Sur le genre *Polychromophilus* (Haemoproteidae, parasite de Microchiroptères) (1)

par I. LANDAU *, G. ROSIN **, F. MILTGEN *, J.-P. HUGOT *,
N. LEGER ***, I. BEVERIDGE **** et D. BACCAM *

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

** Laboratoire de Parasitologie, C.H.U. Henri-Mondor, 94000 Créteil.

*** Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Pharmacie, 51000 Reims.

**** James Cook University, O.L.D. 4811, Australie.

Résumé.

Le genre *Polychromophilus* est constitué par deux ensembles d'espèces très différents que les auteurs ont groupés dans 2 sous-genres : a) le sous-genre *Polychromophilus*, avec pour espèce type *P. (P.) melanipherus* Dionisi 1899, telle qu'elle a été redéfinie par Garnham (1973) : la morphologie des gamétocytes est de type « malariae » ; b) le sous-genre *Bioccala*, avec pour espèce type *P. (B.) murinus* Dionisi 1898 ; la morphologie des gamétocytes est proche de celle des Hemoproteidae d'Oiseaux.

Des *Polychromophilus* de Minioptères d'Europe, d'Afrique et d'Australie ont été étudiés et décrits, en particulier 2 espèces nouvelles africaines : *P. (P.) corradettii* chez *Miniopterus inflatus* au Gabon et *P. (P.) adami* chez *Miniopterus m. minor* au Congo-Brazzaville. Des formes de multiplication tissulaire nombreuses et variées ont été trouvées, mais les infections étant généralement mixtes, il n'est pas possible de rattacher avec certitude les différents schizontes observés à un sous-genre déterminé. Cependant, les auteurs proposent une interprétation s'inspirant des affinités phylétiques des parasites. Ainsi sont classés : a) dans le sous-genre *Polychromophilus* (gamétocytes de type « malariae »), les schizontes tissulaires de grande taille, siégeant dans une cellule hôte très hypertrophiée entourée par une capsule et dont les noyaux sont, chez les stades âgés, complexes et granuleux ; b) au sous-genre *Bioccala* (gamétocytes de type « oiseau »), les schizontes de petite taille (type Mer et Goldblum). De même, la sporogonie observée chez les Nyctéribies par divers auteurs serait celle du sous-genre *Bioccala*.

(1) Travail effectué grâce à une subvention de l'Organisation Mondiale de la Santé, Programme spécial/PNUD/Banque Mondiale de Recherche et de Formation concernant les Maladies tropicales.

Accepté le 12 décembre 1979.

Summary.

The genus Polychromophilus (Haemoproteidae, parasite of Microchiroptera).

The genus *Polychromophilus* contains two different groups of species, which we classify in two sub-genera: a) subgenus *Polychromophilus* with, as type species, *P. (P.) melanipherus* Dionisi 1898 as redefined by Garnham (1973); the morphology of the gametocytes are of the type « malariae »; b) subgenus *Bioccala* with, as type species, *P. (B.) murinus* Dionisi 1898; the morphology of gametocytes resembles that of *Haemoproteidae* of birds.

Polychromophilus from *Minoptera* from Europe, Africa and Australia are studied and described i.e. two new species from Africa: *P. (P.) corradetti* a parasite of *Miniopterus inflatus* in Gabon and *P. (P.) adami* a parasite of *M. m. minor* in Congo-Brazzaville. Division stages in the tissues are abundant and varied but the infections are frequently mixed and it is not possible to relate the different types of schizonts to one or the other subgenus. Nevertheless the authors propose an interpretation based on the phyletic affinities of the parasites. Therefore schizonts found are classified as follows: a) in subgenus *Polychromophilus* (gametocytes of type « malariae ») the large tissue schizonts develop in a much hypertrophied host cell surrounded by a capsule and with complex, granular nuclei in the older stages; b) in subgenus *Bioccala* (gametocytes of the « avian » type) the schizonts are small (Mer and Goldblum's type). The stages of sporogony described by several authors in *Nycterid* flies are assigned to parasites of the subgenus *Bioccala*.

La distinction morphologique entre les gamétocytes des 2 espèces de *Polychromophilus* européens, *P. melanipherus* Dionisi, 1899 et *P. murinus* Dionisi, 1899, est nette. Les confusions entre ces 2 espèces viennent de ce qu'elles sont fréquemment mélangées chez une même Chauve-souris et ne sont pas spécifiques d'un hôte comme le pensait Dionisi.

Selon la nomenclature que nous avons proposée (Landau et coll., 1976), les gamétocytes de *P. melanipherus* appartiennent au groupe « malariae » (2), ceux de *P. murinus* à un groupe bien défini, proches des *Haemoprothéidés* d'Oiseaux et de Reptiles.

Nous avons disposé d'un matériel abondant et varié, provenant de France (Ariège et Corse), d'Italie (environs de Rome), d'Afrique (Gabon et Congo-Brazzaville), d'Australie (Queensland), et nous avons trouvé chez les Chiroptères de toutes ces régions de nombreuses formes de multiplication tissulaire.

(2) Les affinités avec *Nycteria* (dont les gamétocytes sont du même groupe) sont donc très marquées. Ce fait nous avait été signalé précédemment par A. Corradetti (correspondance personnelle).

Il nous est apparu que la biologie de ces parasites devenait compréhensible si l'on tenait compte des affinités phylétiques des deux espèces. Ainsi, nous proposons :

a. de rattacher à *Polychromophilus melanipherus*, espèce qui a des gamétocytes de type « malariae », tous les schizontes tissulaires pulmonaires et rénaux de grande taille entourés par une capsule et dont les formes âgées ont des noyaux complexes et granuleux ;

b. de rattacher à *P. murinus*, espèce ayant des gamétocytes de type « Reptile-Oiseau », tous les schizontes tissulaires de petite taille (du type de ceux décrits par Mer et Goldblum, 1947) et sans capsule.

Dans une note préliminaire (Landau et coll., 1977), nous avons désigné les formes tissulaires comme macroschizontes pour les premiers, micros schizontes pour les seconds. Nous abandonnons cette terminologie, en rattachant chacun de ces deux types à une espèce différente.

Par ailleurs, les analogies entre *P. murinus* et les *Haemoproteus* d'Oiseaux permettent de considérer que le vecteur de cette espèce est vraisemblablement un Pipaire et de rattacher à son cycle les oocystes et sporozoïtes rencontrés chez cet ectoparasite.

Le mélange presque constant des espèces en Europe ou en Afrique et le fait que la coexistence de 2 espèces chez le même hôte n'est pas toujours décelable ne permettent pas d'attribuer avec certitude les nombreuses formes tissulaires observées à un type de gamétocytes déterminé. Nous préférons cependant, dans l'exposé de ce travail, suivre nos hypothèses et prendre les décisions taxonomiques qui en découlent, bien que les preuves expérimentales soient difficiles à apporter ; nous espérons mieux faire avancer la question par une hypothèse clairement définie qu'en laissant l'ensemble des problèmes en suspens.

Par raison de commodité, pour ne pas rompre avec la taxonomie traditionnelle, nous proposons, à l'intérieur du genre *Polychromophilus*, le sous-genre *Bioccala*, dédié à E. Biocca ; nous désignons *P. melanipherus* comme espèce type du sous-genre *Polychromophilus*, et *P. murinus* comme espèce type du nouveau sous-genre *Bioccala*.

Nous rattachons à *Polychromophilus* (*Polychromophilus*) et *P. (Bioccala)* l'une ou l'autre des différentes formes tissulaires observées, et créons, par ailleurs, les espèces :

P. (P.) corradetti n. sp. au Gabon.

Matériel type constitué par un frottis de sang du *Miniopterus inflatus* (307 GG) ; quelques gamétocytes des 2 sexes ont été marqués par des cercles faits au diamant sur la lamelle. La lame est déposée au MNHN sous le N° P VI₂₀₈.

P. (P.) adami n. sp. au Congo Brazzaville.

Le matériel type est constitué par un frottis de sang de *Miniopterus minor minor* (136 PP) ; 1 cercle au diamant contenant 2 microgamétocytes et 2 macrogamétocytes a été fait sur la lamelle. La lame est déposée au MNHN sous le N° P V₁₆.

— *Polychromophilus* (B.) sp. n° 1 et n° 2, deux autres parasites rencontrés chez des *Minioptères* au Gabon et au Congo, et

— *Polychromophilus* (B.) sp. n° 3, un troisième *Polychromophilus* du Queensland en Australie.

A. — Espèces paléarctiques.

Selon Dionisi, les 2 espèces de *Polychromophilus* européens se distinguent par les caractères suivants : — *P. melanipherus* : pigment grossier, gamétocytes de plus petite taille ; — *P. murinus* : caractères inverses. Le premier serait un parasite de *Miniopterus schreibersi*, le second de *Myotis myotis* (3).

Les auteurs ultérieurs, et particulièrement Schingareff (1906) et Garnham (1966 et 1973), n'ont pas retrouvé clairement les caractères morphologiques différentiels fournis par Dionisi et se sont fondés essentiellement sur la notion d'hôte.

Dès la description originale, Dionisi a eu affaire à une infection mixte, tout au moins chez *Miniopterus*. Garnham s'est aperçu que Dionisi s'était trompé en associant pigment grossier et parasite de plus petite taille et qu'en réalité, il y a une espèce à pigment grossier et gamétocytes de grande taille et une autre espèce à pigment plus fin et gamétocytes plus petits.

Garnham a résolu la difficulté taxonomique qui avait été créée par la confusion de Dionisi en fixant arbitrairement le nom de *P. melanipherus* au parasite ayant un pigment grossier et une plus grande taille.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ :

Il a été déterminé de la façon suivante :

1. *Myotis myotis* : 1 frottis de sang communiqué par P.C.C. Garnham, fait par Corradetti en Italie et étiqueté « *Vespertilio murinus* P 249 - 12-8-1959 » :

• *P. murinus* +++

2. *Miniopterus schreibersi* de Corse : Grotte de Sisco, 9 et 10 avril 1977 : 9 *P. murinus* et un mélange de *P. murinus* et *P. melanipherus*.

3. *Miniopterus schreibersi* de Moulis (Ariège) :

● Grotte du Queirre :

— 14 mai 1977 : 1 infection mixte à *P. melanipherus* (+++) et *P. murinus* (+).

— 14 octobre 1978 : 2 *P. melanipherus* et 1 *P. murinus*. — 6 mai 1978 : 3 *P. murinus*.

(3) L'espèce dans le texte est nommée *Vespertilio murinus* ; étant donné les lieux de récolte et la nomenclature de l'époque, il s'agit, en réalité de *Myotis myotis fide* (A. Brosset).

● *Grotte du Mas d'Azil :*

— 15 mai 1977 : 2 infections mixtes à *P. melanipherus* et *P. murinus* ; 1 *P. murinus*.
— 14 octobre 1977 : 1 *P. melanipherus*. — 6 mai 1978 : 2 *P. melanipherus* ; une infection mixte à *P. melanipherus* et *P. murinus*.

4. *Myotis nattereri* : 1 frottis de sang du cœur fait par G.-G. Mer, le 21-12-1947 à Rosh Pina (Malaria Research Station), Israël, déposé au Wellcome Museum of Medical Science. Le frottis est décoloré et difficile à interpréter ; la majorité des parasites sont des jeunes formes, qui nous paraissent cependant correspondre à *P. murinus*.

DESCRIPTION DES ESPÈCES :

I. — *Polychromophilus (Polychromophilus) melanipherus*.

a. Gamétocytes (*Pl. I, fig. 1 à 7*) :

Les jeunes anneaux ont un noyau allongé le long d'un bord et formé de granules alignés.

Les jeunes hématozoaires ayant perdu leur vacuole sont compacts, généralement arrondis. Le noyau est grand, pouvant occuper jusqu'aux 3/4 du parasite. Le pigment est précoce et limité à la zone cytoplasmique. Le parasite paraît plus dense à sa périphérie. Le noyau est toujours polaire, coiffant le parasite ; la limite noyau-cytoplasme est fréquemment rectiligne.

Les formes jeunes, comme les parasites âgés, sont plus fréquentes en queue de frottis. Les gamétocytes apparemment mûrs siègent dans une hématie hypertrophiée qu'ils peuvent remplir complètement.

Ils sont généralement arrondis, mais peuvent être ovalaires ou déformés dans les frottis épais et séchés lentement. Les très grands gamétocytes entraînés en queue de frottis sont très déformés, avec des étirements cytoplasmiques irréguliers.

Le microgamétocyte a un noyau de grande taille diffus, homogène, bien limité, parfois fragmenté en 2 à 3 masses ; il occupe le tiers ou la moitié du volume du parasite. Le cytoplasme est clair, bleu pâle ou gris, tranchant nettement avec le rose du noyau. Le pigment est abondant, grossier, en grains foncés noirâtres, irrégulièrement distribués dans le cytoplasme, et parfois chevauchant le noyau. Un à deux granules chromatiniens accessoires peuvent être observés ; ils sont le plus souvent denses, en bâtonnet, l'un accolé au noyau, l'autre dans le cytoplasme.

Le macrogamétocyte a un cytoplasme clair, bleu ou gris, plus foncé que celui du microgamétocyte : le noyau, plus petit que celui du gamétocyte mâle, est plus compact, avec des contours irréguliers et un granule chromatinien accessoire plus grand et de forme irrégulière.

b. Schizontes :

Ils ont été observés chez 4 *Miniopterus schreibersi* : en Corse, dans le rein et le poumon de 21 PB ; à Moulis (Ariège), dans le poumon de 90 PB et le rein de 104 PB et 111 PB.

Planche 1.

1 à 7 : *P. (P.) melanipherus* ; matériel personnel provenant de *Miniopterus schreibersi* de Corse ; 1, 2, 3 : jeunes gamétocytes ; 4 et 5 : microgamétocytes avec noyau bien limité, chevauché par le pigment ; 6-7 : macrogamétocytes.

8 à 12 : *P. (B.) murinus*, d'après une lame de *Myotis myotis* capturé par Corradetti dans les environs de Rome ; 8-9 : jeunes gamétocytes ; 10 : jeune macrogamétocyte ; 11 : microgamétocyte avec noyau diffus ; 12 : macrogamétocyte.

Les granules chromatiniens accessoires sont indiqués par une flèche.

1. Dans les frottis par apposition de rein (*Pl. III, fig. 2*) : ce sont des masses arrondies bien limitées par une épaisse capsule rose, parfois plissée, qui rend difficile l'observation du contenu du schizonte.

Ils mesurent, chez 104 PB, où ils sont très nombreux, 61 à 76 μm . Ils présentent une zone périphérique annulaire très épaisse, bleue, et une partie centrale rose piquetée de rouge.

2. Dans les coupes histologiques de rein (*Pl. III, fig. 4 et 5*) : ils sont habituellement nombreux et siègent généralement dans la zone corticale, dans un vaisseau ou un glomérule ; ils sont rétractés et l'endothélium vasculaire est souvent décollé et appliqué contre le schizonte, laissant un espace vide entre le vaisseau et le tissu rénal ; cet espace de rétraction est irrégulier et la cellule hôte et le parasite ont un contour ondulé, lobé, et sont parfois repliés sur eux-mêmes.

La cellule hôte est hypertrophiée, entourée par une capsule épaisse, de 1,5 à 2 μm , rose pâle. Son noyau, modérément augmenté de volume et déformé, est toujours visible le long du bord interne de la capsule ; son cytoplasme persiste parfois entre la capsule et le parasite : il est grisâtre et granuleux.

Les schizontes sont, pour la plupart, synchrones dans un même rein. Les petites formes sont claires, avec un cytoplasme très réduit formant de fines travées granuleuses, grisâtres, anastomosées en réseau. Les noyaux, peu nombreux, petits, punctiformes, sont groupés par paquets rattachés aux mailles ; les formes plus âgées sont souvent déformées avec des lobes ou des replis.

— Quelques stades presque mûrs ont été observés : ce sont de grands schizontes (60 μm) à contour ondulé, séparés du vaisseau par un espace clair ; la capsule est un peu plus mince que précédemment. Le noyau de la cellule hôte est toujours présent, aplati entre schizonte et capsule, mais le cytoplasme a disparu. Le schizonte proprement dit est devenu dense ; il est rempli par de très nombreux noyaux petits, parfois complexes et granuleux, et un cytoplasme basophile ; le réseau nucléo-cytoplasmique des stades plus jeunes a presque disparu et subsiste sous forme de quelques zones lacunaires.

3. Dans les coupes histologiques de poumon : ils sont relativement rares ; ils sont proches de ceux du rein, mais sont tous très jeunes, avec des noyaux clairsemés et une capsule beaucoup plus épaisse et chromophile.

II. *Polychromophilus (Bioccala) murinus*.

a. Gamétocytes (*Pl. I, fig. 8 à 12*) :

Les formes jeunes sont fréquemment ovalaires ; leur noyau rose vif, granuleux, assez dense, aux limites irrégulières, tranche nettement avec le cytoplasme bleu pâle ; il est rarement médian, le plus souvent plus proche d'une extrémité de l'ovale que de l'autre. Le pigment est très fin.

Les formes mûres remplissent l'hématie, qui peut parfois persister sous forme d'une petite bande périphérique. Elles sont rondes dans les frottis séchés rapidement, ovales dans les autres cas. Cette tendance à devenir ovale, ainsi que la présence relativement fréquente de formes jumelles signalées par Dionisi, sont caractéristiques.

Lorsque les frottis sont récents et la coloration au Giemsa soutenue, les microgamétocytes sont roses, le noyau est représenté par une zone mal limitée rose vif, plus foncée que le reste et sans limites nettes. Par contre, dans les frottis décolorés, le noyau apparaît comme une masse irrégulière et granuleuse rose vif et le cytoplasme est bleu pâle ou gris. Le granule chromatinien accessoire est rond, bien limité et très dense.

Le macrogamétocyte est assez chromophile. Le noyau est petit, dense, granuleux, arrondi ou allongé. Le cytoplasme bleu, souvent vif, est granuleux. Le granule chromatinien accessoire, unique, est moins dense et plus irrégulier que celui du microgamétocyte.

Dans les deux sexes, le pigment est relativement fin, abondant, assez régulièrement distribué ; sa coloration est marron, avec des reflets jaunâtres. Il disparaît des préparations anciennes.

b. Schizontes :

Nous ne les avons jamais observés dans notre matériel européen, mais ils ont été décrits par Mer et Goldblum (1947), en Israël, chez des *Myotis myotis* et des *M. nattereri*, et par Schingareff (1906), dans la province de Vitebsk en Russie, chez *Myotis daubentonii*. Il s'agit de petits schizontes réticulo-endothéliaux siégeant en abondance, au cours de l'automne, dans la plupart des organes.

c. Sporogonie :

Nous n'avons pas examiné de Nyctéribies en France, mais la sporogonie a été observée chez des Nyctéribies du genre *Penicillidia* par Mer et Goldblum (1947), en Israël, et *Listropoda* par Corradetti (1936), en Italie : les oocystes siègent dans l'intestin moyen et des sporozoïtes épais envahissent les glandes salivaires.

DISCUSSION :

I. Caractères différentiels des gamétocytes.

Les confusions entre les 2 espèces européennes viennent en partie du fait que la morphologie des gamétocytes est différente dans les frottis épais séchés lentement (tendance à devenir ovale) de celle observée sur les frottis minces et séchés rapidement ; par ailleurs, la coloration s'altère et le noyau de *P. murinus*, diffus et sans limites précises sur des colorations fraîches, devient bien limité lorsque la coloration a pâli.

Lorsque les lames sont bien colorées, les principaux caractères différentiels sont :

— le noyau du microgamétocyte, de grande taille, homogène, bien limité chez *P. melanipherus*, plus petit, diffus et mal limité chez *P. murinus* ;

— le cytoplasme du microgamétocyte : bleu pâle ou gris, avec une limite noyau-cytoplasme très nette, chez *P. melanipherus*, rose et sans limites nettes avec le noyau chez *P. murinus* ;

— le granule chromatinien unique, rond et très dense chez *P. murinus*, simple ou double et souvent en bâtonnet chez *P. melanipherus* ;

— l'hypertrophie de la cellule hôte chez *P. melanipherus*, et non chez *P. murinus* ;

— le pigment noirâtre, grossier et irrégulièrement distribué chez *P. melanipherus*, plus fin, marron jaunâtre et plus régulièrement dispersé chez *P. murinus* ;

— les formes jumelles, qui sont caractéristiques de *P. murinus*.

II. Spécificité des schizontes.

Un certain nombre d'éléments bibliographiques sont en faveur du rattachement des petits schizontes réticulo-endothéliaux (type Mer et Goldblum) à l'espèce *murinus*.

En 1906, Schingareff décrit de façon assez complète, avec des illustrations en couleur, les *Polychromophilus* de deux espèces de Microchiroptères capturés dans deux régions différentes de la Russie. Il décrit :

a. Chez un *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819), capturé dans la province de Vitebsk, des gamétocytes sanguins, qu'il déclare être très proches de ceux de *P. murinus* Dionisi, 1899 : les illustrations en couleur nous semblent confirmer ce diagnostic. Une intense schizogonie évoluait dans les cellules réticulo-endothéliales du foie et de la rate ; les schizontes étaient petits et sans capsule, comparables à ceux décrits plus tard par Mer et Goldblum.

b. Chez *Miniopterus schreibersi* du Caucase, un hématozoaire dont les gamétocytes mâles seraient très différents de ceux de *Myotis daubentoni* ; la description et les illustrations nous paraissent indiquer assez clairement qu'il s'agit de *P. melanipherus* ; aucun schizonte tissulaire n'a été observé chez cet hôte.

Mer et Goldblum (1947) ont décrit des petits schizontes chez des *Myotis myotis* et des *M. nattereri* d'Israël. Selon Garnham (1966), s'il s'agit là encore de *Polychromophilus murinus*. Les lames de sang que nous avons examinées au Wellcome Museum (cf. plus haut) sont en faveur de cette interprétation.

En conclusion, sans pouvoir trancher de façon définitive, aucune observation ne s'oppose à nos hypothèses sur la nature des différentes formes tissulaires observées.

B. Espèces éthiopiennes.

Nous avons longtemps hésité sur le statut taxonomique des espèces africaines. En effet, les grands schizontes pulmonaires découverts chez de nombreux *Minioptères* africains sont tellement différents de ceux du type « Mer et Goldblum », seuls connus jusqu'alors chez *Polychromophilus*, que nous avons tout d'abord pensé qu'il s'agissait

d'un parasite différent (*Hepaticocystis* pour Landau, 1973, *Nycteria* pour Garnham, 1973).

Plus récemment, Landau et coll. (1977) ont trouvé des grands schizontes pulmonaires chez les Minioptères de Corse, montrant ainsi que ces formes appartenaient bien au cycle de *Polychromophilus*. Ces auteurs ont pensé alors que toutes les formes tissulaires connues appartenaient au même cycle et ont proposé de les désigner par les termes de microschizontes et macroschizontes selon leur morphologie. Si nos hypothèses se révèlent exactes, cette terminologie doit être abandonnée, puisqu'elle ne s'appliquerait pas aux schizontes d'un même parasite.

Contrairement à ce qui s'observe en Europe, la schizogonie des *Polychromophilus* d'Afrique (Gabon et Congo) est abondante et facile à trouver. Les 2 types de gamétocytes et de schizontes coexistent chez les mêmes hôtes. Tous les stades décrits chez les espèces paléarctiques existent en Afrique, y compris ceux chez les Nyctéribies. Nous les avons donc classés de la même façon.

Les *Polychromophilus* (*Polychromophilus*) sont décrits comme espèces nouvelles : *Polychromophilus* (*P.*) *corradettii* n. sp., au Gabon, en hommage à A. Corradetti ; *Polychromophilus* (*P.*) *adami* n. sp., au Congo-Brazzaville, est dédiée à J.-P. Adam, qui a rendu son étude possible.

Les *Bioccala* sont désignés au Gabon et au Congo comme *Polychromophilus* (*Bioccala*) sp. n° 1 et n° 2.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ.

— *Gabon* : Nous avons, pendant la grande saison sèche, examiné 85 *Miniopterus inflatus* dans 3 grottes situées entre 100 et 150 km au Nord-Est de Makokou, ville où siège le laboratoire du C.N.R.S. : les Chiroptères non autopsiés ont été relâchés.

• Grottes de Batouala : le 26-7-1976 : 30 capturés, 14 positifs ; le 18-8-1976 : 14 capturés, 8 positifs.

• Grottes de Bengoué : le 24-7-1976 : 20 capturés, 13 positifs ; le 19-8-1976 : 21 capturés, 17 positifs.

• Grotte de Massa à Bellinga : le 30-7-1976 : un capturé négatif.

— *Congo* : Le matériel étudié a été détaillé ailleurs par Landau (1973). Nous précisons simplement que les *Miniopterus minor minor* 115 GG et 124 GG, qui ont permis la description des schizontes pulmonaires, ont été capturés en février 1967 (grande saison sèche), et 312 SS, qui avait de plus petits schizontes circulant dans le foie et les poumons, en août (petite saison sèche).

DESCRIPTION DES ESPÈCES :

I. Polychromophilus (*Polychromophilus*) *corradettii* n. sp.

a. Gamétocytes :

Ils sont proches de ceux de *P. (P.) melanipherus*

Les jeunes sont compacts, ronds, avec souvent une périphérie dense et un centre plus clair ; le pigment fin est plutôt périphérique. En grandissant, ils restent ronds, avec un noyau volumineux périphérique hémisphérique, occupant la moitié du parasite. Le cytoplasme est pâle, bleu ou gris, et le pigment est encore fin et uniformément réparti, ou bien plus abondant et rassemblé au pôle opposé au noyau. Quelques petites vacuoles rondes parsèment cytoplasme et noyau.

Les gamétocytes mûrs siègent dans une hématie hypertrophiée qui est généralement encore visible. Le microgamétocyte a un noyau de grande taille ($1/3$ à $2/3$ du volume du parasite), bien limité, homogène, rose, et un cytoplasme bleu clair ou gris, avec un pigment qui peut chevaucher le noyau et qui est formé de granules noirs avec des reflets jaunes ou verts. Le granule chromatinien accessoire est en bâtonnet, unique, et difficile à distinguer du noyau.

Le microgamétocyte a un noyau de forme géométrique, plus ou moins rectangulaire ou carré, auquel le granule chromatinien accessoire est accolé.

Formes jeunes et âgées sont entraînées en queue de frottis, où elles sont plus nombreuses qu'au milieu. Les grands gamétocytes s'y étalent en se déformant et envoient des prolongements entre les globules rouges voisins.

b. Schizontes : ils s'observent dans la plupart des organes ; ils sont particulièrement nombreux dans le poumon et le rein, beaucoup plus rares dans la rate et le foie ; un schizonte mûr a été trouvé dans une capsule surrénale.

— *Dans le rein :* les schizontes siègent dans les cellules endothéliales, entre les tubules, dans les glomérules ou dans la lumière d'un vaisseau.

Nous n'avons observé que des formes jeunes, mesurant au plus $35\text{ }\mu\text{m}$ et possédant un nombre réduit de noyaux généralement granuleux et un cytoplasme très clair.

Un schizonte particulièrement intéressant a été trouvé dans un glomérule : il comprend une cellule hôte hypertrophiée (*Pl. III, fig. 3*), mesurant $11\text{ }\mu\text{m}$, entourée par une capsule rose vif aussi épaisse que celle des plus grands schizontes ; le noyau hypertrophié de la cellule hôte occupe la moitié de son volume et le parasite est représenté par un seul petit noyau, entouré d'une petite bande cytoplasmique.

— *Dans le poumon (Pl. II, fig. 2, 3, 4 et 5) :* c'est dans cet organe que les schizontes sont le plus nombreux ; ils s'observent, là encore, tantôt dans la lumière d'un gros vaisseau, tantôt dans le parenchyme. Ils ne déterminent aucune réaction macrophagique.

Le plus petit schizonte observé est dans la lumière d'un vaisseau : c'est une forme ronde de $14\text{ }\mu\text{m}$ de diamètre, constituée par : une capsule épaisse, très chromophile, entourant la cellule hôte et donnant à l'ensemble une teinte rose vif ; la cellule hôte, avec un cytoplasme homogène et un noyau hypertrophié ($7,5\text{ }\mu\text{m} \times 4,5\text{ }\mu\text{m}$) et compact ; enfin, le parasite proprement dit, qui est intracellulaire, accolé au noyau et formé par une dizaine de petits noyaux et un cytoplasme clair mal limité.

Planche II.

1 : *P. (P.)* sp. d'Australie (Queensland) : schizonte pulmonaire ; 2-3-4-5 : *P. (P.) corradettii* : schizontes pulmonaires (3 et 4 ont un aspect chronique) ; 6 : *P. (P.) adami* : petit schizonte circulant dans un vaisseau.

Les noyaux des cellules hôtes sont indiqués par une flèche.

Le stade suivant est représenté par une série de formes d'aspect chronique. Elles sont ovalaires ou, le plus souvent, lobées, ou à contour ondulé très tourmenté. Elles siègent dans une cellule hôte très hypertrophiée, dont le cytoplasme forme une bande irrégulière grisâtre, granuleuse, plus ou moins fine autour du parasite. Le noyau de la cellule est périphérique ; sa taille est augmentée (jusqu'à 10 μm) et il contient un à deux nucléoles de grande taille et une chromatine fine et granuleuse. La capsule entourant la cellule hôte se colore en rose ou rouge vif ; elle a une structure lamellaire ; son épaisseur est très variable, plus mince vers la partie moyenne de la cellule hôte, beaucoup plus large au niveau des lobes. Il n'est pas exceptionnel de trouver des lobes dépourvus de noyaux parasitaires et uniquement constitués par le cytoplasme de la cellule hôte et la capsule.

Le parasite siège à la partie médiane de la cellule, il est mal limité ; son cytoplasme fortement vacuolisé, très peu chromophile, est représenté par quelques travées anastomosées grises ou bleu pâle. Les noyaux sont généralement arrondis ou ovalaires, réguliers, peu nombreux et espacés. Les mensurations de 2 schizontes pris au hasard sont respectivement : longueur et largeur maximum (cellule hôte comprise) : 32 μm $\times$ 20 μm et 37 μm $\times$ 26 μm ; nombre de lobes : 2 et 3 ; noyau de la cellule hôte : 5 μm et 11 μm $\times$ 7,5 μm ; épaisseur de la capsule à sa partie la plus large : 3,5 μm et 4,5 μm ; épaisseur maximum du cytoplasme de la cellule hôte : 8 μm et 7,5 μm ; diamètre des schizontes proprement dits : 15 μm .

Enfin, les schizontes âgés de grande taille sont caractérisés par une forme générale allongée, des noyaux nombreux, un cytoplasme ayant l'aspect habituel des formes aiguës : abondant et basophile chez les schizontes encore immatures.

Ils ont tout d'abord conservé leur aspect lobé avec des prolongements qui peuvent, sur certaines coupes, paraître isolés. La capsule est large. Le cytoplasme de la cellule hôte, grisâtre, entoure encore largement le schizonte ; son noyau, en position polaire, est hypertrophié, avec une chromatine fine et dispersée, et un ou deux nucléoles de grande taille.

La densité des noyaux parasitaires est relativement élevée ; ils sont petits, granuleux, avec un centre clair, rappelant ceux des schizontes âgés de *Nycteria*.

Les schizontes presque mûrs sont nombreux. Ce sont de grands boudins s'étendant sur plus de 26 coupes (de 5 μm d'épaisseur). Sur coupes, ils peuvent atteindre des dimensions de 110 μm sur 40 μm . Ils peuvent être lobés, mais, le plus souvent, ils ont un contour régulier. A l'intérieur d'une capsule rouge relativement mince, lamellaire, comprimée par la masse nucléo-cytoplasmique, se trouvent des noyaux très nombreux, serrés les uns contre les autres, groupés en petits cytomères. L'ensemble est très dense, violet foncé. Le noyau de la cellule hôte peut généralement être retrouvé sur une coupe, repoussé à la périphérie entre le schizonte et la capsule. Le cytoplasme de la cellule hôte n'est plus visible.

Un schizonte mûr et rompu a été observé. La capsule est encore présente sous forme de feuillets qui se sont affaissés. Des amas de milliers de mérozoïtes sont à proximité de ce résidu capsulaire, et quelques macrophages et polynucléaires peu nombreux ont envahi la zone.

Planche III.

1 : *P. (B.) sp. n° 1* : groupe de schizontes de type « Mer et Goldblum » ; 2 : schizontes de *P. (P.) melanipherus* en apposition : la capsule très épaisse et imperméable au colorant lui donne cet aspect inhabituel ; 3 : *P. (P.) corradettii* : cellule hôte hypertrophiée par un parasite inuncléé, dans un glomérule du rein ; 4-5 : *P. (P.) melanipherus* : schizontes rénaux jeune (4) et âgé (5) ; 6 : *P. (P.) corradettii* : schizonte mûr dans une capsule surrénale.

Bien que ceux-ci soient très rares, quelques schizontes aigus de plus petite taille ont été trouvés.

— Dans le foie : un schizonte vasculaire un peu plus grand que dans le poumon (17 μm) a été trouvé. Le noyau de la cellule hôte possède un grand nucléole et une chromatine granuleuse fine et peu dense ; le cytoplasme est grisâtre, homogène. Le parasite comprend une vingtaine de noyaux, dans un cytoplasme clair. Même à ce stade précoce, la cellule hôte n'est pas identifiable.

— Enfin, signalons qu'un schizonte a été trouvé dans la rate et un autre dans une capsule surrénale. Dans la rate, il mesure 45 μm $\times$ 80 μm , est de forme ovulaire régulière et d'aspect aigu, âgé. Dans la surrénale, il est mûr et rompu (fig. III, n° 6).

c. Sporogonie : elle est encore inconnue.

II. *Polychromophilus* (P.) *adami* n. sp., Congo-Brazzaville (4).

a. Gamétocytes :

Les frottis de sang effectués il y a plus de dix ans ne permettent plus une étude morphologique précise, en raison de leur décoloration et de la disparition du pigment. Cependant, les formes observées nous paraissent proches de *P. corradettii*.

b. Schizogonie :

Des petites formes circulantes ont été trouvées dans le foie et le poumon (Pl. II, fig. 6) ; la plus grande mesure 31 μm (cellule hôte comprise) et contient 85 noyaux.

Ces formes circulantes exceptées, tous les schizontes observés sont pulmonaires, de grande taille, et de deux types : 1) les uns sont chroniques, mesurant 70 μm à 100 μm ; leur contour peut être irrégulier ou lobé, mais ce caractère est moins accentué et moins fréquent que pour *P. corradettii* ; 2) les autres, de type aigu, atteignent 70 μm $\times$ 110 μm . Ils sont allongés, non lobés, et contiennent de très nombreux noyaux serrés les uns contre les autres. Mise à part leur taille plus élevée, ils sont très comparables à ceux de *P. corradettii*.

Enfin, signalons que le rein n'a pas été examiné.

c. Sporogonie : elle est inconnue.

III. *Polychromophilus* (*Bioccala*) sp. n° 1 du Gabon.

a. Gamétocytes :

Comme pour les autres espèces du sous-genre, la morphologie des gamétocytes de *Polychromophilus* (B.) sp. du Gabon est très sensible aux conditions de séchage

(4) Nous avons (Landau, 1973) confondu sous le terme d'*Hepatozystis* sp. des formes tissulaires trouvées chez des Minioptères et des Rhinolophes. Nous considérons maintenant que les 2 genres de Chiroptères ont chacun des parasites bien différents : *Polychromophilus* (P.) *adami* et *Polychromophilus* (B.) sp. n° 2 chez *M. m. minor*, et *Nycteria krampitzi* Rosin, Landau et Hugot, 1978 chez *Rhinolophus* sp.

des frottis. En atmosphère humide, en particulier, le sang sèche lentement et peut même se laquer ; c'est alors que sont observés les aspects considérés classiquement comme caractéristiques du genre *Polychromophilus* : forme très ovale, noyau plus condensé, voire bien limité, avec parfois apparition d'une image de « cocarde ».

Dans les frottis séchés rapidement, les gamétocytes mûrs sont ronds, remplissant généralement l'hématie hôte, qui n'est pas hypertrophiée ; le pigment, dans les 2 sexes, est grossier, noir, le plus souvent en grain de riz, abondant, irrégulièrement distribué. Le microgamétocyte a une coloration rose diffuse ; le noyau n'a pas de limites précises ; il est rose vif, cette teinte se dégradant progressivement vers la périphérie du parasite, qui est parfois grisâtre.

Le granule chromatinien accessoire est grand, rond, à bords nets.

Le macrogamétocyte a un cytoplasme bleu vif, homogène, transparent, avec un pigment noir tranché et un granule chromatinien accessoire de forme irrégulière, accolé au noyau.

b. Schizontes :

Ils sont généralement peu abondants ; ils ont été trouvés occasionnellement dans des appositions ou des frottis de foie et rate.

Un schizonte trouvé dans une apposition de rate est arrondi, mesurant 28 μm de diamètre, bien limité par une membrane fine, et siège à l'intérieur d'une cellule dont le noyau est hypertrophié ; il contient quelques petites vacuoles rondes et environ 130 noyaux irréguliers et de petite taille. Sur coupes, la taille des schizontes est inférieure à 10 μm et ils sont difficiles à voir. Une forme mûre, remplie de mérozoïtes, dans un vaisseau du foie, mesure 9 μm .

Dans un cas cependant, les schizontes sont relativement nombreux dans le rein (Pl. III, fig. 1) : ils peuvent être assez grands (17 μm), avec des noyaux groupés en petits cytomères et une membrane limitante nette ; ailleurs, ils forment des petits paquets de mérozoïtes groupés dans le tissu endothélial entre les tubes droits du rein.

c. Sporogonie :

Nous n'avons pas fait de coupes histologiques de Nyctéribies du Gabon. Une *Penicillidia fulvida*, prélevée en juillet 1977 sur *Miniopterus inflatus* de la grotte du Faucon à Bellinga, a été disséquée et examinée à frais ; plusieurs oocystes ont été observés dans la paroi de l'estomac.

IV. *Polychromophilus* (*Bioccala*) sp. n° 2 du Congo-Brazzaville.

Gamétocytes et schizontes ne diffèrent pas de ceux de *Polychromophilus* (B.) sp. n° 1 du Gabon. La sporogonie, décrite par Landau en 1973, se déroule également chez la Nyctéribie *Penicillidia fulvida* (les oocystes sont de grande taille ; une forme mûre mesure $56 \times 46 \mu\text{m}$ et contient de nombreux sporozoïtes ; ceux-ci sont épais, mesurent 13 μm de long à frais et envahissent massivement les glandes salivaires).

C. Espèces australiennes.

Polychromophilus melanipherus et *P. murinus* ont tous deux été signalés chez des Microchiroptères australiens (Mackerras 1959, Drew et Mac Millan, 1970).

Nous avons disposé des frottis et coupes histologiques d'organes d'un *Miniopterus schreibersi* capturé près de Townsville (Queensland). La parasitémie était essentiellement à *P. (Bioccala)*, mais quelques rares gamétocytes de *P. (Polychromophilus)* ont pu être identifiés.

La qualité des frottis est cependant insuffisante pour permettre leur description.

— *Polychromophilus (Polychromophilus) sp. (Pl. II, fig. 1).*

Dans les coupes de poumon, plusieurs schizontes de grande taille ont été observés. Le plus grand, très allongé, mesurant $130\text{ }\mu\text{m} \times 30\text{ }\mu\text{m}$, est encore très immature. Le cytoplasme est en réseau et les noyaux, de petite taille, espacés, souvent composés chacun d'une série de petits grains fins. Le noyau de la cellule hôte et la capsule sont analogues à ceux des espèces africaines, le cytoplasme de la cellule hôte a disparu.

Taxonomie

Nous proposons les définitions suivantes : (1)

1. GENRE *Polychromophilus* Dionisi, 1899.

Haemoproteidae parasite de Microchiroptères ; gamétocytes ayant tendance à prendre une forme ovale, particulièrement dans les frottis séchés lentement, morphologie tantôt de type « malariae », tantôt proche de celle des Hemoproteidae d'Oiseaux mais n'ayant jamais le type « vivax » ; granule chromatinien accessoire présent, tout au moins chez le microgamétocyte. Schizontes non intrahépatocytiques.

Espèce type : *P. melanipherus* Dionisi, 1899.

2. SOUS-GENRE *Polychromophilus*.

Polychromophilus avec :

— gamétocytes de type « malariae » (microgamétocyte avec un très grand noyau « diffus », un cytoplasme de couleur différente du noyau, une limite noyau-cytoplasme nette et un pigment grossier irrégulièrement dispersé, pouvant chevaucher le noyau ; granule chromatinien accessoire simple ou double, en bâtonnet ou de forme irrégulière.

— schizontes pouvant atteindre des tailles relativement élevées ($100\text{ }\mu\text{m}$), siégeant dans la lumière des vaisseaux ou dans le tissu endothélial de divers organes et évoluant

(1) La nomenclature des types de gamétocytes est celle définie par Landau et coll. ; 1976 et 1978.

dans une cellule hôte hypertrophiée et entourée d'une épaisse capsule ; noyaux des schizontes âgés ayant une chromatine granuleuse.

Espèce type : *P. (P.) melanipherus* Dionisi, 1899.

Autres espèces (5) :

a. *P. (P.) adami* n. sp., parasite de *Miniopterus minor minor* au Congo-Brazzaville : doit être différencié de *P. (P.) melanipherus* et de *P. (P.) corradettii*.

Il se différencie des autres espèces essentiellement par les caractères des schizontes :

— il a les plus volumineuses formes tissulaires observées, atteignant $110\ \mu\text{m} \times 70\ \mu\text{m}$ pour les formes aiguës et $100\ \mu\text{m} \times 70\ \mu\text{m}$ pour les chroniques ; les schizontes aigus de *P. corradettii* mesurent au maximum $110\ \mu\text{m} \times 40\ \mu\text{m}$, ceux de *P. melanipherus* $70\ \mu\text{m}$; les schizontes chroniques de *P. corradettii* et de *P. melanipherus* ne dépassent pas $40\ \mu\text{m}$. Par ailleurs, *P. adami* diffère de *P. melanipherus* par le siège préférentiel de la schizogonie : poumon pour le premier, rein pour le second ; enfin, les schizontes pulmonaires chroniques de *P. adami* déterminent une hypertrophie beaucoup plus considérable de la cellule hôte et de sa capsule que ceux de *P. corradettii*.

b. *P. (P.) corradettii* n. sp., parasite de *Miniopterus inflatus* au Gabon. Les différences entre *P. corradettii* et *P. adami* ont été citées ci-dessus.

c. *P. (P.)* sp. n° 3, parasite de *Miniopterus schreibersi* au Queensland (Australie).

Matériel insuffisant pour permettre une diagnose avec les autres espèces du sous-genre.

d. Garnham (1973) décrit sommairement un parasite d'*Antrozous pallidus* récolté par Sherwin Wood en Californie. La grande taille des gamétocytes et la présence de plusieurs granules chromatiniens accessoires pourraient indiquer qu'il s'agit d'une espèce du sous-genre *Polychromophilus*.

3. SOUS-GENRE *Bioccala* :

a. *Polychromophilus* avec :

— gamétocytes plus proches des Hemoproteidae d'Oiseaux que de Mammifères (tendance particulièrement marquée à prendre une forme ovale ; microgamétocyte avec noyau et cytoplasme de même teinte ; absence de limites précises entre noyau et cytoplasme et entre noyau et zone pigmentaire). Granule chromatinien accessoire très

(5) Seuls sont cités ici les parasites ayant fait l'objet d'une description. *P. sp.* Eyles, Dunn et Liat 1962, parasite d'*Hipposideros bicolor* en Malaisie a été redécrit par Garnham en 1966. L'étude des illustrations de Garnham, et de la lame de sang étant à l'origine de cette redescription, nous fait penser qu'il s'agit d'une espèce qui ne doit pas être classée dans le genre *Polychromophilus* ; l'absence de granule chromatinien accessoire et la présence de nombreux grains azurophiles dans le cytoplasme en font, à notre avis, un parasite original, difficilement classable.

dense, rond ou ovale, bien détaché du noyau chez le gamétocyte mâle, proche du noyau chez le gamétocyte femelle ;

— schizontes réticulo-endothéliaux de petite taille ($< 30 \mu\text{m}$), disséminés dans tout l'organisme ;

— sporogonie chez la Nyctéribie ; oocystes de grande taille contenant de nombreux sporozoïtes.

Espèce type : *P. (B.) murinus* Dionisi, 1899.

Autres espèces : a) *P. (B.) murinus monosoma* Vassal, 1907, parasite de *Vesperugo* au Vietnam ; cette forme a été décrite comme variété par Vassal et élevée au rang de sous-espèce par Garnham (1973).

Les caractères du microgamétocyte : noyau diffus, pigment dispersé, en bâtonnets, cytoplasme de même couleur que le noyau, granule chromatinien accessoire rond et dense, sont ceux des *Bioccala*. La grande taille du granule chromatinien accessoire ($1 \mu\text{m}$), son absence chez le macrogamétocyte et la présence de « granules chromatiques » dans le cytoplasme indiquent qu'il s'agit probablement d'une unité taxonomique valable et non d'une variété.

b. *Polychromophilus (B.) deanei* Garnham, Lainson et Shaw, 1971, parasite de *Myotis nigricans*. Transmis par *Basilia* sp. au Brésil. La morphologie des gamétocytes mâles dans la description et les illustrations originales est typique des *Bioccala*.

c. Garnham 1973 décrit les formes sanguines d'un Haemoproteidae trouvé par Geoffrey le Patourel chez *Myotis longipes* au Cachemire. L'infection observée chez des Nyctéribies récoltées sur Chiroptère infecté pourrait indiquer qu'un parasite du sous-genre *Bioccala* infecte les chauve-souris de cette région.

Conclusions

Les Hématozoaires du genre *Polychromophilus* sont d'étude particulièrement difficile, d'une part parce que les Microchiroptères sont des Vertébrés qui se prêtent difficilement à l'expérimentation, d'autre part parce que les infections naturelles sont pratiquement toujours polyspécifiques.

Pour tenter de résoudre ce problème, nous avons dû prendre comme base des caractères morphologiques qui ne sont pas couramment utilisés. Ceux-ci nous fournissent un fil conducteur qui nous permet d'avoir une vue cohérente sur l'ensemble du groupe. Nous sommes amenés à admettre l'existence de 2 ensembles très différents. Le travail ne reposant pas sur des expérimentations, nous avons placé chacun de ces 2 groupes dans un sous-genre de *Polychromophilus*, ce qui, au cas où ces hypothèses ne seraient pas confirmées, ne perturberait pas profondément la nomenclature.

Dans notre conception, le sous-genre *Bioccala* appartient au groupe « Oiseaux-Reptiles » par la morphologie de ses gamétocytes ; il a des schizontes de petite taille,

disséminés dans le système réticulo-endothélial ; il est transmis par des Nyctéribies. C'est un parasite de Vespertilionidae : *Nyctophilinae*, *Miniopterinae*, *Vespertilioninae*.

Le sous-genre *Polychromophilus* appartient au groupe « *malariae* » par la morphologie de ses gamétocytes ; il a des schizontes de grande taille essentiellement dans le rein et le poumon, et l'on ne connaît pas son mode de transmission. C'est un parasite qui nous paraît spécifique du genre *Miniopterus*.

Les espèces parfois décrites chez d'autres Microchiroptères et, en particulier, chez les Rhinolophoidea, ne nous paraissent pas se rattacher au genre *Polychromophilus*.

REMERCIEMENTS. — Nous remercions très vivement le Dr A. J. Duggan, qui a bien voulu mettre à notre disposition les lames de *Polychromophilus* de la collection du Wellcome Museum of Medical Sciences.

Bibliographie

- Corradetti A. : Alcuni protozoi parassiti di Nycteriibiidae del genere *Listropoda*. *Annali Igiene*, 1936, 46, 444-448.
- Dionisi A. : La malaria di alcuni specie di Pipistrelli. *Atti Soc. Studi Malar.*, 1899, 1, 133-173.
- Drew B. B., MacMillan B. : Seasonal Variation of *Polychromophilus melanipherus* (Sporozoa : Haemoproteidae) in the bent-winged bat *Miniopterus schreibersi* (Chiroptera) in New South Wales. *Parasitology*, 1970, 61, 161, 166.
- Eyles D. E., Dunn F. L., Liat L. B. : Blood parasites of Malaysian Bats. *Med. J. Malaya*, 1962, 17, 87-88.
- Garnham P. C. C. : Malaria Parasites and other Haemosporidia. *Blackwell Scientific Publications*, 1966, Oxford, 1114 p.
- Garnham P. C. C. : The zoogeography of *Polychromophilus* and description of a new species of a gregarine (*Lankesteria galliardi*). *Ann. Parasit. hum. comp.*, 1973, 48, 231-242.
- Garnham P. C. C., Lainson R., Shaw J. J. : A contribution to the Study of the Hematozoan parasites of Bats. A new mammalian haemoproteid *Polychromophilus deanei* n. sp. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 1971, 69, 119-125.
- Landau I. : Diversité des mécanismes assurant la pérennité de l'infection chez les Sporozoaires Coccidiomorphes. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1973, Série A, Zool. 77, 62 p.
- Landau I., Chabaud A. G. : Description de *Plasmodium cyclops* n. sp., parasite du Microchiroptère *Hipposideros cyclops* à Makokou (Gabon). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1978, 53, 247-253.
- Landau I., Miltgen F., Chabaud A. G. : Les différents types de gamétocytes chez les Hémosporidies de Mammifères. Corrélations avec la morphologie des schizontes tissulaires. Hypothèses sur l'évolution du groupe. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1976, 51, 175-187.
- Landau I., Rosin G., Miltgen F., Léger N., Mialhe E. : La schizogonie de *Polychromophilus* (Haemoproteidae) parasite cosmopolite de Microchiroptères. *C.R., Acad. Sci. Paris*, 1977, 285, 1311-1313.
- Mackerras J. : The Haematozoa of Australian Mammals. *Australian J. Zool.*, 1959, 7, 105-135.
- Mer G. G. et Goldblum N. : A haemosporidian of bats. *Nature, London*, 1947, 159, 444.
- Schingareff A. J. : Des hémosporidies des chauve-souris. *Arch. Sci. biol. St Petersburg*, 1906, 12, 182-189.
- Vassal J. J. : Sur un hématozoaire d'un Chiroptère. *Ann. Inst. Pasteur*, 1907, 21, 224-234.