplasme.

● Microgamétocyte :

- noyau à chromatine tantôt diffuse, tantôt en granules rassemblés sur une surface plus ou moins étendue ; pas de limite nette entre noyau et cytoplasme ;
- coloration rose du cytoplasme.

— Liste d'espèces :

Nous avons longtemps été tentés de classer *Polychromophilus* dans ce type, en raison des analogies très frappantes entre ses gamétocytes et ceux des autres parasites du groupe. Mais le cycle biologique de ce protozoaire est très proche de celui des *Haemoproteus* d'Oiseaux et nous pensons que ces ressemblances sont dues au fait que,

FIG. 1. — Différents types de gamétocytes des Hémosporidies. — 1 à 4 : gamétocytes de type « vivax » (1 = microgamétocyte du sous-groupe « diffus » ; 2 = macrogamétocyte du sous-groupe « diffus » ; 3 = microgamétocyte du sous-groupe « en cocarde » ; 4 = macrogamétocyte du sous-groupe « en cocarde »). — 5 à 8 : gamétocytes de type « malariae » (5 et 7 = microgamétocytes ; 6 et 8 = macrogamétocytes). — 9 et 12 : gamétocytes de type « falciparum » (9 = *P. falciparum* ; 12 = *P. sandoshami*). — 10 : *Plasmodium* d'Oiseau. — 11 : *Haemocystidium*.

comme les parasites du type « falciparum », *Polychromophilus* a conservé les caractères morphologiques des Hémosporidies d'Oiseaux ou de Reptiles.

• *Plasmodium falciparum* **

• » *fragile* **

• *Plasmodium reichenowi* ***

• » *sandoshami* **.

B) GROUPE « malariae » :

— Gamétocytes :

- ne remplissant pas entièrement l'hématie hôte ;
- présence d'un grain chromatinien tantôt intérieur, tantôt extérieur au noyau (2).

(2) Souvent désigné par les auteurs comme centriole ou granule chromatinien accessoire.

● *Microgamétocyte* :

- souvent plus petit que l'hématie hôte ;
- arrondi ou ovalaire ;
- noyau volumineux, irrégulier, à chromatine poudreuse, pouvant être fragmenté ou lobé ; limite nette entre noyau rose ou rouge et cytoplasme bleu ;
- présence d'une petite masse chromatique rouge distincte, intra- ou extra-nucléaire ;
- cytoplasme bleu ; devient mauve en cas de surcoloration ;
- pigment souvent grossier, soit entourant le noyau, auquel il peut paraître mêlé, soit irrégulièrement dispersé dans le cytoplasme, soit, enfin, en un à deux amas grossiers ; disparition fréquente du pigment des préparations anciennes.

● *Macrogamétocyte* :

- noyau souvent comparable à celui du mâle, mais plus petit ; granule chromatinien accessoire présent, lorsqu'il l'est, chez le mâle ;
- cytoplasme bleu vif.

— *Liste d'espèces* :

1) *Nycteria* :

- *N. congolensis* *
- *N. medusiformis* **.

- *P. foley* **
- *P. girardi* **
- *P. knowlesi* **
- *P. malariae* **
- *P. ovale* **
- *P. roussetti* ***
- *P. traguli* ***.

2) *Plasmodium* :

- *P. brasilianum* **
- *P. bubalis* **

C) GROUPE « *vivax* ».

— *Gamétocytes* : de forme ronde ; occupant toute l'hématie ; noyau périphérique ; coloration grise bleutée ou rose diffuse du cytoplasme ; pigment abondant et dispersé.

● *Microgamétocytes*.

Le groupe « *vivax* » est subdivisé en 2 sous-groupes, « diffus » et « en cocarde », qui semblent correspondre à deux stades différents de la diapause du microgamétocyte.

Cette subdivision peut être délicate ; en effet, l'étude comparative des parasites dans le sang est très difficile, dans la mesure où il est presque impossible d'étudier des lames traitées dans des conditions identiques : des variations dans l'intensité de la coloration et dans la rapidité du séchage peuvent, dans certaines limites, faire varier l'aspect des gamétocytes.

Nous avons étudié ces variations dans le cas de *P. yoelii*, en préparant des frot-tis séchés et colorés de différentes façons ; les gamétocytes mûrs sont de type « diffus » lorsqu'ils sont séchés rapidement, et de type « en cocarde » lorsque la lame est

séchée lentement. Les *Hepatocystis*, par contre, appartiennent à l'un ou à l'autre des types, selon les espèces; tout se passe comme si, chez ces parasites, l'évolution du microgamétocyte était arrêtée dans le sang à des stades différents.

Nous insisterons sur ces transformations très rapides du microgamétocyte mûr dans les frottis, car elles peuvent être une source de confusion. Des gamétocytes de nombreuses espèces de *Plasmodium* du type « *vivax* » ont été décrits ou figurés avec des condensations nucléaires ou « karyosomes »; or, ces structures n'ont de valeur taxonomique spécifique que si elles sont constantes et indépendantes du séchage des frottis. Ainsi, par exemple, les microgamétocytes de *P. cynomolgi* figurés par Hawking (1968) (fig. 6, 7 et 8, face à la page 738) ont tantôt une masse chromatiniennne centrale très dense, entourée par une zone plus claire, tantôt un noyau plus diffus. De même, le gamétocyte de *P. chabaudi* figuré par Garnham (1966) (fig. 30, face à la page 402) correspond à une forme non séchée immédiatement.

— Sous-groupe « *diffus* » :

- noyau de grande taille, occupant jusqu'aux deux tiers du volume parasitaire, de forme arrondie, allongée ou en ailes de papillon;
- après surcoloration, visualisation de structures nucléaires granuleuses, filamenteuses, ou de taches irrégulières;
- limite nette entre le noyau et la zone pigmentée;
- pigment en granules arrondis de taille variable, régulièrement réparti;

— Sous-groupe « *en cocarde* » :

- noyau occupant jusqu'au tiers du volume parasitaire, plus petit que dans le sous-groupe « *diffus* »;
- présence dans le noyau d'une zone centrale bien limitée, arrondie ou triangulaire, plus dense et chromophile que le reste du noyau et d'une zone annulaire périphérique beaucoup plus claire;
- pigment souvent en bâtonnets irrégulièrement distribués, laissant des zones claires dépourvues de pigment;
- apparition d'une vacuole entre noyau et cytoplasme dans les frottis séchés lentement.

— Liste d'espèces.

1) *Hepatocystis* :

— sous-groupe « <i>diffus</i> » (certains microgamétocytes peuvent acquérir le type « <i>en cocarde</i> » s'ils sont séchés lentement, mais la majorité reste de type « <i>diffus</i> »): • <i>H. epomophori</i> ** • <i>H. hippopotami</i> *** • <i>H. kochi</i> ** • <i>H. malayensis</i> * • <i>H. taiwanensis</i> ***	— sous-groupe « <i>en cocarde</i> » (le caractère « <i>en cocarde</i> » est constant même dans les frottis séchés rapidement): • <i>H. brayi</i> * • <i>H. perronae</i> * • <i>H. pteropi</i> ** • <i>H. rayi</i> *** • <i>H. rodhaini</i> *

2) *Plasmodium* (pour les raisons exposées plus haut, nous n'avons pas fait de distinction entre le type « diffus » et « en cocarde » pour les *Plasmodium*) :

- *P. atheruri* *
- *P. berghei* *
- *P. chabaudi* *
- *P. cynomolgi* **
- *P. eylesi* **
- *P. gonderi* **
- *P. hylobati* **
- *P. pitheci* **
- *P. simium* **
- *P. sylvaticum* **
- *P. vinckei* et ssp. *
- *P. vivax* *
- *P. voltaicum* *
- *P. yoelii* *
- *P. youngi* **

Le tableau I résume les principales différences morphologiques entre les 3 types de gamétocytes d'Hémosporidies de Mammifères et ceux des parasites de Reptiles.

TABLEAU I. — Caractères différentiels des micro-gamétocytes.

	Hémosporidies de Reptiles	Groupe « <i>falciparum</i> »	Groupe « <i>malariae</i> »	Groupe « <i>vivax</i> »
Hématie hôte entièrement occupée	—	±	±	+
Forme ronde	±	—	+	+
Noyau périphérique	—	—	±	+
Limite nette noyau-cytoplasme .	—	—	+	—
Granule chromatinien, accessoire présent	±	—	±	—
Limite nette noyau-bord de la zone pigmentaire	—	—	—	+
Pigment dispersé	—	—	±	+

2. Schizogonie exo-érythrocytaire.

Elle est souvent mal connue ; cependant, dans les cas où des schizontes ont été observés, ils présentent des caractères communs aux parasites d'un même groupe, qui les différencient de ceux des autres groupes. Il s'agit essentiellement de la structure des noyaux :

A) GROUPE « *falciparum* ».

Seuls les schizontes de *P. falciparum* sont connus. Les noyaux des formes jeunes sont complexes et granuleux (Garnham, 1966, Planche XXXI, fig. 8 et 10, page 354). Les schizontes âgés présentent un phénomène d'« aposchizogonie » (Bray, 1960), uniquement connu chez cette espèce de *Plasmodium*.

B) GROUPE « *malariae* ».1) *Nycteria* :

- Noyaux très caractéristiques, granuleux et de grande taille.
- Cytoplasme contenant fréquemment des traînées ou des petites vacuoles de « colloïde ».
- Enveloppe rose épaisse.

Exemple :

- *Nycteria congolensis* in Garnham, 1966, Planche LXXXI, fig. 20 à 43, page 754.

2) *Plasmodium* :

- Noyaux des schizontes immatures complexes et de grande taille, formés par un assemblage de gros grains de chromatine.
- Cytoplasme comparable à celui du groupe « *vivax* ».
- Petites vacuoles ou traînées de substance rose d'aspect « colloïdal » fréquentes.

Exemples :

- *P. ovale*, in Garnham, 1966, Planche XVI, fig. 7, p. 227.
- *P. malariae*, *id.*, Pl. XXII, fig. 6 à 9, p. 275.
- *P. brasilianum*, *id.*, Pl. XXVI, fig. 1-2, p. 307.
- *P. knowlesi*, *id.*, Pl. XXVIII, fig. 1 à 8, p. 323.

C) GROUPE « *vivax* ».1) *Hepatocystis* :

- Formes jeunes comparables aux *Plasmodium*.
- Mérocytes de grande taille, caractéristiques du genre *Hepatocystis*, avec accumulation de colloïde.

2) *Plasmodium* :

- Noyaux des formes immatures — régulièrement dispersés dans un cytoplasme abondant, avec un rapport nucléo-cytoplasmique d'autant plus faible que les formes sont plus jeunes ;
 - de forme et de taille irrégulières, mais compacts, avec une chromatine non granuleuse, ou à tout petits granules.
- Cytoplasme présentant des condensations basophiles, sans rapport avec la disposition des noyaux.

Exemples :

- *P. c. cynomolgi* in Garnham, 1966, Planche VI, fig. 1 à 11, face à la page 147.
- *P. vivax*, *id.*, Planche I, fig. 10, face à la page 114.
- *P. yoelii* Landau et Killick-Kendrick, 1966. Planche I, fig. 3 : la coupe a été hydrolysée pour permettre d'étudier les noyaux ; on note des figures de division, mais le noyau ne présente pas d'organisation granuleuse comme celle du groupe « *malariae* ».

II. - Discussion

A. — Spectre d'hôtes.

Le tableau II représente la répartition des groupes selon les hôtes et leur distribution géographique.

Le spectre d'hôte des Hémospories de Mammifères est d'un type très particulier et difficilement explicable à priori. Mattingly (1973) attire l'attention sur son caractère restreint, puisque, seuls, 5 ordres de Mammifères sont intéressés : les Dermoptères, les Chiroptères, les Primates, les Ongulés et les Rongeurs, et évoque, entre autres possibilités, celle d'une origine commune de ces ordres.

TABLEAU II. — Répartition des Hémospories de Mammifères selon la localisation géographique et la famille parasitaire. (V = groupe « *vivax* » ; M = groupe « *malariae* » ; F = groupe « *falciparum* » ; O = pas de parasite connu.

Famille Hôte Vertébré	Plasmodiidae		Haemoproteidae	
	Afrique	Asie	Afrique	Asie
Mégachiroptères	V - M	O	V	V
Microchiroptères	O	O	M	V
Dermoptères		F		O
Lémuriens	M	O	O	O
Singes non anthropoïdes	V	V - M - F	V	V
Singes anthropoïdes	V - M - F	V	O	O
Athérures	V	O	O	O
Sciuridae	O	O	O	V
Petauristinae		V		V
Tragulidae	O	M	O	M
Hippopotames	O		V	
Muridae	V	O	O	O

Or, les recherches sur les Nématodes parasites de Vertébrés indiquent qu'un groupe parasitaire est caractéristique d'une période géologique déterminée, plutôt que des affinités des hôtes entre eux (Durette-Desset, 1971). Pour qu'une lignée parasitaire prenne son expansion, il est nécessaire qu'il y ait coexistence, dans le temps, entre

le pouvoir évolutif du parasite et un grand nombre de niches écologiques disponibles, c'est-à-dire, dans la pratique, l'époque à laquelle un ou des groupes d'hôtes explosent et se diversifient. Cette explosion évolutive ayant eu lieu, il se produit une stabilisation de la lignée, et les hôtes qui apparaissent plus tardivement restent indemnes, ou bien sont parasités par des phénomènes de capture, c'est-à-dire : adaptation aux hôtes du même biotope, en même temps que se produit une spéciation morphologique.

Si ces règles s'appliquent aux Hémospories de Mammifères, le maximum de chances pour qu'elles aient pu évoluer serait la coïncidence entre une explosion évolutive du Vertébré, d'une part, de l'Invertébré, d'autre part.

Si nous considérons le spectre d'hôtes des Hémospories, nous constatons : 1) que tous les groupes de Mammifères réellement archaïques [Marsupiaux, Insectivores (3), Carnivores], sont indemnes ; 2) que les Mammifères récents, ou ceux qui ont évolué pendant le Tertiaire dans le continent néotropical sont également indemnes, à quelques exceptions près (Buffle, Céphalophe, *Thamnomys*) ; 3) que la liste des hôtes est formée fondamentalement par les Chiroptères et par des animaux qui ont évolué à l'Eocène (Lémuriens, Primates, Dermoptères, Sciuridae, Athérures, Tragules, Anomalures).

D'après le peu de documents disponibles, la date d'expansion des Culicidés pourrait également être située à l'Eocène (Bruce-Chwatt, 1965). L'étonnante primauté des Anophèles dans la transmission des *Plasmodium* de Mammifères ne serait pas due à une origine de ces parasites chez les Invertébrés (comme plusieurs auteurs l'ont soutenu) (4), mais simplement au fait que les Anophèles seraient apparus un peu plus tardivement que les autres Culicidés, précisément à l'époque où les Hémospories de Mammifères auraient explosé.

L'analyse du spectre d'hôtes s'explique donc dans notre hypothèse par l'explosion des différentes lignées d'Hémospories à l'Eocène — début de l'Oligocène.

B. — Hypothèses sur l'évolution des Hémospories.

En 1966, Garnham a fait une revue critique des différentes hypothèses sur l'évolution des Hémospories. Il conclut, en particulier, à leur origine probable à partir de Coccidies (Eimeridea) de Vertébrés et à leur évolution selon deux grandes lignées, l'une à schizontes réticulo-endothéliaux (*Haemoproteus*, *Polychromophilus*, *Plasmodium* de Reptiles et d'Oiseaux), l'autre à schizontes hépatiques (*Hepatocystis*, *Nycteria*, *Plasmodium* de Mammifères). L'arbre phylétique que nous proposons (fig. 2) suit dans ses grandes lignes le schéma proposé par Garnham.

(3) A l'exception de l'*Elephantulus*.

(4) Beaucoup d'auteurs (dont nous-même), à la suite de Huff (1945), ont soutenu l'hypothèse de l'origine des Hémospories à partir des parasites d'Invertébrés. Au contraire, pour d'autres, Bray (1957) en particulier, ce seraient les Vertébrés les hôtes fondamentaux de ces parasites. Mattingly (1976) a développé et argumenté ce second point de vue, et proposé un schéma sur les modalités du passage des Coccidies de Vertébrés aux Hémospories.

La lignée A est définie par la production de petits schizontes réticulo-endothé-
liaux. Les genres les plus primitifs seraient *Haemocystidium*, puis *Haemoproteus*.

FIG. 2. — Arbre phylétique proposé pour les Hémospories.

L'acquisition de la schizogonie sanguine par un Haemoproteidae de Reptiles aurait abouti aux *Plasmodium* de Reptiles, puis d'Oiseaux. Enfin, *Polychromophilus* a un cycle tellement proche (vecteur et sporogonie, schizontes et gamétocytes) d'*Haemoproteus*, qu'il s'agit là vraisemblablement d'une capture de ce parasite par les Chauve-souris.

La lignée B comprend, pour nous, non seulement les parasites à schizogonie hépatique, mais également les genres à grands schizontes réticulo-endothéliaux, tels que *Simondia*, *Leucocytozoon*, *Parahaemoproteus*.

L'existence d'une schizogonie sanguine dans les deux lignées s'expliquerait par un phénomène de convergence, puisqu'en dehors de cette schizogonie il n'existe aucun caractère fondamental permettant de rattacher directement, sur un arbre phylétique, les *Plasmodium* de Mammifères à ceux de Reptiles ou d'Oiseaux. Les analogies entre gamétocytes et schizontes tissulaires des *Plasmodium* des groupes « *vivax* » et « *malariae* » avec les stades équivalents d'*Hepatocystis*, pour le premier, et *Nycteria*, pour le second, nous ont amenés à postuler un polyphylétisme des *Plasmodium*.

Les schizogonies sanguines dans les deux groupes résulteraient ici encore d'un phénomène de convergence, cette multiple convergence pouvant être interprétée comme une tendance évolutive caractéristique du groupe.

Nous avons, sur l'arbre phylétique, placé le groupe « *malariae* » avant le groupe « *vivax* ». En effet, la morphologie des gamétocytes de type « *malariae* » est plus proche du type archaïque « Reptile - Oiseau » que celle des parasites du groupe « *vivax* » (tableau I).

En outre, le gigantisme des schizontes hépatiques de nombreuses espèces d'*Hepatocystis* nous paraît traduire une hyperspécialisation du genre. Les mérocystes d'*Hepatocystis*, en raison de leur très grande taille, ont souvent été comparés aux mégaloschizontes de *Leucocytozoon*, ce qui permettrait de considérer *Hepatocystis* comme un genre très primitif. Cependant, en dehors de leur taille et de la production d'une abondante colloïde, les schizontes d'*Hepatocystis* (absence de cytomères, développement essentiellement hépatique) restent beaucoup plus proches de ceux des *Plasmodiidae* que de ceux des *Leucocytozoïdae* (présence de cytomères cloisonnés, développement réticulo-endothélial). La séparation entre *Hepatocystis* et *Plasmodium* du groupe « *vivax* » se serait donc effectuée avant l'hypertrophie des stades tissulaires du premier. *Nycteria*, par contre, aurait peu évolué après l'apparition des *Plasmodium* du groupe « *malariae* ».

Le groupe « *falciparum* », ne comprenant pas d'*Haemoproteidae*, est très difficile à placer sur un arbre phylétique. Ses gamétocytes sont très proches du type archaïque « Reptile - Oiseau ». Les seuls schizontes pré-érythrocytaires connus sont ceux de *P. falciparum* ; ils ont des analogies (noyaux grands et granulaires des formes jeunes) avec les formes tissulaires des espèces du groupe « *malariae* ». Rien ne permet, pour l'instant, de le rattacher à un *Haemoproteidae* ou un *Plasmodiidae* connu et nous l'avons figuré en pointillés sur l'arbre phylétique.

En conclusion, le spectre d'hôtes et la répartition géographique des Hémosporidies de Mammifères paraissent indiquer une évolution explosive à une époque déterminée, plutôt qu'une évolution progressive depuis les Reptiles jusqu'aux Mammifères. En outre, la corrélation entre la morphologie des gamétocytes et celle des schizontes tissulaires conduit également à une conception beaucoup moins monophylétique qu'il n'est admis habituellement.

Bibliographie

- BAKER (J. R.), 1965. — The evolution of parasitic protozoa. 1-29, in : Evolution of Parasites. *Blackwell Scientific Publications*, Oxford, 133 p.
- BRAY (R. S.), 1957. — Studies on the exo-erythrocytic cycle of the genus *Plasmodium*. *Lewis (H. K.)*, édit., London, 183 p.
- BRUCE CHWATT (L. J.), 1965. — Paleogenesis and Paleo-Epidemiology of Primate Malaria. *Bull. Org. Mond. Santé*, 32, 363-387.
- DURETTE-DESSET (M.-C.), 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Sér. A, Zool.* 69, 1-126.
- GARNHAM (P. C. C.), 1966. — Malaria parasites and other Haemosporidia. *Blackwell Scientific Publications*, Oxford, 1114 p.
- HUFF (C. G.), 1945. — A consideration of the problem of evolution of malaria parasites. *Rev. Inst. Salub. Enf. Trop.*, 6, 253-258.
- MATTINGLY (P. F.), 1973. — Origins and Evolution of the Human Malaria: The role of the vector. *Parassitologia*, 15, 169-172.
- MATTINGLY (P. F.), 1976. — Malaria as Ecological Systems (à paraître).
-