**ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA SPERMIOGÈSE DE
ACANTHOBOTHRIUM FILICOLLE
VAR. *FILICOLLE* ZSCHOKKE, 1888**

(Cestoda, Tetraphyllidea, Onchobothriidae)

F. MOKHTAR-MAAMOURI*

RÉSUMÉ. La spermiogénèse du Tetraphyllidea Onchobothriidae *Acanthobothrium filicolle filicolle* que nous décrivons, ressemble dans son ensemble à celle connue chez d'autres Onchobothriidae. Mais dans ce travail nous prouvons que :

- le décalage longitudinal des axonèmes, observé dans le spermatozoïde mûr, est la conséquence d'un glissement de l'un d'entre eux dans le cytoplasme du gamète en voie de différenciation ;
- les corps basaux et leur racine ciliaire formés au début de la spermiogénèse persistent dans le corps spermatique ;
- le corps en crête marque l'extrémité proximale au niveau de laquelle se détache le spermatozoïde mûr.

L'origine des microtubules corticaux et de ceux plus internes, rangés en gouttière près de l'axonème du côté proximal, est discutée.

Electron microscopic study of spermiogenesis in *Acanthobothrium filicolle* var. *filicolle* Zschokke, 1888 (Cestoda, Tetraphyllidea, Onchobothriidae).

SUMMARY. The spermiogenesis of the Onchobothriidae Tetraphyllidea *A. filicolle filicolle* is similar to that of the other Onchobothriidae. In this study, it is proved that :

- the longitudinal displacement of the axonemes seen in the spermatozoon results from the sliding of one of the two axonemes during spermiogenesis.
- the basal bodies and their attached rootlets which appear in the early spermiogenesis are enclosed within the spermatozoon body.
- the crested like body indicates the extremity from which the spermatozoon detaches from residual cytoplasm.

The origin of cortical microtubules and the gutter-like arranged ones near the axoneme, is discussed.

* Laboratoire de Zoologie-Biologie animale, Faculté des Sciences, Campus Universitaire, Belvédère, Tunis, Tunisie.

Accepté le 12 février 1982

Dans un travail résumant les connaissances actuelles sur l'ultrastructure du spermatozoïde des Cestodes, Euzet, Swiderski et Mokhtar-Maamouri (1981) ont souligné l'importance de l'étude de la spermiogenèse, d'une part pour une meilleure compréhension de la structure du spermatozoïde de ces Plathelminthes et, d'autre part pour les informations que ces processus peuvent apporter pour les hypothèses de la phylogénie des Cestodes. Ainsi, par l'étude de la spermiogenèse, Mokhtar-Maamouri (1979) a démontré que le spermatozoïde à un axonème de *Phyllobothrium gracile* (Phyllidea, Phyllobothriidae) dérive du type ancestral à deux axonèmes par avortement précoce d'un des axonèmes.

Comme chez tous les Tetrphyllidea Onchobothriidae étudiés (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975), *Acanthobothrium filicollae* var. *filicollae* Zschokke, 1888 a un spermatozoïde à deux axonèmes décalés longitudinalement.

Dans cette étude nous apportons de nouveaux arguments pour expliquer la présence constante d'un seul axonème aux extrémités du spermatozoïde et le devenir des racines ciliaires et corps basaux qui apparaissent au début de la spermiogenèse.

PLANCHE I

FIG. 1. — Coupe transversale du bouton de différenciation (bd) montrant les corps basaux (cb) avec l'un des flagelles (Fl) en formation, la structure intercentriolaire discoïde (sd) et les microtubules corticaux. Même échelle qu'à la figure 3.

FIG. 2. — Coupe longitudinale de boutons de différenciation (bd). En haut de la micrographie : dépression apicale (dp), Microtubules corticaux (mt), corps intercentriolaire discoïde (sd) corps basaux (cb), alignés, perpendiculaires au grand axe des racines ciliaires (Rc). Boursoufflement (b) limitant le corps basal avant la poussée du flagelle. En bas de la micrographie, noter les microtubules (mt) sur le bord et à l'apex du bouton de différenciation (bd).

FIG. 3. — Bouton de différenciation (bd) montrant l'anneau de la membrane arquée (ama), les microtubules corticaux (mt), les corps basaux (cb) et les flagelles (Fl) en cours de rotation vers l'expansion cytoplasmique médiane (E) bordée de microtubules (mt). Spermatozoïdes en formation (Sp).

FIG. 4. — Coupe transversale de l'expansion médiane (E) avec microtubules corticaux (mt) et des flagelles (Fl) avant la fusion. Même échelle qu'à la figure 3.

FIG. 5. — Spermatide avec bouton de différenciation (bd). Racine ciliaire (Rc) montrant l'alternance de bandes claires et opaques traversées par des stries longitudinales. Corps intercentriolaire (sd) discoïde glissé entre les racines ciliaires (Rc) à la suite de la rotation des corps basaux (cb) et des flagelles (Fl). Épaississement en anneau (a) à la base du flagelle. À droite, flagelle (Fl) ayant effectué sa rotation de 90° vers l'expansion cytoplasmique (E) garni de Microtubules (mt). Axe de la racine ciliaire (Rc) dans le prolongement du corps basal (cb) et du flagelle (Fl) correspondant. Structure intermédiaire (Si) entre corps basal et axonème du flagelle. Amas de vésicule (av) et évagination du noyau (N).

FIG. 6. — Expansion cytoplasmique (E) et flagelles (Fl) en position parallèle de fusion. Racine ciliaire (Rc). Autour de la base du bouton de différenciation (bd), épaississement en anneau formant la membrane arquée (ma).

FIG. 7. — Coupe transversale de l'expansion cytoplasmique (E). Microtubules corticaux (mt) de part et d'autre des deux dépressions correspondant au sillon suivant lequel s'effectue la fusion. À gauche, section de la portion intermédiaire (Si), marquant le passage de la structure centriolaire (9 triplets) à la structure flagellaire (Fl) (9 doublets et un cylindre central), incluse dans le cytoplasme de l'expansion (E). À droite, la fusion n'a pas encore eu lieu. Épaississement de la paroi du sillon (flèche).

Matériel et techniques

Acanthobothrium filicolle var. *filicolle* est un parasite de l'intestin spiral du Sélacien hypotrème *Torpedo marmorata* Risso, 1810.

Ce Cestode étant euapolytique, seul les derniers segments du strobile et les proglottis à utérus non gravide, sont prélevés et préfixés au glutaraldehyde à 4 % dans un tampon cacodylate de sodium 0,1 M, pH 7,4 pendant environ 12 h. Le matériel est par la suite postfixé au tétroxyde d'osmium à 2 % pendant 1 h, puis deshydraté par une série croissante d'alcool éthylique. Après passage par l'oxyde de propylène, les échantillons sont inclus au mélange de Spurr (1969). Le contraste des coupes fines est accentué par la double coloration à l'acétate d'uranyle alcoolique et au citrate de plomb selon Reynolds (1963).

L'observation et les iconographies sont réalisées sur Zeiss EM 9A.

Résultats

La spermatogenèse de *A. filicolle filicolle* est du type classique en rosette décrit chez les Cestodes (Rybicka, 1966 ; Fatherston, 1971 ; Kazacos et Mackiewicz, 1972 ; Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975). Chaque spermatogonie aboutit, par une série de quatre divisions mitotiques suivie de la méiose, à une rosette de 64 spermatoïdes.

La spermiogenèse s'effectue à l'apex de chaque spermatide, vers l'extérieur du cyste, à l'opposé de la masse cytoplasmique centrale. Elle débute par un soulèvement apical de la membrane plasmique concomitant à la formation d'une couronne de microtubules corticaux qui poussent vers l'extérieur. A leur niveau, apparaît une légère invagination circulaire au centre de laquelle fait saillie une protubérance cytoplasmique en forme de bouton. A la base de ce bouton de différenciation, la membrane plasmique s'épaissit et forme un anneau qui, en coupe, correspond aux images désignées sous le terme de membrane arquée « arching membranes » (Rosario, 1964) ou « U-shaped regions » (Robinson et Bogitsh, 1978).

La suite du processus de la spermiogenèse se déroule en grande partie dans le bouton bordé d'une rangée de microtubules corticaux (fig. 1, 2, 3, 5, 6).

Au centre de la zone de différenciation se constituent, perpendiculairement à l'axe de la spermatide, deux corps basaux formant entre eux un angle plat, ce qui détermine un plan de symétrie dans la spermatide (fig. 2 et 23). Ces deux corps basaux ainsi alignés sont séparés par une structure opaque dont la longueur est à peu près égale à leur diamètre. Cette structure, en disque peu épais, apparaît sur les coupes comme une bande perpendiculaire à l'axe des corps basaux. Ces derniers soulèvent latéralement la membrane plasmique et déterminent, dans le bouton de différenciation, deux petites boursouflures diamétralement opposées (fig. 1, 2, et 24).

Chaque corps basal est surmonté par une racine ciliaire se présentant, en coupe, comme un triangle isocèle formé de bandes claires et de bandes opaques alternant

régulièrement (*fig. 2, 5, et 6*). Les bandes opaques sont composées par deux couches sombres séparées par une strie claire (*fig. 5*). De fines fibrilles parallèles, moyennement denses, parcourent perpendiculairement toutes les bandes. Ces bandes de même épaisseur, plus larges à la base au contact des corps basaux, se réduisent progressivement vers le noyau. La racine ciliaire, en réalité de forme conique, est constituée par l'empilement de disques opaques et clairs. Au début de la spermiogenèse, le grand axe de cette racine est perpendiculaire à celui du corps basal correspondant (*fig. 24*).

La phase suivante est caractérisée par le développement, à l'apex du bouton de différenciation, d'une évagination cytoplasmique orientée selon l'axe de la spermatide et donc initialement perpendiculaire aux corps basaux. Cette expansion est tapissée intérieurement par deux rangées de microtubules corticaux, situées de part et d'autre d'un plan de symétrie passant par l'axe des corps basaux (*fig. 2 et 3*).

En même temps, chaque corps basal induit l'organisation d'un flagelle qui croît en repoussant la membrane plasmique du bouton. Celle-ci, qui enveloppe le flagelle sur toute la longueur, constitue, à sa naissance, un léger épaississement en anneau (*fig. 3, 5, et 6*). Les deux flagelles et l'expansion cytoplasmique vont se développer en même temps (*fig. 3*). Par la suite, les deux corps basaux font une rotation de 90° vers l'axe de la spermatide entraînant dans leur mouvement les flagelles auxquels ils ont donné naissance (*fig. 25*). Les microtubules des corps basaux deviennent alors perpendiculaires aux bandes des racines ciliaires qui conservent leur position initiale (*fig. 5, 6 et 26*). Le disque intercentriolaire, observé au départ entre les corps basaux, garde sa structure mais on le retrouve au niveau de la base des racines ciliaires. Cela traduit un léger glissement de ces dernières (*fig. 5 et 6*).

Les flagelles, qui ont suivi la rotation des corps basaux, sont alors disposés parallèlement de part et d'autre de l'expansion cytoplasmique axiale (*fig. 5, 6 et 26*). Cette expansion présente, de chaque côté, une petite dépression, en gouttière longitudinale dont le fond présente quelques épaississements, et à l'intérieur de laquelle vient se loger un flagelle (*fig. 7*). Les deux rangées de microtubules corticaux sont situées de part et d'autre des deux gouttières.

Sur toute la surface de contact, la membrane du flagelle et celle de l'expansion se résorbent. Le reste de la membrane du flagelle persiste et se soude à celle de l'expansion sur les deux lèvres de la gouttière (*fig. 7*). Ainsi les axonèmes, inclus dans le cytoplasme de l'expansion sont situés près de la membrane plasmique. Les microtubules corticaux ne se rencontrent jamais entre l'axonème et cette membrane.

En même temps que se déroule cette fusion, le noyau subit d'importantes modifications. Il s'allonge et forme un peloton dans la spermatide (*fig. 8 et 9*). La chromatine devient très filamenteuse et, dans le nucléoplasme très clair, les filaments forment des paquets plus ou moins anastomosés. Il ne semble pas y avoir de formation nucléolaire typique. L'enveloppe nucléaire subsiste. Cependant, les pores ne se distinguent plus et l'espace intermembranaire est souvent très réduit.

Le noyau ainsi remanié, s'insinue par l'anneau de la membrane arquée, s'engage et progresse dans le cytoplasme de la zone de différenciation puis de l'expansion médiane (*fig. 9, 10, 11, 12 et 27*).

Sur les coupes longitudinales (*fig. 9 et 12*) et transversales (*fig. 10 et 11*), au niveau de la zone de différenciation, on n'observe alors qu'une seule racine ciliaire avec le corps basal et l'axonème correspondant.

En effet, après la fusion des flagelles avec l'expansion cytoplasmique, l'un des axonèmes, avec son corps basal et sa racine ciliaire, glisse à l'intérieur de l'expansion cytoplasmique, sur une longueur d'environ 20 μm , comme le montre la *figure 15*. Il en résulte une séparation nette entre la racine ciliaire qui est restée dans la zone de différenciation et celle qui s'est déplacée dans l'expansion cytoplasmique (*fig. 27*). Ce décalage longitudinal explique qu'il n'y ait, lors de la migration du noyau, qu'une seule racine ciliaire avec son corps basal et l'axonème correspondant au niveau du bouton de différenciation (*fig. 10, 11, 16, 17, 18 et 19*). Le noyau longe cette racine ciliaire, le corps basal et l'axonème, puis passe entre cet axonème et la racine ciliaire qui s'est déplacée. Il s'engage ainsi entre les deux axonèmes pour poursuivre sa progression vers l'extrémité distale (*fig. 12, 13, et 14*).

Lors de cette migration du noyau, nous avons observé dans le cytoplasme de la spermatide, près de la zone de différenciation, l'apparition d'organites plus ou moins sphériques. Ces organites d'origine golgienne, sont comparables aux granules pro-acrosomiens décrits lors de la spermiogenèse d'autres animaux. Les tests histochemiques de Thiery (1967) et de Thiery et Rambourg (1974) ont révélé qu'ils réagissent comme une substance de nature mucopolysaccharidique. De grosses mitochondries à crêtes bien développées et à matrice peu dense, sont regroupées près des ensembles golgiens. Cette disposition des mitochondries annonce la fin de la spermiogenèse.

PLANCHE II

FIG. 8. — Coupes du noyau (N) pendant la phase d'élongation avec nucléoplasme clair et chromatine (Ch) en faisceaux. Racine ciliaire (Rc) et noyau (N) près de la membrane arquée (am), Mitochondrie (M). Coupes transversales de spermatozoïdes en formation (1, 2, 3).

1 — Coupe au niveau de la structure intermédiaire entre le corps basal et l'axonème avec le noyau et les microtubules corticaux.

2 — Axonème, noyau et microtubules corticaux.

3 — Axonème et microtubules corticaux.

FIG. 9. — Noyau (N) en phase d'élongation et boutons de différenciation montrant une seule racine ciliaire (Rc). Membrane arquée (ma), Axonème (ax) et mitochondries (M).

FIG. 10. — Coupe transversale du bouton de différenciation (bd) entouré par la membrane arquée (ma). Noter la disposition des microtubules corticaux (mt). Noyau (N) et racine ciliaire (rc). Même échelle qu'à la figure 12.

FIG. 11. — Coupe du bouton de différenciation passant par les bords de la membrane arquée (ma) avec la racine ciliaire (Rc), le noyau (N) et des microtubules corticaux (flèche). Même échelle qu'à la figure 12.

FIG. 12. — Coupe longitudinale du bouton de différenciation avec membrane arquée (ma). Noyau (N) allongé migrant le long de la racine ciliaire (Rc), du corps basal (cb), de la structure intermédiaire (Si) et de l'axonème (ax).

FIG. 13. — Coupe longitudinale montrant le noyau (N) entre deux axonèmes (ax) au-delà de la racine ciliaire (Rc) de l'axonème qui a glissé dans l'expansion cytoplasmique.

FIG. 14. — Portion de testicule avec spermatozoïdes en formation (Sp). Migration du noyau (N). Noter les différentes distances entre la position de l'extrémité effilée du noyau (N) et la racine ciliaire (Rc) de l'axonème qui a glissé dans l'expansion cytoplasmique. À droite, expansion cytoplasmique (E) et flagelle (Fl) avant la fusion.

Les organites comparables aux granules pro-acrosomiens forment alors une masse de matériel dense qui, dans la zone de différenciation, s'allonge en un corps cylindrique (*fig. 20*).

De la zone de différenciation très étirée et amincie, ce corps migre dans la région proximale contenant un axonème et des microtubules en décrivant autour de l'ensemble une course hélicoïdale (*fig. 20 et 28*). En coupe transversale, il se présente comme un triangle isocèle dont le sommet, creusé d'une minuscule vésicule claire, soulève la membrane plasmique et détermine la formation d'une crête latérale (*fig. 21*).

Ce « corps en crête » n'a jamais été observé sur les coupes transversales contenant le noyau, ni sur celles comprenant deux axonèmes. Il se rencontre uniquement sur les coupes montrant un axonème et des microtubules rangés en demi-cercle (*fig. 21*). Nous en concluons que la migration de ce corps particulier se limite à la portion proximale de l'expansion cytoplasmique contenant un seul axonème. A l'extrémité, le corps forme en arrière de l'axonème et des microtubules, un petit repli (*fig. 22*). C'est probablement à ce niveau que s'est réalisé le détachement du spermatozoïde. La migration du corps en crête provoque un étirement supplémentaire qui, en amincissant encore cette région crée, au niveau de la membrane arquée, une zone de moindre résistance. A la suite des tractions effectuées par les mouvements du spermatozoïde, il se produit une rupture et le spermatozoïde se trouve ainsi libéré du cytoplasme résiduel.

PLANCHE III

FIG. 15. — Coupe longitudinale d'un spermatozoïde en voie de différenciation. Bouton de différenciation (bd) avec membrane arquée (ma) et l'une des racines ciliaires (Rc1), l'autre (Rc2) ayant glissé dans le cytoplasme de l'expansion. Noyau (N) et mitochondrie (M). I et II : région proximale à un axonème, III : région à 2 axonèmes.

FIG. 16. — Coupes transversales du spermatozoïde en formation au niveau a, b, c de la figure 15.
a) un axonème et 2 rangées de microtubules corticaux.
b) un axonème, une structure intermédiaire (9 doublets) et 2 rangées de microtubules corticaux.
c) deux axonèmes et 2 rangées de microtubules corticaux.

FIG. 17. — Détail de la région I de la figure 15. Bouton de différenciation (bd) avec racine ciliaire (Rc) et microtubules (flèche) près de la membrane arquée (ma). Microtubules (mt) de l'expansion cytoplasmique.

FIG. 18. — Détail de la région II de la figure 15. Noter la continuité des microtubules (mt) montrant qu'il s'agit du même spermatozoïde. Axonème (ax).

FIG. 19. — Détail de la région III de la figure 15. Montrant la racine ciliaire (Rc) de l'axonème (ax2) qui a glissé dans le cytoplasme de l'expansion médiane. ax1 : axonème dont la racine ciliaire est resté au niveau du bouton de différenciation.

FIG. 20. — Migration du corps en crête (ct) à la fin de la spermiogénèse. Noter l'amincissement du bouton de différenciation (bd) et l'enroulement hélicoïdal du corps en crête (ct et flèches) autour de l'axonème et des microtubules (mt). Mitochondries (M). Spermatozoïdes (Sp).

FIG. 21. — Coupe transversale de l'extrémité proximale du spermatozoïde avec les microtubules (mt) rangés en gouttières près de l'axonème (ax) et le corps en crête (ct).

FIG. 22. — Coupe transversale au niveau de la pointe proximale du spermatozoïde montrant la boucle terminale du corps en crête (ct).

Ultrastructure du spermatozoïde

Le spermatozoïde mûr de *Acanthobothrium filicolle filicolle*, long (250 μm environ) et mince, est effilé aux extrémités. La région distale est occupée par le noyau qui se présente sous la forme d'un cordon compact d'environ 30 μm de longueur. Cette région nucléaire est légèrement plus large que le reste du corps spermatique qui apparaît comme un filament sensiblement d'égale épaisseur. La région proximale est caractérisée par la présence du corps hélicoïdal en crête (fig. 29).

Des microtubules corticaux, à course hélicoïdale parcourent le spermatozoïde sur toute sa longueur. De même épaisseur et généralement équidistants, leur arrangement est, cependant, variable :

— Dans la partie à deux axonèmes, les microtubules, en deux rangées de 5 à 7 unités, sont disposés sous la membrane plasmique, de part et d'autre d'un plan de symétrie passant par l'axe des axonèmes (fig. 29 V et VI).

— Dans la portion à un axonème, au niveau de l'extrémité distale du noyau, les deux rangées de microtubules se rejoignent et, toujours corticaux, achèvent leur course à différentes distances de la pointe du spermatozoïde (fig. 29 I).

— Dans la région proximale, la disparition d'un des axonèmes et l'apparition du corps en crête entraînent une réorganisation des microtubules qui forment alors un alignement régulier en gouttière près de l'axonème restant. Plus internes, ces microtubules sont en nombre constant (11) sauf à l'extrémité (fig. 29 VIII à X).

PLANCHE IV

FIG. 23 à 28. — Schéma des principales étapes de la spermiogenèse de *A. filicolle filicolle*.

FIG. 23. — Bouton de différenciation (bd) avec membrane arquée (ma). Corps basaux, Racine ciliaire et corps intercentriolaire (ci).

FIG. 24. — Induction des flagelles (Fl) et formation de l'expansion cytoplasmique médiane (E). Axe des Racines ciliaires perpendiculaires à celui des corps basaux.

FIG. 25. — Rotation des flagelles (Fl) vers l'expansion médiane (E).

FIG. 26. — Flagelles (Fl) et expansion médiane (E) en position parallèle avant la fusion. Axe des racines ciliaire (Rc) dans le prolongement de celui des corps basaux (Cb). Corps intercentriolaire entre les racines ciliaires.

FIG. 27. — Glissement de l'un des axonèmes (Ax2) avec son corps basal et sa racine ciliaire (Rc2). L'autre axonème (Ax1) ayant sa racine ciliaire (Rc1) au niveau du bouton de différenciation. Noyau (N) allongé migrant dans le cytoplasme de l'expansion médiane.

FIG. 28. — Migration du corps en crête (Ct) autour de l'axonème (Ax1) dans la région proximale du spermatozoïde en formation.

FIG. 29. — Reconstitution du spermatozoïde de *A. filicolle filicolle* d'après des coupes transversales observées dans les canaux séminifères.

I à IV — Portion distale nucléée.

I à IV — Portion distale nucléée.

V à VI — Région à deux axonèmes et deux rangées de microtubules.

VII-XIII — Portion proximale à un axonème se terminant par le corps en crête.

Le corps en crête, caractéristique de la région proximale, a une course hélicoïdale autour de l'axonème et de la rangée de microtubules.

Le cytoplasme, riche en glycogène, est plus abondant dans la région à deux axonèmes.

Les axonèmes, comprenant chacun un cylindre central, 9 doublets périphériques et 9 rayons, sont bâtis sur le type $9 + 1$ des Plathelminthes. Ils sont décalés longitudinalement l'un par rapport à l'autre, ce qui explique la présence d'un seul axonème aux extrémités du spermatozoïde. Le décalage, dont nous avons décrit l'apparition au cours de la spermiogenèse, est bien marqué dans le spermatozoïde mûr. Les deux axonèmes ont, eux aussi, une course hélicoïdale. En coupe longitudinale, ils se présentent sous la forme d'une torsade régulièrement spiralee.

Discussion

Les résultats de cette étude montrent que la spermiogenèse de *A. filicollis filicollis* peut se caractériser par les phases suivantes :

- 1 — Formation du bouton de différenciation avec un épaississement proximal en anneau donnant en coupe les membranes arquées et apparition d'un corps intercentriolaire flanqué de deux corps basaux.
- 2 — Induction de deux flagelles et formation d'une expansion cytoplasmique borcée de deux rangées de microtubules.
- 3 — Rotation des flagelles et fusion latérale avec l'expansion cytoplasmique.
- 4 — Glissement d'un des axonèmes avec son corps basal et sa racine ciliaire à l'intérieur de l'expansion cytoplasmique.
- 5 — Élongation et migration du noyau jusqu'à l'extrémité distale du spermatozoïde en voie de différenciation.
- 6 — Formation du corps en crête enroulé en spirale autour de la région proximale.

Dans ses grandes lignes, ce schéma de la spermiogenèse existe chez tous les Tetraphyllidea Onchobothriidae étudiés (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975). Une différenciation comparable a été décrite par Mokhtar-Maamouri (1979) chez un Phyllobothriidae dont le spermatozoïde est à un seul axonème.

Chez le Pseudophyllidea, *Bothriocephalus clavibothrium*, Swiderski et Mokhtar-Maamouri (1980) ont mentionné les mêmes phases de différenciation à l'exception du glissement des axonèmes et du corps en crête non observé chez cette espèce.

Bien que nos connaissances sur la spermiogenèse se limitent encore à quelques espèces, on est tenté de penser que ce mode de différenciation est le même chez tous les Cestodes. Mais cette hypothèse demande à être vérifiée par l'étude de la spermiogenèse d'autres espèces appartenant à des ordres où elle est inconnue ou insuffisamment décrite.

D'après leurs études sur l'ultrastructure du spermatozoïde à deux axonèmes, les auteurs (Bonsdorff et Telkkä, 1965 ; Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975 ; Swider-

ski, 1976 ; Swiderski et Mokhtar-Maamouri, 1980 ; Euzet et coll., 1981) ont rapporté que chez ces Cestodes, les extrémités effilées de ce gamète sont toujours à un seul axonème.

Le présent travail confirme ces observations et prouve que le décalage des axonèmes débute, au cours de la spermiogenèse, avant même la migration du noyau. L'un des axonèmes glisse à l'intérieur de l'expansion cytoplasmique avec son corps basal et sa racine ciliaire. Le second demeure implanté dans le bouton de différenciation jusqu'à la fin de la spermiogenèse. Ce déplacement, assez important, crée, entre les deux axonèmes, un décalage longitudinal qui persiste dans le spermatozoïde mûr. Celui-ci montre alors un seul axonème aux extrémités apicale et distale. Il semble ainsi que chaque axonème forme un ensemble indissociable avec son corps basal et sa racine ciliaire. Cependant, le devenir du corps intercentriolaire demeure énigmatique. Ce corps apparaissant entre les deux corps basaux, au début de la spermiogenèse, puis entre les deux racines ciliaires après la rotation des flagelles, n'est plus visible après le phénomène de glissement de l'un des axonèmes.

L'arrangement en gouttière des microtubules près de l'axonème a déjà été signalé chez les Onchobothriidae. Cependant, les auteurs (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975) avaient, avec doute, situé cette structure près de l'extrémité distale « en avant » du noyau. L'étude détaillée de la spermiogenèse d'un autre Onchobothriidae, *A. filicollis filicollis* permet de montrer que cet arrangement particulier des microtubules marque l'extrémité proximale du spermatozoïde, c'est-à-dire opposée à celle occupée par le noyau que nous considérons comme distale.

Cette disposition des microtubules a été décrite (Mokhtar-Maamouri, 1979) chez un Phyllobothriidae *Phyllobothrium gracile*. Chez un autre Phyllobothriidae, *Echeneibothrium beauchampi*, Mokhtar-Maamouri et Swiderski (1976) ont noté que les microtubules corticaux sont différents de ceux disposés en gouttière. Cela nous amène à penser que ces deux types de microtubules n'ont peut-être pas la même origine. Il est probable que chez les autres Tetracophyllidae il en est de même bien que les microtubules ne diffèrent que par leur position corticale ou interne et par leur arrangement. Les microtubules corticaux dériveraient de ceux de l'expansion cytoplasmique tandis que les internes proviendraient de microtubules formés au niveau du bouton de différenciation.

Le fait que l'extrémité proximale du spermatozoïde libre se termine par une boucle du corps en crête avec très peu de cytoplasme nous permet de penser que le bouton de différenciation fini par faire partie du corps spermatique. Le corps basal et la racine ciliaire de l'axonème qui y sont restés ancrés sont ainsi inclus dans le spermatozoïde. Dans ces conditions, le spermatozoïde mûr ne peut se détacher qu'au niveau de l'anneau formé par l'épaississement de la membrane plasmique à la base du bouton de différenciation.

La fin de la spermiogenèse est marquée par la formation et la migration du corps en crête qui s'enroule autour de l'axonème dont la racine ciliaire et le corps basal sont demeurés sur place dans le bouton de différenciation. Ce corps en crête indique l'extrémité effilée où le spermatozoïde se détache du cytoplasme résiduel.

Le corps hélicoïdal en crête qui fait l'unité des Tetrphyllidea, a été décrit chez les Onchobothriidae et les Phyllobothriidae (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975 ; 1976 ; Mokhtar-Maamouri, 1979). Mais si cette structure, par son origine golgienne, est comparable à un acrosome elle ne semble pas jouer le même rôle. En effet, lors de la fécondation chez *Acanthobothrium filicollae*, tout le contenu du spermatozoïde passe dans l'ovule et le corps en crête retrouvé dans le cytoplasme ovulaire puis dans le corps de rejet ne paraît pas avoir subi de modification (Mokhtar-Maamouri, 1980).

BIBLIOGRAPHIE

- BONSDORFF C. H., TELKKÄ A. : The spermatozoon flagella in *Diphyllbothrium latum* (fish tapeworm). *Z. Zellforsch.*, 1965, 66, 643-648.
- EUZET L., SWIDERSKI Z., MOKHTAR-MAAMOURI F. : Ultrastructure comparée du spermatozoïde des Cestodes. Relations avec la phylogénèse. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1981, 56, 247-259.
- FEATHERSTON D. W. : *Taenia hydatigena* : III. Light and electron microscope study of spermatogenesis. *Z. Parasitkde*, 1971, 37, 148-168.
- KAZAKOS K., MACKIEWICZ J. S. : Spermatogenesis in *Hunterella nodulosa* (Cestoidea, caryophyllidea). *Z. Parasitkde*, 1972, 38, 26-31.
- MOKHTAR-MAAMOURI F. : Étude en microscopie électronique de la spermiogénèse et du spermatozoïde de *Phyllobothrium gracile* Wedl, 1855 (Cestoda Tetrphyllidea, Phyllobothriidae). *Z. Parasitkde*, 1979, 59, 245-258.
- MOKHTAR-MAAMOURI F. : Particularités des processus de la fécondation chez *Acanthobothrium filicollae* Zschokke, 1888 (Cestoda, Tetrphyllidea, Onchobothriidae). *Arch. Inst. Pasteur (Tunis)*, 1980, 57, 191-205.
- MOKHTAR-MAAMOURI F., SWIDERSKI Z. : Étude en microscopie électronique de la spermatogénèse de deux Cestodes *Acanthobothrium filicollae benedenii* Loennberg, 1889 et *Onchobothrium uncinatum* (Rud., 1819) (Cestoda Tetrphyllidea, Onchobothriidae). *Z. Parasitkde*, 1975, 47, 269-281.
- MOKHTAR-MAAMOURI F., SWIDERSKI Z. : Ultrastructure du spermatozoïde d'un Cestode Tetrphyllidea, Phyllobothriidae *Echeneibothrium beauchampi* Ezet, 1959. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1976, 51, 673-674.
- MOKHTAR-MAAMOURI F., SWIDERSKI Z. : Étude de la spermatogénèse de *Bothriocephalus clavithrium* Ariola, 1899 (Cestoda : Pseudophyllidea). *Arch. Inst. Pasteur (Tunis)*, 1980, 57, 323-347.
- REYNOLDS E. S. : The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 1963, 17, 208-212.
- ROSARIO B. : An electron microscope study of spermatogenesis in Cestodes. *J. Ultrastruct. Res.*, 1964, 11, 412-427.
- RYBICKA K. : Embryogenesis in Cestodes. *Adv. Parasitol.*, 1966, 4, 107-186.
- SPURR A. R. : A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.*, 1969, 26, 31-43.
- SWIDERSKI Z. : Fine structure of the spermatozoon of *Lacystorhynchius tenuis* Cestoda, Trypanorhyncha). *Proc. 6th Europ. Congr. Electr. Microsc. Jerusalem*, 2, 1976, 309-310.