

**ASCOPHRYS RODOR (CAMPILLO ET DEROUX)  
PARASITE DE LA CREVETTE ROSE *P. SERRATUS*  
EN ELEVAGE**

par G. DEROUX, A. CAMPILLO et Ph. C. BRADBURY

**Summary.**

A disease whose severity seems directly bound to conditions of cultivation can cause a heavy mortality in the common prawn *Palaemon serratus* (PENNANT) at molting. The causative agent, *Ascophrys odor* CAMPILLO and DEROUX, 1974, is a ciliate, a common external parasite whose life cycle is adapted to the molting cycle of the shrimp.

The principal factors favorable to the development of the parasite were studied : age of the hoste, water temperature, numbers of shrimp as a function of the quantity of water and its renewal.

The species *Ascophrys odor*, although related to the Conidophryidae, KIRBY, 1941 (1936) has significant differences <sup>(1)</sup> in its ethology (it feeds on the exoskeleton without penetrating to its hosts' tissues) <sup>(2)</sup>, in its vegetative multiplication (tomitogenesis combines the cortical multiplication of infraciliary anlagen by a classic pattern of bipartition and a cellular segmentation intermediate between budding and palintomy).

The cytoplasmic and cortical structure of the migratory infective forms (tomites) relate *Ascophrys* not only to the Conidophryidae but also to the genus *Askoella* FENCHEL, 1965 and probably to the Apostomatida.

**Introduction.**

Les élevages de Crustacés marins en captivité sont souvent accompagnés de maladies à caractères épidémiques, notamment lorsqu'on réalise des concentrations de populations supérieures à celles que l'on rencontre habituellement dans la nature, ou bien lorsque les meilleures conditions d'oxygénation et de renouvellement de l'eau dans les installations n'ont pu être réalisées.

On peut admettre que des parasites, ou des agents responsables de maladies bactériennes, existant en faible quantité dans le milieu naturel de ces Crustacés, trouvent chez ces mêmes hôtes, placés en captivité, les conditions favorables à leur plein épanouissement.

Le parasitisme de Crustacés marins par des Ciliés a été souvent signalé. C.J. SINDERMANN (1970), V. SPRAGUE et J. COUCH (1971) ont dressé une liste des principaux ciliés connus à ce jour, parasites, hyperparasites ou commensaux de Crustacés Décapodes. Parmi les genres de ciliés dangereux pour

l'hôte, citons : *Anophrys* (COHN, 1866), *Synophrya* (CHATTON et LWOFF, 1926), *Terebrospira* (DEBAISIEUX, 1960).

La présente note a pour but de décrire un cilié d'un genre nouveau parasite de la crevette rose *Palaemon serratus* maintenue en captivité.

### **Description de la maladie.**

#### **Manifestations externes.**

A plusieurs reprises, des femelles grainées de *Palaemon serratus*, placées dans des bacs insuffisamment alimentés en eau de mer courante ou dans des cristallisoirs mal oxygénés, ont présenté au bout de quelque temps des taches brunes sur la carapace (probablement le brown-point décrit par REEVE, 1969 et FORSTER, 1970) ainsi que de nombreuses petites taches blanchâtres sur la cuticule. Aucun des individus n'a survécu après la mue, les Crustacés n'arrivant pas à se débarrasser de leur exuvie. D'autres lots de crevettes placés dans de meilleures conditions, présentaient peu de taches brunes sur la carapace, et aucune tache blanchâtre sur la cuticule. Lors de la mue, une très faible mortalité était enregistrée.

Dans les conditions normales, l'exosquelette des crevettes se ramollit juste avant la mue, ce qui facilite l'exuviation. En captivité, dans les conditions défavorables décrites plus haut, le ramollissement de la carapace est plus accentué ; la cuticule devient rugueuse au toucher, et se déchire facilement. L'observation macroscopique nous montre d'innombrables points blancs sur l'exosquelette. Tous ces symptômes sont différents de ceux décrits par REEVE sous le nom de « White point ».

La cuticule de l'écaille antennaire d'une telle crevette prête à muer nous montre, au microscope, d'innombrables kystes circulaires aplatis (fig. 1 A) de tailles variables (de 35 à 50  $\mu$ ). Ce sont des cercles concentriques adhérant fortement à la cuticule. Des cicatrices vides et rondes se voient également, correspondant à des ciliés enkystés dégénérés. Mêlés à ces cercles aplatis, d'autres kystes se dressent sous forme d'asques (fig. 1 B) ; leur base d'insertion conserve le contour des kystes circulaires. Certains sont remplis d'une masse indivise, d'autres présentent des cloisonnements superficiels. En fin d'évolution, de petits organismes ciliés nagent à l'intérieur de l'asque, dont ils s'échappent par une déchirure latérale (fig. 1 C). C'est le stade « tomite » du cycle, c'est-à-dire la forme infestante.

Les asques se dressent perpendiculairement à la cuticule. Lorsqu'ils sont nombreux, ils donnent à la carapace sa couleur blanchâtre. Leur taille peut varier de 50 à 300  $\mu$ .

La répartition des kystes et des asques sur la cuticule est inégale. C'est au niveau de la partie antérieure du céphalothorax que leur densité est maximale. Dans certains cas, les branchies sont également parasitées.

#### **Degré d'infestation par le cilié en fonction des stades d'intermue.**

##### *Matériel.*

Afin d'étudier les conditions de propagation du Cilié, nous avons effectué nos observations sur des lots de crevettes d'origines différentes.

a) Crevettes adultes immédiatement observées après leur capture en mer (âgées de 2 à 3 ans ; longueur du céphalothorax, rostre inclus, comprise entre 35 et 45 mm).

b) Crevettes adultes provenant de captures, observées après deux semaines de captivité, et âgées également de 2 à 3 ans.

c) Crevettes d'élevage, âgées de 2 à 15 mois.

Afin d'évaluer la densité de kystes et d'asques au  $\text{mm}^2$  sur la cuticule, nous avons utilisé l'écaille antennaire ou les uropodes. De cette façon, nous avons pu déterminer le degré d'infestation par les Ciliés, en fonction des stades d'intermue de la crevette. Pour définir ces derniers, nous nous sommes servis des données de C. TCHERNIGOVITZEFF (1959) : sécrétion post-exuviale du tégument (stades A, B1 et B2), phase de repos (stade C) et préparation de la mue (stades D0, D1', D1'', D1''' et D2). La sécrétion de la couche préexuviale de la cuticule se produit entre D1''' et D2. Les stades d'évolution

des kystes étant identiques en B1 et B2, nous avons regroupé ces deux stades. Nous avons donc utilisé les stades suivants : A, B, C, D0, D1', D1'', D1''', D2.

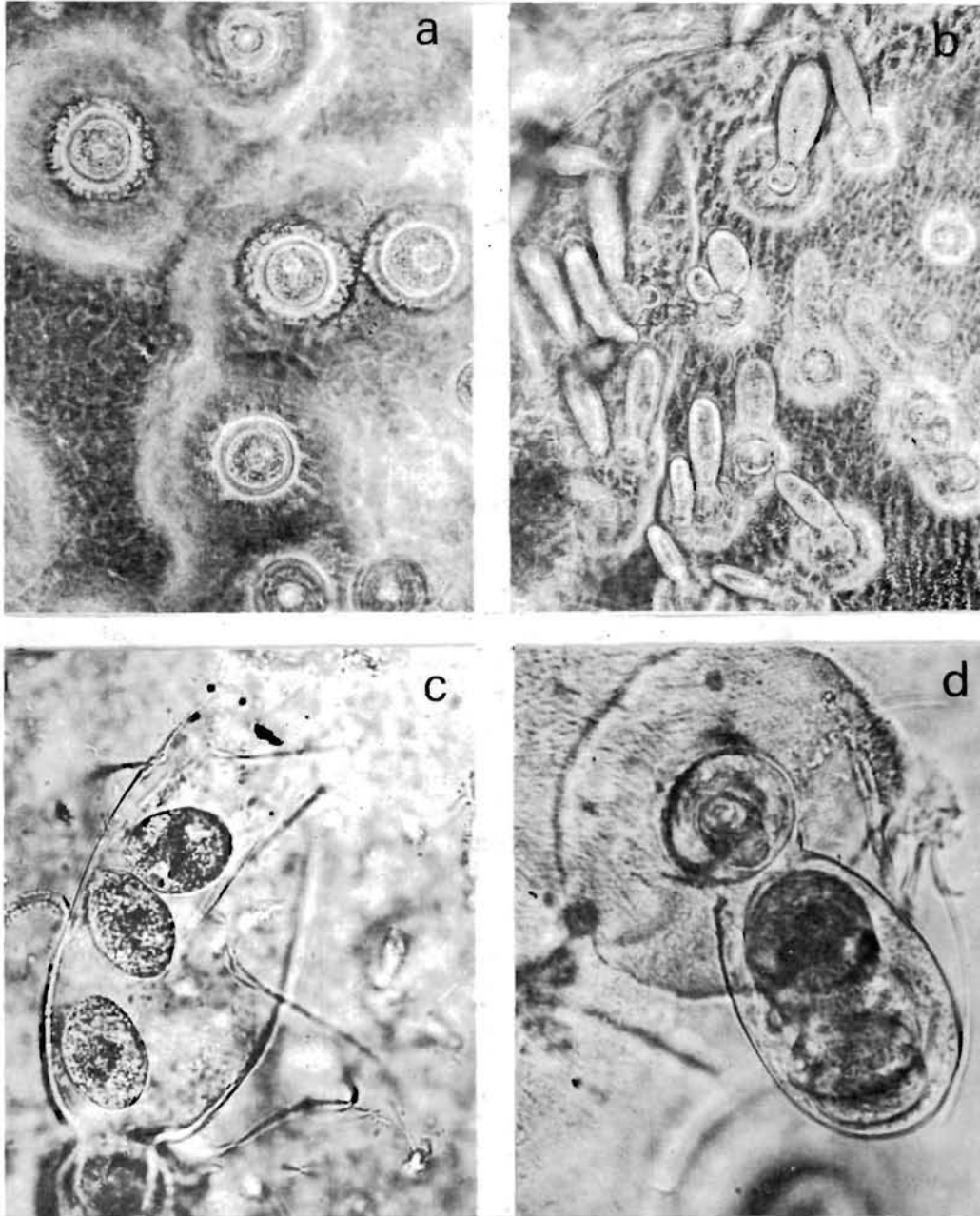


FIG. 1. — a) *Kystes fixés sur la cuticule*; b) *asques*; c) *tomites nageurs sortant de l'asque*; d) *fixation du cilié peu avant la mue* (la croissance de l'asque est réduite; 4 tomites à l'intérieur).

*Premiers résultats obtenus.*

a) *Crevettes provenant directement du milieu naturel.*

Nos observations ont porté sur 197 crevettes capturées durant les mois de décembre 1973, janvier,

février et mars 1974. 34 % des crevettes observées à tous les stades d'intermue possèdent des kystes sur leurs écailles antennaires, mais en très faible densité : de 0,03 à 0,3 au mm<sup>2</sup>. Aux stades D1''' et D2, on observe, dans 10 % des cas, la formation d'asques de petite taille, sans division du noyau à l'intérieur. Les kystes circulaires apparaissent à partir du stade B. Jusqu'à présent, nous n'en avons pas observé, sur des crevettes au stade A. On constate que les kystes développent autour d'eux une zone vaguement circulaire, correspondant à une attaque de l'épicuticule. Le diamètre de cette zone augmente progressivement du stade C au stade D1''', si les conditions sont favorables pour le Cilié.

*b) Crevettes maintenues en captivité.*

Deux lots de 25 crevettes provenant directement du milieu naturel ont été placés en novembre 1973 dans des bacs de 50 litres faiblement alimentés en eau de mer courante (débit de l'ordre de 20 litres à l'heure) et à température ambiante (10 à 12°).

Deux semaines après, nous constatons que la densité de kystes a augmenté très nettement, et la mortalité apparaît lors de la mue. Le tableau 1 montre l'évolution de la densité des kystes et asques en fonction des stades d'intermue. Nous remarquons que le nombre de kystes au mm<sup>2</sup> augmente au cours

| Stade intermue | Nombre observations | Crevettes avec kystes % | Crevettes avec asques % | Nombre kystes/mm <sup>2</sup> | Nombre asques/mm <sup>2</sup> |
|----------------|---------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| A              | 3                   | 75                      | 0                       | 0,1                           | 0                             |
| B              | 4                   | 100                     | 0                       | 0,4                           | 0                             |
| C              | 11                  | 100                     | 0                       | 0,4                           | 0                             |
| D0             | 12                  | 100                     | 0                       | 2                             | 0                             |
| D1'            | 7                   | 100                     | 0                       | 3                             | 0                             |
| D1''           | 0                   |                         |                         |                               |                               |
| D1'''          | 7                   | 100                     | 100                     | 7                             | 6,3                           |
| D2             | 6                   | 100                     | 100                     | 3,5                           | 7,9                           |

TABLE. 1. — *Crevettes adultes en captivité*. Pourcentage d'animaux parasités par les kystes et les asques. Evolution de l'infestation en fonction des stades d'intermue.

du cycle d'intermue. Au stade D2, ce nombre est inférieur à celui observé à D1'''. Ceci s'explique par le fait qu'au stade D2, la plupart des kystes ont développé leurs asques. La prolifération de ces derniers peut atteindre dans certains cas 400 pour une surface de l'écaille antennaire de 30 mm<sup>2</sup>, soit une densité de 13,3 au mm<sup>2</sup>. Dans ce cas, les tomites peuvent se fixer sur les branchies, limitant probablement les échanges respiratoires.

Le développement des asques et la libération des formes infestantes ne se manifestent qu'aux stades D1''' et D2, jamais avant. Le moment où la couche préexuviale se forme coïncide donc avec ce développement et semble l'accélérer. Les Ciliés qui se sont fixés avant le stade D1''' ont la possibilité d'accomplir un cycle normal, comprenant le kyste, l'asque et les tomites (leur nombre pouvant atteindre 50 par asque). Lorsque la fixation intervient après le stade D1''', les asques deviennent irréguliers, et le nombre de tomites formés est plus faible (fig. 1 D). Dans certains cas, les kystes circulaires produisent directement leurs tomites à l'intérieur de leur paroi cystique, sans croissance sous forme d'asque.

*c) Crevettes nées au laboratoire.*

Trois lots, A, B et C, de 50 crevettes chacun, toutes nées au laboratoire ont été placés dans des

bacs de 25 litres alimentés en eau de mer courante (25 l/h.) chauffée à 20°. Dans les conditions de l'expérience, la densité de kystes au mm<sup>2</sup> a été déterminée pour le lot A aux 90<sup>e</sup>, 120<sup>e</sup> et 192<sup>e</sup> jours ; pour le lot B au 222<sup>e</sup> jour, et pour le lot C, au 450<sup>e</sup> jour.

L'examen du tableau 2 nous montre que le nombre de kystes augmente régulièrement d'une part avec le temps, d'autre part avec le stade d'intermue. Au stade A, on peut déjà observer des kystes formés mais en très faible quantité. A partir des stades C ou D0, une aire concentrique plus claire les entoure. Lorsque ces derniers envahissent la totalité de la cuticule, celle-ci devient extrêmement molle, et la mortalité se manifeste. Elle apparaît surtout à la mue chez les femelles lorsqu'elles atteignent ou dépassent l'époque de leur première maturité sexuelle, c'est-à-dire à partir du 7<sup>e</sup> mois. Ceci se traduit par une réduction marquée du pourcentage de femelles dans les élevages.

| Stade Intermue | Nombre de kystes au mm <sup>2</sup> |         |                |          |                |          |                |          |                |          | Nombre d'asques au mm <sup>2</sup> |          |          |          |          |
|----------------|-------------------------------------|---------|----------------|----------|----------------|----------|----------------|----------|----------------|----------|------------------------------------|----------|----------|----------|----------|
|                | Lot A                               |         |                |          |                | Lot B    |                | Lot C    |                |          | Lot A                              |          |          | Lot B    | Lot C    |
|                | Nombre Observ.                      | Jour 90 | Nombre Observ. | Jour 120 | Nombre Observ. | Jour 192 | Nombre Observ. | Jour 222 | Nombre Observ. | Jour 450 | Jour 90                            | Jour 120 | Jour 192 | Jour 222 | Jour 450 |
| A              | 6                                   | 0       | 3              | 0,08     | 2              | 0,2      | 2              | 0,8      | 1              | 0        | 0                                  | 0        | 0        | 0        | 0        |
| B              | 2                                   | 0,1     | 3              | 0,7      | 1              | 5,8      | 3              | 8        | 5              | 10       | 0                                  | 0        | 0        | 0        | 0        |
| C              | 9                                   | 0,7     | 5              | 1,8      | 4              | 5,2      | 1              | 16       | 8              | 11       | 0                                  | 0        | 0        | 0        | 0        |
| D0             | 9                                   | 2,2     | 1              | 2        | 6              | 9,8      | 5              | 13       | 4              | 15       | 0                                  | 0        | 0        | 0        | 0        |
| D1'            | 2                                   | 3,8     | 3              | 3        | 2              | 12,5     | 1              | 18       | 3              | 18       | 0                                  | 0        | 0        | 0        | 0        |
| D1''           | 2                                   | 3,4     | 10             | 3,2      | 2              | 17       | 3              | 16       | 2              | 19       | 0                                  | 0        | 0        | 0        | 0        |
| D1'''          | 5                                   | 2,9     | 3              | 4,5      | 2              | 14,8     | 2              | 20       | 6              | 19       | 0,1                                | 0,4      | 2,7      | 4        | 3,1      |
| D2             | 3                                   | 1,6     | 4              | 3,8      | 2              | 8,3      | 4              | 18       | 1              | 20       | 1,2                                | 1        | 4        | 6,6      | 12       |
| Total Observ.  | 38                                  |         | 32             |          | 21             |          | 21             |          | 30             |          |                                    |          |          |          |          |

TABLE 2. — Evolution du nombre de kystes et d'asques au mm<sup>2</sup> en fonction du temps chez des Crevettes nées au laboratoire.

Le nombre de kystes et d'asques augmente en fonction de l'âge et cet accroissement peut s'expliquer par l'allongement du temps d'intermue, qui permet la fixation d'un plus grand nombre de formes infestantes. En effet, la durée d'intermue varie de 10 jours pour des crevettes âgées de 3 mois à 34 jours pour des crevettes âgées de 8 mois.

**Facteurs influençant le développement des kystes.**

Deux facteurs ont retenu notre attention.

a) *Température.*

Deux lots I et II de 50 post-larves nées le 5/6/73, placés dans des bacs de 50 litres, ont été soumis à deux températures différentes : t° ambiante (10 à 15 °C) et t° constante de 20 °C. Le débit de l'eau a été de 30 litres/heure.

Sept mois après, nous avons examiné les écailles antennaires des survivants du lot I (40) et du lot II (22) (tabl. 3).

Le degré d'infestation par le Cilié et la formation des asques sont plus rapides à 20 °C qu'à la température ambiante.

b) *Densité de crevettes au litre.*

Deux lots III et IV de post-larves nées au laboratoire le 19/9/73 ont été placés dans des bacs de volume différent (respectivement 25 et 1400 l). Dans les deux cas, nous avons utilisé un même débit

| Stade intermue | Lot I<br>(t° ambiante) |                                  |                                  | Lot II<br>(t° = 20 — 22 °C) |                                  |                                  |
|----------------|------------------------|----------------------------------|----------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
|                | Nombre observé         | Nombre kystes au mm <sup>2</sup> | Nombre asques au mm <sup>2</sup> | Nombre observé              | Nombre kystes au mm <sup>2</sup> | Nombre asques au mm <sup>2</sup> |
| A              | 2                      | 0,4                              |                                  | 2                           | 0,8                              |                                  |
| B              | 7                      | 1,2                              |                                  | 3                           | 8                                |                                  |
| C              | 8                      | 2                                |                                  | 2                           | 16                               |                                  |
| D0             | 11                     | 2,8                              |                                  | 5                           | 13                               |                                  |
| D1'            | 2                      | 6,8                              |                                  | 1                           | 18                               |                                  |
| D1''           | 4                      | 5,2                              |                                  | 3                           | 16                               |                                  |
| D1'''          | 1                      | 5,6                              | 1,2                              | 2                           | 20                               | 2,5                              |
| D2             | 5                      | 7,6                              | 1,2                              | 4                           | 18                               | 6,5                              |

TABL. 3. — Evolution du nombre de kystes et d'asques au mm<sup>2</sup> en fonction de la température.

d'eau de 30 l/h et une même température de 20 °C. Le lot III comprenait 50 post-larves (2 au litre) et le lot IV, 800 (0,6 au litre).

Le tableau 4 donne, au 160<sup>e</sup> jour, le nombre de kystes et d'asques sur les écailles antennaires de chacun des deux lots. (24 observations pour le lot III, 29 pour le lot IV). Les crevettes du lot IV présentent un degré d'infestation nettement inférieur à celles du lot III. Dans les deux cas, l'enkystement

| Stade intermue | Lot III<br>(0,6 crevettes/litre) |                                  |                                  | Lot IV<br>(2 crevettes/litre) |                                  |                                  |
|----------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
|                | Nombre observé                   | Nombre kystes au mm <sup>2</sup> | Nombre asques au mm <sup>2</sup> | Nombre observé                | Nombre kystes au mm <sup>2</sup> | Nombre asques au mm <sup>2</sup> |
| A              | 0                                | 0                                |                                  | 4                             | 0,08                             |                                  |
| B              | 0                                | 0                                |                                  | 3                             | 0,3                              |                                  |
| C              | 6                                | 0                                |                                  | 5                             | 1,8                              |                                  |
| D0             | 9                                | 0,01                             |                                  | 1                             | 2                                |                                  |
| D1'            | 4                                | 0                                |                                  | 3                             | 3                                |                                  |
| D1''           | 3                                | 0,04                             |                                  | 10                            | 3,2                              |                                  |
| D1'''          | 3                                | 0                                | 0,04                             | 3                             | 4,5                              | 0,4                              |
| D2             | 5                                | 0                                | 0                                | 4                             | 3,8                              | 1                                |

TABL. 4. — Evolution du nombre de kystes et d'asques au mm<sup>2</sup> en fonction de la densité de crevettes au litre.

des formes infestantes croît progressivement du stade d'intermue A au stade d'intermue D2. Les crevettes du lot IV ne présentaient pratiquement pas de Ciliés sur leur écaille antennaire au 140<sup>e</sup> jour (maximum de 0,03 kystes/mm<sup>2</sup> au stade D1''). Les asques formés sur les écailles antennaires du lot III comportaient, au stade D2 des tomites : ces derniers n'ont pas été observés dans les asques du lot IV.

### Le Cilié parasite.

L'examen des crevettes, dans les conditions qui ont été rapportées ici, met en évidence plusieurs phases distinctes d'un polymorphisme, classique dans son principe, fréquent chez de nombreux Protistes parasites externes. Après la description sommaire du cycle complet (A. CAMPILLO et G. DEROUX, 1974), nous nous bornerons à l'étude des stades nécessaires à l'identification systématique de cette espèce, sans exclure la possibilité de lacunes importantes dues à la limitation provisoire des circonstances de notre exploration (saison, situation écologique, etc.).

### Matériel et méthodes.

Nous avons traité ces échantillons par trois procédés.

a) Par la coloration de Feulgen pour connaître les divers états des noyaux au cours de cette partie du cycle.

b) Par des imprégnations au Protéinate d'argent, selon la méthode de G. DEROUX (G. DEROUX et M. TUFFRAU, 1965, G. DEROUX et J. DRAGESCO, 1968). Les temps ont dû être prolongés, et la

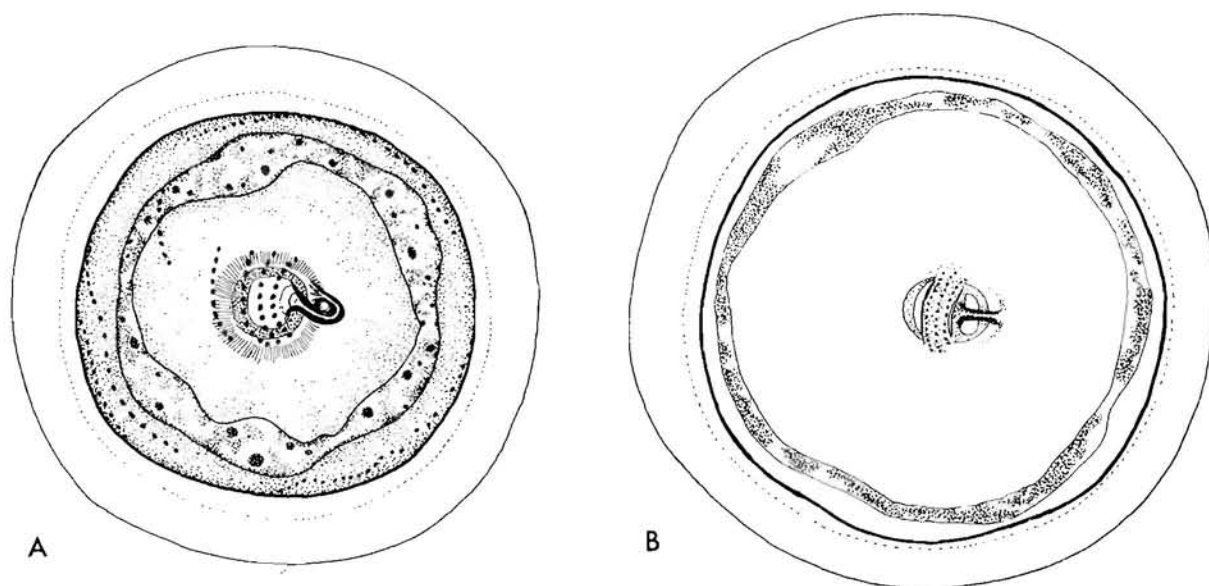


FIG. 2. — *Phorontes* ou *kystes* circulaires. A - *Formes actives* prêtes à la croissance en trophonte (sur des crevettes en stade D). B - *Formes trouvées, le plus communément, sur les crevettes aux stades A à C.* Dessins à la chambre claire après imprégnations au protéinate d'argent et coloration nucléaire au carmin.

concentration en Protéinate doublée, pour pénétrer la paroi des asques kystiques ; les conditions habituelles conviennent à l'imprégnation des formes infestantes mobiles.

c) Par la coloration au bleu de méthylène, après fixation au glutaraldéhyde et enrobage au Maraglas de coupes semi-fines qui donnent un premier aperçu des rapports s'établissant entre les diverses formes fixées et le revêtement cuticulaire du Crustacé.

Il est possible de réaliser *in situ* des préparations montrant les divers aspects décrits dans la première partie, en utilisant des Crevettes infestées peu avant leur mue. Aux stades D1''' et D2, tous les états du cycle coexistent sur de petites surfaces de la cuticule et celle-ci s'enlève facilement à la pince. On peut assister directement, sous le microscope, à l'enkystement des tomites récemment libérés, à condition de surveiller des parties plates et transparentes telles que les écailles antennaires ou les uropodes.

Avant de justifier la tentative taxonomique qui nous a menés à classer ce nouveau genre dans la famille des Conidophryidae (= Pilisuctoridae CHATTON et LWOFF, 1936 ; = Conidiophryidae KIRBY,

1941 in J.O. CORLISS, 1961 après MOHR et LEVEQUE, 1948), nous décrivons d'une façon purement objective les dispositions anatomiques successives sans référence à aucune autre espèce déjà décrite.

### Description morphologique.

#### *Les kystes circulaires.*

a) Sur des crevettes en intermue aux stades A, B ou C (C. Tchernigovtzeff, 1959).

Avant les stades « D », on trouve des kystes circulaires de diamètres très différents. Les plus nombreux sont les plus larges (45  $\mu$  à 50  $\mu$ ) qui paraissent plus aplatis avec un contenu peu différencié. Les colorations nucléaires font apparaître un macronoyau périphérique, très mince, continu. Le cytoplasme en galette remplit presque tout l'intérieur avec une marque centrale très discrète ou invisible ; dans quelques cas on reconnaît, au centre, les restes de l'appareil fixateur plus ou moins régressé. Ces kystes circulaires larges peuvent être des formes d'involution ou des phases d'attente, auquel cas le terme « phoronte » s'applique parfaitement à eux. Nous pensons qu'il peut, néanmoins être étendu à tous les kystes circulaires vivants (fig. 2 B).

De place en place, au milieu d'eux, des disques semblables mais plus petits (35  $\mu$  à 40  $\mu$ ) présentent un rebord annulaire épaissi plus marqué, enferment une masse cytoplasmique plus épaisse et se reconnaissent surtout à la marque centrale large de 5  $\mu$  à 8  $\mu$ , percée sur un de ses bords et colorable par l'argent, très souvent surmontée des restes de l'infaciliature qui fait partie de l'appareil fixateur du tomite infestant. Le macronoyau circulaire est beaucoup plus épais et moins près de la périphérie. L'épicuticule de la crevette est visiblement percée sous le centre foncé et un halo, plus clair en profondeur, indique que la cuticule elle-même a été attaquée. Malgré leur état apparemment stationnaire, ces phorontes épais sont probablement le premier stade des « trophontes » activement parasites (fig. 3 A).

Enfin, des enveloppes kystiques de la même forme, mais vides, parfois nombreuses sur certaines aires cuticulaires, montrent que le parasite fixé est capable de prendre la morphologie d'un phoronte sans avoir trouvé l'emplacement ou les conditions qui auraient permis sa survie. Dans certains cas, l'épicuticule, sous ces kystes en dégénérescence, semble cependant avoir déjà été attaquée.

b) Sur les crevettes aux approches de la mue à tous les stades D.

On trouve de moins en moins de grands kystes plats et les kystes circulaires actifs se trouvent dans des états beaucoup plus variés. Alors qu'aux stades d'intermues précédents, il était difficile de retrouver d'autres cinétosomes que ceux de l'appareil fixateur, plus on approche du stade D2, moins les kystes circulaires les plus récemment formés laissent régresser l'infaciliature du tomite d'origine. D'autre part, anciens ou récents, tous les kystes circulaires encore vivants préparent leur phase de croissance et cela peut se reconnaître à la poussée d'un tube imprégnable à l'argent abouché à l'appareil fixateur et perforant qui s'élève en anse de plus en plus étendue dans l'intérieur du cytoplasme (fig. 2 A).

c) Attaque cuticulaire et épicuticulaire.

P. DEBAISIEUX (1960), en décrivant un nouvel apostome et son cycle morphologique sur *Palaemon varians* LEACH qu'il a appelé *Terebrospira lenticularis*, a vu cette phase du cycle d'un *Ascophrys*, mais il l'a confondue avec une évolution allomorphique du cycle de son *Terebrospira*. Ses « lentilles » proprement dites, ou « phorontes secondaires » ou « sédentaires », sont incrustées dans la cuticule et produisent des galeries qui traversent le test de part en part. Au contraire, ses « microlentilles » ou « phorontes typiques » sont superficielles et sa description correspond exactement à celle des kystes circulaires d'*Ascophrys* sur *Palaemon serratus*. Pour P. DEBAISIEUX, les « microlentilles » achèveraient le cycle grâce à une tomitogénèse, décrite succinctement, et destinée au passage du parasite d'un hôte au suivant. Les dessins qu'il donne de ce tomite terminal confirment la réalité de cette confusion entre deux espèces coexistantes ; l'aspect général y est reconnaissable malgré leur imprécision et la forme en U du macronoyau est indiquée. Entre l'action cuticulaire des phorontes en lentilles à galeries et celle des « microlentilles » superficielles, la différence est fondamentale et P. DEBAISIEUX, sans l'analyser histologiquement, l'a fort bien indiquée (1960, p. 347, fig. III).

Après les fixations osmiées et les coupes semi-fines exécutées dans la résine, les phorontes en bon



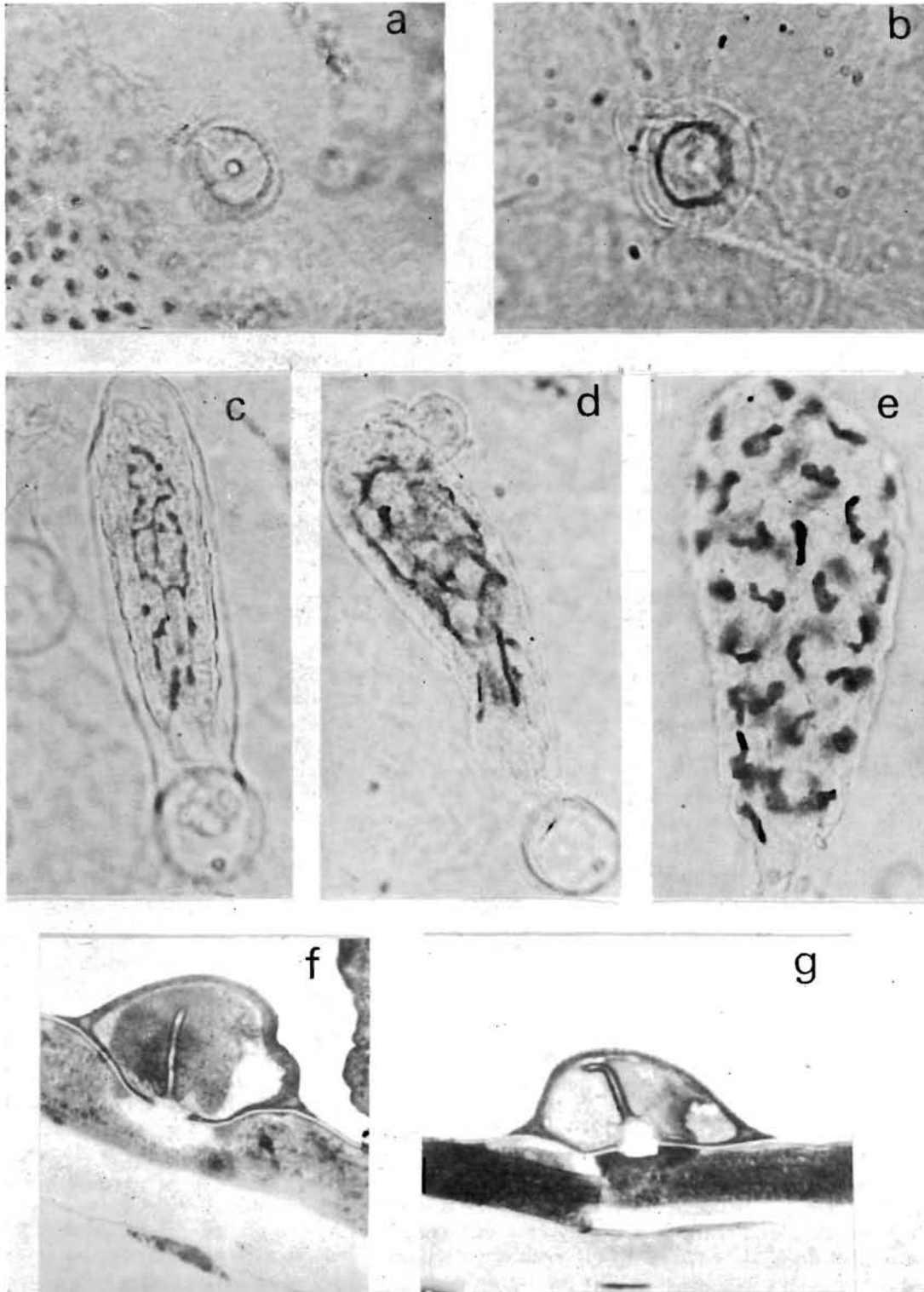


FIG. 3. — Coloration au feulgen; a) phoronte; b) début du trophonte; c, d, e) évolution du noyau dans l'asque; f, g) coloration au bleu de méthylène; coupe semi-fine dans le phoronte.

état se reconnaissent à leur cytoplasme granuleux et à la petite taille de leurs vacuoles. Au plus haut du dôme lenticulaire, la hauteur atteint la moitié ou près de la moitié du diamètre. Les murailles cystiques présentent deux couches distinctes à la coloration au bleu de méthylène. Chez les jeunes phorontes, ces deux couches ont la même épaisseur, mais l'interne reste plus claire avec une teinte différente. La couche externe foncée contient de petits éléments réfringents qui lui donnent une apparence striée en coupe transversale. L'enveloppe est continue, tout autour du phoronte, mais elle est amincie sur la face adhérente à la cuticule et les deux couches n'y sont plus évidentes (fig. 3 F et G).

La membrane cellulaire est difficile à voir, mais l'appareil fixateur visible extérieurement, est très reconnaissable. C'est une chambre, haute de  $4\ \mu$  ou  $5\ \mu$  sur  $5\ \mu$  ou  $6\ \mu$  de large, représentant une invagination au centre de l'organisme circulaire ; elle est associée à un tube nourricier qui s'ouvre excentriquement sur le plafond de l'invagination (fig. 3 F). Les parois de la chambre se teignent en bleu-lavande et des lignes foncées (fibres ?) s'étendent du sommet de l'invagination, à travers le cytoplasme, presque jusqu'à la surface dorsale. La position du tube par rapport à la chambre peut être due à la fixation, quoique rien d'autre ne suggère une contraction du phoronte. Il est cependant possible, que, sur le vivant, son fonctionnement ne soit pas aussi statique qu'il apparaît ainsi.

Directement sous le creux de la chambre, en face de l'ouverture du tube nourricier, il se forme un petit trou de  $1$  à  $3\ \mu$  à travers la membrane cystique et l'épicuticule de l'hôte. Cette perforation franche subsiste, aussi discrète, pendant toute la partie fixée du cycle, même sous les plus gros trophontes et sous les tomontes. À l'emplacement du trou, une petite portion d'épicuticule a disparu, et les lèvres de la perforation se rebroussent légèrement en direction du phoronte (fig. 3 F et G).

La couche fibreuse de l'exocuticule devient indistincte et l'endocuticule sous-jacente incolore partout ailleurs, prend une teinte plus ou moins foncée en continuité avec la coloration obtenue sous le phoronte dans l'exocuticule.

L'espace laissé par la disparition de l'exocuticule ne descend pas à plus de 4 strates en profondeur. ce qui représente au maximum la moitié du diamètre du phoronte. La figure de P. DEBAISIEUX (1960, fig. III) montre bien ces proportions.

Aucune autre source apparente de nourriture, utilisable par le Cilié, n'apparaît en dehors de cette auréole de dissolution plus ou moins élargie sous le disque de fixation. Les strates calcifiées de l'exocuticule disparue sont le plus souvent remplacées par un volume amorphe, hyalin et bleu-verdâtre au bleu de méthylène. La disproportion entre les faibles quantités dissoutes dans le test et le brutal accroissement, en volume, pendant la transformation du phoronte en trophonte puis en tomonte, est étonnante ; elle pose la question de l'utilisation d'autres éléments en transit à travers la cuticule. Peut-être le Cilié est-il capable de dissoudre et d'absorber une partie de la matrice du complexe de protéine et de chitine qui se reforme dans l'exosquelette sans modifier l'apparence des couches fibreuses au microscope optique. Les colorations suggèrent, en effet, une action, à distance du Cilié, sur l'exosquelette.

### *Les Trophontes.*

Aux stades « D », l'examen des asques de tailles très variées ( $50\ \mu$  à plus de  $300\ \mu$ ) est indispensable car il n'existe aucun rapport entre leurs dimensions et la nature de leur contenu.

#### a) Formes extérieures.

Certains sont des trophontes à tous les états de leur croissance ; on peut les reconnaître rapidement à leurs macronoyaux. Tant que dure la phase de croissance, le macronoyau s'étire en une longue boucle simple fermée près de la base d'insertion comme au niveau du sommet du sac. Au début de la croissance, le trophonte est un simple dôme qui se gonfle au-dessus de la base circulaire du kyste. (fig. 3 B et 4 A). Puis, quand les circonstances physiologiques le permettent (cycle de l'hôte), le trophonte peut s'accroître jusqu'à la taille des plus grands asques trouvés sur une crevette donnée.

Au cours de la croissance du trophonte, la paroi cystique s'accroît le long de la membrane cellulaire (fig. 3 C). La forme d'un asque est atteinte lorsque le sac en massue se pédiculise à son attache aux restes du kyste circulaire resté collé à la surface de l'exosquelette de la crevette. À ce moment, la paroi du pédoncule et du kyste circulaire s'est visiblement épaissie et la couche externe contient les mêmes inclusions réfringentes que les anciennes parois du phoronte. Au-dessus de la constriction, l'enveloppe devient plus mince et plus flexible et ne présente plus d'inclusion. Elle s'amincit même jusqu'à ne plus montrer ses deux couches au microscope optique.

Chez les trophontes dont la croissance a le loisir de s'effectuer complètement, les imprégnations au Protéinate détectent difficilement les traces d'infraciliature somatique. Mais lorsque des kystes circulaires, apparus aux stades « D1 » ou « D2 », voient leur évolution accélérée par l'approche de la mue, ils fournissent des phases de croissance également accélérées; ces trophontes à évolution abrégée conservent des éléments de l'infraciliature du tomite (fig. 2 A et 4 A) et permettent d'envisager un repérage de l'orientation cellulaire tout le long du cycle.

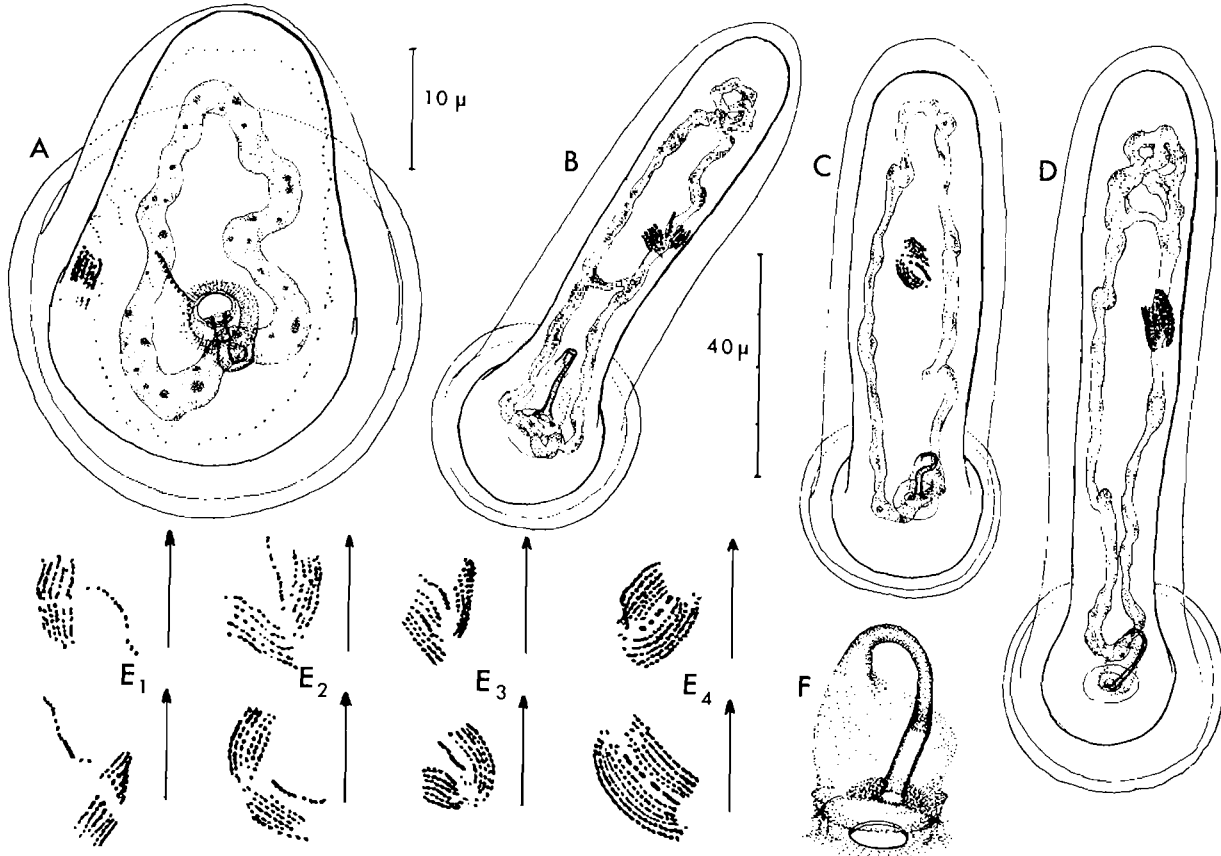


FIG. 4. — Les trophontes. A - début de la croissance (éch. 10  $\mu$ ), le primordium infraciliaire est indivis et éloigné de l'alignement cinétosomien, résiduel. B - le primordium infraciliaire rabat ses deux moitiés autour de l'alignement. C et D - les deux phases suivantes de la croissance et de la réalisation de l'ébauche primordiale (l'échelle à 40  $\mu$  s'applique aux trois figures B, C et D). E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub> et E<sub>3</sub> - évolution du primordium entre le stade de la fig. A et le stade de la fig. B. E<sub>4</sub> - réalisation de l'ébauche (les flèches associées à toutes les fig. E représentent la direction de l'axe de croissance du trophonte; elles montrent que le primordium a une orientation relative quelconque ou variable). F - reconstruction schématique de l'appareil nourricier d'après les coupes et de nombreuses imprégnations argentiques au protéinate; (chambre claire; imprégnation au protéinate d'argent).

b) Le « primordium » infraciliaire.

Dans tous les cas et avant tout autre signe d'un début d'activité reproductrice, il est possible d'imprégner une tache argyrophile, sur un côté du trophonte, à mi-hauteur entre la base et le sommet. Ce « primordium » infraciliaire représente le point de départ de toutes les morphogénèses à venir; nous n'avons, actuellement, aucune indication précise sur son origine à partir du plan de l'infraciliature pré-existante sauf une liaison apparente entre sa place et celle des restes d'une des cinéties du tomite, probablement la cinétie « zénithale médiane » (fig. 4 A).

Sur les meilleures imprégnations, on peut distinguer des séries de cinétosomes parallèles et très serrés sur cinq à sept rangs. A ce moment elles sont grossièrement perpendiculaires à la direction d'un alignement isolé de cinétosomes qui s'approche progressivement du primordium (fig. 4 E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub> et E<sub>3</sub>).

L'évolution de cet ensemble est trop inattendu pour qu'il soit dès maintenant possible de l'interpréter car des phases, chronologiquement intermédiaires entre les stades observés, peuvent nous avoir échappé comme c'est le cas dans tout phénomène dynamique étudié ponctuellement sur une suite d'états fixés.

- 1° la tache se fend par le milieu de chacun de ses alignements (fig. 4 E1).
- 2° la suite isolée de cinétosomes perpendiculaires semble s'introduire dans l'écart ainsi produit (fig. 4 E2).
- 3° les deux moitiés du « primordium » scindé pivotent de façon à entourer la vestigiale somatique (fig. 4 E3).
- 4° on peut observer, probablement à un stade ultérieur, une ébauche, à 13 alignements distincts, dont la forme est caractéristique et qui subsiste sur les parois des trophontes jusqu'au moment où elle se reproduit sous forme de nombreuses ébauches identiques à elle-même (fig. 4 D et E4).

Le reste de l'anatomie du trophonte doit être étudié par la microscopie électronique, notamment pour savoir si les « alignements » cinétosomiens représentent ou non des cinéties, au stade du « primordium » ou au stade des premières ébauches.

c) L'appareil nourricier.

Le seul autre élément visible optiquement est l'appareil nourricier, toujours terminé en anse, mais allongé à travers le pédoncule de l'asque jusqu'au début de la portion élargie. C'est un appareil complexe, difficilement analysé par les colorations utilisées jusqu'ici, qui comporte le tube coudé bien visible mais aussi une gaine plus large entourant ce tube et dans laquelle l'anse sommitale semble attachée; l'analyse ultrastructurale est indispensable à la compréhension des rapports anatomiques exacts et à une approche de son mode de fonctionnement (fig. 4 F).

*Les Tomontes.*

a) Transformation du trophonte.

Plus s'approche la mue de l'hôte (D2), plus le mélange devient confus entre ces trophontes de toutes tailles et les tomontes qui présentent alors, eux aussi, des dimensions très variées, depuis celle du tomite infestant, à peine accrue, jusqu'à celle des plus grands trophontes (fig. 5 A, B, D, G et F).

L'examen de crevettes, moins avancées dans l'intermue, permet de distinguer plus clairement les étapes de transformation des trophontes en tomontes, car un plus grand nombre de ces trophontes ont eu le temps d'atteindre les dimensions proches du maximum de taille possible.

Dans les cas de croissance complète comme dans les cas de transformation accélérée, deux phénomènes concomittants se déclenchent, l'un au niveau du cortex et l'autre au niveau du noyau.

1° L'ébauche subit une division percinétique rappelant la bipartition normale d'un cinétome ventralisé. Les deux ébauches nouvelles s'éloignent et pivotent selon un angle qui les place en éventail ouvert l'une par rapport à l'autre; le phénomène recommence pour chacune des ébauches de cette première paire, puis synchroniquement pour chaque nouvelle génération d'ébauches jusqu'à une occupation de la surface corticale proportionnée à la taille atteinte par le trophonte au moment du déclenchement des phénomènes qui en ont fait un tomonte (fig. 5 C1 à C5).

2° La boucle simple du macronoyau commence à fournir des anses irrégulières qui se recourbent sur elles-mêmes; l'ensemble tend à se ramifier de plus en plus et, au cours de la morphogénèse, le macronoyau forme un réseau de plus en plus complexe qui laisse au centre cellulaire un axe libre et l'isole du cytoplasme sous cortical (fig. 3 C, D).

Le premier signe intranucléaire de modification consiste dans l'apparition d'alignements de matière chromophile dans le macronoyau au début de son accroissement réticulé. Ces lignes sont longitudinales et subsistent jusqu'à la distribution des boucles nucléaires sous chaque futur tomite.

b) Le découpage périphérique.

Suivant la taille atteinte par le trophonte au moment de l'induction qui le mue en tomonte, la multiplication des ébauches peut en avoir produit seulement quatre ou, au contraire, une quarantaine

disséminées par paires. Cette différenciation reste purement corticale jusqu'à un état avancé de la transformation des cinétomes en morphogénèse.

Le découpage en volume des portions du cytoplasme qui correspondront aux individus produits ne commence qu'après l'élaboration complète de tous les éléments corticaux de leurs anatomies. L'axe central du tomonte, par-dessous la couche du réseau nucléaire, reste intact, en liaison avec le débouché du tube qui raccorde l'ensemble à la cavité intracuticulaire de l'hôte, seule source apparente de nourriture pendant toute la vie du parasite (fig. 5).

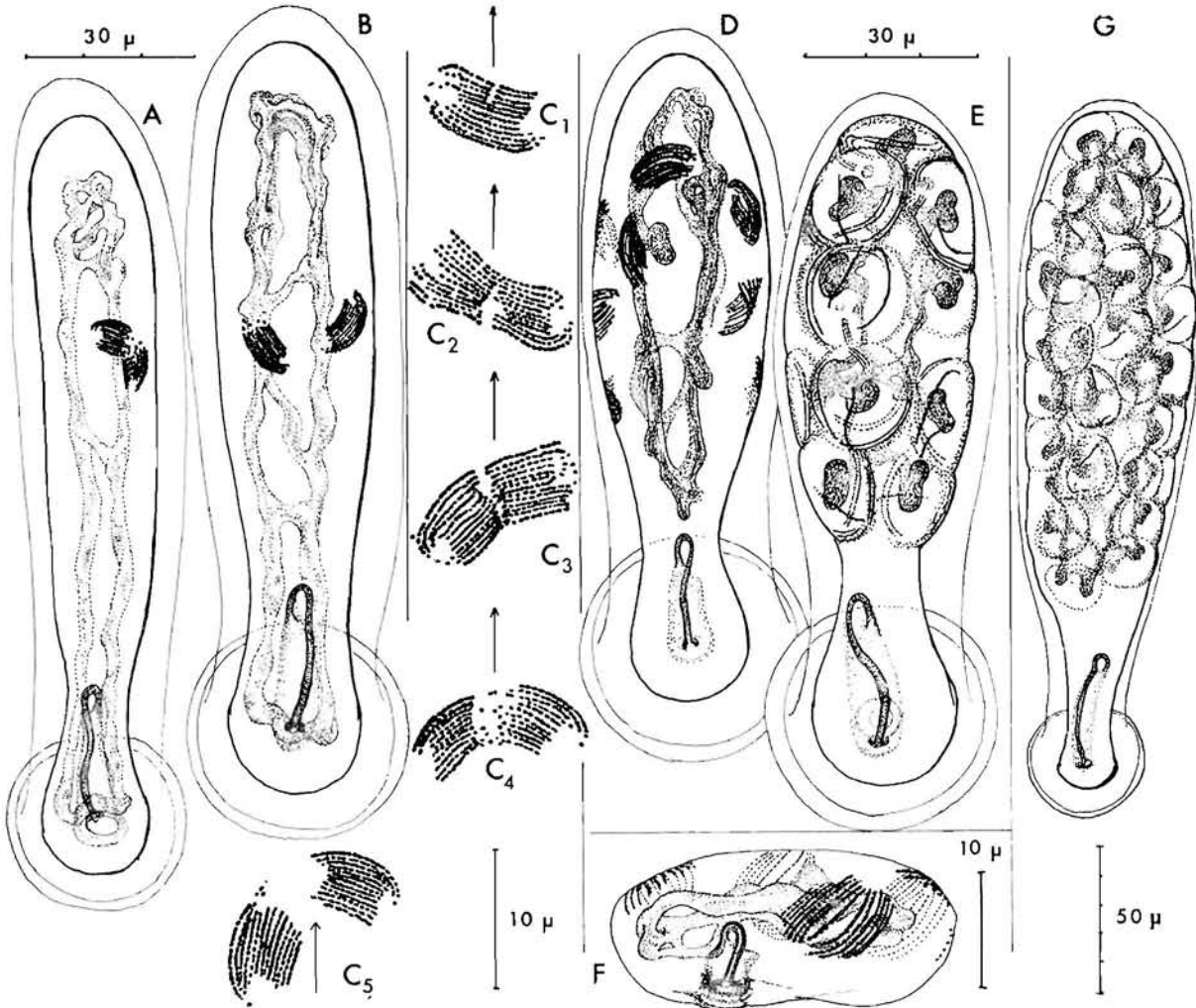


FIG. 5. — Passage des trophontes aux tomontes. A et B, première division de l'ébauche primordiale. C<sub>1</sub> à C<sub>5</sub>, figures de divisions des ébauches (les flèches indiquent la direction de l'axe de l'asque; échelle au bas de la colonne). D et E, petits tomontes (accélération évolutive due à l'approche de la mue) au début (D) et à la fin (E) de la tomotogénèse. G, fin de la tomotogénèse dans un tomonte après une croissance complète. F, tomonte à quatre ébauches résultant d'une transformation presque directe d'un phoronte fixé très tard pendant l'approche de la mue (imprégnation au protéinate d'argent et noyaux au carmin ou après coloration de feulgen).

Au moment où les secteurs corticaux préorganisés enfoncez progressivement leurs limites périphériques en profondeur, des boucles, issues des nœuds du réseau macronucléaire sous-jacent, se gonflent en face de chacun de ces territoires juxtaposés (fig. 3 E). Ce découpage accapare peu à peu tout le cytoplasme disponible et le tomonte tout entier voit sa surface se bosseler comme celle d'une mûre, à part un résidu qui peut persister au bas du pédoncule et sur l'embase kystique circulaire (fig. 5 E et G).

Un tel mode de division qui absorbe presque tout le volume d'un tomonte sous une enveloppe se termine donc comme une « Palintomie ». Mais les phénomènes corticaux et le découpage superficiel rappellent, les uns la contraction d'une suite de générations de proters et d'opisthes sur le plan de l'infaciliature, l'autre un bourgeonnement très polymérisé. La répartition des parts du macronoyau entre les « bourgeons » est très comparable à ce qu'on connaît des Acinétiens exogènes et particulièrement à la distribution des branches du macronoyau ramifié chez les *Ephelota* polyembryonnaires.

### Le Tomite.

#### a) Aspect externe et orientation.

Les tomites complètement individualisés et mobiles, nagent quelque temps dans le liquide interne de l'asque où ils subissent un modelage terminal qui en fait des organismes aplatis avec une silhouette

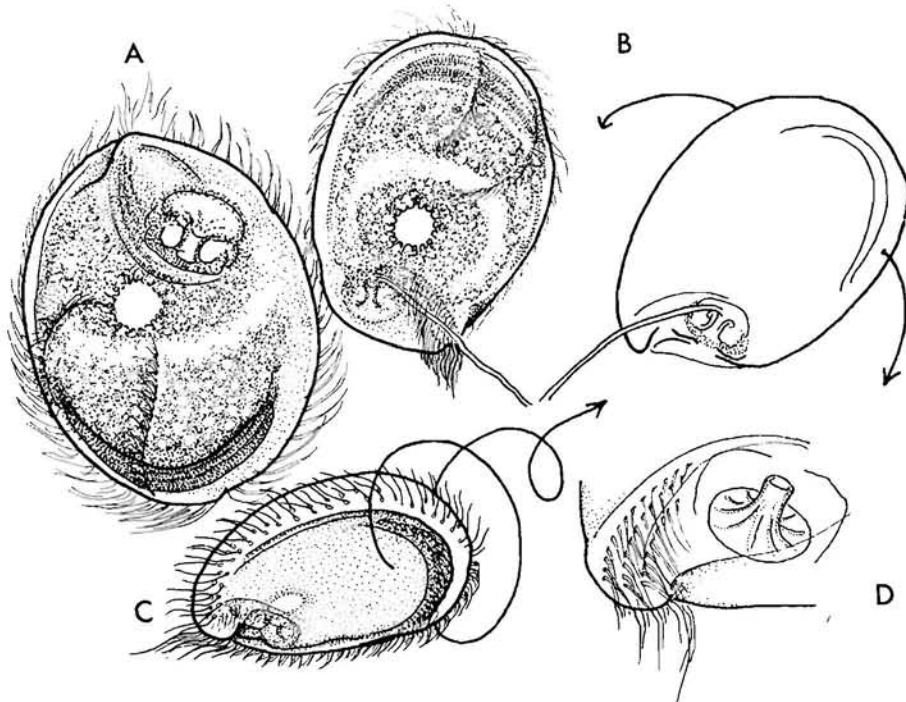


FIG. 6. — Tomites vivants. A, vue générale. B, un tomite accroché sur une soie cuticulaire et oscillant à son extrémité (cette circonstance inhabituelle permet de préciser la direction de l'ouverture de l'appareil fixateur). C, nage tourbillonnante, non directionnelle. D, schéma de l'appareil fixateur prêt à fonctionner.

de feuille ovoïde légèrement acuminée à une extrémité. Au moment de la sortie, l'asque se fend sur un côté par une déchirure parallèle (fig. 1 C) à son grand axe et les tomites se répandent, en premier lieu, sur les tégument de l'hôte déjà infesté. Ils sont immédiatement prêts à s'y fixer. Les tailles oscillent autour de 40  $\mu$  ; cependant, surtout en période d'accélération physiologique, on peut trouver des tomites infestants de moins de 25  $\mu$ .

Les rotations successives des ébauches à chaque multiplication rendent malaisée la définition de leurs orientations vis-à-vis du tomonte. L'état primitif du « primordium » sur le trophonte ne nous renseigne pas mieux sur la signification de toutes ces orientations.

L'observation du tomite libre donne peu d'indications ; sa nage n'est pas directionnelle et, lorsqu'il rampe sur la cuticule de l'hôte, il oscille ou tourne continuellement (fig. 6).

Nous rejetons, provisoirement, une comparaison avec des espèces supposées affines car leurs

propres orientations, suggérées par leurs auteurs (E. CHATTON et LWOFF, 1936, T. FENCHEL, 1965, A. JANKOWSKY, 1967), nous paraissent encore trop hypothétiques.

Dans ces conditions, et jusqu'à l'acquisition de nouveaux renseignements, nous n'avons admis qu'un repérage « de fait » : la face adhérente du tomite sur l'hôte et l'emplacement de l'appareil fixateur. Dans des situations analogues, la face tournée vers le substrat est dite « nadirale », la face libre opposée : « zénithale ». Les deux extrémités du grand axe cellulaire sont le pôle fixateur et le pôle libre, l'asymétrie ciliaire permettant de suppléer aux notions de droite et de gauche (fig. 7).

b) Le plan de l'infaciliature et l'anatomie.

Pour suivre l'avenir de chaque cinétie, dans ces conditions, il est nécessaire de partir du tomite où elles sont le mieux caractérisées et de remonter les étapes précédentes l'une après l'autre jusqu'à leur identification sur l'ébauche.

La plupart des cinéties sont visibles sur la face nadirale (fig. 7, nad.) et sur la mince bordure périphérique. Deux seulement sont franchement zénithales, l'une, bordante depuis le pôle libre, se recourbe en crosse vers le haut de la médiatrice cellulaire en direction de l'organe fixateur, l'autre est presque médiane et s'interrompt avant la moitié de son parcours en direction du pôle fixateur

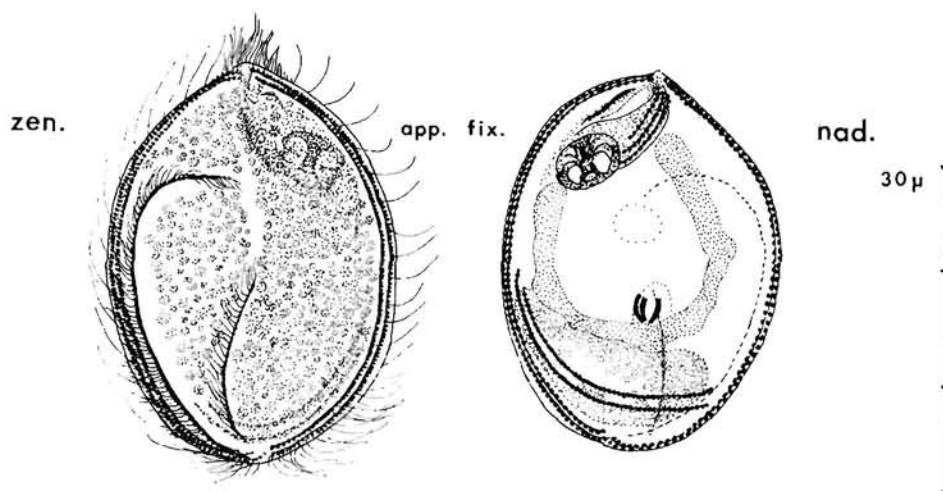


FIG. 7. — Anatomie corticale du tomite (dessins à la chambre claire sur des imprégnations au protéinate d'argent) (Zen : face « zénithale », nad. : face « nadirale ») ; le granulé du cortex zénithal est imprégné à l'argent.

(fig. 7, zen). Ces deux cinéties définissent facilement la moitié de la face zénithale qu'elles occupent car elles sont implantées aux creux de sillons visibles mêmes sur les tomites vivants. Tout le tour de la cellule est cilié ; sur le bord opposé aux deux cinéties zénithales, on distingue assez nettement deux cinéties très voisines, à longs cils, étendues d'un pôle à l'autre ; du côté de la cinétie en crosse, tout le long de son parcours bordant, puis jusqu'au pôle fixateur, la ciliature est aussi fournie et les cils aussi développés, mais on définit mal les alignements de cinétosomes qui sont très serrés et franchement de profil.

La ciliature de la face nadirale comporte deux ensembles, chacun près d'un des pôles. Au pôle libre, un arc de deux cinéties parallèles barre transversalement la largeur de la cellule avec un léger décalage en direction du bord opposé aux cinéties zénithales. Le pôle fixateur de la face nadirale, est, bien entendu, facilement identifiable ; l'appareil fixateur (fig. 7, app. fix.) forme un ensemble complexe de reliefs, de cinéties groupées et d'organites internes figurés. Un couloir, incliné du sommet cellulaire vers le bord des deux cinéties distinctes, mène à une cavité sous-corticale, franchement latérale, aussi visible sur le vivant qu'après coloration, au centre de laquelle on peut distinguer un axe tubulaire, colorable au protéinate d'argent. C'est la concavité du bord le plus proche de l'axe cellulaire, tout le long du couloir, qui est occupé par trois cinéties, dont les cils, très longs, forment

un panache jusqu'en avant du sommet du tomite. Une lame de cortex nadiral protège le bas de ce panache en s'avancant au-dessus du couloir cilié du centre vers la périphérie cellulaire. En face des trois cinéties du fond du couloir, sur le bord opposé de cet infundibulum, donc près du flanc cilié, un court tronçon de cinéties complète la garniture ciliaire de l'appareil. La communication effective entre le fond du couloir cilié et la cavité du futur appareil perforateur ne pourra être affirmée qu'après l'exécution de nombreuses coupes de tomites.

Les imprégnations argentiques révèlent encore, au plein centre de la face nadirale, une petite formation en V ou en U, ouverte en direction du pôle fixateur, dont les deux branches sont colorées, l'une d'un simple trait du côté des cinéties zénithales, l'autre de deux traits vers le côté de l'appareil fixateur. Elles semblent provenir des extrémités de quelques cinéties du « champ serré » du côté opposé à la formation de l'appareil fixateur.

Les repères offerts par le plan de ciliature sont complétés par d'autres dispositions spécifiques.

Le cortex de la face zénithale se colore sous l'effet de l'argent qui fait apparaître un semis de très fins granules regroupés en taches arrondies inégales et éparses sur trois secteurs de la surface. Les deux cinéties zénithales accompagnées de sillons plus larges qu'elles et libres de granules délimitent deux de ces plages entre elles et le bord cellulaire opposé. La prolongation du sillon de la cinétie médiane vers le pôle fixateur isole plus ou moins complètement une troisième plage au-dessus de la crose de la zénithale latérale.

L'organisation interne est, elle aussi, strictement définie. Le macronoyau en U, ouvert en face de l'organe fixateur, isole par sa barre transverse un large volume central clair et transparent d'une sorte de coussinet épais et colorable au vert lumière sous le trajet des deux cinéties transverses nadi-ales du pôle libre.

### **La morphogénèse.**

#### *Elaboration du plan infraciliaire.*

Comme dans le cas de l'évolution du « primordium » en ébauche, la description suivie d'une dynamique corticale dans l'édification du cinétome définitif est encore très lacunaire. Certaines caractéristiques très particulières ressortent néanmoins des stades observés.

Une différence de comportement apparaît très vite entre deux champs parallèles de part et d'autre d'un méridien partageant l'ébauche primitive approximativement en deux moitiés.

L'un croît en longueur sans desserrer ses cinéties parallèles, les cinéties de l'autre s'écartent fortement les unes des autres, ce qui dégage rapidement un espace intermédiaire dont la plus grande partie sera la face zénithale du tomite. Sur des imprégnations fortement poussées, on peut, dès lors, apercevoir les limites du cortex granuleux dont la progression en croissants traduit le progrès du recouvrement de la face zénithale.

Au moment où commence la pénétration corticale dans la profondeur du tomite, ce sont les cinéties extérieures de chaque moitié qui sont entraînées. C'est à partir de ce moment, qu'il devient possible d'évaluer les positions réciproques des futurs demi-cinétomes pour les comparer à la répartition des cinéties sur le tomite.

La tranche corticale correspondant au « champ serré » demeure latérale et assez mince tandis qu'elle s'enfoncé de profil par rapport à l'observateur.

Le « champ élargi » continue de s'ouvrir car ses cinéties les plus externes sont également attirées vers le profil (fig. 8 B). A ce stade d'ouverture, le champ élargi compte six ou sept cinéties. Le champ serré, qui semble avoir six alignements à l'état d'ébauche, restera continuellement indistinct dans sa partie moyenne, mais on ne peut jamais distinguer plus de quatre cinéties à chacune de ses extrémités (fig. 8 C).

La détermination définitive de chaque cinétie en fonction de son rôle sur le tomite est acquise par le gauchissement qui intervient au moment où l'on attendrait un raccordement polaire régulier entre les extrémités des deux moitiés.

Au futur pôle fixateur, le champ serré se recourbe trop à la rencontre des cinéties du champ large pour qu'il y ait un affrontement polaire (fig. 8 B) ; en fait, à cette extrémité, le champ large ne se refermera jamais, seules, ses cinéties moyennes viennent buter contre l'extérieur de la courbe du



champ serré : ce seront les cinéties du bord opposé au côté des deux cinéties zénithales. Quatre extrémités de cinéties du champ serré se trouvent donc, maintenant, engagées sous la terminaison polaire : elles semblent être les initiales de tout l'appareil fixateur ; le reste du champ serré fournit la ciliature bordante du côté des cinéties zénithales.

Au pôle libre, l'écart entre les cinéties du champ élargi est moins accusé, mais là aussi, la seule jonction effective se produit entre les cinéties du champ serré et les cinéties bordantes opposées, qui représentaient le milieu du champ élargi (fig. 8 C).

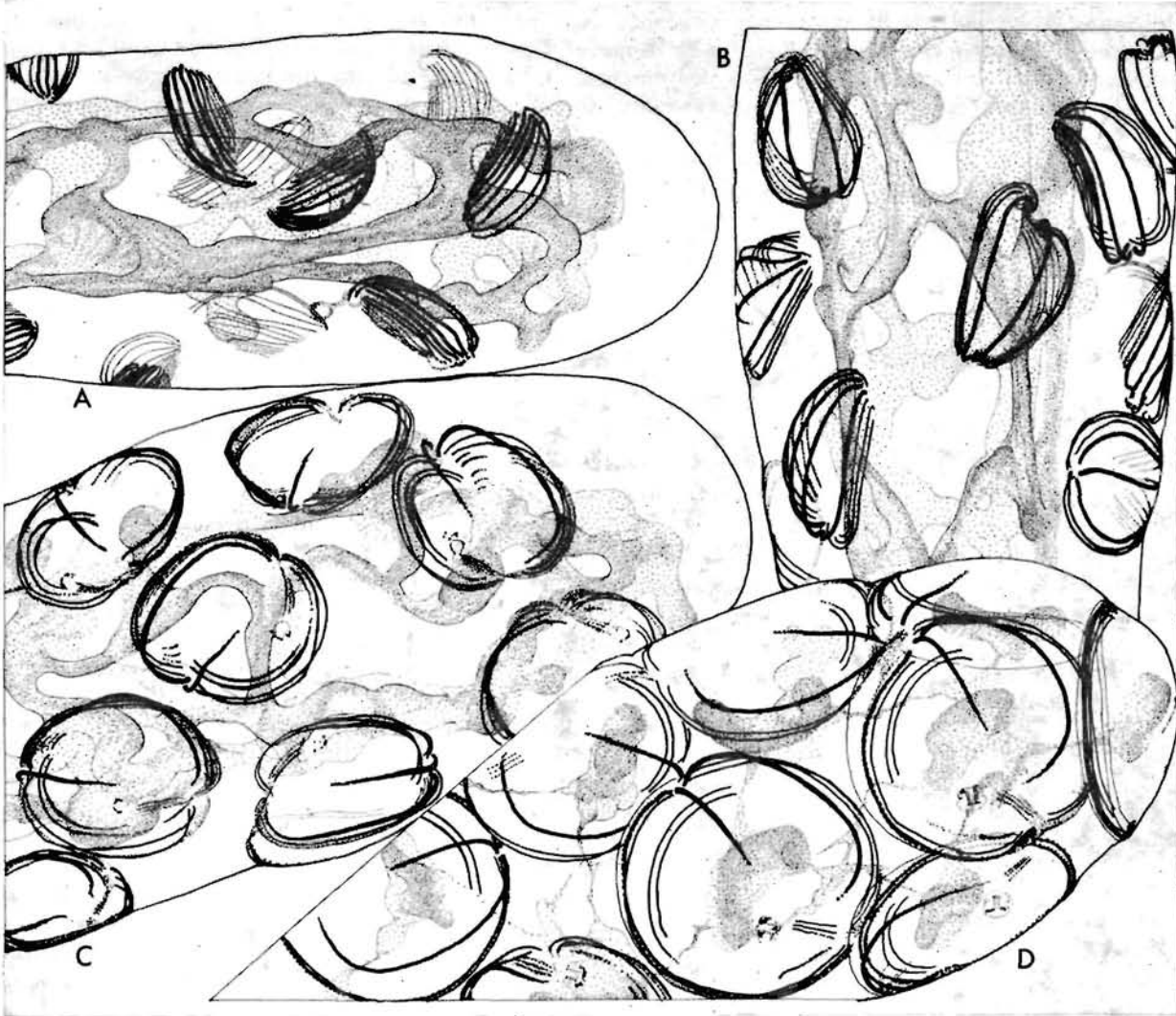


FIG. 8. — Morphogénèse infraciliaire des tomites. A, différenciation, dans l'ébauche, du « champ élargi » et du « champ serré ». B, début d'écartement des cinéties du « champ élargi ». C, glissement de part et d'autre des cinéties latérales vers la future face nadirale en profondeur et morphogénèse de l'appareil fixateur apparemment à partir du « champ serré ». D, le contour des tomites est encore lenticulaire et la face nadirale confondue avec la masse interne du tomonte, mais les principales dispositions anatomiques sont déjà réalisées (chambre claire, protéinate d'argent et carmin).

Les deux cinéties du champ élargi restées superficielles prennent très vite leur forme typique de cinéties zénithales. Les deux plus externes qui s'étaient enfoncées de profil ne se raccordent ni au pôle fixateur, ni au pôle libre et dérivent progressivement vers leur emplacement arqué définitif au voisinage du pôle libre (fig. 8 D).

### *Morphogénèse de l'appareil fixateur.*

Tant qu'un pont cytoplasmique, occupé en particulier par l'anse du macronoyau, raccorde le tomite au reste du tomonte, il n'existe pas, à proprement parler, de face nadirale. Cependant, la formation de l'organe complexe du pôle fixateur s'achève précocement, bien avant que le futur tomite ait atteint la moitié de ses dimensions définitives.

La courbure polaire des extrémités du champ serré engage ses deux extrémités dans les zones d'invagination corticale en profondeur dans le tomonte. Il serait hasardeux d'estimer, optiquement, le degré de torsion de la partie qui s'enfonce au « pôle fixateur ». Il semble, cependant, que les ébauches des quatre cinéties responsables de l'appareil fixateur (trois cinéties conservées dans le couloir oblique cilié et une cinétie fournissant des cinétosomes à l'emplacement du futur tube nourricier et de ses annexes) puissent être le prolongement de la courbure terminale des cinéties du « champ serré » (fig. 8 C et D).

Par contre, la petite cinétie latérale, extérieure au couloir oblique et qui borde extérieurement l'appareil fixateur, semble provenir de l'une des deux cinéties de l'arc transverse, c'est-à-dire des cinéties nadirales du « champ élargi ». Une fine trace, imprégnable à l'argent, relie ces deux formations quelque temps et parfois jusqu'à la sortie des tomites.

### **Place systématique.**

#### *Affinités avec les Conidophrys.*

Le genre *Ascophrys* et l'espèce *A. rodor* sont incontestablement différents de tous les ciliés, parasites de Crustacés ou non, recensés jusqu'ici ; il est même possible que les divergences conduisent à un degré assez élevé de l'échelle taxonomique.

Les principes de l'organisation anatomique de différentes formes prises par cette espèce, et surtout quelques-unes des caractéristiques de sa morphogénèse, se retrouvent, sous d'autres formes, chez des espèces, encore toutes très énigmatiques, mais toutes inféodées aux Crustacés.

Les *Conidophrys* de E. CHATTON et A. LWOFF, dont on sait qu'il existe plusieurs autres espèces (non publiées) depuis 1936 n'ont encore trouvé aucune appartenance taxonomique satisfaisante. La famille des *Conidophryidae* est encore actuellement inclassable.

La principale originalité de cette famille, en dehors de son éthologie exceptionnelle (fixation des trophontes sur certaines soies dites « poils secréteurs ») est décrite en détail par E. CHATTON et A. LWOFF : c'est la morphogénèse de tomites mobiles par découpages successifs des tomontes ; ils l'ont qualifiée d'« anisotomie » (fig. 9 B).

La production successive et, un certain temps, continue de tomites par anisotomie diffère notablement du « bourgeonnement quasi-palintomique » d'*Ascophrys rodor*. Les rotations morphogénétiques des tomites en cours de formation ont peut-être un équivalent dans le jeu des deux moitiés du « primordium », mais les rapports d'orientation tomites/tomontes sont différents.

A. CAMPILLO et G. DEROUX (1974) ont comparé le comportement des ébauches d'*Ascophrys* avec la séparation d'un « champ-4 » et d'un « champ-6 » chez *Conidophrys*. Le « champ élargi » d'*Ascophrys* répartit ses cinéties par secteurs : deux zénithales, une bande bordante, une paire nadirale, et il semble qu'il se stabilise, lui aussi, sur un nombre spécifique de six cinéties ; il ressemble au « champ-6 » de *Conidophrys*. Le « champ serré » s'apparente encore plus étroitement au « champ-4 » de CHATTON et LWOFF.

Il sera nécessaire de comparer, détail après détail, la morphogénèse des parties de l'appareil fixateur qui semblent homologues entre les tomites des *Conidophrys* et ceux des *Ascophrys* (fig. 9 A et B). L'application du protéinate d'argent aux tomontes de *Conidophrys* offrira un pouvoir de résolution très supérieur aux dépôts d'argent provoqués jusqu'ici par les méthodes au nitrate sur des organismes bien plus petits que les *Ascophrys* (12  $\mu$  à 15  $\mu$ , au lieu de 35 à 50  $\mu$ ) et constamment de profil.

E. CHATTON et A. LWOFF ont proposé une orientation du tomite de *Conidophrys* qui tient compte à la fois d'une signification hypothétique des mouvements morphogénétiques et d'une progression orientée de sa nage. Nous avons crû devoir être plus prudent, en ce qui concerne *Ascophrys*. Au

moins provisoirement. Cependant, malgré l'impossibilité d'une homologie assurée entre les pôles des tomites des deux espèces, les ressemblances anatomiques et éthologiques sont très grandes. La question d'une assimilation de l'organe fixateur, puis perforateur, puis absorbant, avec une bouche homologue des bouches de Ciliés reste entière ; cette question ne paraît pas plus clairement résolue chez les Conidophryidae.

*Affinités avec le genre Askoella et les Aspostomes.*

Mais d'autres espèces récemment décrites, uniquement sous forme d'individus libres nageurs, doivent être comparées au tomite infestant d'*Ascophrys*.

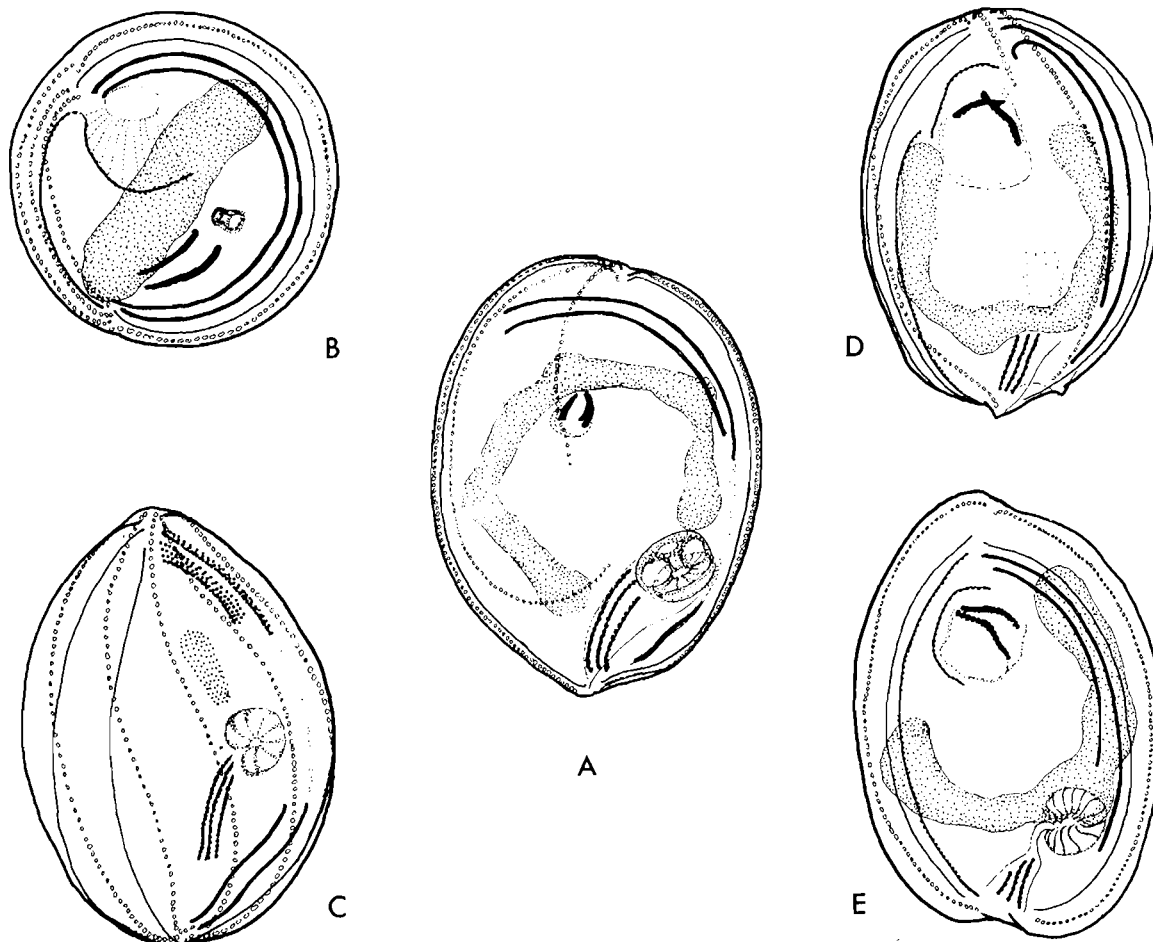


FIG. 9. — Affinités possibles. A, schéma du tomite d'*Ascophrys rodor* A. CAMPILLO et G. DEROUX, orienté en fonction des orientations décrites pour les *Askoella*. B, tomite du *Conidophrys* sp. d'après un schéma de Ph. C. BRODBURY (protéinate d'arg.). C, schéma de tomite d'*Apostome* d'après E. CHATTON et A. LWOFF (1936) et d'après A. LWOFF (1950). D et E, Les *Askoella* de T. FENCHEL (1965) (D) et de A. JANKOWSKI (1967) (E).

FENCHEL (1965) crée le genre *Askoella* pour une espèce trouvée sur des Amphipodes du genre *Gammarus*, qu'il appelle *Askoella janssoni*. Plusieurs détails de sa description marquent des homologies impressionnantes avec l'anatomie des tomites d'*Ascophrys*. L'ensemble des principales cinéties est entièrement bordant, le macronoyau est en U et la forme générale, plate et foliacée, est comparable. Certains traits particuliers semblent encore plus significatifs.

1° Un organe, décrit comme « postérieur », comporte une cavité sous-corticale, et un sillon garni de trois petites cinéties incliné dans sa direction ;

2° une cavité bordée de deux rangées ciliaires, tient la place exacte de l'organite en V des tomites d'*Ascophrys* et il en fait une bouche ventrale ;

3° une cinétie isolée en arc se trouve dans la situation de la paire de cinéties nadirales ;

4° sur la face dorsale d'*Askoella*, assimilée pour l'occasion à notre face zénithale, une cinétie dorsale, médiane, très vite interrompue, tient le rôle exact de notre cinétie zénithale médiane (fig. 9 D).

Ces coïncidences sont trop nombreuses pour être fortuites.

Depuis, A. JANKOWSKI, en 1967, a retrouvé, également sur des Péracarides marins, une espèce du même genre : *Askoella heliostoma*. Les caractéristiques significatives sont les mêmes. A. JANKOWSKI crée une famille des Askoellidae qu'il range directement dans les Apostomes (fig. 9 E).

Effectivement, sous certains fixateurs et certaines colorations cytoplasmiques les parois internes de la cavité de l'organite postérieur apparaissent rayonnées comme le plancher de la « rosette ». Nous avons pu faire la même constatation à propos des ébauches de l'organite fixateur des tomites d'*Ascophrys*.

Cette ressemblance avec la « rosette » des Apostomes devra recevoir une confirmation ultra-structurale, car l'organite achevé n'a plus du tout le même aspect. Les trois petites cinéties serrées qui l'accompagnent dans tous les cas, imposent, elles aussi, une comparaison avec les cinéties x, y, z des tomites d'Apostomes (voir par exemple le plan cortical du tomite de *Gymnodinioïdes*, E. CHATTON et LWOFF, 1935, et A. LWOFF, 1950) (fig. 9 C).

### **Conclusion.**

#### **Un large groupe de Ciliés parasites des Arthropodes.**

Les éléments rassemblés ici sont encore insuffisants pour rattacher toutes ces formes à un Ordre précis à travers la Classe des anciens Holotriches, ni dans la nouvelle Classe moins large des Kinetophragmophora (DE PUYTORAC et coll., 1974). Il est difficile de suivre la proposition de CHATTON et LWOFF qui suggéraient de ranger leurs « Pilisuctoridae » dans les Trichostomes, en soulignant, du reste, le caractère négatif de leur classification par élimination ; la définition même des Trichostomes a beaucoup évolué depuis 1936. L'assimilation directe aux Apostomes est probablement prématurée.

Il est beaucoup plus prudent, et plus utile, pour faciliter d'autres rapprochements dans l'avenir, de laisser à nouveau en suspens le choix d'un taxon d'ordre élevé et d'attendre, au moins, que les cycles de chacun de ces animaux soient entièrement connus. En effet, les *Askoella* sont des formes récoltées, libres sur des Péracarides. Nous aurions pu, de la même façon, ne récolter que les tomites libres d'*Ascophrys* avant la fixation. Ne sachant rien d'autre sur les *Askoella* même pas leur mode de bipartition (si cette bipartition existe) il nous faut les considérer comme l'un des sujets de travail à compléter qui, lui, nous apportera peut-être les éléments de réponses qui manquent.

Les *Conidophrys* et les *Ascophrys* eux-mêmes, qui désormais sembleront plus familiers, ne sont pas non plus suffisamment connus : nous ne savons rien des phénomènes sexuels, par exemple.

Il reste à examiner si la famille des Conidophryidae est un cadre suffisamment large pour accueillir toutes ces espèces affines. En effet, il est impossible de retenir la famille des Askoellidae de JANKOWSKI, fondée uniquement sur deux espèces d'un même genre, toutes deux trop partiellement décrites.

Suivant les groupements de Ciliés et le nombre des espèces qu'ils renferment, les critères de rangement catégoriel varient beaucoup.

Les processus morphogénétiques infraciliaires, l'anatomie des tomites et les ébauches de leurs organites fixateurs rapprochent étroitement les *Ascophrys* des *Conidophrys*.

La différence éthologique entre une attaque directe de la cuticule (*Ascophrys*) et la recherche d'un « poil sécréteur » (*Conidophrys*) est peut-être importante, mais elle reste de l'ordre des différences admises entre les genres. Certaines familles, parfaitement homogènes morphologiquement,

comportent ainsi des genres dont les adaptations éthologiques sont encore plus divergentes (*Dysteriidae*, *Ancistrocomidae*, etc.).

Il semble donc légitime d'élargir la famille des *Conidophryidae* au nouveau genre *Ascophrys*, distingué essentiellement par le mode de division de son tomonte et le mode de multiplication des paires d'ébauches.

Il reste, évidemment impossible de statuer pour les *Askoella* sans renseignements supplémentaires, mais il est dès maintenant possible d'affirmer qu'avec les *Conidophrys*, les *Ascophrys*, et les *Askoella* nous connaissons les premiers éléments d'un grand groupe de Ciliés, peut-être lointains précurseurs des Apostomes et qui évoluent aux dépens du phylum des Arthropodes.

Station Biologique, 29211 Roscoff.  
Institut des Pêches, 29211 Roscoff.  
Dept of Zoology — State University  
Raleigh, NC — U.S.A.

#### BIBLIOGRAPHIE

- CAMPILLO (A.) et DEROUX (G.), 1974. — *Ascophrys rodor*, n. g., n. sp. Un nouveau mode de parasitisme externe, aux dépens des Arthropodes, chez les Ciliés: l'utilisation trophique directe des strates cuticulaires du test. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, 279, p. 1447-1450.
- CHATTON (E.) et LWOFF (A.), 1926. — Les *Synophria*, infusoires parasites internes des crabes. Leur évolution à la mue. Leur place parmi les Foettingeriidae. — *C. R. Acad. Sci., Paris* 183, p. 1131-1134.
- 1934. — Sur un infusoire parasite de poils sécréteurs des Crustacés édiroptalmes et la famille nouvelle des Pili-suctoridés. — *Ibid.*, 199, p. 696-699.
- 1936. — Les Pili-suctoridae Ch. et LW. Ciliés parasites des poils sécréteurs des Crustacés édiroptalmes. Polarité, orientation et desmodexie chez les Infusoires. — *Bull. Biol. France Belgique*, 70, p. 86-144.
- COHN (F.), 1866. — Neue Infusorien in Seeaquarium. — *Z. wiss. Zool.*, 16, p. 253-302.
- CORLISS (J.O.), 1961. — The ciliated Protozoa. — PERGAMON Press, Edit., New York.
- DEBAISIEUX (P.), 1960. — Ciliates apostomes parasites de *Palaemon*. — *La Cellule*, 60, p. 331-352.
- DEROUX (G.) et DRAGESCO (J.), 1968. — Nouvelles données sur quelques ciliés holotriches cyrtophores à ciliature ventrale. — *Protistologica*, 4, p. 365-407.
- DEROUX (G.) et TUFFRAU (M.), 1965. — *Aspidisca orthopogon*, n. sp. Révision de certains mécanismes de la morphogénèse à l'aide d'une modification de la technique au Protargol. — *Cah. Biol. mar.*, 6, p. 293-310.
- DRACH (P.) et TCHERNIGOVITZ (C.), 1967. — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés. — *Vie et Milieu*, sér. A, 18 (3 A), p. 595-610.
- FORSTER (J.R.M.), 1970. — Further studies on the culture of the prawn *Palaemon serratus* PENNANT, with emphasis on the post-larval stages. — *Fish. Invest.*, Londres, Ser. 2, 26 (6), 40 p.
- KIRBY (H.), 1941. — Relationships between certain protozoa and other animals. — In CALKINS (G. N.) and SUMMERS (F. M.): Protozoa in biological research. — Columbia Univ. Press., New York, p. 890-1008.
- LWOFF (A.), 1950. — Problems of morphogenesis in Ciliates. — Biological research series. — John WILEY and Sons Edit., New York.
- MOHR (J.L.) et LE VEQUE (J.A.), 1948. — Occurrence of *Conidophrys pilisuctor* on *Corophium apherusicum* in Californian waters (abstr.). — *J. Parasitol.*, 34, p. 253.
- PUYTORAC (P. de) et coll., 1974. — Proposition d'une classification du phylum *Ciliophora* DOFLEIN, 1901 (réunion de Systématique, Clermont-Ferrand). — *C. R. Acad. Sci., Paris*, 278, p. 2799-2802.
- REEVE (M.R.), 1969. — The laboratory culture of the prawn *Palaemon serratus* PENNANT. — *Fish. Invest.*, Londres, Ser. 2, 26 (1), 38 p.
- SINDERMANN (C.J.), 1970. — Principal diseases of marine fish and shellfish. — Acad. Press New York.
- SPRAGUE (V.) et COUCH (J.), 1971. — An annotated list of protozoan parasites, hyperparasites and commensals of Decapod Crustacea. — *J. Protozool.*, 18 (3), p. 526-537.
- TCHERNIGOVITZ (C.), 1959. — Croissance épithéliale et cycle d'intermue chez *Leander serratus* (PENNANT). — *C. R. Acad. Sci., Paris*, 248, p. 600-602.
- 1965. — Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des crustacés décapodes. — *Arch. Zool. exp. gén., Fasc.*, 106 (3), p. 377-497.