

# Étude ultrastructurale de la gamétogenèse de *Schistosoma bovis* Sonsino, 1876 (Trematoda : Schistosomatidae)

**Author: Jean-Lou Justine**

Thèse de troisième cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II), France, 20 septembre 1980

**Title:** [Ultrastructural study of gametogenesis in *Schistosoma bovis* Sonsino, 1876 (Trematoda: Schistosomatidae)]

**Author:** Jean-Lou Justine

**Document:** Thèse de troisième cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II), France

**Date:** September 20th, 1980

**Note:** scanned June 2012 from original unpublished thesis

**Titre :** Étude ultrastructurale de la gamétogenèse de *Schistosoma bovis* Sonsino, 1876 (Trematoda : Schistosomatidae)

**Auteur :** Jean-Lou Justine

**Document:** Thèse de troisième cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II), France

**Date:** 20 septembre 1980

**Note:** scanné en juin 2012 à partir de la thèse originale, non publiée

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc pour  
obtenir le grade de Docteur de 3ème Cycle  
PARASITOLOGIE, PATHOLOGIE ET RELATIONS ÉCOPHYSIOLOGIQUES

ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA GAMÉTOGENÈSE

DE *SCHISTOSOMA BOVIS* SONSINO, 1876 (TREMATODA : SCHISTOSOMATIDAE)

par

Jean-Lou JUSTINE

Soutenue le 20 Septembre 1980 devant la Commission d'Examen.

JURY

MM.

L. EUZET

Président

C. COMBES

A. RAIBAUT

Assesseurs

X. MATTEI

ACADÉMIE DE MONTPELLIER  
UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc  
pour obtenir le grade de Docteur de 3ème Cycle  
PARASITOLOGIE, PATHOLOGIE ET RELATIONS ECOPHYSIOLOGIQUES

ETUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA GAMETOGENESE  
DE *SCHISTOSOMA BOVIS* SONSINO, 1876 (TREMATODA : SCHISTOSOMATIDAE)

par

Jean-Lou JUSTINE

Soutenue le 20 Septembre 1980 devant la Commission d'Examen.

JURY : MM. L. EUZET Président  
C. COMBES }  
A. RAIBAUT } Assesseurs  
X. MATTEI }

UNIVERSITE  
DES SCIENCES ET TECHNIQUES  
DU LANGUEDOC

LISTE DES PROFESSEURS

Président : L. THALER

Vices-Présidents : MM. CORRIU, PIETRASANTA et NOUAZE.

Doyens Honoraires à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

P. MATHIAS  
B. CHARLES  
A. CASADEVALL

Présidents Honoraires :

P. DUMONTET  
J. ROUZAUD

Professeurs Honoraires de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

- R. JACQUES	- Ch. BOUHET	- ch. SAUVAGE
- M. CASTERAS	- J. SALVINIEN	- J.M. MORETTI
- E. TURRIERE	- M. MOUSSERON	- G. COUCHET
- C. CAUQUIL	- P. CHATELAIN	- P. DEMANGEON
- G. DENIZOT	- A.M. VERGNOUX	- J.P. ROIG
- J. GRANIER	- E. KAHANE	

Secrétaire Général :

E. SIAU

Professeurs titulaires :

- M. J. AVIAS ..... Géologie  
- M. JJ. MOREAU ..... Mécanique rationnelle

- M.	B.	CHARLES	.....	Mathématiques Pures
- M.	R.	JOUTY	.....	Physique
- M.	R.	LEGENDRE	.....	Zoologie
- M.	I.	ASSENMACHER	.....	Physiologie Animale
- M.	Ch.	ROUMIEU	.....	Analyse supérieure
- M.	J.	ROBIN	.....	Physique
- M.	B.	PISTOULET	.....	Physique
- M.	A.	POTIER	.....	Chimie Minérale
- M.	R.	LAFONT	.....	Physique
- M.	R.	JACQUIER	.....	Chimie
- M.	J.	FALGUEIRETTES	.....	Minéralogie
- M.	J.	REGNIER	.....	Chimie
- Mme	J.	CHARLES	.....	Mathématiques
- M.	J.	ROUZAUD	.....	Chimie
- M.	P.	CAILLON	.....	Physique
- M.	H.	CHRISTOL (E.N.S.C.M.)	.....	Chimie
- M.	H.	ANDRILLAT	.....	Astronomie
- Mme	G.	VERNET	.....	Biologie Animale
- M.	L.	CECCHI	.....	Physique
- M.	L.	EUZET	.....	Zoologie
- M.	C.	DELOUPY	.....	Physique
- M.	M.	MATTAUER	.....	Géologie
- M.	M.	SAVELLI	.....	Physique
- M.	R.	MARTY	.....	Psychophysiologie
- M.	A.	BONNET	.....	Botanique
- M.	G.	LAMATY	.....	Chimie
- Mme	S.	ROBIN	.....	Physique
- M.	R.	CORRIU	.....	Chimie
- Mme	N.	PARIS	.....	Physiologie Végétale
- M.	J.	ZARZYCKI	.....	Sciences des Matériaux
- M.	M.	MAURIN	.....	Chimie Minérale
- M.	L.	THALER	.....	Paléontologie
- M.	S.	GROMB	.....	Chimie Physique

- M. JV. ZANCHETTA	.....	Chimie Générale
- M. P. SABATIER	.....	Mathématiques
- M. F. SCHUE	.....	Chimie Organique
- M. E. GROUBERT	.....	Physique
- M. Ch. CASTAING	.....	Mathématiques
- M. M. ROUZEYRE	.....	Physique <sup>A</sup>
- M. F. PROUST	.....	Géologie
- M. J. PARIS	.....	Biologie Animale
- M. A. GROTHENDIECK	.....	Mathématiques
- M. C. DURANTE	.....	Physique
- M. G. BOUGNOT	.....	Physique
- M. G. LECOY	.....	E.E.A.
- M. R. GAUFRES	.....	Chimie
- M. JD BAYLE	.....	Physiologie Animale
- M. JL LMBACH	.....	Chimie
- M. JP FILLARD	.....	E.E.A.
- M. N. ROBY	.....	Mathématiques
- M. Ph JEANTEUR	.....	Biochimie
- M. M. AMANIEU (I.S.I.)	.....	Hydrologie et Mari- culture
- M. A. COMMEYRAS	.....	Chimie Organique

Professeurs sans Chaire :

- M. G. TOURNE	.....	Chimie
- M. J. REMY	.....	Géologie
- Mme H. GUASTALLA	.....	Biologie Physico- Chi- mique
- M. R. LENEL	.....	Biologie Animale
- M. A. BASSOMPIERRE	.....	Physique
- M. R. JONARD	.....	Botanique
- M. R. CANO (I.U.T.)	.....	Mesures Physiques
- M. P. MOLINO	.....	Mathématiques
- M. J. LEGRAND	.....	Physiologie Animale
- M. J. D'AUZAC	.....	Physiologie Végétale
- M. G. BOUIX	.....	Zoologie

- M. M. DENIZOT	.....	Biologie Végétale
- M. B. BRUN	.....	Chimie Physique
- M. L. GIRAL	.....	Chimie Organique
- M. JP QUIGNARD	.....	Zoologie
- M. Ph VIALLEFONT	.....	Chimie
- M. A. RAIBAUT	.....	Zoologie
- M. P. VITSE	.....	Chimie Minérale
- M. J. GRIMAUD (E.N.S.C.M.)	.....	Chimie
- M. J. GARCIA (I.U.T. NIMES)	.....	Génie Mécanique
- M. P. LOUIS	.....	Géophysique Appliquée
- M. Cl BOCQUILLON	.....	Hydrologie
- M. A. DONNADIEU	.....	Physique
- M. M. LEFRANC	.....	Mathématiques
- M. G. MASCHERPA	.....	Chimie
- M. C. GOUT	.....	Physique
- M. JP TRILLES (I.U.T.)	.....	Biologie Appliquée
- M. F. HALLE	.....	Biologie Végétale
- M. G. BORDURE (I.U.T.)	.....	Génie Electrique
- M. JP NOUGIER	.....	Electronique
- M. M. GODRON	.....	Ecologie Végétale
- M. L. LASSABATERE (I.U.T.)	.....	E.E.A.
- M. J. LAPASSET (I.U.T.)	.....	Physique Mesure Physique
- M. M. AVEROUS (I.U.T.)	.....	Physique Génie Elec- trique
- M. G. MAURY	.....	Chimie
- M. G. LOUPIAS	.....	Mathématiques
- M. R. BEN AIM (I.S.I.)	.....	Génie chimique et Traitement des eaux
- M. J. CROUZET (I.S.I.)	.....	Biochimie Appliquée
- M. L. COT (ENSCM)	.....	Chimie
- M. Jc CHEFTEL (I.S.I.)	.....	Biochimie Appliquée à l'alimentation
- M. P. JOUANNA (I.U.T.)	.....	Génie Civil
- M. H. MATHIEU (I.S.I.)	.....	E.E.A.

Professeurs Associés :

- M. M. MICALI	.....	Mathématiques
- M. H. BILGER	.....	Physique
- M. G. AUBERSON	.....	Mathématiques

A

Professeurs associés d'Université :

- M. L. DAUZIER	.....	Physiologie Animale
- M. GALZY	.....	Biochimie
- M. C. MAURIN	.....	Biologie Animale
- M. R. SENOUILLET	.....	Economie et Gestion
- M. E. SERVAT	.....	Géologie
- M. C. VAGO	.....	Biologie Animale
- Mme M. VAN CAMPO	.....	Biologie Végétale
- M. E. VERDIER	.....	Chimie
- M. F. WINTERITZ	.....	Chimie

Maîtres de Conférences :

- M. R. HAKIM	.....	Mathématiques
- M. F. LAPSCHER	.....	Mathématiques
- Mlle M. LEVY (I.U.T.)	.....	Chimie
- M. J. LAGARRIGUE (I.U.T.)	.....	Biologie Appliquée
- M. CL DROGUE (I.S.I.)	.....	Hydrogéologie
- M. P. GENESTE (E.N.S.C.M.)	.....	Chimie Physique Appliquée
.....	.....	
- M. Y. PIETRASANTA (E.N.S.C.M.)	.....	Chimie Appliquée
- M. B. LEMAIRE (I.S.I.)	.....	Mathématiques Appliquées Informatique
.....	.....	
- M. M. VALADIER	.....	Mathématiques
- M. J1 ROBERT (I.U.T. NIMES)	.....	Génie Electrique
- M. O. MAISONNEUVE	.....	Mécanique
- M. R. BRUNEL	.....	Physique
- M. M. CADENE	.....	Physique

- M. P. DELORD	.....	Physique
- M. A. PAVIA	.....	Chimie
- M. JM BESSIERE	.....	Chimie
- M. JP BARD	.....	Géologie
	.....	
- M. P. BESANCON (I.S.I.)	.....	Physiologie de la nu- trition appliquée à l'alimentation
- M. Y. NOUAZE	.....	Mathématiques
- M. J. PETRISSANS	.....	Chimie
- M. JY GAL	.....	Chimie Analytique appliquée
- M. C. BENOIT	.....	Physique
- M. H. GIBERT (I.S.I.)	.....	Génie Alimentaire
- M. A. LIEGEOIS (I.S.I.)	.....	Automatique
	.....	
- M. B. TARODO DE LA FUENTE (I.S.I.)	.....	Biochimie Appliquée et Techniques des Matières alimentaires.
- M. Y. ESCOUFIER	.....	Informatique
- M. A. SANS	.....	Psychophysiologie
- M. G. DURAND	.....	Chimie
- M. B. FILLIATRE (I.S.I.)	.....	Informatique et Gas- tion.
- M. JJ MACHEIX	.....	Physiologie Végétale
- M. P. HINZELIN	.....	Génie Civil
- M. CL BOKSENBAUM	.....	Informatique
- M. G. CAMBON (I.S.I.)	.....	E.E.A.
- M. J. FERRIE (I.S.I.)	.....	Informatique
- M. E. AKUTOWICZ	.....	Mathématiques
- M. CH HEBANT	.....	Paléobotanique
- M. J. LANCELOT	.....	Géophysique
- M. D. AUVERGNE (I.S.I.)	.....	E.E.A.
- M. B. LEBLEU	.....	Biochimie

- M. C. JOUANIN	.....	Physique
- M. M. RIBES	.....	Chimie
- M. JP ROQUE	.....	Chimie
- M. JL AUBAGNAC	.....	Chimie
- M. CL ALIBERT	.....	E.E.A.
- Mile H. ASTIER	.....	Physiologie Animale
- M. F. ARTHAUD	.....	Géologie
- M. G. ROYO	.....	Chimie Organique - Mesures Physiques.
- M. PH FOUCOU (I.U.T.)	.....	Sciences Economiques

---

A V A N T - P R O P O S

*Vous avez bien voulu, Monsieur le Professeur EUZET, présider le Jury de cette thèse : je vous adresse mes remerciements les plus sincères. Vous avez su, par la qualité de votre enseignement, me faire découvrir la richesse de la Parasitologie Comparée; votre attitude cordiale et empreinte de simplicité m'a été d'un profond réconfort. Vos conseils avisés m'ont guidé pendant ces années, sans que la distance viennent en affaiblir la chaleur. Enfin, votre accueil bienveillant, pour les dernières étapes de ce travail, m'a permis de le mener à terme : je vous en suis profondément reconnaissant.*

*Monsieur le Professeur MATTEI, Chef du Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Dakar, vous m'avez accueilli au Sénégal; l'ambiance active, mais détendue, que vous faites régner dans votre laboratoire a contribué beaucoup à faciliter mon travail. C'est toujours avec bonne humeur que vous avez guidé mes premiers pas dans la Microscopie Electronique et m'avez fait profiter de votre grande expérience dans le domaine de la Spermatologie Comparée. Vous avez suivi mes recherches pas à pas, n'hésitant pas à m'expliquer vous-même jusqu'aux plus petits détails matériels. Enfin, vous avez bien voulu accepter de vous déplacer à Montpellier pour juger ce travail: je vous en suis très reconnaissant.*

*Vos cours d'Helminthologie, Monsieur le Professeur COMBES, sont restés vivants dans ma mémoire; vous m'avez aidé, en mettant à ma disposition la bibliothèque de votre laboratoire et en m'envoyant vos remarques avisées : pour ceci, et pour avoir accepté de juger ce travail, je vous exprime ma gratitude.*

*Monsieur le Professeur RAIBAUT, je garde un excellent souvenir de votre enseignement. Vous avez bien voulu me faire l'honneur d'ajouter à vos charges celle de participer à ce Jury : soyez en sincèrement remercié.*

*Je sais gré aussi à M.G. VASSILIADES, Maître de Recherches à l'I.S.R.A., de m'avoir fait profiter de son expérience des Helminthes du Sénégal; à M.B. MARCHAND, Maître-Assistant dans notre équipe, de m'avoir guidé dans mon apprentissage de la microscopie électronique et par ses suggestions.*

*Je voudrais aussi remercier ceux qui m'ont aidé à la réalisation matérielle de ce travail. A Dakar, M. Christian CHAUVE, Technicien en Microscopie Electronique, qui a bien voulu réaliser le tirage des planches photographiques, M. Doudou NGOM, pour le sérieux de son travail de fixation, MM. Mamadou NDAO et Diawara CISSE pour la Microscopie, enfin M. A. DIOP pour la dactylographie. A Montpellier, Mme Brigitte DANIEL, dont la rapidité à la dactylographie a fait merveille, et Mlle Michèle BOISSEAU, si disponible et efficace pour aplanir les difficultés de tous ordres.*

*Enfin, je voudrais dédier ce mémoire à ma femme Martine, qui s'est chargée des tâches les plus ingrates de ce travail, avec tous mes remerciements affectueux.*

## S O M M A I R E

### HISTORIQUE ET INTRODUCTION

I. MATERIEL ET METHODES	3
A. MATERIEL	3
1. L'espèce <i>Schistosoma bovis</i>	3
2. La morphologie de <i>S. bovis</i>	3
3. Les hôtes de <i>S. bovis</i> au Sénégal	3
4. Pathologie due à <i>S. bovis</i>	3
B. METHODES	5
1. Récolte des Schistosomes	5
2. Isolement des Schistosomes	6
3. Dissection des Schistosomes	6
a) Mâles	6
b) Femelles	6
4. Microscopie photonique	7
5. Microscopie électronique	7
a) Fixation et processus classiques	7
b) Fixations spéciales	8
c) Cytochimie ultrastructurale	8
d) Coupes semi-fines	9
e) Coloration "négative" à l'acide phosphotungstique	9

### III. GAMETOGENESE MALE

A. L'APPAREIL GENITAL MALE	10
B. ORGANISATION DU TESTICULE	12
1. Observations en microscopie photonique	12
a) Préparations par écrasement	12
b) Coupes histologiques de Schistosomes	12
2. Observations générales en microscopie électronique	12
a) La paroi du testicule	12
1) Observations	12
2) Discussion	13
b) Les cellules de soutien	14
1) Observations	14
2) Discussion	15
c) Les cellules germinales	16
C. SPERMATOGENESE	17
1. Observations	17
a) Les spermatogonies	17
b) Les spermatocytes de premier ordre	18
2. Discussion	19
a) Aspects généraux	19
b) Les spermatogonies	21
c) Les spermatocytes primaires	23
D. LA SPERMIOGENESE	27
1. Observations	27
2. Discussion	32
E. LE SPERMATOZOIDE	37
1. Observations	37
2. Discussion	40
3. Problème des spermatozoïdes apparemment biflagellés	50
4. Conclusion	51

III. GAMETOGENESE FEMELLE	
A. L'APPAREIL GENITAL FEMELLE	53
B. ORGANISATION DE L'OVAIRE	53
1. Microscopie photonique	53
2. Microscopie électronique	55
a) Organisation générale	55
b) Paroi de l'ovaire et cellules de soutien	55
1) Observations	55
2) Discussion	56
C. ETUDE ULTRASTRUCTURALE DE L'OVOGENESE	57
1. Les cellules jeunes	57
a) Observations	57
b) Discussion	58
2. Les cellules claires	59
a) Observations	59
b) Discussion	59
3. Les cellules mûres	61
a) Observations	61
b) Discussion	63
4. Conclusion	65
CONCLUSION	67
BIBLIOGRAPHIE	70
PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES	

## HISTORIQUE ET INTRODUCTION

L'étude microscopique de la gamétogenèse chez les Trématodes fut précoce car dès 1908, GOLDSCHMIDT décrit l'oogenèse de *Dicrocoelium*, suivi par DINGLER (1910) qui étudie la spermatogenèse de la même espèce. Ces travaux allaient rapidement se multiplier et en 1957 NEZ et SHORT dénombreaient soixante espèces appartenant à trente-sept genres, décrites pour cet aspect.

Les Schistosomes furent rapidement concernés. Une description histologique de *S. haematobium* (LOOS, 1895) montre déjà quelques images de la spermatogenèse et de l'ovogenèse. La première étude complète de la spermatogenèse concerne *S. haematobium* et *S. bovis* (LINDNER 1914) et sera suivie par celle de *S. japonicum* (FAUST et MELENEY 1924, SEVERINGHAUS 1928, IKEDA et MAKINO 1936) et *S. mansoni* (NIYAMASENA 1940). Le genre voisin *Schistosomatium* est étudié par NEZ et SHORT (1957). De la même façon, l'anatomie de l'appareil génital des Schistosomidés suscite plusieurs travaux. *S. mansoni* (FAUST *et al.* 1934) et *Schistosomatium douthitti* (EL GINDY 1954) sont ainsi étudiés.

Plus près de nous, les travaux de microscopie électronique sont peu nombreux. Les glandes annexes de l'appareil reproducteur de la femelle sont abondamment étudiées (SPENCE et SILK 1971 a et b ; ERASMUS 1973, 1975 a, 1975 b ; ERASMUS et DAVIES 1976) mais l'ovogenèse a seulement fait l'objet de quelques rapides descriptions (SPENCE et SILK 1971 a ; ERASMUS 1973).

La gamétogenèse chez le mâle n'a pas, à notre connaissance, été abordée ; seul un court rapport de OTUBANJO (1976) décrit les cellules de soutien du testicule. Le spermatozoïde, enfin, est décrit chez *S. mansoni* par KITAJIMA *et al.* (1976).

Il existait donc une importante lacune dans la connaissance de la reproduction des Schistosomes : l'aspect ultrastructural de la gamétogenèse, tant chez le mâle que chez la femelle.

Nous nous sommes proposés d'effectuer cette étude; pour cela nous avons choisi une espèce commode à se procurer : *S. bovis*, qui parasite le bétail domestique au Sénégal.

La plupart des études de laboratoire sur les Schistosomes concernent *S. mansoni*, qui est facile à élever car il accepte de petits mammifères comme hôte principal. C'est sur cette espèce en particulier que portent la majorité des travaux d'ultrastructure. Toutefois l'utilisation de *S. bovis* pour l'étude de la gamétogenèse nous a paru justifiable par le fait que ces processus sont généralement très comparables dans les différentes espèces d'un même genre. D'autre part, le spermatozoïde de *S. mansoni* avait déjà été décrit : l'étude d'une autre espèce pouvait fournir d'utiles éléments de comparaison.

## I. MATERIEL ET METHODES

### A. MATERIEL

#### 1. L'espèce *Schistosoma bovis*

Les Schistosomes que nous avons recueillis ont été déterminés grâce aux clefs de détermination classiques (BRUMPT 1937, YAMAGUTI 1971). Il s'agit de *Schistosoma bovis* SONSINO 1876. Les déterminations ont été confirmées par M. VASSILIADES, de l'I.S.R.A.

Au Sénégal, une autre espèce parasite du bétail, *Schistosoma curassoni* BRUMPT 1931, a été signalée par GRETILLAT et PICART (1964). Cette espèce *curassoni* est mise en synonymie avec *bovis* par BHALERAO (*in* NEVEU LEMAIRE 1936) et n'est pas conservée par YAMAGUTI (1971). Nous désignerons donc les Schistosomes que nous avons récoltés sous l'appellation *S. bovis*.

#### 2. La morphologie de *S. bovis*

La morphologie de l'espèce a été étudiée par KHALIL (1924), BRUMPT (1930a,b), VAN DEN BERGHE (1937a), plus récemment par ORECCHIA et PAGGI (1971). L'utilisation de la microscopie électronique à balayage est due à KUNTZ *et al.* (1979). Un schéma de l'animal est donné à la Figure A.

#### 3. Les hôtes de *S. bovis* au Sénégal

Le cycle de *S. bovis* a été décrit par BRUMPT (1930a).

Au stade larvaire, *S. bovis* parasite des mollusques pulmonés du genre *Bulinus*. Les espèces concernées sont *B. guernei* au nord du Sénégal et *B. jousseaumei* en Casamance (GRETILLAT 1963). Les cercaires de Schistosome pénètrent activement la peau des mammifères. *S. bovis*, au Sénégal, est signalé chez les ruminants domestiques (ovins, caprins, bovins) (GRETILLAT et PICART 1964, VASSILIADES *et al.* 1979) et chez le phacochère (GRETILLAT 1969).

#### 4. Pathologie due à *S. bovis*

Les femelles de *S. bovis* pondent dans les capillaires, surtout au

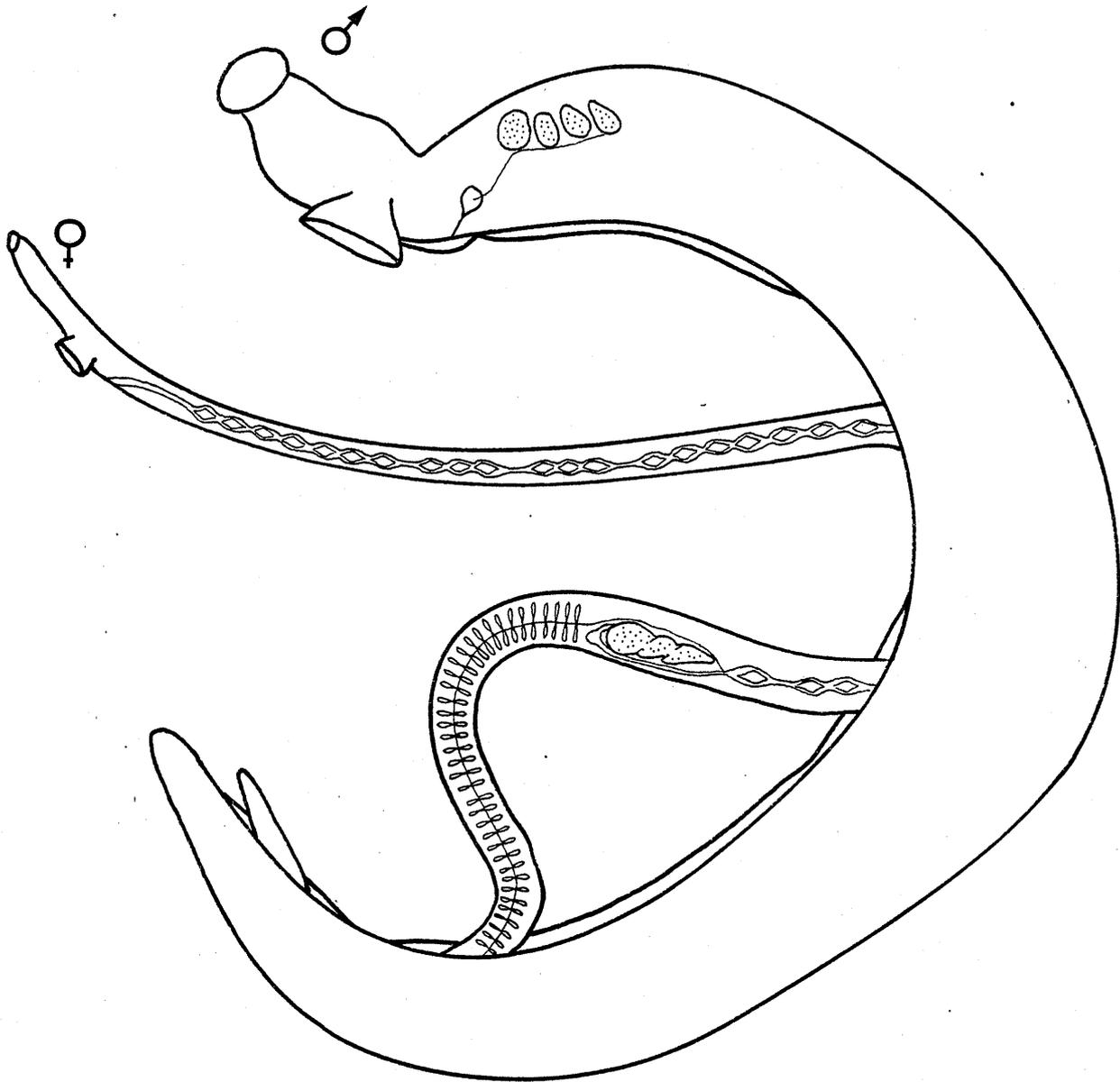


FIGURE A

COUPLE DE SCHISTOSOMA BOVIS (Schéma)

(Seul l'appareil génital est représenté)

niveau du mésentère, des oeufs à éperon terminal acéré (BRUMPT 1930a,b, VAN DEN BERGHE 1937b). La présence des parasites, et surtout des oeufs qui traversent les capillaires et la paroi intestinale pour tomber dans la lumière du tube digestif, détermine des lésions. Chez le boeuf, on note une congestion du gros intestin et des ecchymoses, et chez les ovins, des hémorragies ponctiformes de l'intestin. Le foie est cirrhotique chez ces derniers (NEVEU LÉMAIRE 1936, GRETILLAT et PICART 1964).

Les symptômes sont inconstants, représentés parfois par une diarrhée fétide du bétail et des selles sanguinolentes (NEVEU LÉMAIRE 1936).

L'accroissement pondéral est sensiblement affecté, chez le zébu, par la bilharziose (SAAD *et al.*, 1980).

## B. METHODES

### 1. Récolte des Schistosomes

On a recherché les Schistosomes dans les intestins de ruminants, à l'atelier de nettoyage des abats de l'abattoir municipal de Dakar. Les vers sont visibles par transparence dans les vaisseaux sanguins mésentériques. Des intestins de zébus (*Bos indicus*) et de moutons (*Ovis aries*) ont été utilisés. Dans les deux hôtes, les parasites sont d'une taille comparable. Ils sont trouvés le plus souvent accouplés, avec une faible proportion de mâles solitaires.

Il n'a pas été effectué de comptage de parasites ni d'enquête sur le pourcentage de bétail parasité. Le bétail amené aux abattoirs de Dakar peut être de provenances très diverses, couvrant tout le territoire national, et doit être parasité de façon différente selon l'origine. En règle générale, il a été constaté que le nombre d'animaux parasités décroît depuis la fin de la saison des pluies (octobre) jusqu'au début de la saison humide suivante (juillet), le nombre de parasites par hôte suivant d'ailleurs la même courbe. Cela peut être mis en corrélation avec le cycle du Schistosome, dont la larve doit trouver un gastéropode d'eau douce pour son développement ; pendant la saison des pluies, ces hôtes secondaires sont abondants dans les mares temporaires, permettant ainsi l'établissement du cycle parasitaire. Les animaux

s'infestent donc pendant la saison humide, et conservent les parasites acquis jusqu'à l'année suivante. Les oeufs émis par les parasites pendant la saison sèche sont perdus faute d'hôte secondaire (VASSILIADES, communication personnelle). Nous avons tenté de trouver de jeunes Schistosomes dans les foies de bovins. L'organisation de l'abattoir de Dakar est telle que les foies et les intestins sont séparés dès le dépeçage de l'animal : il est donc impossible de choisir les foies des animaux reconnus infestés par l'examen de leurs intestins. Une tentative aux abattoirs de Kaolack, dans l'intérieur du pays, n'a pas donné de résultat positif.

## 2. Isolement des Schistosomes

Les intestins parasités sont ramenés au laboratoire. Nous excisons les vaisseaux sanguins mésentériques près des parasites, pour les retirer avec une pince fine. Les Schistosomes sont recueillis dans une solution de NaCl à 9 %, dans laquelle ils survivent et restent mobiles plusieurs heures à température ambiante. Ce séjour dans l'eau physiologique est toutefois aussi court que possible.

## 3. Dissection des Schistosomes

### a) Mâles

Sous la loupe binoculaire, les testicules sont visibles bien que peu colorés. La vésicule séminale est plus petite mais plus réfringente. Ces organes sont prélevés par une dissection rapide, sans tenter de les isoler tout à fait car les testicules sont fragiles et la vésicule séminale se vide rapidement de son contenu. Les organes prélevés sont immédiatement placés dans le fixateur.

### b) Femelles

Le petit diamètre des femelles ne permet pas une dissection des organes génitaux. Sous la loupe, on repère aisément l'ovaire qui se trouve dans la zone de bifurcation du tube digestif. Un tronçon de 1 à 2 mm est ainsi sectionné, puis placé dans le fixateur. Le réceptacle séminal est proche de l'ovaire, il est ainsi prélevé avec lui.

#### 4. Microscopie photonique

Les testicules et la vésicule séminale sont disséqués et observés entre lame et lamelle dans une goutte d'eau physiologique (NaCl 9 ‰).

Nous avons aussi écrasé ces organes, soit dans l'eau physiologique, soit dans un milieu d'inclusion synthétique (Aquamount).

Des coupes sériées de Schistosomes fixés au Bouin-Hollande et inclus dans la paraffine ont aussi été utilisées (LANGERON 1949).

#### 5. Microscopie électronique

##### *a) Fixation et processus classiques*

Nous avons dans un premier temps employé la méthode de routine utilisée au laboratoire : fixation d'une heure dans du glutaraldéhyde à 2,5 % dans un tampon cacodylate de sodium à 0,1 M (pH 7,2), puis une heure dans le tétroxyde d'osmium à 1 % dans le même tampon. Nous avons tenté d'améliorer cette fixation en variant les temps et les concentrations des fixateurs. Une attention particulière a été donnée à la température de fixation, maintenue très basse, de l'ordre de 4°C. Les meilleurs résultats ont été obtenus avec le protocole suivant : glutaraldéhyde 2,5 % dans un tampon cacodylate, 5 à 15 mn à 4°C, puis tétroxyde d'osmium 1 % dans le même tampon, 5 à 15 mn à 4°C. Nous avons aussi réalisé des fixations sans post-fixation à l'osmium, pour certaines techniques cytochimiques.

La déshydratation s'effectue dans des bains d'alcool à concentration croissante (30 %, 70 %, 95 %, 100 %) et deux bains dans l'oxyde de propylène. L'inclusion est réalisée dans l'épon. La polymérisation de la résine se fait en étuve à 60°C pendant 48 heures. Les coupes sont réalisées à l'ultramicrotome Porter Blum M T 1 sur grilles nues ou sur grilles collodionnées dans certains cas. Les coupes sont contrastées par l'acétate d'uranyle (30 mn) et le citrate de plomb (1 à 2 mn) selon la méthode de REYNOLDS (1963). Après dépôt d'un film de carbone, les grilles sont observées au microscope électronique OPL MEU 100 KV ou Siemens Elmiskop 101.

### b) Fixations spéciales

1) Fixation à l'acide tannique : les organes disséqués sont passés rapidement dans le Triton X 100 à 1 % à 4°C, puis 15 mn dans le fixateur suivant : tampon cacodylate à 0,1 M (pH 7,2) contenant 2,5 % de glutaraldéhyde et 3 à 6 % d'acide tannique. Après rinçage, la post-fixation est faite au tétroxyde d'osmium froid comme décrit précédemment, ainsi que toute la suite des opérations.

2) Fixation au glutaraldéhyde dans l'eau. Les organes sont passés une heure dans le glutaraldéhyde à 2,5 % dans l'eau, rincés à l'acétate d'uranyle à saturation dans l'eau. Nous avons parfois fait suivre cette fixation par une post-fixation au tétroxyde d'osmium dans l'eau.

### c) Cytochimie ultrastructurale

Les coupes réalisées à partir d'échantillons inclus en épon sont récupérées dans des anneaux de MARINOZZI (ou "comètes") qui sont transportés à la surface des bains successifs. Nous avons aussi utilisé des grilles en or, inaltérables, de maniement moins délicat que les comètes.

1) Extraction enzymatique à la pronase sur échantillons inclus en épon (MONNERON 1966, MONNERON et BERNHARD 1966, ANDERSON et ANDRE 1968).

Les coupes sont flottées à la surface des réactifs suivants :

- Oxydation : acide périodique à 1 %.
- Incubation : pronase (Calbiochem) à 0,5 % dans tampon phosphate à 0,1 M (pH 7,4) à 37-40°C pendant 20 mn à 48 heures.

Les coupes sont colorées rapidement à l'acétate d'uranyle et citrate de plomb, carbonées puis observées.

2) Mise en évidence des polysaccharides (méthode PATAG de THIERY 1967). Les échantillons sont obligatoirement fixés au glutaraldéhyde/osmium. Nous avons employé la TSC (Thiosemicarbazide) comme réactif.

La coloration se fait selon la succession suivante : acide périodique/thiosemicarbazide/protéinate d'argent.

Des témoins sont réalisés en omettant l'action de l'acide périodique et en le remplaçant par l'eau oxygénée.

On a tenté d'intercaler un bain de salive à 40°C entre l'acide périodique et la TSC.

### 3) Coloration régressive à l'EDTA (BERNHARD 1968, 1969).

Les échantillons sont fixés seulement au glutaraldéhyde dans du tampon cacodylate.

Les coupes recueillies sur grille sont colorées de la façon suivante, à température ambiante :

- EDTA (acide éthylène diaminotétraacétique) 0,2 M ; 20 mn.
- Acétate d'uranyle 20 mn
- Citrate de plomb 1 à 2 mn

### d) Coupes semi-fines

La technique utilisée est celle de THIERY et ROMBOURG (1976). Les différentes variantes données par les auteurs ont été essayées.

Les échantillons sont ensuite inclus dans l'épon après déshydratation.

Les coupes sont faites à l'ultramicrotome avec une épaisseur de 0,5 à 1  $\mu$ m, et recueillies sur grilles collodionnées. Aucune coloration n'est nécessaire. L'observation est de préférence effectuée avec de forts voltages (100 kV).

### e) Coloration "négative" à l'acide phosphotungstique

Cette technique était difficile à exploiter à cause du faible nombre de spermatozoïdes disponible. Nous avons toutefois essayé le protocole suivant : broyage des testicules (ou vésicule séminale) dans une goutte d'acide phosphotungstique (PTA) à 1 % : dépôt de cette goutte sur une grille collodionnée et séchage.

## II. GAMETOGENESE MALE

### A. L'APPAREIL GENITAL MALE

Les organes génitaux du mâle sont rassemblés à l'avant du corps, juste derrière la ventouse ventrale. Les testicules, au nombre de trois à six, sont alignés irrégulièrement (*Fig. 1a*).

Nous avons effectué une étude du nombre de testicules sur une population de parasites, prélevés sur un zébu en mars 1980. Les Schistosomes étaient colorés au carmin alcoolique chlorhydrique et simplement examinés à la loupe binoculaire.

Résultats :

nombre de testicules par Schistosome	nombre de Schistosomes
3 .....	3
4 .....	54
5 .....	4
6 .....	1
	62

Le nombre le plus courant de testicules est 4, ce qui répond bien à la définition de *S. bovis* par KHALIL (1924).

Les testicules sont en relation avec la vésicule séminale par un fin canal (*Vas deferens*, LINDNER 1914) que nous n'avons pas retrouvé sur nos coupes sériées. La vésicule séminale se trouve au niveau du testicule le plus antérieur, en position ventrale (*Fig. 1b-e*). Elle apparaît réfringente à la loupe binoculaire. Sa paroi épaisse, observée au microscope électronique, présente une structure qui rappelle celle du tégument (*Fig. 11a*). Le canal reliant la vésicule séminale au pore génital (*Ductus ejaculatorius*, LINDNER 1914) a été suivi dans une série de trois coupes successives en microscopie photonique (*Fig. 1b-d*).

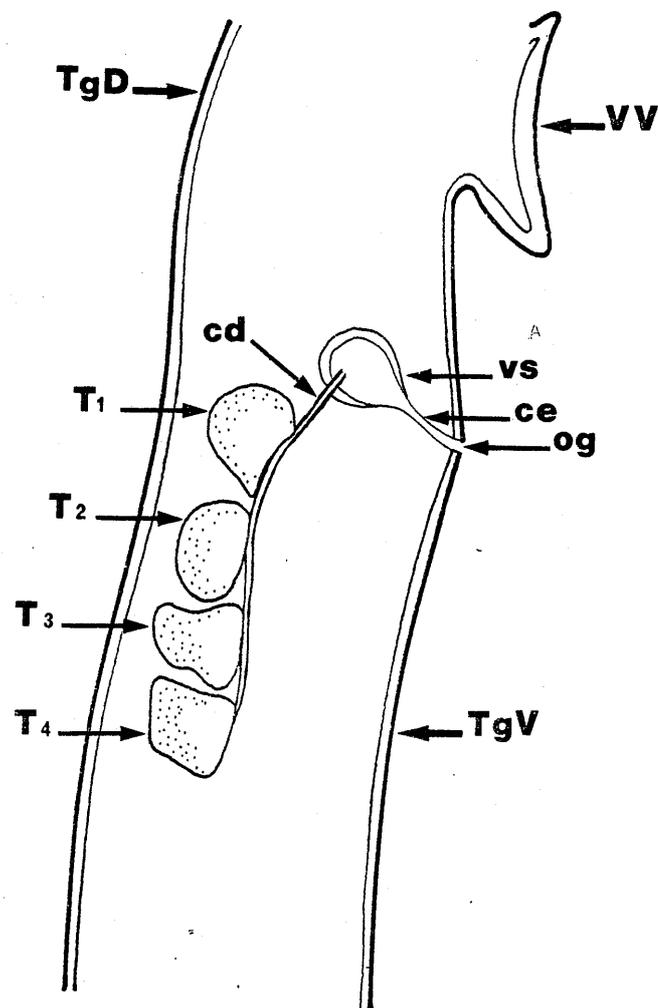


FIGURE B

APPAREIL GENITAL DE SCHISTOSOMA BOVIS MALE (Schema)

vue latérale

cd : canal déferent (vas deferens)

ce : canal éjaculateur (ductus ejaculatorius)

og : orifice génital

T1 à T4 : Testicules

TgD : Tégument dorsal    TgV : Tégument ventral

VS : Vésicule séminale

VV : Ventouse ventrale.

## B. ORGANISATION DU TESTICULE

### 1. Observations en microscopie photonique

#### a) Préparations par écrasement

Les testicules de Schistosomes vivants sont écrasés entre lame et lamelle dans une goutte d'eau physiologique. En se rompant, les testicules laissent s'échapper leur contenu.

Une grande partie du contenu reste groupée et on n'observe aucune association cellulaire dans l'amas de cellules. Des spermatozoïdes sont libérés, ainsi que quelques cellules libres et des cellules groupées. Nous avons porté une attention particulière à ces groupes de cellules. Certains sont formés de quatre cellules de grosse taille, à noyau volumineux, qui sont probablement des spermatocytes (*Fig. 1f*). D'autres sont formés d'une douzaine de spermatides flagellées. Ces "rosettes" sont composées de cellules en nombre variable pour une même catégorie cellulaire. Il serait difficile de les classer en stades successifs comportant à chaque fois un nombre double de cellules, car elles sont souvent incomplètes.

#### b) Coupes histologiques de Schistosomes

Les coupes sériées de Schistosomes montrent les testicules colorés plus intensément que les autres tissus. On reconnaît dans la masse testiculaire les corps spermatiques allongés, très colorés. Les autres cellules du testicule sont beaucoup plus difficiles à identifier. Il ne semble pas y avoir de zonation préférentielle des différentes catégories cellulaires, l'ensemble du testicule paraît homogène. On ne distingue pas de cellules groupées en rosettes (*Fig. 1a-d*).

### 2. Observations générales en microscopie électronique

#### a) La paroi du testicule

##### 1) Observations (*Fig. 2*)

Les testicules sont entourés d'un parenchyme que l'on retrouve dans

tout le corps de l'animal, sans différenciation particulière à ce niveau. De l'extérieur à l'intérieur la paroi comprend (Fig. 2a,b et 3b) :

- Des cellules musculaires dont on trouve des coupes transversales et longitudinales, et qui sont donc vraisemblablement entrecroisées.
- Un espace clair d'épaisseur assez régulière, d'environ 0,1  $\mu\text{m}$  ; quelques éléments fibreux, d'un diamètre inférieur à 10 nm, y sont présents.
- Une lame basale d'une épaisseur régulière de 30 nm environ, continue, espacée d'environ 15 nm du cytoplasme des cellules plus internes.
- Une couche cytoplasmique d'épaisseur variable, contenant parfois des mitochondries et quelques éléments membranaires. Cette couche cytoplasmique est reliée par des prolongements aux corps cellulaires des cellules de soutien. Cette couche est présente sur presque toute la surface du testicule, et elle semble alors continue. Toutefois elle semble manquer totalement dans certaines régions (Fig. 2c).

En certains endroits, la lame basale montre des ondulations d'une amplitude d'environ 0,3  $\mu\text{m}$ , irrégulières (Fig. 2a,b). Ces ondulations ne sont pas reproduites par la membrane interne de la couche cytoplasmique ni par la couche claire fibreuse.

## 2) Discussion

LINDNER (1914, *in* ROOSEN-RUNGE 1977) a décrit le testicule de *S. haematobium* comme une cavité dans le parenchyme, sans paroi propre. L'épaisseur totale de la paroi que nous avons décrite est parfois inférieure à 0,5  $\mu\text{m}$ , ce qui peut expliquer pourquoi la paroi n'a pas été vue en microscopie photonique par cet auteur. Cette paroi testiculaire présente en fait seulement deux éléments qui lui sont propres : la lame basale et l'espace clair garni de fibres. Les fibres musculaires ne réalisent qu'un treillis discontinu et la couche cytoplasmique issue des cellules de soutien manque parfois totalement.

FRANQUINET et LENDER (1973) décrivent dans la paroi du testicule de la planaire *Polycelis* des cellules différenciées, contenant des organites nombreux et des inclusions. Ces cellules réalisent un contact étroit avec

les cellules germinales jusqu'au stade spermatocyte secondaire. Les auteurs les assimilent à de véritables cellules de Sertoli, comparables à celles des mammifères. MOKHTAR-MAAMOURI (1976) montre dans le testicule jeune du Cestode *Phyllobothrium* un syncytium périphérique associé à une lame basale réalisant une paroi testiculaire rudimentaire. La paroi testiculaire des Acanthocéphales (MARCHAND, 1980) est aussi très simplifiée, parfois uniquement réduite à une lame basale. La paroi de *S. bovis* semble donc réaliser une structure intermédiaire entre celle, très simplifiée, de certains Cestodes, sans fibre musculaire, et celle, très différenciée de certains Turbellariés.

#### b) Les cellules de soutien

##### 1) Observations (Fig. 2d et 3)

Les cellules de soutien sont présentes dans toutes les coupes de testicules, mais peu nombreuses. Leur forme est très caractéristique : le corps cellulaire d'un diamètre de 5 à 6  $\mu\text{m}$  est pourvu de prolongements rayonnants, très longs, qui s'insinuent entre les cellules germinales en se ramifiant progressivement (Fig. 2d, 3a). Tous les stades spermatogénétiques sont concernés, y compris les déchets cytoplasmiques des spermatides, mais plus rarement les spermatozoïdes. Elles sont parfois situées à proximité de la paroi du testicule, avec laquelle leurs prolongements s'associent étroitement, et en constituent l'élément interne (Fig. 2a, b, d, 3b).

Le noyau est de forme globulaire, de 4  $\mu\text{m}$  de diamètre. Le nucléoplasme est clair et finement granuleux, la chromatine dense n'est présente qu'en petites masses plaquées à l'enveloppe nucléaire. Le nucléole est très gros, unique et souvent d'un diamètre supérieur à 1  $\mu\text{m}$ . L'enveloppe nucléaire présente des sinuosités peu marquées. Le cytoplasme forme une très mince couche autour du noyau (0,2  $\mu\text{m}$  à 0,5  $\mu\text{m}$ ). Il est abondamment pourvu de ribosomes groupés en polysomes. Le réticulum endoplasmique est représenté par des éléments assez courts, couverts de ribosomes en grand nombre et très serrés. Les mitochondries sont de forme arrondie généralement, d'un diamètre de 0,2  $\mu\text{m}$  environ, à matrice sombre et parcourue par quelques crêtes claires. Les prolongements cytoplasmiques sont parfois dilatés par ces mitochondries, même à une assez grande distance du corps cellulaire ; c'est en particulier

le cas des prolongements qui tapissent intérieurement la paroi du testicule (*Fig. 3b*). Nous n'avons jamais observé de Golgi, ni de centriole dans ces cellules.

Après coloration par la méthode de THIERY (1967) de mise en évidence des polysaccharides, ces cellules ressortent nettement sur le fond clair des cellules germinales (*Fig. 2d*). Leur cytoplasme présente d'abondantes granulations noires (glycogène  $\beta$ ), surtout localisées contre la membrane plasmique dans le corps cellulaire, et dans les ramifications. Après digestion par la pronase, le cytoplasme des cellules de soutien montre parfois des zones claires, indice de la présence de protéines (*Fig. 12e*).

Les contacts entre cellules de soutien et cellules germinales sont d'un type particulier. Les expansions cytoplasmiques ou le corps cellulaire de la cellule de soutien sont placés contre la surface des cellules germinales et suivent leurs contours, à une distance d'environ 0,5  $\mu\text{m}$  ou moins. Dans certains cas, l'expansion cytoplasmique court en zigzags dans l'espace intercellulaire, semblant attachée de façon alternée à chacune des cellules germinales (*Fig. 2d*). Dans d'autres, l'expansion cytoplasmique reste centrale : l'espace qui la sépare des cellules germinales est parcourue par de fines travées cytoplasmiques. On trouve parfois entre cellules germinales des travées comparables, sans observer de cytoplasme de cellule de soutien au centre de l'espace intercellulaire (*Fig. 6*).

## 2) Discussion

La forme caractéristique de ces cellules évoque un rôle trophique envers les cellules germinales. Ces cellules sont en effet en relation avec tous les stades spermatogénétiques, d'une part, et avec la paroi du testicule, d'autre part.

Le glycogène contenu dans ces cellules est de type  $\beta$  (DROCHMANS, 1962), ce qui constitue une forme de réserve de ce corps aisément dégradable. Les relations entre cellules de soutien et cellules germinales présentent une morphologie particulière. Nous proposons le mécanisme suivant pour expliquer cet aspect : à l'état vivant, les membranes des cellules de soutien sont étroitement appliquées contre les membranes des cellules germinales. En quelques endroits particuliers ponctuels, une adhérence unit ces

membranes. Lors de la fixation, les cellules subissent une légère rétraction, ce qui étire les membranes qui restent unies par leur point d'adhérence, donnant lieu à la formation des fines travées cytoplasmiques.

Lorsque de telles travées sont observées entre deux cellules germinales, sans cytoplasme de cellule de soutien au centre, il est possible qu'il s'agisse de coupes ne passant pas par l'expansion cytoplasmique, qui doit se trouver en dehors du plan de coupe, à proximité immédiate.

ROOSEN-RUNGE (1977) affirme que les Plathelminthes ne présentent pas de cellules de soutien ("nurse-cells") dans les testicules. Toutefois il rappelle que DINGLER (1910) a observé quelques grosses cellules parmi les spermatogonies de *Fasciola*, et commente les observations ultrastructurales de SATO *et al.* (1967) qui signalent des cellules de soutien chez *Paragonimus*. Des cellules de soutien ("Nutritive or supporting cells") sont aussi visibles dans les testicules de *Pharyngostomoides* (GRANT *et al.*, 1976). Ces cellules possèdent des prolongements étroits et contiennent des granulations qui évoquent du glycogène. Elles semblent être en relation avec les spermatogonies et les spermatides. Chez *S. mansoni*, la présence de cellules de soutien ("Sustentacular cells") a été rapportée par OTUBANJO (1976). Dans un bref abstract sans illustration, cet auteur décrit des cellules très comparables à ce que nous observons. Il suppose qu'elles jouent un rôle dans le transport des métabolites entre l'extérieur du testicule et les cellules germinales. Ce rôle nous semble vraisemblable, au vu des relations étroites qui unissent les cellules de soutien à la paroi testiculaire, et aux cellules germinales. Elles sont peut-être impliquées aussi dans la lyse des déchets cytoplasmiques des spermatides mûres. Les cellules de soutien ont été peu décrites chez les Plathelminthes : il est possible qu'elles soient absentes dans certains groupes. Les Schistosomes en ce cas, seraient une exception du fait de leurs cellules de soutien bien caractérisées.

### c) Les cellules germinales

Les coupes de testicules observées en microscopie électronique montrent un aspect tout d'abord déconcertant : les nombreux types cellulaires présents sont répartis de façon aléatoire (Fig. 4b). Les espaces intercellulaires sont assez importants ; dans ces espaces s'insinuent les tracées cytoplasmiques des cellules de soutien.

Quelques aspects organisés sont toutefois visibles : les spermatozoïdes sont souvent groupés autour de leurs déchets cytoplasmiques engrenés. Les spermatozoïdes sont parfois situés contre la paroi du testicule, mais sont souvent dispersés parmi tous les stades cellulaires. Il est impossible de distinguer de véritables rosettes. Quelques ponts intercellulaires joignent des cellules jeunes.

### C. SPERMATOGENESE

#### 1. Observations

##### a) Les spermatogonies (Fig. 4)

Ce sont des cellules de petite taille (4,5  $\mu$ m) pourvues d'un noyau rond central (3,3  $\mu$ m). Leur forme est régulière, le rapport nucléocytoplasmique élevé. Nous n'avons pas vu de ponts cytoplasmiques intercellulaires. La chromatine est groupée en "mottes" contre l'enveloppe nucléaire, et le reste du nucléoplasme est très clair. Le nucléole est volumineux, très dense. L'enveloppe nucléaire présente des différenciations particulières : elle est dilatée en certains endroits. Son feuillet externe se déforme vers le cytoplasme. Dans l'espace clair ainsi formé, on observe des membranes concentriques à aspect myeloïde (Fig. 4a). Le cytoplasme est pourvu de nombreux ribosomes, souvent associés en polysomes.

Le réticulum endoplasmique granulaire est discrètement représenté. Des vésicules claires, montrant dans leur contenu des membranes d'aspect concentriques, sont présentes dans le cytoplasme. Leur taille varie entre 0,3 et 1  $\mu$ m. Deux centrioles sont visibles près du noyau. Les mitochondries de ce stade sont caractéristiques : peu nombreuses, elles sont allongées, de petite taille (0,08  $\mu$  x 0,4  $\mu$ ) et présentent une matrice sombre garnie de crêtes peu nombreuses, souvent longitudinales.

Il ne nous a pas été possible de distinguer les gonies de 1°, 2° ou 3° ordre.

Ces cellules sont peu nombreuses et dispersées dans le testicule dans la plupart des cas. Toutefois nous avons observé un testicule où ces spermatogonies représentaient une part importante des cellules visibles, et étaient groupées et alignées (*Fig. 4c*).

b) *Les spermatocytes de premier ordre (Fig. 5 et 6)*

Ils représentent un stade de croissance cellulaire : leur taille passe de 4,5  $\mu\text{m}$  à 7  $\mu\text{m}$  et plus au cours de la prophase méiotique, tandis que la taille du noyau augmente aussi.

La forme des cellules, ronde au début avec noyau central (*Fig. 5a*), devient progressivement plus irrégulière avec noyau excentré (*Fig. 5b*). Le noyau va presque se plaquer à la membrane plasmique, ce qui dégage une zone cytoplasmique riche en organites. Le rapport nucléocytoplasmique diminue, mais cela n'est évident que sur les coupes passant par le grand diamètre de la cellule.

Les mitochondries sont nombreuses, à matrice claire, de forme allongée, pourvues de crêtes nombreuses et transversales. Leur taille est d'environ 0,4  $\mu$  x 1  $\mu$ , donc supérieure à celle des mitochondries de spermatogonies. Le réticulum endoplasmique, discret au départ, prend progressivement de l'importance. De même, l'appareil de Golgi apparaît et sera représenté par des dictyosomes bien organisés (*Fig. 5c*). Les ribosomes restent nombreux. Les centrioles sont visibles, au nombre de deux dans certaines cellules, quatre dans d'autres, groupés en diplosomes (*Fig. 5a, b, d*). En coupe transversale, ces centrioles montrent un aspect particulier (*Fig. 5e*) : le tubule interne (tubule a) de chaque triplet périphérique est pourvu d'un bras ; entre le tubule a de chaque triplet et le tubule c du triplet voisin existe un fin **lien**. Au centre du cercle des triplets se trouve une structure tubulaire, d'un diamètre d'environ 30 nm. Les caractéristiques particulières de ces centrioles sont mises en valeur par application de la technique photographique de rotation (MARKHAM *et al.*, 1962) (*Fig. 5f*).

Le noyau est caractéristique, avec les complexes synaptonémaux de la prophase méiotique. Nous avons noté pour ces complexes la structure suivante au stade où leur organisation est complète : deux bandes assez denses (bras latéraux), au contour flou, de 40 nm de large, entourant une bande

claire de 110 nm de largeur. Cette bande claire est parcourue en son centre par une ligne dense épaisse de 15 nm (ruban central). La longueur de cette structure linéaire peut atteindre 1  $\mu$ m.

Nous avons tenté de distinguer dans les cellules comportant des complexes synaptonémaux deux catégories. La première catégorie (*Fig. 5a*) est composée de cellules de petite taille (à peu près celle d'une gonie, 4,5  $\mu$ m), le noyau est pourvu de chromosomes bien visibles, très denses. Les mitochondries semblent présenter des caractères intermédiaires entre celles des gonies et celles que nous avons décrites dans les spermatocytes. La deuxième catégorie (*Fig. 5b, 6a*) est formée de cellules de grande taille (7  $\mu$ m), à noyau excentré. Le cytoplasme est abondant et les mitochondries sont bien caractéristiques et abondantes. Le Golgi est bien différencié. Le noyau est clair, le nucléoplasme finement granuleux est parcouru par de longs chromosomes peu denses. Les complexes synaptonémaux sont souvent perpendiculairement attachés à la membrane, et présentent une structure tripartite.

Le nucléole est présent dans les deux types de cellules. Des dilata-tions de l'enveloppe nucléaire sont parfois présentes dans les petites cellules. Elles sont absentes dans les cellules de grande taille où l'enve-loppe nucléaire est par contre pourvue de pores nucléaires nombreux (*Fig. 5c,d*). A ce dernier stade, la forme du noyau est plus régulière qu'aux sta-des précédents, où existent des ondulations de l'enveloppe nucléaire.

Certains spermatocytes sont en contact en certains endroits, ponc-tuels, de leur membrane. D'autres sont pourvus de fines travées cytoplas-miques qui les lient au spermatocyte voisin (*Fig. 6a-d*).

Nous n'avons pas trouvé de caractère permettant de distinguer avec certitude les spermatocytes de deuxième ordre.

## 2. Discussion

### a) Aspects généraux

La spermatogenèse de *S. bovis*, observée en microscopie photonique ou électronique, présente deux caractéristiques principales : l'absence de

rosettes bien caractérisées, et l'absence de zonation testiculaire des stades successifs de la différenciation cellulaire.

Chez la plupart des Plathelminthes, les cellules germinales mâles restent groupées pendant toute la spermatogenèse, formant ainsi des "rosettes" comportant 32 spermatides (Trématodes) ou 64 spermatides (Cestodes).

Parmi les Schistosomidés, ces rosettes ont été décrites chez *Schistosomatium douthitti* (NEZ et SHORT 1957). Par contre, chez les *Schistosoma*, les cellules se séparent dès les premiers stades de la spermatogenèse, ainsi que cela a été décrit par LINDNER (1914) pour *S. haematobium* et probablement *S. bovis*, par SEVERINGHAUS (1928) pour *S. japonicum* et NIYAMASENA (1940) pour *S. mansoni*.

SEY (1971), citant WOODHEAD (1931), précise que seul *Bucephalopsis* (Bucephalidae) partage cette particularité, parmi les Trématodes, avec le genre *Schistosoma*. Cette affirmation nous surprend, car WOODHEAD signale la présence de rosettes chez cet animal. Les Schistosomes resteraient donc le seul cas de ce genre.

D'autre part, les cellules germinales ne sont pas placées selon un ordre précis dans le testicule. Chez *S. japonicum* les gonies sont rassemblées en périphérie du testicule (SEVERINGHAUS 1928), mais sont dispersées chez *S. haematobium* (LINDNER 1914) et chez *S. mansoni* (NIYAMASENA 1940), ainsi qu'ont pu le confirmer par des études d'histoautoradiographie NOLLEN *et al.* (1976) pour ces trois espèces.

Dans toutes les espèces, les stades ultérieurs de la spermatogenèse sont totalement dispersés. SEVERINGHAUS (1928) parle à ce sujet de "groupe-ment kaléidoscopique" des cellules et précise que cette situation rend l'étude de la spermatogenèse très difficile.

Il est donc impossible, chez les Schistosomes, de reconnaître les stades cellulaires de la méiose grâce à la position des cellules dans le testicule, ou encore grâce au nombre de cellules par rosette. Seuls les critères de distinction ultrastructuraux peuvent être utilisés. C'est ce que nous avons tenté de faire dans cette étude.

Les spermatozoïdes et les spermatides flagellées, ont été immédiatement reconnus, ainsi que les cellules de soutien.

Les spermatocytes de premier ordre sont caractérisés par les complexes synaptonémaux de leur noyau, pendant la prophase méiotique.

Les spermatogonies ont ensuite été désignées grâce à leur taille et les aspects particuliers de leurs organites cytoplasmiques.

Il existe à notre connaissance, peu de descriptions détaillées de l'ultrastructure de la spermatogenèse (au sens strict) chez les Plathelminthes.

Chez les Turbellariés, quelques aspects d'*Anaperus* (SILVEIRA 1967) et une étude plus complète de *Polycelis* (FRANQUINET et LENDER 1973) sont publiés.

Pour les Cestodes, *Hymenolepis* (ROSARIO 1964, ROBINSON et BOGITSCH 1978), *Taenia* (FEATHERSTON 1971), *Acanthobothrium* et *Onchobothrium* (MOKHTAR-MAAMOURI et SWIDERSKI 1975), *Phyllobothrium*, (MOKHTAR-MAAMOURI 1976) ont été étudiés. Les Monogènes *Microcotyle* (KTARI 1971) et *Diclidophora* (HALTON et HARDCASTLE 1976) sont les seuls décrits pour cet aspect. Quant aux Trématodes, seuls *Paragonimus* (SATO *et al.*, 1967) et *Pharyngostomoides* (GRANT *et al.* 1976) font l'objet d'une courte description des stades de la spermatogenèse.

#### b) Les Spermatogonies

Les Spermatogonies de *S. bovis* répondent aux caractères généraux de ce stade cellulaire définis par BRUSLE (1971) : ce sont de petites cellules à rapport nucléocytoplasmique élevé, de forme arrondie. La chromatine en mottes denses plaquées contre l'enveloppe nucléaire a été décrite chez plusieurs espèces (BRUSLE 1971) et c'est en particulier le cas chez *Diclidophora* où le reste du nucléoplasme est clair et granuleux. Les nucléoles volumineux sont aussi classiques, et sont de ce type chez *Acanthobothrium* et *Polycelis*.

Le réticulum endoplasmique est peu abondant : c'est le cas de la plupart des spermatogonies décrites (BRUSLE 1971). Le réticulum est d'une importance comparable à ce qui est présent chez *S. bovis* chez *Pharyngostomoides*, *Diclidophora*, *Microcotyle*, et un peu plus abondant chez *Paragonimus*.

Chez *Acanthobothrium*, le développement du réticulum augmente au fur et à mesure des générations spermatogoniales.

Les vésicules claires du cytoplasme ressemblent aux dilatations qui sont annexées à l'enveloppe nucléaire. Ces vésicules évoquent des corps myéloïdes et pourraient signifier l'existence de zones de dégénérescence localisée dans le cytoplasme.

Les ribosomes sont abondants ici, ainsi que dans toutes les spermatogonies décrites : c'est le cas de *Paragonimus*, d'*Acanthobothrium*, et de *Diclidophora* où ils sont associés. Chez *Polycelis*, FRANQUINET et LENDER (1973) comparent cette abondance à celle, identique, dans le cytoplasme des néoblastes, et signalent que cela permet de colorer sélectivement les gonies.

L'appareil de Golgi est peu abondant. En général, on considère que la Golgi est rare dans les gonies. Il en est ainsi chez *Diclidophora*, *Paragonimus*, *Acanthobothrium*, et *Polycelis*.

Le chondriome est très souvent réduit à un petit nombre de mitochondries chez les spermatogonies (BRUSLE 1971) alors que chez les spermatoctes leur nombre et leur taille s'accroît notablement. C'est ainsi que chez *S. bovis*, nous avons pu opposer les mitochondries peu nombreuses, petites, à crêtes longitudinales et à matrice dense des gonies à celles, plus volumineuses et nombreuses, à crêtes transversales et à matrice plus claire, des cytes 4. Une radicale modification des mitochondries entre ces deux stades cellulaires a été décrite chez le lapin (NICANDER et PLOEN 1969) et chez le rat (BROCKELMANN 1964, cité par BRUSLE 1971). Chez *Diclidophora*, les mitochondries spermatogoniales sont petites et à matrice peu dense. Elles sont petites également chez *Acanthobothrium* et moins nombreuses que dans les spermatoctes. Chez *Polycelis*, la matrice est dense avec des crêtes claires, comme chez *S. bovis*. Ce caractère existe aussi dans les mitochondries des gonies de rat (ANDRE 1961) où il est perdu aux stades ultérieurs. Chez un mollusque, la Testacelle, les mitochondries sont petites et à crêtes longitudinales dans les gonies, comme chez *S. bovis*, pour devenir plus grandes et claires dans les spermatoctes (ANDRE 1961).

Nous avons observé deux centrioles. Les centrioles sont aux nombre

de deux, près du noyau, chez *Diclidophora*, et associés à des microtubules. SATO *et al.* ne présentent pas le nombre des centrioles chez *Paragonimus*, où ils signalent toutefois leur présence. Ces observations sont peu différentes des nôtres.

L'absence de ponts cytoplasmiques intercellulaires entre les spermatogonies de *S. bovis* a été signalée aussi chez *Diclidophora*. Par contre, ces ponts sont présents chez *Pharyngostomoides*, et sont une caractéristique commune à de nombreux embranchements (BRUSLE 1971).

L'enveloppe nucléaire des spermatogonies de *S. bovis* présente des aspects particuliers. Des expansions intranucléaires de la membrane nucléaire ont été notées dans les gonies de l'Homoptère *Philaenus* (FOLLIOU 1968). Chez *Polycelis*, c'est plutôt en prophase de méiose que les différenciations de l'enveloppe nucléaire prennent une grande importance.

Les spermatogonies de *S. bovis* présentent donc des caractères classiques : noyau volumineux à gros nucléole, cytoplasme peu abondant pauvre en organites figurés mais riche en ribosomes. Ces caractères sont ceux de cellules peu différenciées ; BRUSLE (1971) montre que les quelques cytodifférenciations qui interviennent à ce stade ont pour but de préparer la cellule à la phase spermatocytaire.

### c) Les spermatocytes primaires

Les spermatocytes primaires, grâce à l'aspect caractéristique de leur noyau au cours de la prophase méiotique, peuvent être reconnus avec facilité. L'autre aspect important qui les caractérise est la croissance cellulaire, avec diminution du rapport nucléocytoplasmique (BRUSLE 1970, 1971).

Les stades spermatogénétiques, chez *S. bovis*, ne restent pas unis. Quelques spermatocytes primaires seulement ont été observés, au niveau ultrastructural, liés par des travées cytoplasmiques ténues. Il est possible que ces travées aient pour origine les cellules de soutien. Nous n'avons jamais observé de vraie rosette en microscopie électronique, ce qui confirme les observations classiques de microscopie photonique (LINDNER, 1914 ; SEVERINGHAUS, 1928). Les spermatocytes que nous avons vus groupés par quatre dans les préparations par écrasement, doivent représenter des exceptions.

Les spermatocytes sont souvent reliés entre eux par des ponts cytoplasmiques. Ce cas est classique chez les mammifères (BRUSLE 1971). Chez les Plathelminthes, cette liaison prend un aspect particulier par la présence d'une masse cytoplasmique centrale à laquelle sont reliées les cellules, appelée cytophore.

En microscopie électronique, ce cytophore a été observé chez les Cestodes *Hymenolepis* (ROSARIO 1964), *Acanthobothrium* et *Onchobothrium* (MOKHTAR-MAAMOURI et SWIDERSKI 1975), chez le Trématode *Paragonimus* (SATO *et al.* 1967), chez le Monogène *Diclidophora* (HALTON et HARDCASTLE 1976), chez le Turbellarié *Polycelis* (FRANQUINET et LENDER 1973). Nous n'avons jamais observé de cytophore chez *S. bovis* ; le cas des Schistosomes est donc exceptionnel parmi les Plathelminthes.

Des formations membranaires surnuméraires associées au noyau existent chez diverses espèces dans le règne animal. En particulier, FRANQUINET et LENDER (1973) décrivent des vésicules intranucléaires et des corps multilamellaires abondants dans les stades de la prophase méiotique de *Polycelis*. Chez *S. bovis*, ces différenciations sont plus discrètes dans les spermatocytes primaires que dans les spermatogonies. FRANQUINET et LENDER (1973) supposent que ces différenciations préparent la rupture de l'enveloppe nucléaire à la métaphase. Chez *S. bovis*, ces structures semblent être plus rares en fin de prophase (cellules de grande taille) qu'au début : cette explication ne semble donc pas convenir ici.

Les pores nucléaires semblent plus abondants et caractéristiques dans les spermatocytes primaires que dans les spermatogonies de *S. bovis*. Ce cas a déjà été rapporté (FAWCETT et CHEMES, 1979) chez des rongeurs, où les pores sont répartis par groupes à la surface de l'enveloppe nucléaire des spermatocytes.

Le nucléole est généralement présent et unique dans les spermatocytes (BRUSLE 1971). C'est aussi le cas dans notre matériel, où il doit disparaître en fin de prophase.

Les chromosomes des spermatocytes primaires sont les éléments les plus caractéristiques de cette phase cellulaire. Leurs constituants linéaires, ou complexes synaptonémaux sont considérés comme une particularité

importante des cellules en prophase méiotique (MOSES 1968, 1969). JONES (1973) rapporte un certain nombre de valeurs mesurées dans diverses espèces. L'élément latéral (bras latéral) peut mesurer 30 à 60 nm, l'espace clair central de 65 à 120 nm, et l'élément fin central (ruban central) 12 à 50 nm. Nos mesures chez *S. bovis* (40 nm-110 nm-15 nm) s'inscrivent donc à l'intérieur de ces valeurs. L'épaisseur totale du complexe est comprise entre 160 et 240 nm dans les cas décrits, notre matériel avec 190 nm environ, est donc de taille classique.

ROBINSON et BOGITSCH (1978) décrivent des complexes synaptonémaux dans les spermatocytes primaires d'*Hymenolepis*, et affirment qu'il s'agit de la première description publiée de cette structure chez les Cestodes (mais MOKHTAR-MAAMOURI (1976) les montre déjà). De la même façon, nous pensons que notre description est la première pour les Trématodes. La présence de complexes synaptonémaux indique que l'appariement des chromosomes se fait, dans ce groupe, de la même manière que dans la plupart des cellules vivantes (MOSES 1968, 1969).

La désignation des différentes phases de la prophase méiotique n'est pas un problème facile à résoudre. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de règle précise permettant cette distinction. Toutefois, le classement en fonction de leur taille des spermatocytes primaires nous a permis de distinguer deux stades d'évolution cellulaire :

- Les petites cellules à chromosomes bien nets, mitochondries petites et peu nombreuses.
- Les cellules à nucléoplasme clair, complexes synaptonémaux longs et attachés perpendiculairement à l'enveloppe nucléaire. Ces cellules sont d'une taille supérieure et leurs mitochondries sont nombreuses et grandes.

Ces dernières cellules ont donc subi l'accroissement cellulaire. NICANDER et PLOEN (1969) précisent que cet accroissement a lieu pendant la phase Pachytène chez le lapin, et rappellent que ce stade est le plus long de la prophase. BAKER et FRANCHI (1967) montrent dans les ovocytes humains des complexes synaptonémaux très longs et attachés perpendiculairement à la membrane au stade Pachytène, de même que MOENS (1973) chez *Locusta*. C'est à ce stade que ces auteurs décrivent les complexes les plus

importante des cellules en prophase méiotique (MOSES 1968, 1969). JONES (1973) rapporte un certain nombre de valeurs mesurées dans diverses espèces. L'élément latéral (bras latéral) peut mesurer 30 à 60 nm, l'espace clair central de 65 à 120 nm, et l'élément fin central (ruban central) 12 à 50 nm. Nos mesures chez *S. bovis* (40 nm-110 nm-15 nm) s'inscrivent donc à l'intérieur de ces valeurs. L'épaisseur totale du complexe est comprise entre 160 et 240 nm dans les cas décrits, notre matériel avec 190 nm environ, est donc de taille classique.

ROBINSON et BOGITSCH (1978) décrivent des complexes synaptonémaux dans les spermatocytes primaires d'*Hymenolepis*, et affirment qu'il s'agit de la première description publiée de cette structure chez les Cestodes (mais MOKHTAR-MAAMOURI (1976) les montre déjà). De la même façon, nous pensons que notre description est la première pour les Trématodes. La présence de complexes synaptonémaux indique que l'appariement des chromosomes se fait, dans ce groupe, de la même manière que dans la plupart des cellules vivantes (MOSES 1968, 1969).

La désignation des différentes phases de la prophase méiotique n'est pas un problème facile à résoudre. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de règle précise permettant cette distinction. Toutefois, le classement en fonction de leur taille des spermatocytes primaires nous a permis de distinguer deux stades d'évolution cellulaire :

- Les petites cellules à chromosomes bien nets, mitochondries petites et peu nombreuses.
- Les cellules à nucléoplasme clair, complexes synaptonémaux longs et attachés perpendiculairement à l'enveloppe nucléaire. Ces cellules sont d'une taille supérieure et leurs mitochondries sont nombreuses et grandes.

Ces dernières cellules ont donc subi l'accroissement cellulaire. NICANDER et PLOEN (1969) précisent que cet accroissement a lieu pendant la phase Pachytène chez le lapin, et rappellent que ce stade est le plus long de la prophase. BAKER et FRANCHI (1967) montrent dans les ovocytes humains des complexes synaptonémaux très longs et attachés perpendiculairement à la membrane au stade Pachytène, de même que MOENS (1973) chez *Locusta*. C'est à ce stade que ces auteurs décrivent les complexes les plus

caractéristiques, pourvus en particulier de l'élément central fin.

On peut donc rapporter l'aspect de cette catégorie cellulaire au stade Pachytène ; les autres spermatocytes primaires plus petits appartiendraient alors aux stades plus précoces.

Les spermatocytes de *S. bovis* montrent un réticulum endoplasmique granulaire assez abondant. Le réticulum endoplasmique est classiquement plus développé dans les spermatocytes que dans les gonies (BRUSLE 1971). Chez *S. bovis*, il est abondant est pourvu de quelques ribosomes, comme c'est le cas chez *Diclidophora*. Il est présent sous la forme de grandes citernes dans le cytophore chez *Paragonimus*. Chez *Acanthobothrium* il affecte la forme de longues travées parcourant toute la masse cytoplasmique des rosettes, de même que chez *Hymenolepis*. Cette abondance relative traduit l'augmentation du métabolisme des spermatocytes (BRUSLE 1971).

L'appareil de Golgi est représenté par quelques dictyosomes, chez *S. bovis*. Il se développe pendant la phase de croissance cellulaire dans la plupart des espèces (BRUSLE 1971). Chez le Turbellarié Acoele *Anaperus*, SILVEIRA (1967) décrit un Golgi très développé produisant des granules d'aspect particulier et de nature chimique complexe. Le Golgi de *Diclidophora* produit par contre des vésicules peu denses, comme c'est le cas chez *Acanthobothrium* et aussi dans notre matériel.

Les mitochondries adoptent souvent une disposition préférentielle au cours de la prophase méiotique : c'est par exemple le cas chez le canard, ou elles se rassemblent autour du Golgi et du centriole (MARCHAND 1977). Dans notre matériel, il semble simplement que tous les organites cytoplasmiques se retrouvent ensemble dans la vaste zone cytoplasmique dégagée par la position excentrée du noyau.

Certaines des coupes de spermatocytes primaires de *S. bovis* montrent deux centrioles, d'autre quatre. Ces quatre centrioles représentent vraisemblablement les deux diplosomes du futur fuseau de division.

Les spermatocytes primaires représentent donc un stade facile à caractériser, au moins pendant la prophase méiotique, chez *S. bovis*. Les modifications ultrastructurales observées sont en rapport avec l'augmentation de l'anabolisme et la croissance cellulaire, qui a fait désigner ces

cellules sous le terme d'"auxocytes".

#### D. LA SPERMIOGENESE

##### 1. Observations (*Fig. 7-10*)

Les spermatides jeunes sont trouvées souvent groupées sur les coupes observées au microscope électronique (*Fig. 4b*). Ces petits groupes sont répartis dans l'ensemble du testicule.

Leur forme est arrondie, ainsi que celle du noyau (*Fig. 7a et C*). Le cytoplasme contient des mitochondries, des ribosomes libres assez nombreux, du réticulum endoplasmique granulaire peu abondant. Un seul centriole est présent et se plaque contre la membrane plasmique par une de ses extrémités.

Ces spermatides vont rapidement prendre une forme conique, d'environ 4  $\mu\text{m}$  de diamètre (*Fig. 7b et D*). Le noyau, également conique, mesure 2,5 à 3  $\mu\text{m}$ . Le nucléoplasme est clair avec quelques masses sombres de chromatine. Entre l'enveloppe nucléaire et la membrane plasmique, existe un espace cytoplasmique qui contient quelques mitochondries, du réticulum endoplasmique et le centriole, disposé à la pointe du cône nucléaire. Cette pointe se creuse d'une petite encoche au niveau du centriole. Quelques microtubules issus de celui-ci rayonnent autour du noyau (*Fig. 7d*). Le centriole donne naissance à un flagelle. A sa base s'organise une racine striée qui s'insinue entre le noyau et la membrane plasmique. Le cytoplasme à la base du cône nucléaire contient des ribosomes et un réticulum endoplasmique granulaire qui affecte la forme d'un long ruban qui court parallèlement à la membrane plasmique. Les mitochondries sont abondantes, allongées (0,4 x 0,2  $\mu\text{m}$ ) à matrice claire et crêtes nombreuses. Certaines sont plaquées, selon leur longueur, contre l'enveloppe nucléaire, à la base du cône du noyau.

Le noyau est alors enserré plus étroitement par la membrane plasmique (*Fig. 8a et E*) ; la plupart des organites cytoplasmiques qui l'entouraient se retrouvent rejetés à la base du cône nucléaire. Seuls restent en place les microtubules et le centriole, disposé à la pointe du cône

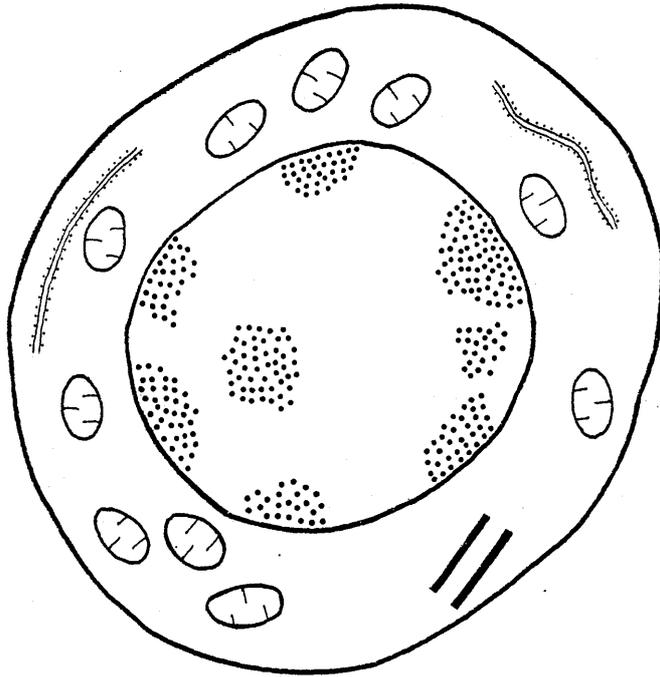


FIGURE C

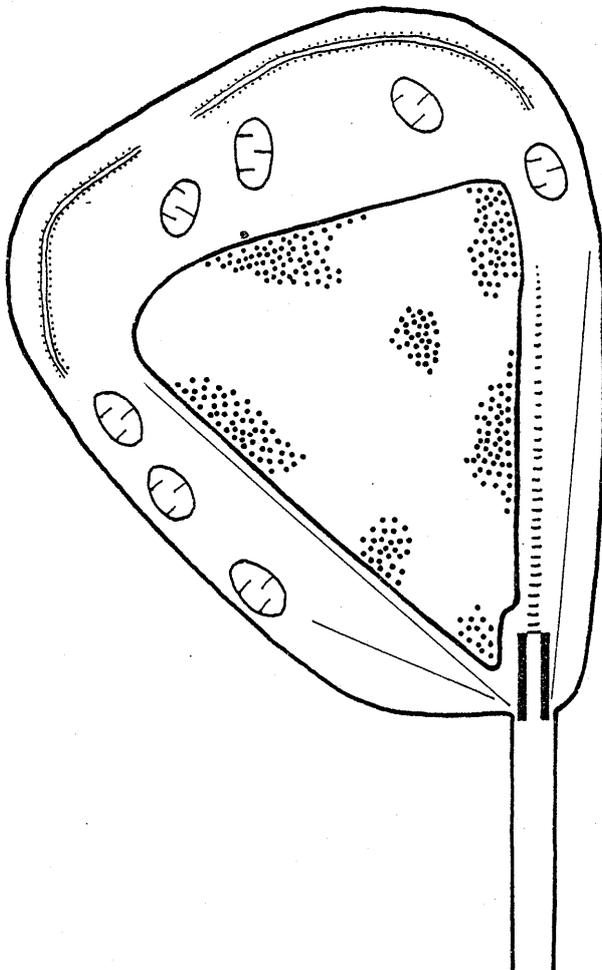


FIGURE D

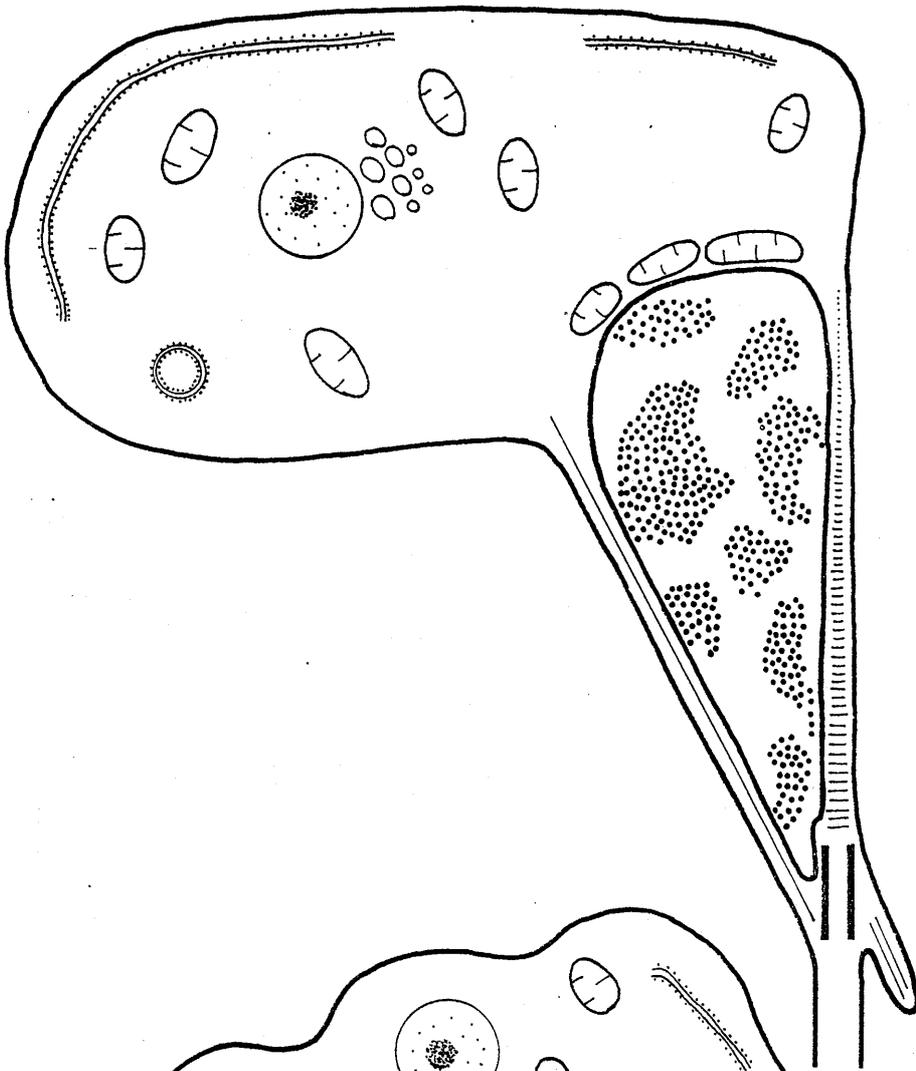


FIGURE E

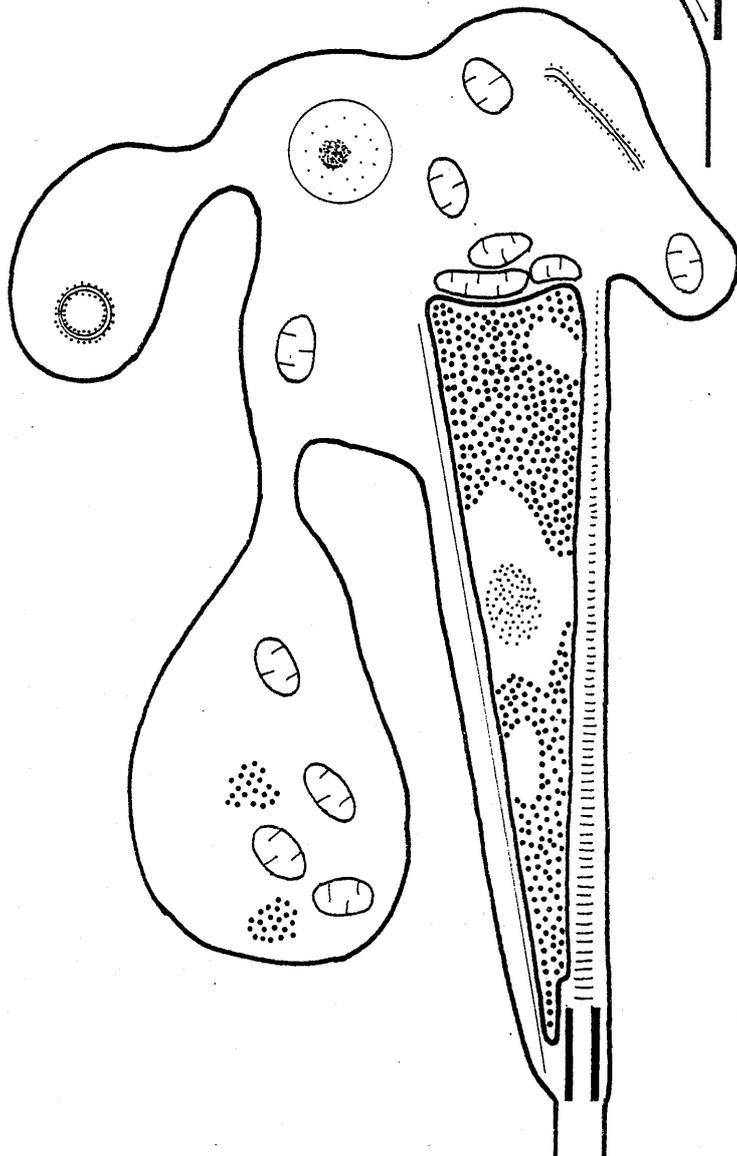


FIGURE F

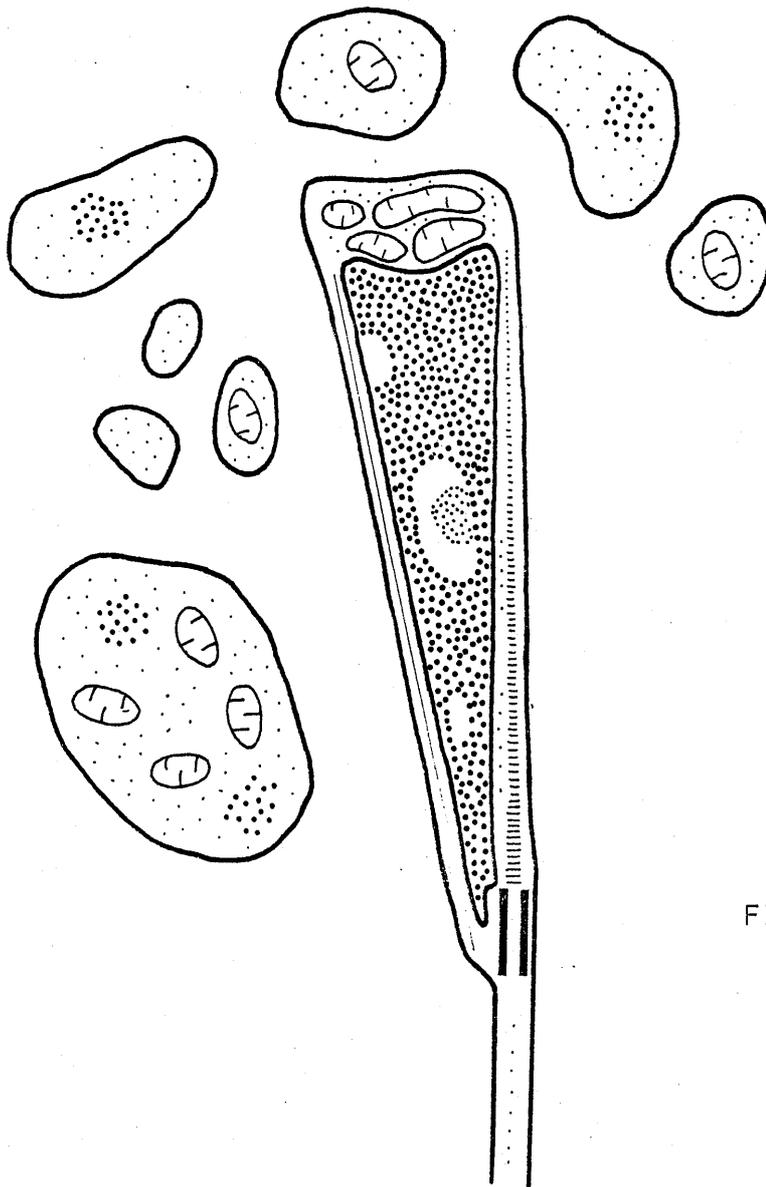
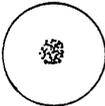


FIGURE G

FIGURES C à G : SPERMIOGENESE DE SCHISTOSOMA BOVIS

(Explications dans le texte)

Les symboles suivants ont été utilisés :

CYTOPLASME		NOYAU	
	Mitochondrie		Vésicule dense
	Réticulum		Corps membranaire en anneau
	Centriole		Glycogène $\alpha$
	Microtubule		Glycogène $\beta$
	Racine striée		Zone dense
			Zone claire
			Corps de densité intermédiaire.

(Grossissement approximatif : X 20000)

nucléaire, et parallèlement à celle-ci. Le noyau s'allonge considérablement, en conservant sa forme conique, dont la base est dirigée vers le cytoplasme et constitue le pôle antérieur de la spermatide. Sa longueur va atteindre 5 à 6  $\mu\text{m}$ , pour une largeur inférieure à 1  $\mu\text{m}$ . Pendant cet allongement la chromatine se condense en vastes plages très denses, entrecoupées toutefois de taches claires. Le flagelle s'allonge ; dans quelques coupes nous avons observé, à sa base, une petite expansion cytoplasmique qui lui est parallèle (*Fig. 7c*). Cette expansion est garnie de microtubules longitudinaux. Son existence est probablement éphémère. La racine striée s'accroît pour conserver la même longueur que le noyau (*Fig. 8d*). Sa largeur à la base est d'environ 100 nm, pour s'amincir progressivement ensuite. Elle apparaît formée d'un empilement de disques sombres de 20 nm d'épaisseur séparés par des espaces clairs de 40 nm. La période est d'environ 60 nm. A fort grossissement se surajoute une fine striation transversale (13 nm) et une striation longitudinale. Les microtubules qui entourent le noyau s'accroissent aussi sans en dépasser l'extrémité antérieure. En coupe transversale effectuée au niveau du gros diamètre nucléaire, on compte une centaine de microtubules (*Fig. 9d*). Ceux-ci semblent être liés à la membrane plasmique par un fin lien perpendiculaire à celle-ci. La zone cytoplasmique antérieure est alors importante (*Fig. 8a*). Les organites y sont dispersés. Des vésicules claires apparaissent, qui tendent à se réunir en une vésicule d'environ 0,6  $\mu\text{m}$  de diamètre (*Fig. 8a, 9a*). Cette vésicule est garnie d'un matériel dense central entouré d'un feutrage peu dense aux électrons. Dans le cytoplasme prennent naissance des granules denses aux électrons, réunis en amas. La coloration de THIERY (1967) montre qu'il s'agit de glycogène de type  $\beta$ .

La chromatine se condense ensuite de plus en plus (*Fig. 9a et F*) et le noyau présente un aspect dense aux électrons avec quelques taches claires sans disposition définie. La coloration régressive à l'EDTA (BERNHARD 1968) appliquée à ces spermatides âgées éclaircit totalement la partie sombre du noyau, confirmant aussi qu'il s'agit d'ADN (*Fig. 9c*). Les zones claires en coloration normale conservent leur densité, et on peut distinguer alors deux composants : un corps d'aspect circulaire de 0,3  $\mu\text{m}$  environ, assez dense aux électrons, et une zone de forme irrégulière moins dense. La masse cytoplasmique se déforme alors pour se placer le long du noyau (*Fig. 9b et 10a*).

Un organite particulier, présent quelquefois en plusieurs exemplaires, est visible dans la zone cytoplasmique antérieure (*Fig. 8b*). Cette structure consiste, semble-t-il, en une cavité annulaire étroite, limitée intérieurement et extérieurement par une membrane garnie, vers le cytoplasme, de ribosomes régulièrement disposés. Cette structure montre parfois un aspect ouvert, en U (*Fig. 8c*). Elle semble être éliminée avec la goutte cytoplasmique.

A

Après séparation du spermatozoïde de la goutte cytoplasmique (*Fig. 9*), celle-ci prend une forme complexe et les digitations s'engrènent entre elles, et avec les digitations des gouttes cytoplasmiques d'autres spermatozoïdes. Le cytoplasme est alors très dense aux électrons (*Fig. 10d*). La coloration de THIERY (1967) y montre la présence de glycogène de type  $\alpha$ , dont les granules d'un diamètre de 60 nm environ sont groupés en amas (*Fig. 10b,c*). Du glycogène  $\beta$ , à granules d'environ 3 nm, est aussi présent en petites quantités, épars dans le cytoplasme. Les témoins (sans acide périodique) ne montrent pas ces deux types de granulations.

Pendant toute la durée de la spermiogénèse, les spermatides sont environnées par les prolongements cytoplasmiques des cellules de soutien (*Fig. 10c*).

## 2. Discussion

Les travaux concernant l'ultrastructure de la spermiogénèse des Plathelminthes sont plus nombreux que ceux en rapport avec la spermatogénèse au sens strict. Les espèces qui ont été étudiées, à notre connaissance, sont les suivantes :

### Turbellariés

<i>Polycelis nigra</i>	FRANQUINET & LENDER (1972)
<i>Polycelis tenuis</i>	" " "
<i>Mesostoma georgianum</i>	BERGSTROM (1972)
<i>Cryptocelides loveni</i>	HENDELBERG (1975)

### Monogènes

<i>Microcotyle mormyri</i>	TUZET & KTARI (1971)
<i>Microcotyle mormyri</i>	KTARI (1971)
<i>Diclidophora merlangi</i>	HALTON & HARDCASTLE (1976)

## Cestodes

<i>Hymenolepis nana</i>	ROSARIO (1964)
<i>Hymenolepis diminuta</i>	" "
<i>Taenia hydatigena</i>	FÉATHERSTON (1971)
<i>Acanthobothrium filicolle</i>	MOKHTAR-MAAMOURI & SWIDERSKI (1975)
<i>Acanthobothrium filicolle</i>	MOKHTAR-MAAMOURI (1976)
<i>Phyllobothrium gracile</i>	" "
<i>Hymenolepis diminuta</i>	ROBINSON & BOGITSCH (1978)
<i>Phyllobothrium gracile</i>	MOKHTAR-MAAMOURI (1979)

## Trématodes

<i>Fasciola hepatica</i>	GRESSON & PERRY (1961)
<i>Paragonimus miyazakii</i>	SATO <i>et al.</i> (1967)
<i>Haematoloechus medioplexus</i>	BURTON (1972)
<i>Pharyngostomoides procyonis</i>	GRANT <i>et al.</i> (1976)
<i>Cryptocotyle lingua</i>	REES (1979)

Dans la suite de la discussion, nous nous référerons aux noms de genres sans citer systématiquement auteurs et dates, afin d'alléger le texte.

Chez toutes les espèces étudiées au microscope électronique, est confirmée l'observation, classique en microscopie photonique de l'existence de rosettes de spermatides.

Les spermatides des Plathelminthes sont en général pourvues de deux flagelles (HENDELBERG 1970). Ces axonèmes sont libres dans certains cas, ou inclus parallèlement dans la masse cytoplasmique allongée. La spermatide uniflagellée de *S. bovis* est à notre connaissance le seul cas rapporté en microscopie électronique. Toutefois, les cestodes Phyllobothriidae ont un spermatozoïde à un seul axonème, par avortement, lors de la spermiogenèse, d'une des deux structure flagellaire (MOKHTAR-MAAMOURI 1979).

Un aspect caractéristique de la spermatide des Plathelminthes est la présence d'une expansion cytoplasmique médiane qui prend place entre les deux flagelles. Après croissance flagellaire, les axonèmes s'incorporent à cette longue expansion pour donner un corps spermatique allongé. Ce processus a été décrit chez les Trématodes en particulier où il intervient chez *Haematoloechus*, *Pharyngostomoides*, *Cryptocotyle* et *Paragonimus*. Il semble donc que le processus soit général. Cela n'a pas été retrouvé chez *S. bovis*.

Toutefois, on peut tenter d'homologuer la courte expansion cytoplasmique parallèle au flagelle, que nous avons observée sur certaines coupes, avec l'expansion cytoplasmique médiane classique. Cette expansion semble être transitoire dans notre espèce.

Au cours de la flagellogenèse, les spermatides des Plathelminthes présentent souvent des racines striées associées aux centrioles. Nous avons rassemblé dans le tableau ci-dessous quelques mesures faites sur les photographies publiées concernant ces espèces :

Espèce	Longueur (µm)	Largeur à la base (µm)	Période (nm)
<i>Microcotyle</i>	1	0,1	70
<i>Diclidophora</i>	1	0,1	
<i>Phyllobothrium</i>	1,7	0,14	59
<i>Paragonimus</i>	1,5	0,15	67
<i>Pharyngostomoides</i>	1,8	0,32	59 *
<i>Cryptocotyle</i>	0,65	0,1	62
<i>Haematoloechus</i>	1,5	0,16	70 *
<i>Schistosoma bovis</i>	4	0,1	60 *

\* = une striation transversale plus fine est visible sur les photographies.

La longueur de ces racines striées est variable, et *S. bovis* semble présenter la plus longue. Il est possible toutefois que la plupart des racines photographiées par les auteurs ne le soient pas en coupe parfaitement longitudinale, ce qui sous-estime la longueur. La largeur à la base est dans la plupart des cas de l'ordre de 0,1-0,15 µm, sauf pour la racine exceptionnellement large de *Pharyngostomoides*. La période semble très constante, autour de 60 nm pour toutes les espèces. Chez certaines espèces, il est possible de distinguer une striation transversale secondaire plus fine. La disposition de la racine dans le prolongement du centriole, qui caractérise *S. bovis*, n'est pas retrouvée dans la plupart des autres espèces.

Les racines striées ont été trouvées dans les cellules germinales d'autres animaux : dans les spermatogonies d'Echinodermes (LONGO et ANDERSON 1969), les spermatides des Téléostéens (BILLARD et FLECHON 1969, MATTEI et

MATTEI 1973, 1975). BURTON (1972) suppose que les racines striées des Plathelminthes permettent un ancrage solide des flagelles leur permettant de rester juxtaposés, cela autorisant ensuite la fusion des axonèmes avec l'expansion médiane. Chez *S. bovis*, un tel rôle ne peut évidemment être envisagé.

Entre les deux centrioles des Plathelminthes existe généralement une structure striée périodiquement. Cette structure, signalée par TUZET et KTARI (1971) comme une "structure énigmatique" est appelée "centriole like body" par BURTON (1972), "complexe central" par FRANQUINET et LENDER (1972) "microtubule - organising center" (MTOC) par GRANT *et al.* (1976), "central body" par REES (1979), qui passe en revue les diverses appellations proposées. Nous n'avons jamais observé de structure de ce type à proximité du centriole des spermatides de *S. bovis*. Cette structure semble donc être limitée aux spermatides à deux centrioles chez les Plathelminthes, y compris celles qui donneront naissance à des spermatozoïdes à un seul axonème (*Phyllobothrium*).

L'existence d'un seul centriole dans la spermatide de *S. bovis* est une caractéristique très particulière. Les spermatides à un seul centriole sont rares dans le monde animal ; cela a été signalé chez un Pentastomide et un Crustacé (WINGSTRAND 1972), et les Acanthocéphales (MARCHAND et MATTEI 1976).

Les microtubules corticaux qui apparaissent précocement au cours de la spermiogenèse de notre matériel, sont courants dans les spermatides des autres représentants de l'embranchement. En particulier ils sont présents longitudinalement dans l'expansion médiane cytoplasmique de nombreux Plathelminthes. Chez *S. bovis* ces microtubules se placent contre la membrane plasmique, tout autour du noyau, dès les stades précoces de la spermiogenèse. Le lien qui les unit à la membrane plasmique existe dans d'autres espèces, en particulier *Haematoloechus*. On peut être tenté de penser que cette "manchette" de microtubules a pour rôle de donner sa forme au noyau. FAWCETT *et al.* (1971) ont toutefois prouvé chez plusieurs espèces que les microtubules périnucléaires n'interviennent pas dans le modelage du noyau.

Nous sommes tentés d'assimiler à une structure golgienne les petites

vésicules et la vésicule à contenu dense que nous avons décrites dans les spermatides de *S. bovis*. Cette structure rappelle celle d'un acrosome en cours de formation. Toutefois elle n'est pas appliquée contre le noyau et il semble qu'elle ne soit que transitoire et perdue dans les déchets cytoplasmiques éliminés par le spermatozoïde, comme cela a été décrit pour un véritable acrosome chez certains Bivalves (KUBO, 1977 ; KUBO et ISHIKAWA, 1978).

Un appareil de Golgi a été signalé dans les spermatides de *Paragonimus* et *Cryptocotyle*. Chez *Phyllobothrium*, MOKHTAR-MAAMOURI (1979) décrit un Golgi produisant des petites vésicules qui fusionnent en une vésicule à contenu dense. Cette vésicule donnera ensuite, par enroulement autour de l'axonème, une spirale lâche. L'auteur ne conclut pas à l'existence d'un acrosome en l'absence de preuves physiologiques ou biochimiques. De même chez *Polycelis*, FRANQUINET et LENDER (1972) décrivent des vésicules, dont l'origine golgienne est incertaine.

Chez *S. bovis*, au cours de la spermiogenèse, les mitochondries migrent depuis la pointe du noyau (où se trouve le centriole) vers sa base. Cette migration les éloigne donc du centriole et du flagelle. Dans la majorité des spermiogenèses, les mitochondries migrent vers le centriole pour l'entourer et former la pièce intermédiaire. La migration mitochondriale, chez *S. bovis*, s'effectue donc en sens inverse du sens habituel : en s'éloignant du centriole au lieu de s'en rapprocher.

La perte de la goutte cytoplasmique s'effectue par l'avant du spermatozoïde. Ce fait est exceptionnel, car cette élimination se produit ordinairement par l'arrière du corps spermatique dans la plupart des espèces.

La spermiogenèse chez *S. bovis* présente donc des caractères originaux, et d'autres qui rappellent les phénomènes observés chez d'autres représentants de l'embranchement.

Les caractères classiques de Plathelminthes retrouvés chez *S. bovis* sont : la présence de microtubules corticaux, la racine striée, l'absence de différenciation acrosomale vraie, et peut être la petite expansion proche du flagelle à comparer avec l'expansion cytoplasmique médiane commune dans l'embranchement.

Au nombre des caractères originaux nous noterons : l'absence de rosettes véritables, la présence d'un seul centriole et d'un seul flagelle, l'absence de "complexe basal" associé au centriole, la migration inverse des mitochondries.

La spermiogenèse du Schistosome semble donc l'isoler au sein de l'embranchement des Plathelminthes et des Trématodes en particulier, bien que quelques caractères rappellent son appartenance à ce taxon.

## E. LE SPERMATOZOÏDE

### 1. Observations (Fig. 11-13)

Les spermatozoïdes ont été observés au microscope électronique dans différents organes. Dans les testicules, ils sont peu nombreux et dispersés parmi les cellules à différents stades spermatogénétiques (Fig. 4b). Dans la vésicule séminale, le nombre de spermatozoïdes est peu élevé, quelques dizaines dans les meilleures coupes (Fig. 11a). On trouve aussi quelques cellules immatures. Dans le réceptacle séminal de la femelle, les spermatozoïdes sont groupés parallèlement et très serrés, et on compte environ une trentaine de corps spermatiques sur les sections transversales (Fig. 12).

La spermatozoïde de *S. bovis* présente l'aspect d'un corps spermatique en cône allongé, nanti d'un flagelle à sa pointe (Fig. 11g). Le corps spermatique mesure 5,5  $\mu\text{m}$  de longueur, la largeur passe de 1,5  $\mu\text{m}$  à 0,4  $\mu\text{m}$  à la pointe.

Ce spermatozoïde est immobile dans l'eau physiologique ou dans la vésicule séminale du mâle, observée *in toto*, ainsi que chez la femelle.

Le corps spermatique comprend le noyau, des mitochondries antérieures, la racine striée, le centriole, et les microtubules sous membranaires. Le noyau, de forme conique, mesure 1  $\mu\text{m}$  dans sa plus grande largeur. Sa longueur est de 4  $\mu\text{m}$  environ, il se termine en pointe à l'arrière. La chromatine est très dense, mais présente des taches claires sans répartition fixe (Fig. 11a, g et 12a, b). La méthode de coloration régressive à l'EDTA (BERNHARD, 1968) éclaircit la zone sombre, ce qui indique qu'il s'agit d'ADN. Les zones claires en coloration normale conservent la même densité électronique avec cette coloration (Fig. 12c). Les mitochondries à l'avant du noyau

sont en petit nombre. Elles présentent une forme peu modifiée. Les crêtes sont nombreuses. Ces mitochondries sont mal visibles en fixation normale (glutaraldéhyde/osmium) mais apparaissent clairement après fixation à l'acide tannique (*Fig. 11b*), ou avec coloration de THIERY (*Fig. 11h*). Le centriole prend place dans une gouttière longitudinale peu profonde ménagée dans la partie la plus fine du noyau (*Fig. 11d,g*). Le centriole est composé de neuf triplets. Ces triplets sont très sensibles à l'action de la pronase (*Fig. 12b*). La racine striée qui lui est associée reste appliquée contre le noyau et continue jusqu'à l'avant du spermatozoïde. Sa structure est comparable à celle décrite dans la spermatide âgée. Des microtubules courent longitudinalement sous toute la surface du spermatozoïde, juste sous la membrane plasmique. Entre chaque microtubule et la membrane plasmique semble exister un fin lien perpendiculaire à celle-ci. Les microtubules semblent plus serrés dans les spermatozoïdes que dans les spermatides, et en nombre équivalent (*Fig. 9d*). Leur nombre est maximum dans les sections transversales les plus larges du spermatozoïde, atteignant une centaine. Ce nombre est plus petit dans les sections du spermatozoïde proches du flagelle (*Fig. 11d-f*), pour devenir nul dans le flagelle lui-même (*Fig. 13*). Cette diminution est progressive ; cela semble indiquer que les microtubules sont de longueur inégale. La coloration des polysaccharides de THIERY (1967) montre la présence de fins granules disposés dans le corps spermatique, autour des mitochondries, le long du noyau et au niveau du centriole (*Fig. 11h*). De tels granules existent aussi dans le flagelle. Ces granules, d'une taille de 3 nm environ, correspondent aux caractères du glycogène  $\beta$ .

A l'arrière du corps spermatique, le flagelle prend naissance à partir du centriole. Certaines coupes montrent une insertion légèrement oblique ce qui laisse subsister une courte pointe cytoplasmique à l'arrière du corps spermatique.

Une coupe transversale du flagelle à la sortie du corps spermatique, juste à la base du centriole, montre le cylindre axonématique constitué de neuf doublets ainsi qu'un ensemble de microtubules situés entre les doublets et la membrane flagellaire (*Fig. 11e,f*). Ces derniers correspondent aux microtubules sous membranaires longitudinaux présents sous toute la superficie du spermatozoïde et dont on trouve ici les extrémités. Du matériel dense aux électrons est visible aussi bien dans la région centrale de l'axonème que dans l'espace compris entre les doublets et les microtubules. Légèrement en

arrière de cette zone, on ne trouve plus de microtubules sous membranaires, et seuls les doublets de l'axonème sont présents sur toute la longueur du flagelle. Sur les coupes transversales, le flagelle apparaît constitué de neuf doublets périphériques totalement dépourvus de bras (*Fig. 13f*). Des liaisons ténues semblent exister entre doublets voisins, de même qu'entre doublets et membrane flagellaire. La technique de renforcement de l'image par rotation (MARKHAM *et al.* 1962) confirme ces caractéristiques (*Fig. 13g*). Aucun tubule n'est visible dans la région centrale de l'axonème.

Nous avons toutefois observé, l'existence d'un matériel dense aux électrons au centre du flagelle (*Fig. 13f*). Une étude approfondie nous a permis de mettre en évidence la présence constante de cette formation axiale, non tubulaire et de forme mal définie. En coupe transversale sa plus grande dimension est de l'ordre de 50 nm. Cette formation est présente dans les flagelles spermatiques trouvés dans les testicules et la vésicule séminale ainsi que chez la femelle, dans le réceptacle séminal (*Fig. 12 et 13j*). Sur les coupes longitudinales cette formation se retrouve (*Fig. 13a*). Elle montre une structure périodique constituée d'une succession d'éléments de 50 nm de large et épais de 30 nm environ (*Fig. 13h*). La périodicité est de 42 nm environ, et a été confirmée par la technique de renforcement de l'image par translation (*Fig. 13i*). Cette formation centrale est reliée aux doublets périphériques par des rayons disposés le long du flagelle avec la même périodicité que les éléments étagés du corps central. Au niveau des extrémités distales de flagelles, la formation centrale persiste et les doublets se simplifient pour donner neuf singulets (*Fig. 13c*).

La technique de mise en évidence des polysaccharides de THIERY (1967) nous montre des granules denses à l'intérieur de l'axonème (*Fig. 13b*). Ces granules correspondent aux caractères d'identification du glycogène : ils sont visibles même avec des temps d'incubation courts à la TSC, leur coloration ne s'accroît pas avec des temps très longs d'incubation ; ils n'apparaissent pas si l'acide périodique est remplacé par l'eau oxygénée. Leur taille d'environ 3 nm est celle du glycogène  $\beta$ . En coupe longitudinale, ces grains sont étagés dans la région centrale du flagelle correspondant à l'élément axial. Les coupes transversales ne montrent que de rares granules.

Après action de la pronase, les doublets périphériques sont facilement digérés. La zone centrale ne semble pas être affectée par l'enzyme. (*Fig. 13d,e*).

Nous avons observé que les flagelles extrêmement mobiles des organes excréteurs de *S. bovis*, chez le mâle comme chez la femelle, sont de type 9+2, ainsi qu'il est classique chez les Plathelminthes, quelle que soit la structure de leurs flagelles spermatiques.

Afin de déterminer la mobilité des flagelles, nous avons observé en microscopie photonique, les spermatozoïdes dans la vésicule séminale du mâle, dans les voies génitales femelles (utérus, ootype, oviducte, réceptacle séminal), dans des préparations par écrasement de testicules ou de tronçons de femelle, dans l'eau physiologique. Dans aucun de ces cas les spermatozoïdes n'ont montré de mobilité. Dans les préparations par écrasement où les spermatozoïdes sont libres dans l'eau, on peut parfois distinguer de légères ondulations lentes du flagelle.

## 2. Discussion

Quelques photos de spermatozoïdes de Schistosomes ont été publiées dans des travaux de microscopie électronique concernant la femelle. Ainsi SPENCE et SILK (1971) montrent des coupes transversales de spermatozoïdes de *S. mansoni* dans le réceptacle séminal. ERASMUS (1973) montre deux images de spermatozoïdes dans l'oviducte, chez la même espèce.

KITAJIMA *et al.* (1976) ont décrit le sperme de *S. mansoni* en microscopie électronique. Nous comparerons tout d'abord nos observations à celles-ci.

Un faible nombre de spermatozoïdes dans la vésicule séminale a été remarqué par ces auteurs ; il en est de même chez *S. bovis*.

Pour *S. mansoni*, la taille du corps spermatique indiquée est de 8  $\mu$ m. Cela semble supérieur à ce que nous avons mesuré chez *S. bovis*. Toutefois, sur la photographie publiée par les auteurs (*Fig. 2, encart*) et nantie d'une échelle, le spermatozoïde paraît montrer une taille inférieure à celle décrite.

Les caractères ultrastructuraux généraux du sperme de *S. mansoni* semblent correspondre à ceux que nous avons observés chez *S. bovis*. Cela est

un exemple de plus de la règle générale qui veut que la structure spermatique soit la même dans les différentes espèces d'un même genre. Toutefois il existe des exceptions à cette règle, tel le cas des *Blennius* (Téléostéens) (MATTEI 1969).

KIAJIMA *et al.* (1976) remarquent que la masse mitochondriale paraît en coupe, être formée de plusieurs mitochondries, mais n'excluent pas la possibilité de la présence d'une seule mitochondrie enroulée. Nos observations ne nous permettent pas d'infirmer cette hypothèse. La masse mitochondriale semble d'une importance comparable dans les deux espèces de Schistosomes. Toutefois, ERASMUS (1973, *Planche 3, Fig. B*) montre un "spermatozoïde associé à la paroi de l'oviducte" de *S. mansoni* dont la masse mitochondriale atteint 1,5  $\mu\text{m}$ , donc bien plus importante que ce qui a été décrit par KITAJIMA *et al.* ou par nous. Le fait que cette masse mitochondriale soit séparée du centriole et du flagelle par toute la longueur du corps spermatique, représente un aspect original de ce spermatozoïde. Une telle séparation existe chez certains poissons (BILLARD 1970) où les mitochondries sont disposées en anneau autour du canal cytoplasmique contenant le flagelle. C'est aussi le cas chez des scorpions (JESPERSEN et HARTWICK 1973). Dans ces deux cas toutefois les mitochondries et le flagelle se trouvent du même côté du noyau. Chez divers poissons du groupe des Elapomorpha (MATTEI et MATTEI 1974) la disposition est proche de celle du Schistosome, avec une mitochondrie située à une extrémité du noyau et le centriole à l'autre extrémité. A la suite de l'article de BILLARD (1970). NELSON discute le rôle de telles mitochondries dans la synthèse d'ATP. Il suppose que ces organites ne synthétisent de l'ATP qu'avant l'éjaculation et que cet ATP diffuse ensuite dans tout le cytoplasme spermatique. Le relais de la production d'ATP serait pris ensuite par des enzymes extramitochondriales plus proches du flagelle. ROBINSON, dans la même discussion, émet l'hypothèse du rôle de telles mitochondries dans la transmission d'une information génétique, de par leur DNA, plutôt qu'un rôle énergétique. KITAJIMA *et al.* (1976) pensent que cette position antérieure des mitochondries et l'absence d'acrosome, indiquent peut-être leur rôle dans la fécondation. Nous ne connaissons pas d'argument favorable à cette hypothèse.

La quantité de glycogène contenue dans le sperme de *S. bovis* n'est pas très importante. Cette présence en faible quantité a été décelée par des méthodes de cytochimie en microscopie photonique dans le sperme mûr de

*S. mansoni* et *S. japonicum*, alors que le sperme immature en est dépourvu (AXMANN 1947). On note la présence de ce glycogène autour des mitochondries et aussi de la racine striée du centriole et du flagelle, qui évoque un rôle de ce polysaccharide dans la production d'énergie. Du glycogène a été trouvé dans les spermatozoïdes d'autres Plathelminthes ; chez *Cryptocotyle* le glycogène  $\beta$  s'étend sur toute la longueur du spermatozoïde, très abondant. Il est abondant aussi dans le cytoplasme spermatique des Cestodes *Echeneibothrium* et *Phyllobothrium*, et à l'intérieur de l'axonème de Turbellariés (SILVEIRA 1973). Le glycogène a aussi été mis en évidence dans d'autres embranchements, ainsi que les enzymes nécessaires à la production d'ATP à partir de ce métabolite (ANDERSON et PERSONNE 1970).

Les taches claires dans le noyau que nous avons observées chez *S. bovis* sont signalées chez *S. mansoni* par KITAJIMA *et al.* Les auteurs précisent qu'elles sont Feulgen - négatifs et supposent qu'il s'agit de réserves de métabolites ou d'espaces libres laissés par la condensation de la chromatine. Chez *S. bovis* nous avons montré par la méthode de BERNHARD (1968) que ces taches ne sont pas du DNA. Elles ne contiennent vraisemblablement ni polysaccharides ni protéines sensibles à la pronase. SILVEIRA (1970) a décrit dans le noyau spermatique de *Dugesia* (Turbellarié Triclade) un composant hélicoïdal, dont la nature est probablement une protéine basique. L'auteur suggère de façon très hypothétique, d'homologuer cette structure à un acrosome, intranucléaire. TUZET et KTARI (1971) trouvent dans le noyau du spermatozoïde de *Trochopus* (Monogène) une structure claire qu'ils comparent à ce qu'a observé SILVEIRA. Il semble donc que ces constituants nucléaires clairs existent chez plusieurs Plathelminthes. Le noyau des spermatozoïdes de Schistosomes ne présentent jamais les structures lamellaires de condensation de la chromatine décrites chez d'autres Plathelminthes (REES 1979).

La racine striée associée au centriole n'est pas mentionnée par KITAJIMA *et al.* (1976) bien que l'une des photos (*Fig. 2*) la montre en partie dans le spermatozoïde de *S. mansoni*. La striation fine que nous rapportons (13 nm) environ est proche de celle connue dans d'autres racines striées. PITEKKA (1974) signale que d'importantes variations dans la période de la striation peuvent être enregistrées dans un même matériel, et en conclut que ces racines doivent être élastiques ou contractiles. Les racines striées sont peu courantes dans les spermatozoïdes. Elles sont signalées

dans le spermatozoïde des Poissons Téléostéens (MATTEI et MATTEI 1975) et les zoospores de la Chlorophycée *Ulva* (MICALEF et GAYRAL 1972). Chez les nombreux Plathelminthes où elles existent dans les spermatides, elles ne semblent pas persister dans le spermatozoïde mûr.

Le centriole unique du spermatozoïde des Schistosomes est un caractère qui les sépare des autres Digènes. En effet, chez ceux-ci, le spermatozoïde allongé à deux axonèmes incorporés est la règle de même que chez les Monogènes, une partie des Cestodes, et une partie des Turbellariés (REES 1979). Chez certains Cestodes un centriole avorte (MOKHTAR-MAAMOURI 1979) mais il s'agit d'un phénomène tardif. Le spermatozoïde de *Baltoplana* (Turbellarié) possède un seul axonème (HENDELBERG 1975). Le spermatozoïde exceptionnel du Turbellarié primitif *Nemertoderma* possède un seul centriole et un seul flagelle, mais son ultrastructure milite en faveur d'une séparation taxonomique de cette espèce vis-à-vis des autres Plathelminthes (TYLER et RIEGER 1975).

Les microtubules sous membranaires longitudinaux de *S. bovis* semblent comparables à ceux de *S. mansoni*, et leur nombre du même ordre dans les deux espèces. Le fait qu'ils soient plus serrés dans le spermatozoïde que dans la spermatide doit être rapporté à la diminution de diamètre du noyau. De tels microtubules sont courants chez les Plathelminthes. Ils représentent parfois les seuls éléments tubulaires, en l'absence d'axonème. C'est le cas par exemple chez le Turbellarié *Hydrolymax* (NEWTON 1975). Il semble que ces microtubules puissent être impliqués dans la mobilité de certains spermatozoïdes de Turbellariés Plagiostomidès (CHRISTENSEN 1961 cité par NEWTON 1975). Dans le cas de notre matériel, le corps spermatique semble rigide et les microtubules ne paraissent pas avoir de rôle moteur. Ces microtubules semblent être l'un des seuls caractères de spermatozoïde de Plathelminthes que l'on retrouve chez les Schistosomes.

Un autre caractère commun aux Plathelminthes et aux Schistosomes est l'absence d'acrosome. Dans sa revue générale de l'évolution du complexe acrosomien, BACCETTI (1979) précise que tout l'embranchement présente cette caractéristique. Toutefois, le spermatozoïde du Turbellarié Acoele primitif *Nemertoderma* (TYLER et RIEGER 1975) porte un acrosome, mais son ultrastructure le sépare de tous les autres Plathelminthes. BACCETTI (1979) ne

précise pas si cette absence d'acrosome chez les Plathelminthes est primitive ou si cet organite a été perdu au cours de l'évolution.

KITAJIMA *et al.* (1976) précisent que la "morphologie générale du sperme de *S. mansoni* ressemble à celle du sperme typique de nombreuses espèces de vertébrés et d'invertébrés, en cela qu'il présente une tête dilatée suivie par un flagelle unique". Les spermatozoïdes composés d'une tête suivie d'un flagelle sont en effet nombreux. Mais cette comparaison de KITAJIMA ne doit pas faire oublier que l'ultrastructure du spermatozoïde de Schistosome est profondément différente de celles des spermatozoïdes à forme classique auquel il fait allusion.

La plupart des Plathelminthes possèdent des spermatozoïdes très différents du type classique. Ces spermatozoïdes peuvent être filiformes, pourvus de deux flagelles (Turbellariés, SILVEIRA et PORTER 1964) ou même très modifiés : aflagellés (NEWTON 1975, GRAEBNER et ADAM 1970) ou totalement aberrants avec nombreux centrioles (RIEGER 1978). Seul le spermatozoïde de *Nemertoderma* (TYLER et RIEGER 1975) présente une morphologie vaguement ressemblante à celle des Schistosomes, mais il s'agit d'un animal dont la position taxonomique est discutée.

Contrairement aux observations de KITAJIMA *et al.* (1976) se rapportant à *S. mansoni*, nous n'avons pas une structure flagellaire 9+0 classique chez *S. bovis*.

Les doublets flagellaires sont dépourvus de bras : BACCETTI et DALLAI (1978) associent cette particularité avec l'existence d'un centriole formé de doublets. Le flagelle spermatique de *S. bovis* ne confirme pas cette corrélation.

La littérature concernant la structure des flagelles spermatiques est abondante. A côté du type 9+2, classique, ont été décrits 2 types spéciaux qui semblent se rapprocher de ce que nous avons décrit ici : le type 9+1 et le type 9+0.

Il est difficile de situer nettement le flagelle spermatique de *S. bovis* dans l'un ou l'autre type. Ce n'est pas un flagelle 9+0 car il possède une formation axiale et ce n'est pas non plus un 9+1 car l'élément axial n'est pas constitué par un tubule axonématique.

Nous avons rapporté dans le tableau A les divers types de flagelles spermatiques dénommés 9+0 ou 9+1 par les auteurs. Les types 9+9+0, qui comprennent 9 tubules uniques périphériques supplémentaires, sont aussi rapportés.

Un véritable 9+0 a été mentionné dans divers groupes animaux : dans ce cas le cylindre des doublets ne possède aucune formation dans son centre, à l'exception des rayons présents dans certains cas. Ces cas ont été rapportés dans la première partie du tableau A. Les "fibres secondaires" internes décrites par certains auteurs peuvent être rapportées aussi à des rayons (BACETTI et AFZELIUS 1976). Dans le cas des Ephémères, le centre du cylindre axonématique comporte une formation constituée de têtes de rayons (BACETTI *et al.* 1969) et doit donc être considéré aussi comme un 9+0.

Le type flagellaire 9+2 est parfaitement défini comme possédant deux tubules axonématiques centraux. Le type 9+1 devrait, par analogie avec la définition précédente, posséder un tubule axonématique central unique.

Dans la deuxième partie du tableau A, nous avons rapporté des cas de flagelles pourvu d'un élément central unique, de forme, de dimension et de structure variable auquel s'ajoutent ou non des rayons. Il faut donc, d'après la définition que nous avons donné plus haut, les distinguer des 9+0 véritables.

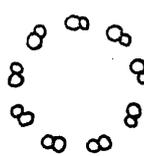
BACETTI et AFZELIUS (1976) considèrent le flagelle spermatique des moustiques (BRELAND *et al.* 1968, PHILLIPS 1969, 1970, 1974) comme le seul véritable 9+1 ; or l'élément central dans ces cas est plein et de dimension supérieure à celle d'un tubule flagellaire : 30 à 37 nm d'après les mensurations que nous avons faites sur les photos présentées par PHILLIPS (1969, 1974).

Les flagelles de spermatozoïde de Plathelminthes qui possèdent un axe central complexe ont été dénommés 9+1 par la plupart des auteurs. Une liste de ces Plathelminthes à structure spermatique 9+1 est donnée au tableau B. BACETTI et AFZELIUS (1976) proposaient, dans ce cas, d'utiliser le terme "9+1".

Nous avons proposé de rassembler les divers flagelles dans lesquels l'élément central est une structure différente des rayons ou d'un microtubule

TABLEAU A

## FLAGELLES SPERMATIQUES DE TYPE 9+0 ET 9+"1"

Schéma de l'élément central	Type donné par les auteurs	Genre	Position systématique	Auteurs
 <b>0,1µm</b>	9+0	<i>Lithodesmium</i>	Diatomée	MANTON & VON STOSCH (1965)
	9+0	<i>Stylocephalus</i>	Sporozoaire	DESPORTES (1966)
	9+0	<i>Childia</i>	Turbellarié	COSTELLO <i>et al.</i> (1969)
	9+0	<i>Schistosoma</i>	Trématode	KITAJIMA <i>et al.</i> (1976)
	9+0	<i>Illiosentis</i>	Acanthocephale	MARCHAND & MATTEI (1976 a)
	9+9+0	<i>Myzostomium</i>	Annelide	AFZELIUS (1962)
	9+0	<i>Myzostomium</i>	Annelide	BACCETTI & AFZELIUS (1976)
	9+0	<i>Mastotermes</i>	Insecte	BACCETTI & DALLAI (1978)
	9+0	<i>Vejovis</i>	Arachnide	HOOD <i>et al.</i> (1972)
	9+0	<i>Anguilla</i>	Teleostéen	BILLARD & GINSBURG (1973)
	9+0	<i>divers Elapomorpha</i>	Teleostéen	MATTEI & MATTEI (1974)
	9+0	<i>Lampanyctus</i>	Teleostéen	MATTEI & MATTEI (1976)
		9+0	<i>Pentagenia</i>	Insecte
	9+9+0	<i>Chloeon</i>	Insecte	BACCETTI <i>et al.</i> (1969)
	9+9+1 9+9+1	<i>Culiseta, Culex</i> <i>Culex, Aedes</i>	Insecte Insecte	BRELAND <i>et al.</i> (1966) PHILLIPS (1969)
	9+1	Nombreuses espèces décrites	Plathelminthes	Très nombreux auteurs, voir tableau B.
	9+0 9+0 9+1	<i>Hadrurus</i> <i>Hadrurus</i> <i>Centruroides</i>	Arachnide Arachnide Arachnide	JESPERSEN & HARTWICK (1973) PHILLIPS (1974) HOOD <i>et al.</i> (1972)
	9+0 9+0	<i>Plecia</i> <i>Bibio</i>	Insecte Insecte	TRIMBLE & THOMPSON (1974) DALLAI (1979)
	9+0	<i>Psocus</i>	Insecte	PHILLIPS (1969)
	9+0 9+0	<i>Nymphon</i> <i>Anaperus</i>	Pycnogonide Turbellarié	VAN DEURS (1974) HENDELBERG (1977)
		<i>Chlamydomonas</i>	Protozoaire	WITMAN <i>et al.</i> 1978)

Pour la colonne mobilité lire : M = Mobile ; NP = Nom précisé par l'auteur ; PM = Peu mobile ; I : Immobile.

Mobilité	Elément central	Type... proposé
M N P M P M P M M M P M M M M N P  M M	Aucun élément central visible à l'intérieur du cercle des doublets périphériques, sauf des rayons dans certains cas.  Les têtes de rayons ("Spoke heads") se rejoignent au centre et forment un anneau peu dense aux électrons, d'environ 80 nm de Ø.	9+0
M	Un cylindre central de diamètre environ 35 nm, plein.	
M	Un axe central plein de 30 nm de diamètre entouré d'une double hélice qui donne en coupe transversale l'aspect d'une couronne de 65-70 nm de diamètre.	
M M M	"Zone modérément dense de 20 nm de diamètre entourée de structures modérément denses aux électrons situées entre la structure centrale et les doublets" (PHILLIPS).	
N P N P	Cylindre central creux à paroi épaisse - diam. env. 83 nm Cylindre central creux à paroi épaisse - diam. env. 40 nm	9+"1"
N P	Baguette dense centrale de section irrégulière, diamètre d'environ 40 nm. Apparemment homogène en coupe longitudinale.	
M N P *	Un élément central de forme mal définie, peu dense aux électrons, et inconstant.	
I	Un élément central de section variable = deux haltères, pentagone, hexagone. Structure longitudinale périodique à 43 nm.	

\* NP (HENDELBERG 1977) ; M (HENLEY & COSTELLO 1969).

## TABLEAU B

LISTE DES PLATHELMINTHES POURVUS D'UN FLAGELLE SPERMATIQUE  
DE TYPE 9+"1"

Genre	Référence
<b>Turbellariés</b>	
<i>Baltoplana</i>	HENDELBERG (1975)
<i>Convoluta</i>	HENDELBERG (1969)
<i>Cryptocelides</i>	HENDELBERG (1969, 1975)
<i>Dugesia</i>	SILVEIRA et PORTER (1964), SCHILT (1978)
<i>Geobia</i>	SILVEIRA (1973, 1975)
<i>Geoplana</i>	SILVEIRA (1973)
<i>Polycelis</i>	FRANQUINET et LEÑDER (1972)
<i>Mesostoma</i>	BERGSTROM (1972)
<b>Trématodes</b>	
<i>Aspidogaster</i>	BAKKER et DIEGENBACH (1973)
<i>Cryptocotyle</i>	REES (1979)
<i>Dicrocoelium</i>	MORSETH (1969)
<i>Haematoloechus</i>	BURTON et SILVEIRA (1971)
<i>Haematoloechus</i>	BURTON (1967)
<i>Haematoloechus</i>	BURTON (1968)
<i>Haematoloechus</i>	BURTON (1972)
<i>Haematoloechus</i>	SHAPIRO <i>et al.</i> (1961)
<i>Multicotyle</i>	ROHDE (1971)
<i>Paragonimus</i>	SATO <i>et al.</i> (1967)
<i>Pharyngostomoides</i>	GRANT <i>et al.</i> (1976)
<b>Cestodes</b>	
<i>Acanthobothrium</i>	MOKHTAR-MAAMOURI et SWIDERSKI (1975)
<i>Diphyllobothrium</i>	VON BONSDORFF et TELKKA (1965)
<i>Echeneibothrium</i>	MOKHTAR-MAAMOURI et SWIDERSKI (1976)
<i>Echinococcus</i>	MORSETH (1969)
<i>Glaridacris</i>	SWIDERSKI et MACKIEWICZ (1976)
<i>Hymenolepis</i>	ROSARIO (1964)
<i>Hymenolepis</i>	ROBINSON et BOGITSCH (1978)
<i>Lacistorhynchus</i>	SWIDERSKI (1976)
<i>Moniezia</i>	SWIDERSKI (1968)
<i>Onchobothrium</i>	MOKHTAR-MAAMOURI et SWIDERSKI (1975)
<i>Phyllobothrium</i>	MOKHTAR-MAAMOURI (1979)
<i>Taenia</i>	FEATHERSTON (1971)
<b>Monogènes</b>	
<i>Choricotyle</i>	TUZET et KTARI (1971)
<i>Diclidophora</i>	TUZET et KTARI (1971), HALTON et HARDCASTLE (1976)
<i>Erpocotyle</i>	TUZET et KTARI (1971)
<i>Microcotyle</i>	TUZET et KTARI (1971)
<i>Plectanocotyle</i>	TUZET et KTARI (1971)
<i>Trochopus</i>	TUZET et KTARI (1971)

vrai sous le type 9+"1", pour bien préciser que la particularité de ces flagelles se situe uniquement au niveau de l'élément central (JUSTINE et MATTEI, sous presse).

La structure flagellaire 9+1 vraie existe chez certains spermatozoïdes d'Acanthocéphales. Dans ce cas particulier les flagelles spermatiques d'un même individu présentent un nombre de tubules centraux qui varie de 0 à 5 (MARCHAND et MATTEI 1976 b, 1977). Ceux de ces flagelles qui possèdent un seul tubule central sont de véritables 9+1.

Le flagelle spermatique de *S. bovis* serait donc un flagelle 9+"1". Sa structure originale est à rapprocher de celle des flagelles d'un mutant de *Chlamydomonas*. Après les observations de RANDALL *et al.* (1964), WITMAN *et al.* (1978) rapportent chez *C. reinhardii* une structure flagellaire normale de type 9+2 classique. Ils décrivent dans deux souches de mutants un type aberrant de flagelle, immobile, dépourvu du doublet central et présentant un élément axial de même diamètre et de même périodicité que celui du flagelle de *S. bovis*. Les rayons sont présents et montrent une périodicité identique à celle de la formation axiale.

Nous avons vu bouger très faiblement les flagelles spermatiques de *S. bovis*, alors que KITAJIMA *et al.* (1976) décrivent une faible mobilité des gamètes de *S. mansoni*, et que LINDNER (1914) affirme que ceux de *S. haematobium* sont mobiles.

Les flagelles cités dans le tableau A sont le plus généralement mobiles, quel que soit leur type. Cette mobilité peut être réduite (*Mastotermes*, BACETTI et DALLAI 1978) ou désordonnée et inefficace (*Illiosentis*, MARCHAND et MATTEI 1976 a). La paire de tubules axiaux ne semble donc pas nécessaire pour la mobilité flagellaire lorsque le type normal de flagelle est 9+0 ou 9+"1". Par contre la perte de ces tubules chez les flagelles qui sont normalement de type 9+2, les rend immobiles. Ceci a été décrit dans deux cas : chez un flagelle spermatique humain anormal de type 9+0 (BACETTI *et al.* 1979) et chez des mutants de *Chlamydomonas reinhardii* (WITMAN *et al.*, 1978) qui montrent une structure 9+"1". Le spermatozoïde de *S. bovis* aurait pu, de la même manière, perdre la presque totalité de sa mobilité en même temps qu'une structure flagellaire ancestrale 9+2.

La très faible mobilité du flagelle spermatique de *Schistosoma bovis* peut également être attribuée à l'absence de bras sur les doublets. Cette absence des bras de dynéine est mise en relation avec l'immobilité de spermatozoïdes anormaux chez l'homme (AFZELIUS *et al.*, 1975). Dans le règne animal, les flagelles démunis de bras sont immobiles (Protozoaires, BACETTI *et al.* 1973, Thysanoptères, BACETTI *et al.* 1969 a) sauf dans le cas du Pycnogonide *Nymphon* (VAN DEURS 1974).

La structure du flagelle des Schistosomes est différente de celle de tous les autres Trématodes décrits, qui répondent au type 9+"1" des Plathelminthes. Ce fait semble isoler les Schistosomes au sein du groupe.

### 3. Problème des spermatozoïdes apparemment biflagellés

Au début de notre étude ultrastructurale, certains prélèvements ont montré des coupes transversales de spermatozoïdes possédant deux structures axonématiques. Certaines coupes montraient un centriole et un flagelle en coupe transversale. D'autres montraient jusqu'à trois structures, que l'on pouvait parfois identifier comme un centriole et deux flagelles. Ces coupes particulières ont été trouvées surtout dans les blocs ayant subi une fixation au glutaraldéhyde dans l'eau, qui fait éclater les membranes et déforme les spermatozoïdes. Toutefois les mêmes images ont été retrouvées dans des blocs fixés selon la méthode classique utilisée au laboratoire (glutaraldéhyde dans du tampon cacodylate/osmium). Cette structure biflagellée paraissait proche de celle du spermatozoïde de nombreux Plathelminthes, et ne devait pas nous surprendre. Toutefois elle était totalement différente de celle décrite chez *S. mansoni* par KITAJIMA *et al.* (1976).

Nous avons consacré nos efforts aux blocs particuliers montrant cette structure et avons entrepris une longue étude de coupe sériée en microscopie électronique. Cette étude ne permit pas de trancher le problème, à savoir la présence d'un ou de deux axonèmes. Certaines images de coupes longitudinales de spermatozoïdes montraient un retournement du flagelle, venant se plaquer contre le corps spermatique. Nous avons pu observer cette boucle chez certains spermatozoïdes observés au microscope photonique. Toutefois le microscope photonique ne constituait pas un outil suffisant pour résoudre le problème, car certains spermatozoïdes de Plathelminthes apparaissent uniflagellés avec ce moyen d'observation alors qu'ils comprennent deux axonèmes parallèles accolés.

Nous avons aussi entrepris une étude de microscopie électronique en coupe semi-fine. Cette technique spéciale ne nous a montré que des spermatozoïdes uniflagellés. Après avoir étudié un nombre important de blocs, provenant de fixations différentes réalisées à plusieurs époques de l'année et aussi après avoir observé l'ultrastructure des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal des femelles, nous en sommes venus à la conclusion que les images de spermatozoïdes biflagellés constituaient un artefact. Cette déviation dans notre recherche nous a fait perdre beaucoup de temps.

Nous n'avons pas pu trouver l'origine de l'artefact responsable de ces images de spermatozoïdes biflagellés. Il semble que dans certaines conditions, le flagelle se rétracte dans le corps spermatique et déforme la membrane plasmique à ce niveau. Cette déformation peut donner naissance à des formes anormales diverses, dont nous donnons un exemple (*Fig. 11c*). Nous avons été tentés de provoquer cet artefact en fixant notre matériel dans de mauvaises conditions, qui auraient pu être utilisées par mégarde lors des premières fixations : fixateur chaud (20 à 30°), eau physiologique à osmolarité mal définie, abandon de l'échantillon sous la lampe de la loupe binoculaire pendant plusieurs minutes. Malgré ces conditions déplorables de fixation, bien plus mauvaises certainement que celles que nous avons réalisées primitivement, nous n'avons pu recréer cet artefact.

A titre d'hypothèse, nous pouvons suggérer une action des helminthocides donnés couramment au bétail, sur la spermatogenèse du parasite. Les helminthocides utilisés au Sénégal sont le Nitroxil et aussi le Bitin S (VASSILIADES, comm. personnelle) à des doses classiques. On sait que certaines substances pharmacochimiques ont une action profonde sur les phénomènes cellulaires de la reproduction des Schistosomes (ERASMUS 1975 b). Ces spermatozoïdes anormaux pourraient éventuellement être ceux de parasites ayant subi l'action des helminthocides.

#### 4. Conclusion

Le spermatozoïde des Schistosomes présente donc deux caractères communs avec les Plathelminthes : les microtubules sous membranaires et l'absence d'acrosome. Les caractères originaux sont la présence d'un seul centriole et d'un seul flagelle, la structure de ce flagelle différente du 9+1 classique, la morphologie générale du spermatozoïde.

La spermatologie comparée a pu donner d'utiles indications dans différents embranchements, pour aider les études phylogénétique (voir BACCETTI et AFZELIUS 1976, chapitre II). Par analogie avec ces études, nous pouvons indiquer que les Schistosomes représentent une famille très particulière au sein des Trématodes et même au sein de l'embranchement des Plathelminthes.

### III. GAMETOGENESE FEMELLE

#### A. L'APPAREIL GENITAL FEMELLE

Cet appareil s'étend sur pratiquement toute la longueur du corps de l'animal ; il comprend principalement et de l'avant vers l'arrière l'utérus, l'ovaire, et la glande vitellogène (*Fig. H*).

L'ovaire est situé au niveau de la bifurcation du tube digestif, approximativement au milieu du corps. Cet organe est allongé et d'aspect spiralé. Son extrémité antérieure est fine. L'extrémité postérieure est plus large et donne naissance à un oviducte. Cet oviducte se renfle en un réceptacle séminal, puis, faisant un coude, remonte pour se jeter en avant de l'ovaire dans l'ootype. Dans l'ootype débouche aussi le canal vitellin, qui provient de la glande vitellogène, dont les follicules nombreux forment une masse sombre occupant toute la largeur du corps en arrière de l'ovaire. L'ootype reçoit aussi les glandes de Mehlis. Il se prolonge par un long utérus contenant de nombreux oeufs fusiformes (*Fig. 1i*) et qui débouche à l'arrière de la ventouse ventrale par un pore génital.

La fécondation s'effectue par ce pore génital et il est possible de voir, chez la femelle vivante observée au microscope, des spermatozoïdes dans l'utérus, l'ootype, l'oviducte et le réceptacle séminal.

#### B. ORGANISATION DE L'OVAIRE

##### 1. Microscopie photonique (*Fig. 1g-h*)

Observé sur des coupes histologiques, l'ovaire apparaît comme un organe allongé, parfois interrompu du fait de sa forme spiralée (*Fig. 1h*).

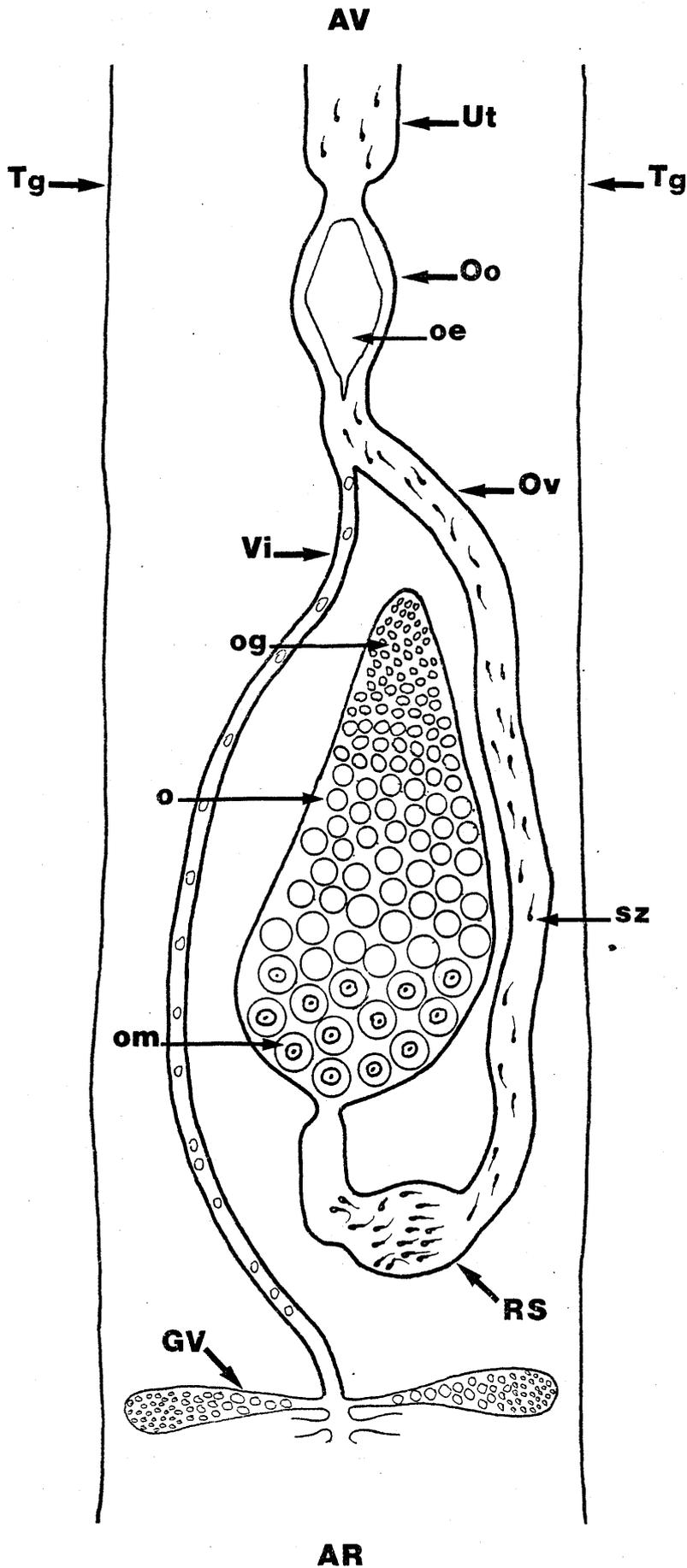
Les cellules germinales apparaissent de nature différente selon la région de l'ovaire observée : dans la partie étroite antérieure, elles sont petites et à cytoplasme clair. Dans la partie postérieure, les cellules sont plus grosses, à cytoplasme dense, le noyau est important avec un très volumineux nucléole. Cette évolution semble progressive de l'avant à l'arrière.

FIGURE H

APPAREIL GENITAL DE SCHISTOSOMA BOVIS FEMELLE (Schéma)

vue dorsale

- AV : Avant du corps
- AR : Arrière du corps
- GV : Glande vitelline
- Oo : Ootype
- Ov : Oviducte
- RS : Réceptacle séminal
- Tg : Tégument
- Ut : Utérus
- Vi : Vitelloducte
- o : ovocytes
- oe : oeuf
- og : ovogonies
- om : ovocytes mûrs
- sp : spermatozoïdes



## 2. Microscopie électronique

### a) Organisation générale

Il est possible de définir, dans un ovaire de *S. bovis* coupé longitudinalement, trois zones successives d'avant en arrière, en se basant sur l'aspect ultrastructural des cellules.

La partie antérieure de l'ovaire présente au premier abord, un aspect ressemblant de façon frappante à certaines zones d'un testicule : les cellules sont polyédriques, petites. Les espaces intercellulaires sont occupés par des expansions cytoplasmiques rappelant les cellules de soutien des mâles.

La partie moyenne montre des cellules d'aspect différent. Les cellules sont ici de plus grande taille, à noyau grand et clair. Ces cellules sont progressivement plus grandes de l'avant vers l'arrière. Le cytoplasme est peu dense aux électrons. Les espaces intercellulaires sont réduits ou nuls, les cellules de soutien ne sont pas visibles. Les noyaux des cellules germinales montrent des complexes synaptonémaux caractéristiques.

La partie postérieure de l'ovaire est formée de cellules particulières. Les espaces intercellulaires réapparaissent progressivement et sont libres de cellules de soutien. Les cellules germinales sont de grande taille et de forme polyédrique. Le cytoplasme est dense aux électrons. Le noyau comprend un très volumineux nucléole.

### b) Paroi de l'ovaire et cellules de soutien

#### 1) Observations (Fig. 14)

L'ovaire est limité extérieurement par :

- des fibres musculaires réalisant un treillis discontinu
- une zone claire garnie de fibres
- une lame basale continue.

Contre la face interne de la lame basale se trouvent des corps cellulaires. Ces corps cellulaires sont pourvus d'un noyau de forme irrégulière. Ils émettent des expansions cytoplasmiques dans deux directions.

Certaines de ces expansions tapissent intérieurement la lame basale, participant ainsi à la constitution de la paroi ovarienne. D'autres partent vers l'intérieur de l'organe, où elles s'insinuent en se ramifiant entre les cellules germinales (*Fig. 14a,c*).

La coloration de THIERY montre l'existence de polysaccharides dans ces cellules de soutien. Quelques rosettes de glycogène  $\alpha$  et de nombreux granules de glycogène  $\beta$  sont présents dans le cytoplasme du corps cellulaire. Du glycogène  $\beta$  seulement s'observe dans les expansions cytoplasmiques (*Fig. 14c*).

Les mitochondries sont petites, allongées, à crêtes claires et peu nombreuses dans une matrice dense aux électrons. On retrouve ces mitochondries dans les expansions cytoplasmiques tapissant la paroi.

Les expansions cytoplasmiques internes semblent n'exister que dans la zone antérieure de l'ovaire, qui contient les cellules jeunes. Leur aspect est très proche de celui des expansions similaires qui existent dans le testicule. En particulier ces expansions font des zigzags entre les cellules germinales, étant soudées ponctuellement aux membranes de celles-ci de façon alternée.

## 2) Discussion

Les cellules de soutien de l'ovaire présentent une ressemblance frappante avec ce que nous avons observé dans le testicule. Toutefois existe une différence importante. Dans l'ovaire, les corps cellulaires des cellules de soutien sont plaqués contre la paroi et émettent des prolongements latéraux et centripètes, alors que dans le testicule, les corps cellulaires sont plus internes et émettent des prolongements dans toutes les directions, dont certains vont se plaquer à la paroi. La quantité de glycogène  $\beta$  semble plus importante dans les cellules de soutien du mâle que chez la femelle.

SPENCE et SILK (1971 a) mentionnent dans l'ovaire de *S. mansoni* l'existence d'un "matériel fibrillaire interstitiel" contre la couche musculaire, qui doit correspondre à l'espace clair fibreux que nous avons signalé. La structure de la paroi n'est pas détaillée de façon plus précise par ces auteurs.

ERASMUS (1973) décrit chez la même espèce une paroi ovarienne très semblable à ce que nous avons observé chez *S. bovis*. En particulier la position pariétale des corps cellulaires est signalée. La paroi ovarienne des deux espèces de Schistosomes semble donc très comparable.

GRESSON (1964) signale que les espaces intercellulaires de l'ovaire de *Fasciola* sont emplis d'un matériel amorphe, en contact avec les ovogonies et les ovocytes primaires. Cet auteur ne semble pas penser que la nature de ce matériel soit cellulaire et l'assimile toutefois à des structures semblables observées dans le parenchyme ou le tégument. La nature cellulaire de ce matériel nous paraît toutefois indiscutable puisque nous avons pu mettre en évidence des corps cellulaires nucléés en relation avec les travées cytoplasmiques. Un "syncytium intersticiel", très comparable à ce que nous avons décrit, et contenant du glycogène de type  $\alpha$  et  $\beta$ , a été observé dans l'ovaire de Cestodes (MOKHTAR-MAAMOURI 1976).

### C. ETUDE ULTRASTRUCTURALE DE L'OVOGENESE

Nous décrirons les cellules germinales en suivant le sens de leur différenciation, c'est-à-dire de l'avant vers l'arrière de l'ovaire.

#### 1. Les cellules jeunes

##### a) Observations (Fig. 14 et 15a)

Ces cellules sont groupées à la partie antérieure de l'ovaire, et sont entourées par les expansions cytoplasmiques des cellules de soutien.

Parmi ces cellules, certaines présentent dans leur noyau des complexes synaptonémaux : il s'agit des ovocytes de premier ordre (Fig. 14b,d). Les autres cellules germinales sont des ovogonies.

Les ovogonies (Fig. 14a,c) sont de petite taille (5 à 7  $\mu\text{m}$ ), de forme irrégulière. Le noyau montre un diamètre de 4  $\mu\text{m}$  environ, le rapport nucléocytoplasmique est donc élevé. Le nucléoplasme est clair avec des mottes de chromatine dense. Un nucléole est présent. Le cytoplasme est pourvu de nombreux ribosomes. Les mitochondries sont petites, à crêtes claires sur matrice sombre, et peu nombreuses. Quelques vacuoles claires sont visibles

dans le cytoplasme. Le réticulum endoplasmique granulaire est faiblement représenté.

Les ovocytes précoces sont de taille comparable (*Fig. 14b,d*). Leur noyau est d'un diamètre important et la couche cytoplasmique qui l'entoure est réduite. Le nucléoplasme est clair, finement granuleux. Des chromosomes sont visibles avec leurs complexes synaptonémaux montrant une structure tripartite caractéristique. Un nucléole est présent. Les coupes montrent souvent des centrioles associés perpendiculairement en un diplosome (*Fig. 14b*).

#### b) Discussion

Les ovogonies présentent des caractères (ribosomes libres nombreux, réticulum discret, Golgi apparemment absent, mitochondries petites) qui évoquent des cellules peu différenciées.

SEVERINGHAUS (1928) signale la position antérieure des ovogonies dans l'ovaire de *S. japonicum*. NOLLEN *et al.* (1976) ont montré par des méthodes d'histo-autoradiographie que les ovogonies occupent la partie avant de l'ovaire chez *S. mansoni*, *S. japonicum* et *S. haematobium*. SPENCE et SILK (1971a) décrivent les ovogonies de *S. mansoni*, qui semblent très comparables à ce que nous avons observé chez *S. bovis*. Curieusement, ERASMUS (1973), dans son étude de l'ovaire de *S. mansoni*, ne mentionne pas l'existence des ovogonies, mais décrit des petits ovocytes sans préciser la présence de complexes synaptonémaux, ce qui incline à penser qu'il s'agit des ovogonies.

Chez les Monogènes, HALTON *et al.* (1976) décrivent des ovogonies très semblables à celles que nous avons observées chez *S. bovis*. Les ovogonies du Cestode *Phyllobothrium* (MOKHTAR-MAAMOURI 1976) semblent aussi peu différentes de notre matériel.

Les ovocytes que nous avons décrits ci-dessus sont de petite taille, comparable à celle des ovogonies : ces cellules n'ont donc pas encore subi l'accroissement de taille qui les caractérise. Leur cytoplasme ne montre pas de différenciation marquée par rapport aux ovogonies.

## 2. Les cellules claires

### a) Observations (Fig. 15, 16)

Ces cellules font suite à la zone des cellules jeunes. La transition semble assez rapide (Fig. 15a). Les cellules sont étroitement serrées et les espaces intercellulaires deviennent très étroits. Il ne semble pas que les expansions intercellulaires des cellules de soutien soient présentes. Le diamètre des cellules s'accroît, pour atteindre 10  $\mu\text{m}$ , ainsi que la taille du noyau (7  $\mu\text{m}$ ), de façon progressive de l'avant à l'arrière de cette zone. Le cytoplasme est clair. Les mitochondries, de petite taille, à matrice sombre et crêtes peu nombreuses, sont groupées à un pôle de la cellule. Dans cette zone cytoplasmique riche en mitochondries, on observe la majorité des autres organites cytoplasmiques. Les centrioles, au nombre de deux (parfois quatre), sont d'une longueur remarquable (0,7 à 0,8  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 16c). En coupe transversale, ces centrioles montrent neuf triplets autour d'une structure circulaire de 90 à 100 nm de diamètre (Fig. 16d). Le cytoplasme présente des plages claires chargées en granules de glycogène, qui réagit très positivement à la réaction de THIERY (Fig. 16b). A cette plage de glycogène est parfois associée une structure multilamellaire, mais la plage elle-même n'est pas séparée du cytoplasme par une membrane. Ces plages de glycogène ne montrent aucune structure sensible à l'action de la pronase (Fig. 18c). Le réticulum endoplasmique est peu abondant. Des structures particulières se trouvent aussi dans le cytoplasme, associées aux mitochondries. Il s'agit de masses denses aux électrons d'une taille approchant le micron, apparemment formées de granules denses associés d'environ 20 nm de diamètre (Fig. 15a,b, 16a, 19b). Ces masses ne sont pas colorées par la réaction de THIERY. La pronase ne semble pas les digérer (Fig. 18b). Le noyau, de forme régulière, montre un nucléoplasme clair et des chromosomes, individualisés autour de complexes synaptonémaux bien caractérisés (Fig. 15b,c). L'enveloppe nucléaire porte des pores nombreux (Fig. 16d). Le nucléole, de petite taille dans les cellules de faible diamètre, s'accroît progressivement pour devenir important (2  $\mu\text{m}$ ). Quelques granules sombres sont parfois visibles dans le cytoplasme (Fig. 15a et 16a,b). Ces granules seront décrits en même temps que les cellules mûres, car c'est dans ce dernier type cellulaire qu'ils sont abondants.

### b) Discussion

Ces cellules représentent les ovocytes de premier ordre en phase de

croissance cellulaire. Le noyau cellulaire est caractéristique de la prophase de méiose. La cellule montre une polarisation du cytoplasme. L'accroissement important du nombre de mitochondries évoque un métabolisme en augmentation, en rapport sans doute avec la croissance cellulaire.

Deux inclusions cytoplasmiques nouvellement formées caractérisent ces cellules : les amas de glycogène et les masses granulaires denses aux électrons.

La nature de ces dernières structures n'est pas un polysaccharide ni une protéine sensible à la pronase. Un tel organite a été décrit dans les ovocytes du Trématode *Gorgoderina* par KOULISH (1965) qui le nomme "Nucleolus-like cytoplasmic body". Cet organite est formé de granules denses de 15 - 20 nm de diamètre, que l'auteur compare à des ribosomes. L'auteur suppose que l'origine de ce corps doit être trouvée dans le nucléole, et que sa nature chimique est de l'ARN. Nous avons tenté des inclusions de matériel dans le GMA pour pouvoir utiliser des RNAases pour caractériser ce matériel. L'échec de ces inclusions ne nous a pas permis de mener à bien cette étude. Dans les ovocytes de Monogènes, HALTON *et al.* (1976) retrouvent un corps cytoplasmique semblable. L'origine nucléaire de l'ARN contenu dans ce corps est discutée, et les auteurs mettent en corrélation le nombre important de pores nucléaires à ce stade et la sortie d'ARN du noyau. GRESSON (1964) rapporte que des études de microscopie photonique de plusieurs auteurs décrivent une sortie du matériel nucléolaire vers le cytoplasme, donnant naissance à un corps cytoplasmique. Aussi dans les ovocytes d'*Haematoloechus*, BURTON (1960) affirme que le nucléole se presse contre l'enveloppe nucléaire et voit une continuité de matériel entre le nucléole et le corps cytoplasmique. Il semble que ces observations n'ont pas été confirmées par la microscopie électronique. Dans les cellules germinales mâles et femelles de poissons, CLEROT (1976) décrit des groupements mitochondriaux autour d'un "ciment intermitochondrial" dont l'aspect est proche des masses denses que nous avons observées. Ce ciment intermitochondrial semble d'origine nucléaire et joue un rôle dans la genèse des mitochondries (ANDRE, 1961). Sa nature chimique est ribonucléoprotéique.

Le matériel dense que nous avons décrit présente un caractère important qui le rapproche du "ciment intermitochondrial" : il est associé intimement avec les mitochondries. Toutefois chez *S. bovis* cette association ne

prend pas exactement la forme d'une couronne de mitochondries autour de la masse sombre du "ciment" comme dans les cellules décrites par CLEROT. Il semble que ce matériel doit être désigné sous le terme de "ciment intermitochondrial", que nous utiliserons donc par la suite.

Les plages de glycogène que nous avons observées dans les ovocytes sont formées de granules de grande taille, qui peuvent être désignés sous le terme de glycogène  $\alpha$  (DROCHMANS, 1962). De telles plages de glycogène ne sont pas signalées par SPENCE et SILK (1971 a) ni ERASMUS (1973) chez *S. mansoni*, ni par HALTON *et al.* (1976) chez les Monogènes. Par l'usage de méthodes de cytochimie en microscopie photonique, AXMANN (1947) ne décèle pas de glycogène dans les ovocytes ("developping ova" et "mature ova") de *S. japonicum* et *S. mansoni*. Ce glycogène est peut-être particulier à *S. bovis*. Il représente vraisemblablement une réserve de métabolite dans la cellule femelle.

Nous n'avons pas observé de lamelles annelées dans ces ovocytes. Les lamelles annelées sont pourtant une structure fréquemment rencontrée dans ce genre de cellules, décrite par exemple chez les Monogènes (HALTON *et al.* 1976), et présentes dans de nombreux embranchements (KESSEL 1968). Elles sont associées avec le "ciment intermitochondrial" dans les cellules germinales mâles de goujon (CLEROT 1976).

Les centrioles des ovocytes de *S. bovis* sont extrêmement longs. PITELKA (1969) donne pour les centrioles de nombreuses espèces, une longueur moyenne de 0,3 à 0,5  $\mu\text{m}$  (contre 0,7 - 0,8  $\mu\text{m}$  pour notre matériel). Ces centrioles sont en particulier plus longs que ceux que nous avons décrits chez les cellules mâles. La structure circulaire centrale visible en coupe transversale est d'un diamètre différent de celle qui est visible dans les centrioles des spermatocytes. De telles structures ont été décrites, par exemple dans les centrioles d'ovocytes de Cestodes (MOKHTAR-MAAMOURI 1976). La présence de quatre centrioles groupés en diplosomes dans certaines cellules évoque une préparation à la métaphase. Toutefois nous n'avons jamais observé de figure mitotique dans ces ovocytes.

### 3. Les cellules mûres

#### a) Observations (Fig. 17-19)

La partie postérieure de l'ovaire contient des cellules de grande

taille. Leur forme semble être celle d'un disque oblong, d'un diamètre maximum de l'ordre de 20  $\mu\text{m}$  et une épaisseur comparable (*Fig. 17a*). La cellule est polarisée, avec la majeure partie du cytoplasme à un pôle du noyau, contenant la plupart des organites. Le cytoplasme est plus dense aux électrons que dans les cellules précédemment décrites. De grandes plages de glycogène sont visibles, atteignant jusqu'à 2  $\mu\text{m}$  d'étendue. Les mitochondries sont de même aspect que dans les ovocytes clairs, de petite taille avec une matrice dense et des crêtes peu nombreuses. Leur nombre est important. Elles sont regroupées à un pôle de la cellule et associées avec les masses denses ou "ciment intermitochondrial" (*Fig. 19b*) ; cela est particulièrement visible sur les images de coupes semi-fines (*Fig. 19a*). Quelques vésicules montrant des membranes concentriques, d'aspect myélinique, sont présentes, parfois associées aux plages de glycogène.

Le caractère cytoplasmique distinctif de ces cellules est la présence de granules sombres périphériques d'un diamètre d'environ 0,23  $\mu\text{m}$  (*Fig. 17a, 18a, 19a*). Ces granules sont souvent très proches de la membrane plasmique, dont la forme épouse leur courbure. Il semble parfois qu'ils sont associés en chapelets ou en grappe, seulement entourés d'une fine pellicule de cytoplasme rattachée à la cellule par un étroit pédoncule (*Fig. 17c*). Ces granules périphériques sont très sensibles à l'action de la pronase, qui les digère en un temps court (*Fig. 18b*). Après coloration de THIERY, ces granules montrent un aspect particulier (*Fig. 17c*) : une zone circulaire claire entourée d'un croissant plus sombre. La zone en croissant apparaît formée de cercles sombres concentriques, au nombre de quatre à cinq alternant avec des cercles clairs. Les zones claires et les zones sombres mesurent environ 10 nm d'épaisseur. Certaines coupes montrent un aspect rayé transversalement des granules, ou rayé sur une partie seulement de leur surface.

Nous avons rencontré quelquefois des granules montrant une localisation plus centrale (*Fig. 17a, 18b*). Ces granules sont associés avec un appareil de Golgi. A fort grossissement, ils semblent formés d'une zone dense entourée d'un croissant composé d'un matériau granuleux (*Fig. 17b*). Leur taille est supérieure à celle des granules corticaux (0,28 - 0,30  $\mu\text{m}$ ). Après action de la pronase, ces granules centraux ne sont pas digérés (*Fig. 18b*).

Les centrioles sont présents dans le cytoplasme, associés par deux perpendiculairement (*Fig. 17a*). Leur longueur est d'environ 0,8  $\mu\text{m}$ . Le noyau

est volumineux (6  $\mu\text{m}$  environ) de forme circulaire. Son nucléole, unique, est de très grand diamètre (2  $\mu\text{m}$  environ) (Fig. 17a). Le centre du nucléole apparaît parfois clair sur les coupes (Fig. 18a,b). Cet aspect est très visible sur les coupes semi-fines, où le nucléole apparaît comme un disque sombre de 2 à 3  $\mu\text{m}$  de diamètre, portant une ou deux zones claires en son centre (Fig. 19a). Les espaces intercellulaires sont larges (1  $\mu\text{m}$ ) et il ne semble y avoir que très rarement des expansions intercellulaires venant de la paroi ovarienne. On observe souvent entre les cellules germinales de fines travées cytoplasmiques perpendiculaires à leur surface, et qui les rejoignent deux à deux.

#### b) Discussion

Nous avons désigné ces cellules sous le terme de "cellules mûres" car il ne semble pas y avoir dans l'ovaire de stade plus évolué.

Ces stades cellulaires sont les seuls qui ont fait l'objet d'une description assez approfondie de la part d'autres auteurs.

SPENCE et SILK (1971 a) les désignent sous le terme de "mature ova" ainsi que ERASMUS (1973). NOLLEN *et al.* (1976) commentent cette appellation et lui préfèrent le terme d'ovocytes primaires.

Nous avons vu que ces cellules ne montrent pas de complexes synaptoneaux dans leur noyau. D'autre part, nous n'avons jamais observé de figure de mitose dans la zone des cellules claires, ni entre cette zone et les cellules mûres. Comme ces cellules claires sont incontestablement des ovocytes de premier ordre en prophase, il nous semble que les cellules mûres peuvent être assimilées à des ovocytes de premier ordre elles aussi, à un stade plus avancé. SPENCE et SILK (1971 a) évoquent la présence d'ovocytes primaires et secondaires dans l'ovaire de *S. mansoni*, sans donner aucune explication, renvoyant le lecteur à une publication future qui, à notre connaissance, n'est jamais parue.

La maturation des ovocytes a été étudiée chez plusieurs Trématodes en microscopie photonique. Chez *Megalodiscus* (VAN DER WOUDE 1954), *Asymphlo-dora* (DHINGRA 1955), la prophase de première division de méiose a lieu dans l'ovaire. Chez *Haematoloechus*, BURTON (1960) décrit des ovocytes au stade diplotène dans l'ovaire, qui resteront dans cet état jusqu'à leur arrivée

dans l'oocyte. Les deux divisions de maturation sont observées dans l'utérus seulement chez *Parorchis* (REES 1939), et *Fasciola* (GOVAERT 1960). En général donc, il n'est pas trouvé de stade postérieur à l'ovocyte primaire en prophase dans l'ovaire, et c'est à ce stade cellulaire qu'aura lieu la pénétration du sperme, la plupart du temps dans l'utérus (GRESSON 1964).

Chez *S. japonicum*, SEVERINGHAUS (1928) décrit dans l'ovaire les ovogonies, puis des cellules en stade de repos. L'auteur n'a jamais réussi à trouver les divisions de maturation dans l'ovaire, ainsi que nous-mêmes. Il semble donc que l'ovaire des Schistosomes suit le schéma général des autres Trématodes et que les cellules mûres, prêtes à être libérées, sont des ovocytes primaires bloqués en fin de prophase de première division. Les Cestodes présentent aussi des ovocytes dans l'ovaire qui montrent un stade pachytène puis une phase où le noyau paraît en interphase et montre un nucléole (MOKHTAR-MAAMOURI 1976). HALTON *et al.* (1976) décrivent le même phénomène chez les Monogènes.

Ces cellules que nous désignerons maintenant sous le terme d'ovocytes mûrs présentent quelques aspects ultrastructuraux particuliers que nous allons commenter.

Les plages de glycogène sont formées de glycogène  $\alpha$  comme dans les ovocytes clairs. La taille des plages est plus étendue.

Les granules cytoplasmiques périphériques semblent être de nature protéique puisque digérés par la pronase. Toutefois, la coloration de THIERY montre des couches concentriques d'une substance chimique réagissant à la TSC : il peut s'agir d'une faible proportion de polysaccharides inclus dans une masse protéique. La structure circulaire concentrique évoque une incorporation de matériaux dans ces granules de manière progressive, avec des couches alternativement riches et pauvres en polysaccharides. Nous n'avons pas pu malheureusement mettre en évidence la formation de ces granules. ERASMUS (1973) montre cette structure lamellaire des granules avec une méthode de fixation (ERASMUS 1969) très classique, sans utiliser la méthode de THIERY. L'origine de ces granules est vraisemblablement golgienne, ainsi que le signale ERASMUS (1973). SPENCE et SILK (1971 a) décrivent aussi ces granules et précisent qu'ils sont localisés, chez *S. mansoni*, seulement sur la moitié de la circonférence des cellules. Nos observations chez *S. bovis* ne confirment

pas cette affirmation. Des granules corticaux, contenant des polysaccharides et une protéine, ont été décrits dans les ovocytes d'Acanthocéphales (MARCHAND et MATTEI 1980).

Les granules présents au centre du cytoplasme sont plus gros et semble-t-il, d'une structure différente de celle des granules corticaux. Ils sont d'une nature chimique différente puisque non digérés par la pronase. Nous n'avons pas retrouvé ces granules dans les coupes colorées par la méthode de THIERY.

Le "ciment intermitochondrial" a été vu à ce stade chez *S. mansoni* par SPENCE et SILK (1971 a) qui le nomment "web-like network". L'association avec les mitochondries de ces organites n'est pas signalée par ces auteurs, qui affirment ne les observer que dans les cellules très mûres, ce qui contredit nos observations chez *S. bovis*.

#### 4. Conclusion

Les trois stades de différenciation cellulaire que nous avons utilisés pour la commodité de la description, peuvent être rapportés au schéma général de l'ovogenèse connu chez les métazoaires.

Les cellules jeunes (ovogonies) représentent une *phase de multiplication*. Ces cellules sont peu différenciées et de petite taille.

Les ovocytes clairs représentent la *phase d'accroissement*, avec anabolisme intense, augmentation de la taille de la cellule et du noyau et diminution du rapport nucléocytoplasmique. Cet accroissement est modéré, car l'oeuf du Schistosome contient des cellules vitellines qui apportent l'essentiel des matériaux nécessaires à l'évolution de l'embryon.

Les ovocytes mûrs sont en *phase de repos*. Le noyau semble bloqué dans son évolution, en un stade qui est vraisemblablement la prophase de première division méiotique. Les ovocytes mûrs descendront ensuite dans l'oviducte où se trouvent les spermatozoïdes.

Une telle évolution ovocytaire en trois phases est connue chez la plupart des métazoaires. Elle a été décrite du point de vue ultrastructural

chez les Monogènes (HALTON *et al.* 1976) et chez les Cestodes (MOKHTAR-MAAMOURI 1976).

*S. bovis* semble donc présenter une ovogenèse d'un type classique.

## CONCLUSION

L'approche ultrastructurale de la gamétogenèse de *Schistosoma bovis*, réalisée dans ce travail, nous a amené à comparer les résultats obtenus à ceux publiés par divers auteurs.

La gamétogenèse femelle ne nous a pas montré de phénomènes exceptionnels, et semble se confondre avec le schéma général connu chez divers Plathelminthes.

La spermatogenèse de *S. bovis*, par contre, nous a montré des caractères particuliers dont certains paraissent inhabituels parmi les spermatogenèses animales : il s'agit de la spermatide à un seul centriole, de la migration inverse des mitochondries qui les éloigne de l'appareil flagellaire, de l'élimination antérieure de la goutte cytoplasmique, de la structure du flagelle spermatique, d'un type 9+"1" particulier.

D'autres caractères de cette spermatogenèse différencient profondément *S. bovis* des autres représentants de la classe des Trematoda. Ce sont :

- l'absence de rosettes pendant la spermatogenèse
- la présence d'un seul flagelle spermatique
- l'absence de "complexe basal" centriolaire
- la morphologie générale du spermatozoïde
- la structure flagellaire qui n'est pas un 9+"1" classique de Plathelminthe.

Toutefois, certains caractères communs dans l'embranchement sont retrouvés chez *S. bovis* :

- les racines striées des spermatides
- les microtubules sous-membranaires
- l'absence d'acrosome vrai
- éventuellement la petite expansion cytoplasmique proche du flagelle

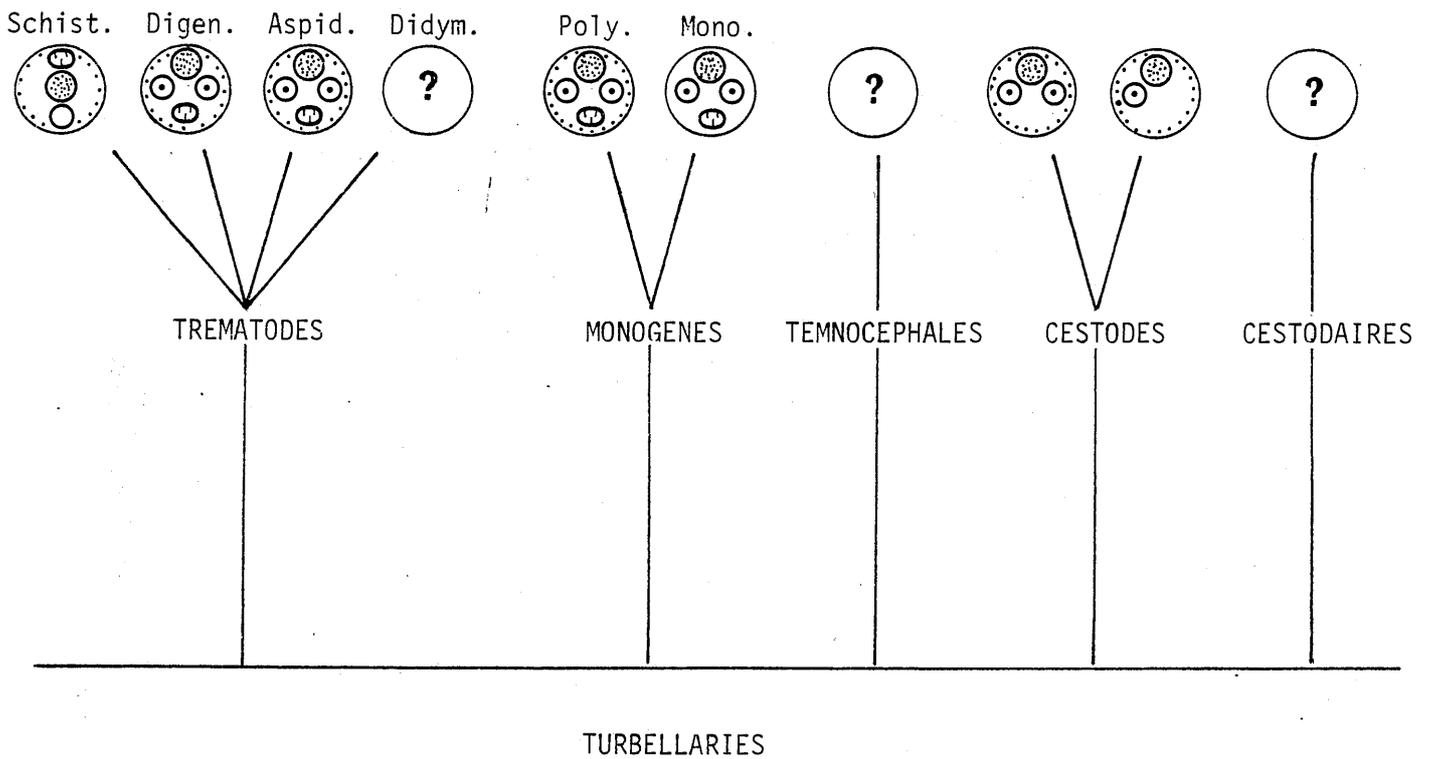


FIGURE 1

Diagramme de la structure spermatique des Plathelminthes parasites

Schist.: Schistosoma; Digen.: Digènes; Aspid.: Aspidogastres; Didym.: Didymozoides.  
 Poly.: Polyopisthocotylea ; Mono.: Monoopisthocotylea .

Symboles utilisés: ... Microtubules; ● Noyau; ⊕ Mitochondrie  
 ⊙ Axonème de structure 9+1" typique de Plathelminthe  
 ○ Axonème de structure 9+1" de Schistosoma

Nous présentons dans la Figure I un schéma des structures spermatiques (\*) communes chez les Plathelminthes parasites. Les Turbellariés, que l'on considère comme à l'origine de ces Plathelminthes, ne sont pas détaillés ici. Dans cette classe existe en effet une grande variété de formes spermatiques (mono ou biflagellés, et parfois multiflagellés ou aflagellés) avec une structure flagellaire très variable (9+0, 9+"1" de Plathelminthe, 9+"1" atypique, 9+2).

A

La Figure I met immédiatement en relief la position particulière du Schistosome : la structure spermatique est différente de celle de tous les autres Plathelminthes parasites connus.

A l'avenir, nous espérons contribuer à la connaissance de la gamétogenèse des Plathelminthes, en dirigeant nos investigations vers la spermatogenèse :

- Des espèces voisines de *Schistosoma bovis*, = *S. mansoni*, *S. haematobium* et les Schistosomatidae en général,
- Des Trématodes présentant la même biologie (endoparasitisme hématophage) et voisins systématiquement des Schistosomatidae : Sanguinicolidae et Spirorchidae,
- Des Trématodes rapprochés des Schistosomes par la structure de leur cercaire : Strigeata principalement.

Enfin, nous souhaitons pouvoir étudier la spermatogenèse des formes progénétiques de Trématodes puisque l'hypothèse d'une telle origine des Schistosomes a été formulée. A fin de comparaison, il nous semble aussi important de pouvoir remplir les "cases vides" de notre tableau, en particulier les Didymozoonidae, dont la tendance au gonochorisme évoque les Schistosomes, et aussi les Temnocéphales et les Cestodaires.

---

(\*) En partie d'après A. FOURNIER. Thèse de Doctorat d'Etat, Perpignan 1980.

## BIBLIOGRAPHIE

- AFZELIUS, B.A. (1962). The contractile apparatus in some invertebrate muscles and spermatozoa. *Proc. 5<sup>th</sup>. Int. Congr. Electr. Microsc. Philadelphia, Vol. 2, M 1 (Academic Press, New York)*.
- AFZELIUS, B.A., ELIASON, R., JOHNSEN, O. and LINDHOLMER, C., (1975). Lack of dynein arms in immotile human spermatozoa. *J. Cell Biol., 66* : 225-232.
- ANDERSON, W.A. and ANDRE, J. (1968). The extraction of some cell components with pronase and pepsin from thin sections of tissue embedded in an Epon-Araldite mixture. *J. Microsc., 7* : 343-354.
- ANDERSON, W.A. and PERSONNE, P. (1970). Recent cytochemical studies on spermatozoa of some invertebrate and vertebrate species. In *BACCETTI B., Ed., Comparative spermatology (Academic Press, New York): 431-449.*
- ANDRE, J. (1961). Contribution à la connaissance du chondriome. Etude de ses modifications ultrastructurales pendant la spermatogénèse. Thèse d'Etat, Clermont-Ferrand.
- AXMANN, M.C. (1947). Morphological studies on glycogen deposition in Schistosomes and other flukes. *J. Morphology, 80* : 321-334.
- BACCETTI, B. (1979). The evolution of the acromosomal complex. In *FAWCETT, D.W. and BEDFORD, J.M. Ed., The Spermatozoon. Urban & Schwarzenberg, Baltimore-Munich* : 305-329.
- BACCETTI, B. and AFZELIUS, B.A. (1976). The biology of the sperm cell. *Karger, Basel.*

- BACCETTI, B., BURRINI, A.G., DALLAI, R. and PALLINI, V. (1979). The dynein electrophoretic bands in axonemes naturally lacking the inner or the outer arm. *J. Cell Biol.*, 80 : 334-340.
- BACCETTI, B., BURRINI, A.G., MAVER, A., PALLINI, V. and RENIERI, T. (1979). "9+0" immotile spermatozoa in an infertile man. *Andrologia*, 11 : 437-443.
- BACCETTI, B. and DALLAI, R. (1978). The spermatozoon of Arthropoda. XXX. The multiflagellate spermatozoon in the termite. *J. Cell Biol.*, 76 : 569-576.
- BACCETTI, B., DALLAI, R. and FRATELLO, B. (1973). The spermatozoon of Arthropoda. XXII. The 12+0, 14+0 or aflagellate sperm of protura. *J. Cell Sci.*, 13 : 321-335.
- BACCETTI, B., DALLAI, R. and ROSATI, F. (1969). The spermatozoon of Arthropoda. III. The lowest holometabolic insects. *J. Microsc.*, 8 : 233-248.
- BAKER, T.G. et FRANCHI, L.L. (1967). The fine structure of oogonia and oocytes in human ovaries. *J. Cell Sci.*, 2 : 213-224.
- BAKKER, K.E. and DIEGENBACH, P.C. (1973). The ultrastructure of spermatozoa of *Aspidogaster conchicola* Baer, 1826 (Aspidogastridae, Trematoda). *Neth. J. Zool.*, 23 : 345-346.
- BERGSTROM, B.H. (1972). An ultrastructural study of spermiogenesis in *Mesostoma georgianum*. *Diss. Abstr. Intern.* 34 B (5) : 2366-2367.
- BERNHARD, W. (1968). Une méthode de coloration régressive à l'usage de la microscopie électronique. *C.r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris*, 267 : 2170-2173.
- BERNHARD, W. (1969). A new staining procedure for electron microscopical cytology. *J. Ultrastruct. Res.*, 27 : 250-265.

- BILLARD, R. (1970). La spermatogénèse de *Poecilia reticulata*. III. Ultrastructure des cellules de Sertoli. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 10 : 37-50.
- BILLARD, R. et FLECHON, J.E. (1969). Spermatogonies et spermatoocytes flagellés chez *Poecilia reticulata* (Téléostéens cyprinodontiformes). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 9 : 281-286.
- BILLARD, R. et GINSBURG, A.S. (1973). La spermiogénèse et le spermatozoïde d'*Anguilla anguilla* L. Etude ultrastructurale. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 13 : 523-534.
- BOUILLON, A. (1950). Bibliographie des Schistosomes et des Schistosomiasés (Bilharzioses) humaines et animales de 1931 à 1948. *Mem. Inst. Royal Colonial Belge*, 18 : 1-141.
- BRELAND, O.P., GASSNER, G., RIESS, R.W. and BIESELE, J.J. (1966). Certain aspects of the centriole adjunct, spermiogenesis and the mature sperm of insects. *Can. J. Genet. Cytol.*, 8 : 759-773.
- BRUMPT, E. (1930 a). Cycle évolutif complet de *Schistosoma bovis*. Infection naturelle en Corse et infection expérimentale de *Bullinus contortus*. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 8 : 17-50.
- BRUMPT, E. (1930 b). La ponte des Schistosomes. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 8 : 263-297.
- BRUMPT, E. (1949). Précis de parasitologie. *Masson. Paris*.
- BRUSLE, J. (1970). Les apports récents de la microscopie électronique à la connaissance de l'ultrastructure des cellules germinales mâles précoces. *Symbioses*, 2 : 185-200.
- BRUSLE, J. (1971). Les infrastructures germinales mâles précoces. (Gonocytes, spermatogonies et spermatoocytes 1). *Ann. Biol.*, 10.

- BURTON, P.R. (1960). Gametogenesis and fertilization in the frog lung-fluke *Haematoloechus medioplexus*. *J. Morph.*, 107 : 93-122.
- BURTON, P.R. (1967). Fine structure of the unique central region of the axial unit of the lung-fluke spermatozoa. *J. Ultrastruct. Res.*, 19 : 166-172.
- BURTON, P.R. (1968). Effects of various treatments on microtubules and axial units of lung-fluke spermatozoa. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 87 : 226-248.
- BURTON, P.R. (1972). Fine structure of the reproductive system of a frog lung-fluke. III. The spermatozoon and its differentiation. *J. parasitol.*, 58 : 68-83.
- BURTON, P.R. and SILVEIRA, M. (1971). Electron microscopic and optical diffraction studies of negatively stained axial units of certain Platyhelminth sperm. *J. ultrastruct. Res.*, 36 : 757-767.
- CLEROT, J.C. (1976). Les groupements mitochondriaux des cellules germinales des poissons Téléostéens Cyprinidés. *J. Ultrastruct. Res.*, 54 : 461-475.
- COSTELLO, D.P. and COSTELLO, H.M. (1968). Immobility and mobility of acoel turbellarian spermatozoa, with special reference to *Polychaerus carmelensis*. *Biol. Bull. mas. biol. Lab., Woods Hole*, 135 : 417.
- COSTELLO, D.P., HENLEY, C. and AULT, C.R. (1969). Microtubules in spermatozoa of *Childia* (Turbellaria, Acoela) revealed by negative staining. *Science, N.Y.*, 163 : 678-679.
- DALLAI, R. (1979). An overview of atypical spermatozoa insects. In FAWCETT, D.W. and BEDFORD, J.M. Ed. *The Spermatozoon*. Urban & Schwarzenberg, Baltimore-Munich : 253-265.

- DESPORTES, I. (1966). L'ultrastructure du gamète mâle de l'Eugrégarine *Stylocephalus longicollis* F. St. (Stylocephalidae). *C.r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris*, 263 : 517-520.
- DHINGRA, O.P. (1955). Gametogenesis, fertilization and cleavage in *Asymphylodora* sp. *Res. Bull. Panjab. Univ. Sci.* 66 : 19-29.
- DROCHMANS, P. (1962). Morphologie du glycogène. Etude au microscope électronique de colorations négatives du glycogène particulaire. *J. Ultrastruct. Res.*, 6 : 141-163.
- EL-GINDY, M.S. (1954). Post-cercarial development of *Schistosomatium douthitti* (Cort, 1914) Price 1931 in mice, with special reference to the genital system (Schistosomatidae Trematoda). *J. Morph.* 89 : 151-185.
- ERASMUS, D.A. (1969). Studies on the host parasite interface of strigeoid trematodes. IV. The ultrastructure of the lappets of *Apatemon gracilis minor* Yamaguti, 1833. *Parasitology*, 59 : 193-201.
- ERASMUS, D.A. (1973). A comparative study of the reproductive system of mature, immature and "unisexual" female *Schistosoma mansoni*. *Parasitology*, 67 : 165-183.
- ERASMUS, D.A. (1975 a). The subcellular localization of labelled tyrosine in the vitelline cells of *Schistosoma mansoni*. *Z. ParasitKde*, 46 : 75-81.
- ERASMUS, D.A. (1975 b). *Schistosoma mansoni* : development of the vitelline cell, its role in drug sequestration and changes induced by Astiban. *Expl. Parasitology*, 38 : 240-256.
- ERASMUS, D.A. and DAVIES, T.W. (1979). *Schistosoma mansoni* and *S. haematobium* calcium metabolism of the vitelline cell. *Expl. Parasitology*, 47 : 91-106.

- FAUST, E.C., JONES, C.A. and HOFFMAN, W.A. (1934). Studies on *Schistosoma mansoni* in Puerto Rico. III. Biological studies. 2. The mammalian phase of the life cycle. *The Puerto Rico Journal of Public Health and Tropical Medicine*, 10 : 133-187.
- FAUST, E.C. and MELENEY, H.E. (1924). Studies of Schistosomiasis japonica. *Am. J. Hyg. Monogr. Ser.*, 3 : 339.
- FAWCETT, D.W., ANDERSON, W.A. and PHILLIPS, D.M. (1971). Morphogenetic factors influencing the shape of the sperm head. *Develop. Biol., U.S.A.*, 26 : 220-251.
- FAWCETT, D.W. and CHEMES, H.E. (1979). Changes in distribution of nuclear pores during differentiation of the male germ cells. *Tissue and Cell*, 11 : 147-162.
- FEATHERSTON, D.W. (1971). *Taenia hydatygena* : light and microscope study of spermatogenesis. *Z. Parasitkde.*, 37 : 148-168.
- FOLLIOT, R. (1968). Les lamelles annelées intranucléaires des cellules du tissu germinale mâle. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 92 : 115-129.
- FOLLIOT, R. et MAILLET, P.L. (1966). Sur l'indépendance morphologique des complexes synaptonématiques à l'égard des chromosomes au cours de la méiose de *Philaenus spumarius* L. mâle (Homoptère, Cercopidae). *C.r. heb. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 262 : 394-396.
- FRANQUINET, R. et LENDER, T. (1972). Quelques aspects ultrastructuraux de la spermiogénèse chez *Polycelis tenuis* et *Polycelis nigra* (Planaires). *Z. mikr.-anat. Forsch., Dtsch.* 86 : 481-495.
- FRANQUINET, R. et LENDER, T. (1973). Etude ultrastructurale des testicules de *Polycelis tenuis* et *Polycelis nigra* (Planaires). Evolution des cellules germinales mâles avant la spermiogénèse. *Z. mikr.-anat. Forsch., Dtsch.*, 87 : 4-22.

- GACHET, J. et THIERY, J.P. (1964). Application de la méthode de tirage photographique avec rotations ou translations à l'étude de macromolécules (hémocyanine, hémoglobine, ferritine) et des structures biologiques (centrioles, fibres de flagelle, nucléo-capsides virales). *J. Microsc.* 3 : 253-268.
- GOLDSCHMIDT, R. (1908). Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des *Dicrocoelium lanceatum* Stil. et Hass. (*Distomum lanceolatum*). *Arch. Zellforsch.*, 1 : 232-244 (In NEZ and SHORT, 1957).
- GOVAERT, J. (1960). Etude cytologique et cytochimique des cellules de la lignée germinative chez *Fasciola hepatica*. *Exptl Parasitology.*, 9 : 141-158.
- GRAEBNER, I. and ADAM, H. (1970). Electron microscopical study of spermatogenesis and sperm morphology in gnathostomulids. In BACCETTI B., Ed. *Comparative spermatology* (Academic Press, New York) : 375-382.
- GRANT, W.C., HARKEMA, R. and MUSE, K.E. (1976). Ultrastructure of *Pharyngostomoides procyonis* Harkema, 1942 (Diplostomatidae). I. Observations on the male reproductive system. *J. Parasitol.*, 62 : 39-49.
- GRESSON, R. A.R. (1964). Oogenesis in the hermaphroditic Digenea (Trematoda). *Parasitology*, 54 : 409-421.
- GRESSON, R.A.R. and PERRY, M.M. (1961). Electron microscope studies of spermateleosis in *Fasciola hepatica* L. *Exptl Cell Res.*, 22 : 1-8.
- GRETILLAT, S. (1963). Contribution à l'étude de l'épidémiologie des Bilharzioses humaine et virale en Haute Casamance (Sénégal) et en Mauritanie. *Rev. Elevage. Méd. vétér. Pays trop., Fr.*, 3 : 323-334.
- GRETILLAT, S. (1969). Le phacochère *Phacochoerus aethiopicus* hôte de *Schistosoma* sp. *Bull. Soc. Path. exot.*, 62 : 1090-1095.

- GRETILLAT, S. et PICART, P. (1964). Premières observations sur les lésions provoquées chez les ruminants infestés massivement par *Schistosoma curassoni*. *Rev. Elevage Méd. vétér. Pays trop.*, Fr. 17 : 433-440.
- HALTON, D.W. and HARDCASTLE, A. (1976). Spermatogenesis in a monogenean, *Diclidophora merlangi*. *Internation. J. Parasitology*, 6 : 43-53.
- HALTON, D.W., STRANOCK, S.D. and HARDCASTLE, A. (1976). Fine structural observations on oocyte development in monogeneans. *Parasitology*, 73 : 13-23.
- HENDELBERG, J. (1969). On the development of different types of spermatozoa from spermatids with two flagella in the Turbellaria with remarks on the ultrastructure of the flagella. *Zool. Bidr. Upps.*, 38 : 2-45.
- HENDELBERG, J. (1970). On the number and ultrastructure of the flagella of flatworm spermatozoa. In BACCETTI, B. Ed., *Comparative spermatology* (Academic Press, New York) : 367-374.
- HENDELBERG, J. (1975). Functional aspects of flatworm sperm morphology. In AFZELIUS, B.A. Ed., *The functional anatomy of the spermatozoon* (Pergamon Press) : 299-309.
- HENDELBERG, J. (1977). Comparative morphology of turbellarian spermatozoa studied by electron microscopy. *Acta Zool. fennica*, 154 : 149-162.
- HENLEY, C. and COSTELLO, D.P. (1969). Microtubules in spermatozoa of some turbellarian flatworms. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 137 : 403.
- HENLEY, C., COSTELLO, D.P. and AULT, C.R. (1968). Microtubules in the axial filament complexes of acoel turbellarian spermatozoa, as revealed by negative staining. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 135 : 422-423.
- HOOD, R.D., WATSON, O.F., DEASON, T.R. and BENTON, C.L.B. (1972). Ultrastructure of scorpion spermatozoa with atypical axonemes. *Cytobios.*, 5 : 167-177.

- IKEDA, K. and MAKINO, S. (1936). Studies on the sex and chromosomes of the Oriental human blood fluke, *Schistosoma japonicum* Katsurada. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 6, *Jap.* 5 : 57-71.
- JESPERSEN, A and HARTWICK, R. (1973). Fine structure of spermiogenesis in scorpions from the family Vejovidae. *J. Ultrastruct. Res.* 45 : 366-383.
- JONES, G.H. (1973). Modified synaptonemal complexes in spermatocytes of *Stethophyma grossum*. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., U.S.A.* 38 : 109-115.
- JUSTINE, J.L. et MATTEI, X. (1980). L'ultrastructure du flagelle spermatique de *Schistosoma bovis*. *J. Ultrastruct. Res.* (soumis au Comité de lecture).
- KESSEL, R.G. (1968). Annulate lamellae. *J. Ultrastruct. Res., Suppl.* 10 : 1-82.
- KHALIL, M. (1924). On the morphology of *Schistosoma bovis*. *J. Helminthol., G.B.*, 2 : 81-86.
- KITAJIMA, E.W., PARAENSE, W.L. and CORREA, L.R. (1976). The fine structure of *Schistosoma mansoni* sperm (Trematoda : Digenea). *J. Parasitol.*, 62 : 215-221.
- KOULISH, S. (1965). Ultrastructure of differentiating oocytes in the trematode *Gorgoderina attenuata*. 1. The "Nucleolus-like" cytoplasmic body and some lamellar membrane systems. *Develop. Biol., U.S.A.*, 12 : 248-268.
- KTARI, H.M. (1971). Recherches sur la reproduction et le développement de quelques monogènes (Polyopisthocotylea) parasites de poissons marins. Thèse d'Etat. Montpellier.
- KUNTZ, R.E., DAVIDSON, D.L., HUANG, T.C. and TULLOCH, G.S. (1979). Scanning electron microscopy of the integumental surfaces of *Schistosoma bovis*. *J. Helminthol., G.B.*, 53 : 131-132.

- LANGERON, M. (1949). Précis de microscopie. Septième édition. Masson-Paris.
- LINDNER, E. (1914). Über die Spermatogenese von *Schistosoma haematobium* Bilh, (*Bilharzia haematobia* Cobb.) mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. *Arch. Zellforsch.*, 12 : 516-538.
- LONGO, F.J. and ANDERSON, E. (1969). Sperm differentiation in the sea urchins *Arbacia punctulata* and *Strongylocentrotus purpuratus*. *J. Ultrastruct. Res.*, 27 : 486-509.
- LOOS, A. (1895). Zur Anatomie und Histologie der *Bilharzia haematobia* Cobbold. *Arch. f. mikr. Anat.*, 46 : 1-109.
- MANTON, I. and VON STOSCH, H.A. (1966). Observations on the fine structure of the male gamete of the marine centric diatom *Lithodesmium undulatum*. *J. r. micr. Soc., G.B.*, 85 : 119-134.
- MARCHAND, B. (1980). Etude ultrastructurale de la gamétogénèse et de la fécondation chez les Acanthocéphales. Thèse d'Etat. Rennes.
- MARCHAND, B. et MATTEI, X. (1976 a). La spermatogénèse des Acanthocéphales. I. L'appareil centriolaire et flagellaire au cours de la spermiogénèse d'*Illiosentis furcatus* var. *africana* Golvan, 1956 (Paleacanthocephala, Rhabdinorhynchidae). *J. Ultrastruct. Res.*, 54 : 347-358.
- MARCHAND, B. et MATTEI, X. (1976 b). La spermatogénèse des Acanthocéphales. II. Variation du nombre de fibres centrales dans le flagelle spermatique d'*Acanthosentis tilapiae* Baylis, 1947 (Eoacanthocephala, Quadrigyridae). *J. Ultrastruct. Res.*, 55 : 391-399.
- MARCHAND, B. et MATTEI, X. (1977). Un type nouveau de structure flagellaire : type 9 + n. *J. Cell Biol.*, 72 : 707-713.
- MARCHAND, B. and MATTEI, X. (1980). Fertilization in Acanthocephala. II. Penetration of spermatozoon in oocyte, transformation of gametes and elaboration of the "fertilization membrane". *J. Submicrosc. Cytol.*, 12 : 95-105.

- MARCHAND, C.R. (1977). Etude ultrastructurale de la spermatogénèse du Canard de Barbarie *Cairina moschata* L. (Oiseau Anatidé). *Biol. Cell.*, 29 : 193-202.
- MARKHAM, R., FREY, S. and HILLS, G.J. (1963). Methods for the enhancement of image detail and accentuation of structure in electron microscopy. *Virology, U.S.A.*, 20 : 88-102.
- MATTEI, C. et MATTEI, X. (1973). La spermiogénèse d'*Albula vulpes* (L., 1758) (poisson Albulidae). Etude ultrastructurale. *Z. Zellforsch. mikr. Anat., Dtsch.*, 142 : 171-192.
- MATTEI, C. et MATTEI, X. (1974). La spermiogénèse de *Lepadogaster* sp. *J. Microsc.*, 20 : 68a.
- MATTEI, X. (1969). Contribution à l'étude de la spermiogénèse et des spermatozoïdes de poissons par les méthodes de la microscopie électronique. Thèse d'Etat. Montpellier.
- MATTEI, X. et MATTEI, C. (1976). Spermatozoïdes à 2 flagelles de type 9+0 chez *Lampanyctus* sp. (poisson Myctophidae). *J. Microsc.*, 25 : 187-188.
- MICALEF, H. et GAYRAL, P. (1972). Quelques aspects de l'infrastructure des cellules végétatives et des cellules reproductrices d'*Ulva lactuca*. L. (Chlorophycées). *J. Microsc.*, 13 : 417-428.
- MOENS, P.B. (1973). Quantitative electron microscopy of chromosome organization at meiotic prophase. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., U.S.A.* 38 : 99-107.
- MOKHTAR-MAAMOURI, F. (1976). Etude ultrastructurale de la Gamétogénèse et des premiers stades du développement de deux cestodes Tétraphyllides. Thèse d'Etat. Montpellier.

- MOKHTAR-MAAMOURI, F. (1979). Etude en microscopie électronique de la Spermiogénèse et du spermatozoïde de *Phyllobothrium gracile* Weld, 1855 (Cestoda, Tetraphyllidea, Phyllobothriidae). *Z. Parasitkde*, 59 : 245-258.
- MOKHTAR-MAAMOURI, F. et SWIDERSKI, Z. (1975). Etude en microscopie électronique de la spermatogénèse de deux cestodes *Acanthobothrium filicollis benedeni* Loennberg, 1889 et *Onchobothrium uncinatum* (Rud., 1819) (Tetraphyllidea, Onchobothriidae). *Z. Parasitkde*, 47 : 269-281.
- MOKHTAR-MAAMOURI, F. et SWIDERSKI, Z. (1976). Ultrastructure du spermatozoïde d'un cestode *Tetraphyllidea Phyllobothriidae* : *Echeneibothrium beauchampi* Euzet, 1959. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 51 : 673-674.
- MONNERON, A. (1966). Utilisation de la pronase en cytochimie ultrastructurale. *J. Microsc.* 5 : 583-596.
- MONNERON, A. et BERNHARD, W. (1966). Action de certaines enzymes sur des tissus inclus en épon. *J. Microsc.*, 5 : 697-714.
- MORSETH, D.J. (1969). Sperm tail fine structure of *Echinococcus granulosus* and *Dicrocoelium dendriticum*. *Expl Parasitology*, 24 : 47-53.
- MOSES, M.J. (1968). Synaptonemal complex. *Annu. Rev. Genet.* 2 : 363-412.
- MOSES, M.J. (1969). Structure and function of the synaptonemal complex. *Genetics U.S.A. Suppl.* 61.
- NEVEU LEMAIRE, M. (1936). Traité d'Helminthologie médicale et vétérinaire. *Vigot Frères, Paris*.
- NEWTON, W.D. (1975). The ultrastructure of the aflagellate spermatozoon of the freshwater turbellarian *Hydroilimax grisea* (Plathelminthes : Plagiostomidae). *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 149:551-567.

- NEZ, M.M. and SHORT, R.B. (1957). Gametogenesis in *Schistosomatium douthitti* (Cort) (Schistosomatidae : Trematoda). *J. Parasitol.*, 43 : 167-182.
- NICANDER, L. and PLOEN, L. (1969). Fine structure of spermatogonia and primary spermatocytes in rabbits. *Z. Zellforsch. mikr. Anat., Dtsch.*, 99 : 221-234.
- NIYAMASENA, S.G. (1940). Chromosomen und Geschlecht bei *Bilharzia mansoni*. *Z. Parasitkde.*, 2 : 690-701.
- NOLLEN, P.M., RANDALL, D.F., KOLZOW, R.G. and DETERS, D.L. (1976). The timing of reproductive cell development and movement in *Schistosoma mansoni*, *S. japonicum*, and *S. haematobium*, using techniques of autoradiography and transplantation. *J. Parasitol.*, 62 : 227-231.
- ORECCHIA, P. e PAGGI, L. (1971). Su alcune modificazioni morfologiche osservate in femmine di *Schistosoma bovis* nel corso dello sviluppo nell'ospite definitivo. *Parassitologia*, 13 : 223-230.
- OTUBANJO, O.A. (1976). Ultrastructural studies on the reproductive system of male *Schistosoma mansoni*. *Proc. Spring Meeting. British Society for Parasitology, Parasitology*, 73 : 27-28.
- PHILLIPS, D.M. (1969). Insect flagellar tubule patterns : theme and variation. In BACCETTI B. Ed., *Comparative spermatology*: 263-273.
- PHILLIPS, D.M. (1974). Structural variants in invertebrate sperm flagella and their relationship to motility. In Cilia and Flagella, Sleight, M.A. Ed., Academic Press. London, New York : 379-401.
- PITELKA, D.R. (1969). Centriole replication. In *Handbook of Molecular Cytology*. A. LIMA-DE-FARIA Ed., North-Holland : 1200-1218.
- PITELKA, D.R. (1974). Basal bodies and root structures. In *Cilia and Flagella*, Sleight, M.A. Ed., Academic Press, London.

- RANDALL, J.T., WARR, J.R., HOPKINS, J.M. and McVITTIE, A. (1964). A single gene mutation of *Chlamydomonas reinhardii* affecting motility : a genetic and electron microscope study. *Nature, London*, 203 :912-914.
- REES, F.G. (1979). The ultrastructure of the spermatozoon and spermiogenesis in *Cryptocotyle lingua* (Digenea : Heterophyidae). *Internation. J. Parasitology*, 9 : 405-419.
- REES, G. (1939). Studies on the germ cell cycle of the digenetic trematode *Parorchis acanthus* Nicoll., Part 1 : Anatomy of the genitalia and gametogenesis in the adult. *Parasitology*, 31 : 417-433.
- REYNOLDS, E.S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in Electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 17 : 209-212.
- RIEGER, R.M. (1978). Multiple ciliary structures in developing spermatozoa of marine Catenulidae (Turbellaria). *Zoomorphologie*, 89 : 229-236.
- ROBINSON, J.M. and BOGITSH, B.J. (1978). A morphological and cytochemical study of sperm development in *Hymenolepis diminuta*. *Z. ParasitenKde*, 56 : 81-92.
- ROHDE, K. (1971). Untersuchungen an *Multicotyle purvisi* Dawes, 1941 (Trematoda, Aspidogastrea). VI. Ultrastruktur des Spermatozoons. *Zool. Jb.* 88 : 399-405.
- ROOSEN-RUNGE, E.C. (1977). The process of spermatogenesis in animals. (Developmental and cell biology series). *Cambridge University Press, Cambridge*.
- ROSARIO, B. (1964). An electron microscope study of spermatogenesis in cestodes. *J. Ultrastruc. Res.*, 11 : 412-427.
- SAAD, A.M., HUSSEIN, M.F., DARGIE, J.D., TAYLOR, M.G. and NELSON, G.S. (1980). *Schistosoma bovis* in calves : the development and clinical pathology of primary infections. *Res. vet. Sci.*, 28 : 105-111.

- SATO, M., OH, M. and SAKODA, K. (1967). Electron microscopic study of spermatogenesis in the lung fluke (*Paragonimus miyasaki*). *Z. Zellforsch. mikr. Anat., Dtsch.*, 77 : 232-243.
- SCHILT, J. (1978). Structure de l'extrémité céphalique de l'ovovitello-ducte de *Dugesia lugubris* O. Schmidt. (Turbellarié, Triclade). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 : 107-111.
- SEVERINGHAUS, A.E. (1928). Sex studies on *Schistosoma japonicum*. *Q. Jl microsc. Sci.*, 71 : 653-706.
- SEY, O. (1971). Gametogenesis in *Paramphistomum microbothrium* Fischoeder 1901. *Acta Vet. hung.* 21 : 93-106.
- SHAPIRO, J.E., HERSHENOV, B.R. and TULLOCH, G.S. (1961). The fine structure of *Haematoloechus* spermatozoon tail. *J. biophys. biochem. Cytol.*, 9 : 211-217.
- SILVEIRA, M. (1967). Formation of structured secretory granules within the golgi complex in an Acoel Turbellarian. *J. Microsc.*, 6 : 95-100.
- SILVEIRA, M. (1970). Characterization of an unusual nucleus by electron microscopy. *J. Submicrosc. Cytol.*, 2 : 13-24.
- SILVEIRA, M. (1973). Intraaxonemal glycogen in "9+1" flagella of flatworms. *J. Ultrastruct. Res.*, 44 : 253-264.
- SILVEIRA, M. (1975). The fine structure of "9+1" flagella in turbellarian flatworms. In AFZELIUS B.A, Ed., *The functional anatomy of the spermatozoon*, Pergamon Press, Oxford : 289-297.
- SILVEIRA, M. et PORTER, K.R. (1964). The spermatozoids of flatworms and their microtubular systems. *Protoplasma*, 59 : 240-264.
- SPENCE, I.M. and SILK, M.H. (1971a). Ultrastructural studies of the blood fluke *Schistosoma mansoni*. V. The female reproductive system : a preliminary report. *S. Afr. J. med. Sci.*, 36 : 41-50.

- SPENCE, I.M. and SILK, M.H. (1971b). Ultrastructural studies of the blood fluke *Schistosoma mansoni*. VI. The Mehlis Gland. *S. Afr. J. med. Sci.*, 36 : 69-76.
- SWIDERSKI, Z. (1968). The fine structure of the spermatozoon of sheep tapeworm, *Moniezia expansa* (Rud., 1810) (Cyclophyllidea, Anoplocephalidae). *Zoologica Pol.*, 18 : 475-486.
- SWIDERSKI, Z. (1976). Fine structure of the spermatozoon of *Lacistorhynchus tenuis* (Cestoda, Trypanorhyncha). *Sixth Eur. Cong. Electr. Microsc. Jerusalem*.
- SWIDERSKI, Z. and MACKIEWICZ, J.S. (1976). Fine structure of the spermatozoon of *Glaridacris catostomi* (Cestoidea, Caryophyllidea). *Sixth. Eur. Cong. Electr. Microsc. Jerusalem*.
- THIERY, G. and RAMBOURG, A. (1976). A new staining technique for studying thick sections in the electron microscope. *J. Microsc.*, 26 : 103-106.
- THIERY, J.P. (1967). Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microsc.*, 6 : 987-1018.
- TRIMBLE, J.J. and THOMPSON, S.A. (1974). Fine structure of the sperm of the lovebug, *Plecia neartica* Hardy (Diptera : Bibionidae). *Internation. J. Insect. Embryol.*, 3 : 425-432.
- TUZET, O. et KTARI, M.H. (1971a). La spermiogénèse et la structure du spermatozoïde de *Microcotyle mormyri* Lorenz, 1878 (Monogenea). *C.r. heb. Seanc. Acad. Sci., Paris*, 272 : 2702-2705.
- TUZET, O. et KTARI, M.H. (1971b). Recherches sur l'ultrastructure du spermatozoïde de quelques monogènes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 96 : 535-540.
- TYLER, S. and RIEGER, R.M. (1975). Uniflagellate spermatozoa in *Nemertoderma* (Turbellaria) and their Phylogenetic significance. *Science, N.Y.*, 188 : 730-732.

- VAN DEN BERGHE, L. (1937a). A morphological study of bovine Schistosomes.  
*J. Helminthol., G.B.* 15 : 125-132.
- VAN DER BERGHE, L. (1937b). Quelques faits nouveaux concernant la migration et la ponte des schistosomes. *Ann. Parasitol. hum. comp.* 15 : 354-362.
- VAN DER WOUDE, A. (1954). Germ cell cycle of *Megalodiscus temperatus* (Stafford, 1905) (Harwood, 1932) Paramphistomidae = Trematoda.  
*Am. Midl. Nat.*, 51 : 173.
- VAN DEURS, B. (1973). Axonemal "12+0" pattern in the flagellum of the motile spermatozoon of *Nymphon leptocheles*. *J. Ultrastruct. Res.*, 42 : 594-598.
- VAN DEURS, B. (1974). Pycnogonid sperm. An example of inter-and intraspecific axonemal variation. *Cell Tissue Res.*, 149 : 105-111.
- VASSILIADES, G., DIAW, O.T., ALVARET, J.L. et BAYSSADE-DUFOUR, C. (1979). Etude des Trématodes parasites du bétail et de l'Homme dans les régions de Casamance et du fleuve. *Rapport de Mission, Institut sénégalais de recherches agricoles (I.S.R.A.), Dakar, Sénégal.*, 1-11.
- Von BONSDORFF, C.H. and TEKLLÄ, A. (1965). The spermatozoon flagella in *Diphyllobothrium latum* (Fish tapeworm). *Z. Zellforsch. mikr. Anat. Dtsch.*, 66 : 643-648.
- WARREN, K.S. and HOFFMAN, D.B. (1976). Schistosomiasis III. Abstracts of the complete literature 1963-1974. *Hemisphere publishing corporation. Washington-London.*
- WINGSTRAND, K.G. (1972). Comparative spermatology of a Pentastomid *Raillietiella hemidactyli* and a branchiuran crustacean, *Argulus foliaceus*, with a discussion of Pentastomid relationship. *Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.*, 19 : 1-72.

WITMAN, G.B., PLUMMER, J. and SANDER, A. (1978). *Chlamydomonas* flagellar mutants lacking radial spokes and central tubules. *J. Cell Biol.*, 16 : 729-747.

YAMAGUTI, S. (1971). Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. *Keigaku publishing Co, Tokyo.*

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

FIGURE 1 : MICROSCOPIE PHOTONIQUE

FIGURES 2 à 19 : MICROSCOPIE ELECTRONIQUE

2 à 13 = Gamétogenèse mâle

14 à 19 = Gamétogenèse femelle

*( Lorsqu'aucune méthode particulière n'est indiquée, il s'agit d'une fixation au glutaraldéhyde/osmium et coloration à l'acétate d'uranyle/citrate de plomb ).*

FIGURE 1

Microscopie photonique

Fig. 1 a - 1 f - *Schistosoma bovis* mâle.

- a : Coupe histologique passant par quatre testicules. (X 320)
- b, c, d : Coupes transversales sériées montrant le testicule le plus antérieur (T), la vésicule séminale (V) et les deux branches du tube digestif (D).
- Le *Ductus ejaculatorius* (flèche ▲) canal issu de la vésicule séminale pour se rendre au pore génital, est visible en Fig. 1c et 1d. (X 260)
- e : Coupe transversale de vésicule séminale (V). La paroi (P) est épaisse. Les spermatozoïdes (flèche →) présentent un corps spermatique sombre garni de taches claires. (X 1200).
- f : Préparation par écrasement de testicule, montrant trois groupes de cellules groupées par quatre (flèche →) et un spermatozoïde (flèche →). (X 1200).

Fig. 1 g - 1 i - *Schistosoma bovis* femelle.

- g : Coupe semi transversale, montrant l'ovaire (Ov), deux coupes de l'oviducte, (flèche →) qui fait un coude à ce niveau, les diverticules du tube digestif (D). (X 320)
- h : Coupe longitudinale dans la région de l'ovaire. La partie antérieure de l'ovaire (OVA) contient de petites cellules germinales, tandis que la partie postérieure (OvP) est formée de grosse cellules (ovocytes mûrs. (X 320)
- i : Vue de la partie antérieure d'une femelle vivante, montrant trois oeufs dans l'utérus. Les oeufs sont pourvus d'un éperon terminal acéré. (flèche →). (X 240)

Fig. 1a-e et 1g-h = Bouin-Hollande

1f = préparation par écrasement

1i = animal vivant dans l'eau physiologique.

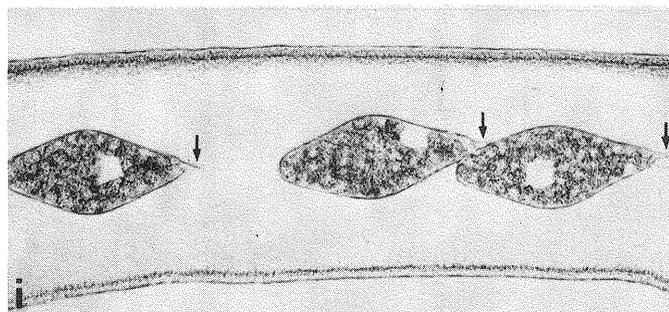
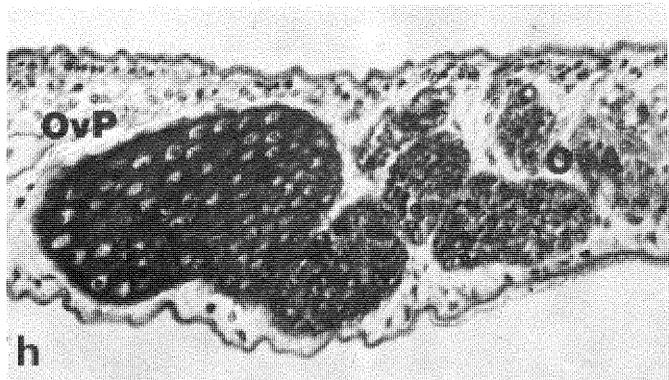
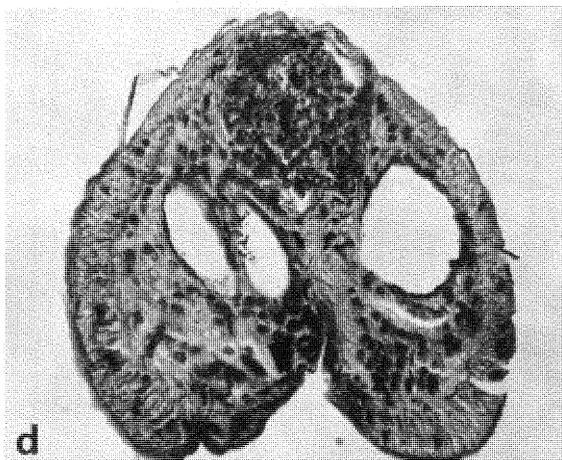
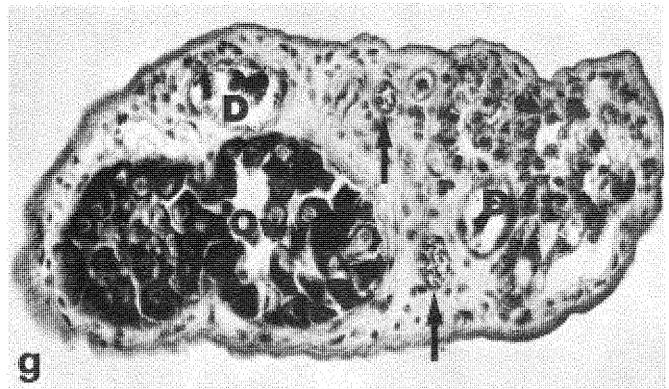
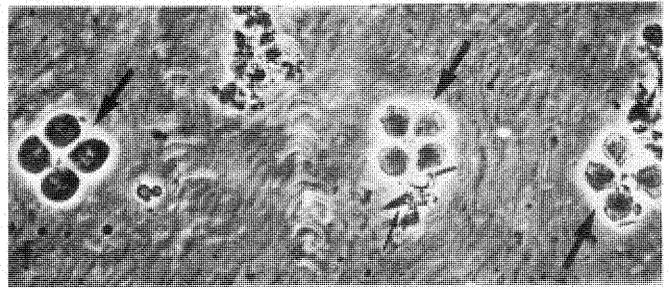
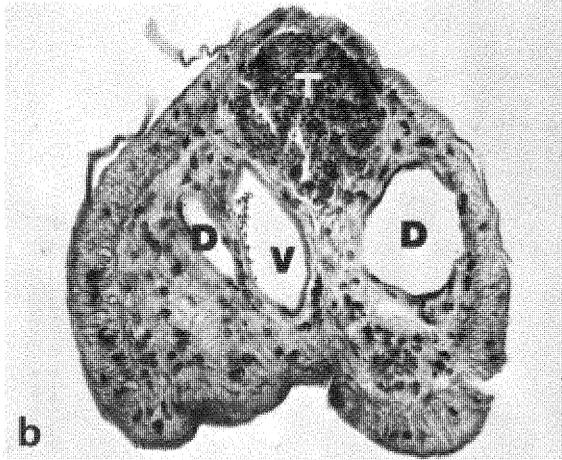
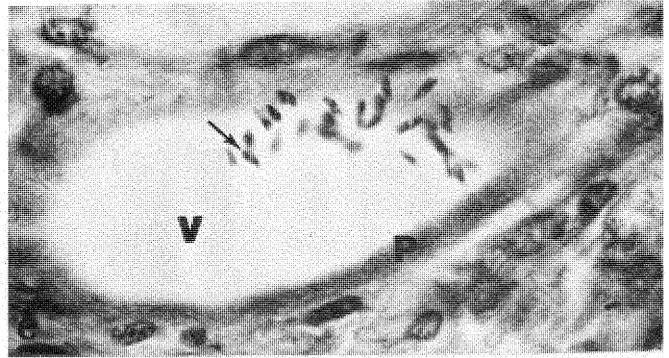
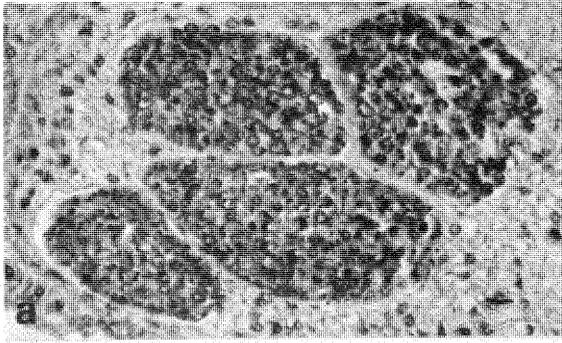


FIGURE 2

Gamétogenèse mâle : Paroi du testicule.

- a : Testicule avec lumière (L) garnie de cellules germinales. La paroi est rectiligne (PR) ou ondulée (PO) selon les régions. (X 15000).
- b : Grossissement de la paroi ondulée de la Fig. 2a . Cette paroi est formée de muscles (M), d'une zone claire garnie de fibres (F), d'une lame basale (B) et des expansions cytoplasmiques des cellules de soutien (EC) entourant la lumière du testicule (L).(X45000)
- c : Paroi testiculaire particulière, sans expansion cytoplasmique de cellule de soutien. La lumière du testicule (L) est bordée directement par la lame basale (B) à laquelle s'ajoutent la zone fibreuse (F) et les muscles (M). (X 15000).
- d : La coupe montre les rapports entre la paroi (P) et une cellule de soutien (CS). La cellule de soutien est pourvue d'un noyau (N) comprenant un gros nucléole (n). Du glycogène de type  $\beta$  (g) est présent dans la partie périphérique du corps cytoplasmique et dans les expansions (E). Ces expansions rejoignent la paroi ou entourent les cellules germinales (G). (X 9000).

*Coloration de Thiery-TSC 48h.*

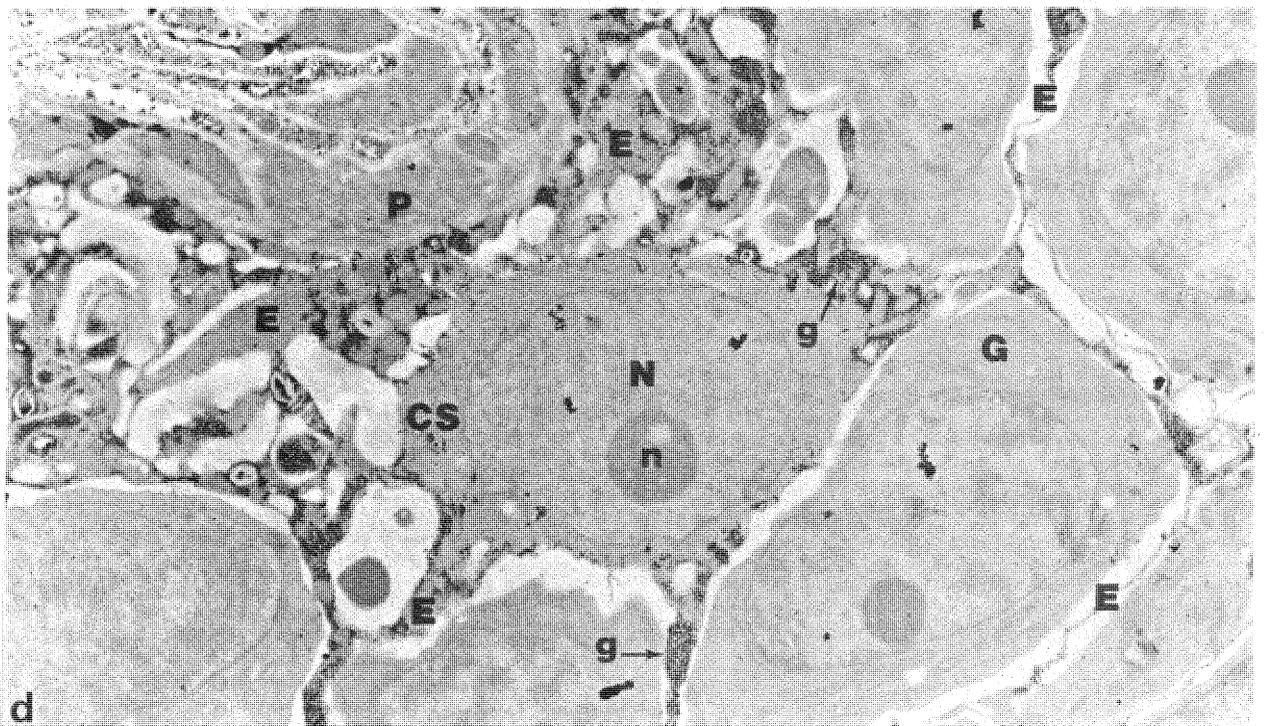
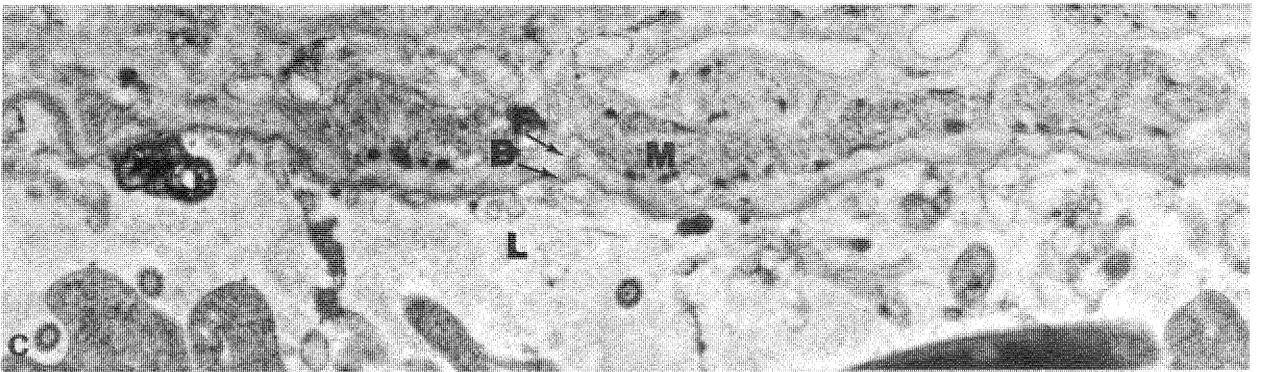
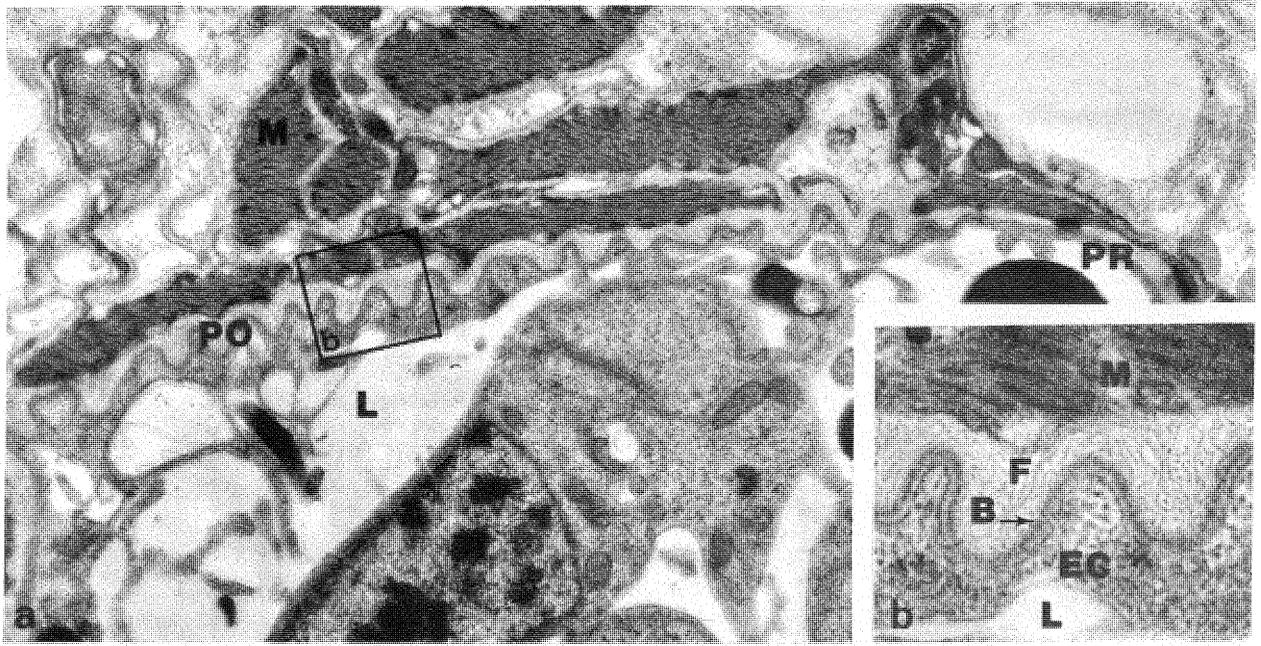


FIGURE 3

Gamétogenèse mâle : Cellules de soutien

- a : La cellule de soutien est pourvue d'un volumineux noyau (N) à contour ondulé. Le nucléole (n) est unique et de grosse taille. Le cytoplasme contient de nombreux ribosomes groupés en polysomes et du réticulum endoplasmique granulaire (R). Les expansions cytoplasmiques de la cellule de soutien (E) s'insinuent entre les cellules germinales. (X 17000)
- b : L'expansion cytoplasmique d'une cellule de soutien (CS) est garnie de mitochondries (Mi) rondes, à matrice sombre et rares crêtes claires. Cette expansion cytoplasmique limite la lumière du testicule (L) et tapisse la lame basale (B), suivie de la zone fibreuse (F) et des cellules musculaires (M), participant ainsi à la formation de la paroi testiculaire (X 45000).

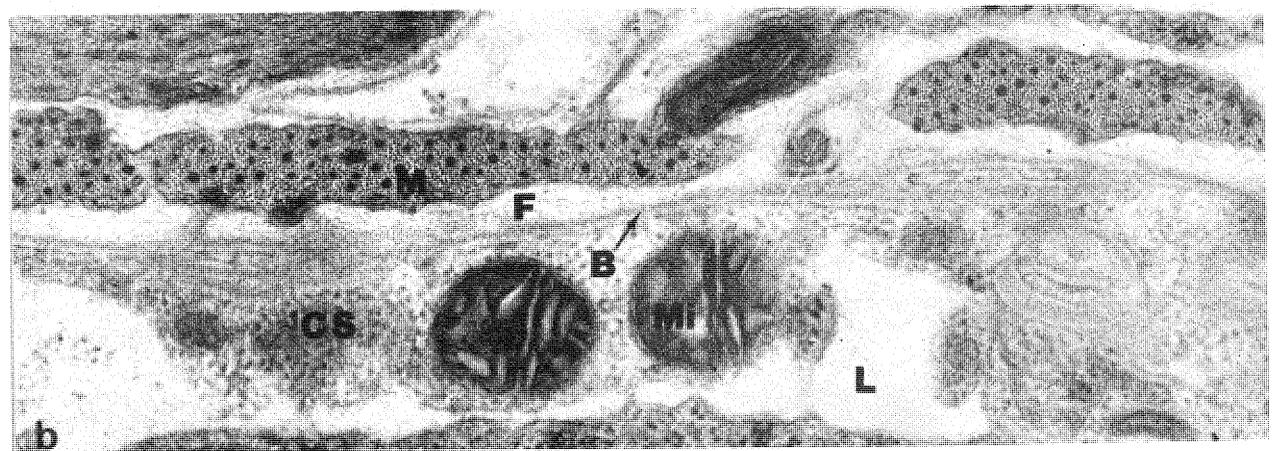
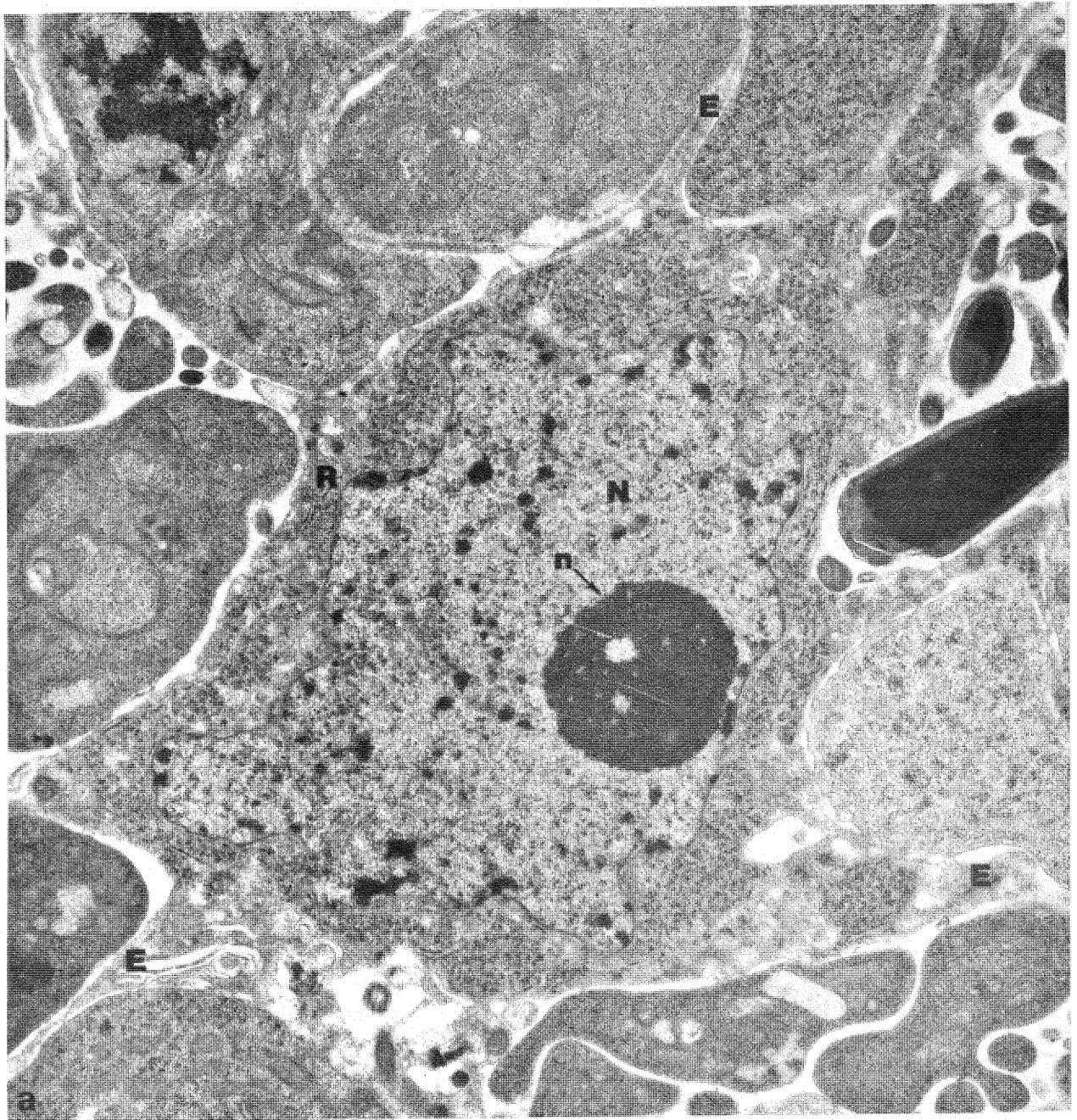


FIGURE 4

Gamétogenèse mâle : Spermatogonies

- a : La spermatogonie est une cellule à noyau volumineux (N) dont l'enveloppe nucléaire émet des expansions (E), délimitant des espaces clairs garnis de membranes d'aspect concentrique (flèche ). Le cytoplasme, de faible importance, contient des vésicules (V), quelques mitochondries (Mi) et un centriole (C). Comparer les mitochondries de la spermatogonie (Mi) à matrice sombre et crêtes longitudinales peu nombreuses, et les mitochondries abondantes (MiC) du spermatoocyte voisin (SC), à matrice claire et crêtes transversales. (X 18000).
- b : Vue générale d'un testicule bordé par la paroi (P), montrant les étapes successives de la spermatogenèse : Spermatogonies (SG), spermatoocytes de premier ordre (SC), spermatoïdes (ST), spermatozoïdes (SZ) et leurs gouttes cytoplasmiques (GC). Il n'y a pas de "rosettes" et les stades spermatogénétiques sont mélangés. Les cellules de soutien (CS) enveloppent de leurs expansions, toutes ces cellules germinales (X 5000).
- c : Groupe de quatre spermatogonies groupées. L'espace périnucléaire est dilaté (flèche ) et des vacuoles (V) sont présentes dans le cytoplasme. (X 12000).

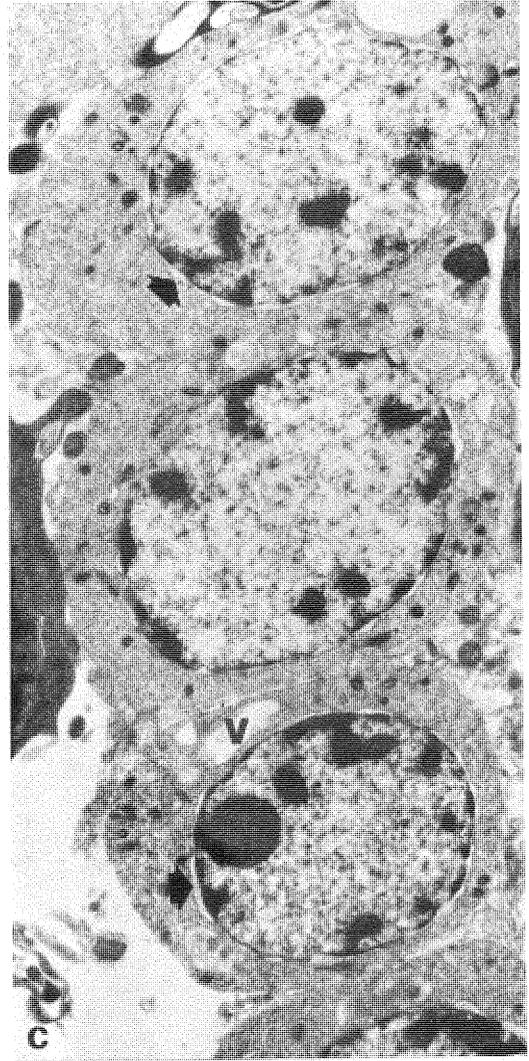
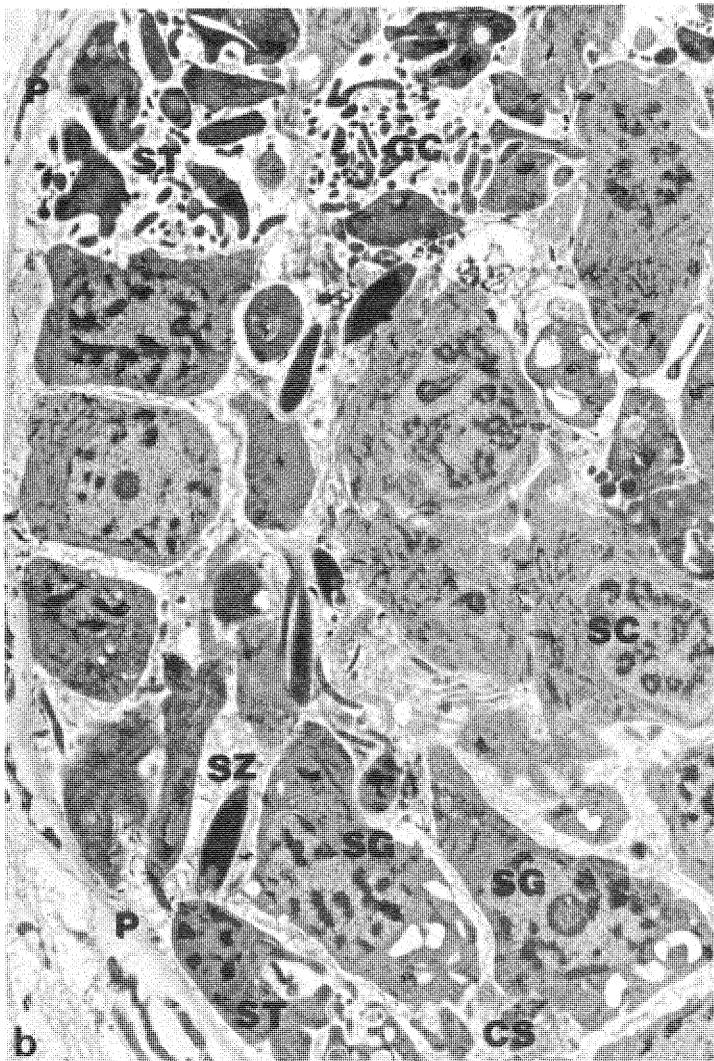
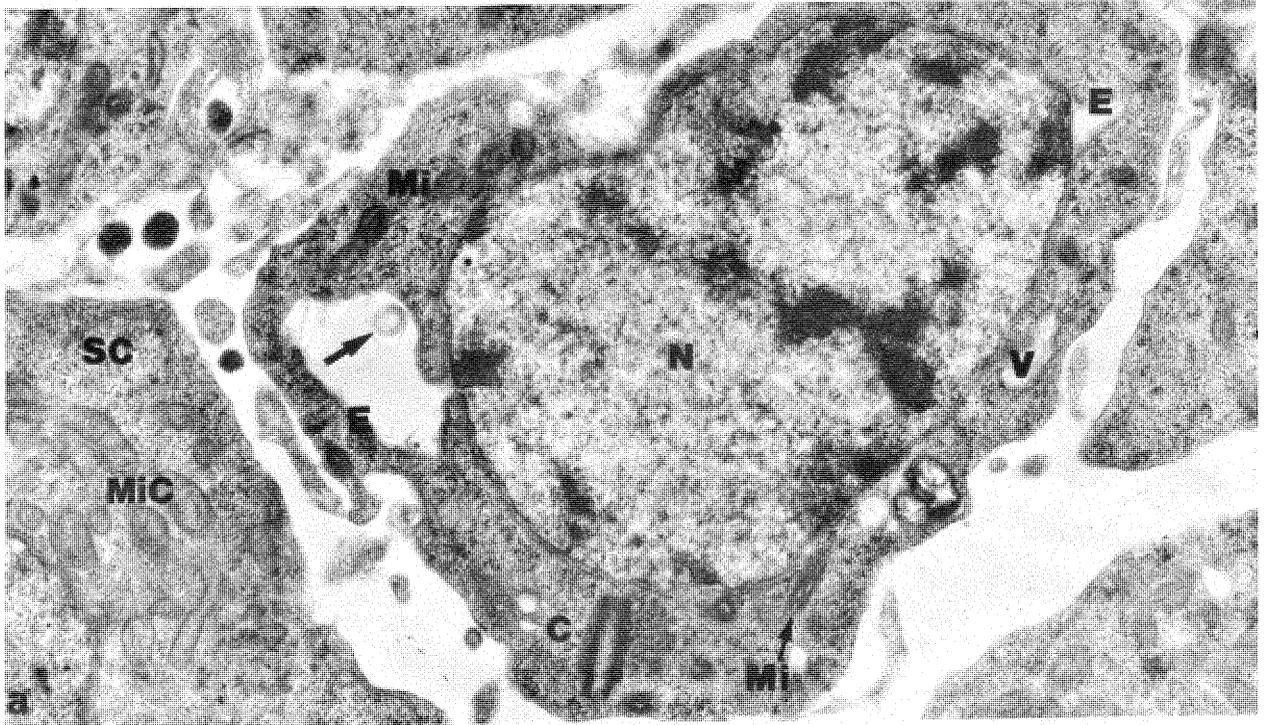


FIGURE 5

Gamétogenèse mâle : Spermatoocytes de premier ordre

- a : Spermatoocyte de petite taille.  
Le noyau (N) montre des chromosomes très denses, autour de complexes synaptonémaux (CS). La coupe passe par trois centrioles (C). Les mitochondries (Mi) sont peu nombreuses.  
(X 18000)
- b - f Spermatoocytes de grande taille.
- b : Groupe de spermatoocytes de grande taille. Le noyau (N) excentré, à nucléoplasme clair, contient des complexes synaptonémaux (CS). Le cytoplasme montre de nombreuses mitochondries (Mi) et deux centrioles (C). (X 9000)
- c : Détail d'un spermatoocyte montrant l'appareil de Golgi (G) proche du noyau (N), dont l'enveloppe nucléaire porte des pores (P).
- d : Spermatoocytes montrant quatre centrioles groupés en deux diplosomes (D) à proximité du noyau (N) avec pores nucléaires (P).
- e : Détail de spermatoocyte, montrant un centriole (C) à proximité du noyau. Un complexe synaptonémal (CS) est associé perpendiculairement à l'enveloppe nucléaire (EN). Il comprend un ruban central (R) et deux bras latéraux (B). Dans le cytoplasme (Cy), le centriole (C), en coupe transversale, montre un élément central (ec) d'aspect tubulaire. Chacun des neuf triplets de microtubules (a,b,c) est pourvu d'un bras (B) sur le tubule a et d'un lien (L) qui l'unit au triplet voisin. Un microtubule isolé (Mt) se trouve à proximité (X 120 000)
- f : Image obtenue par rotation du centriole de la Fig. précédente, mettant en valeur les bras associés au tubule a (flèche →) et le lien unissant les triplets (flèche →) (X 120 000)

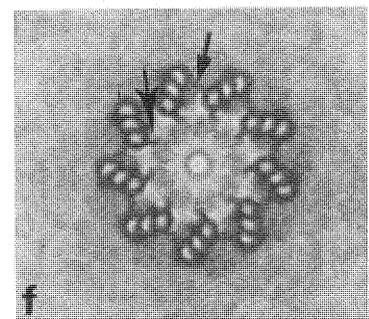
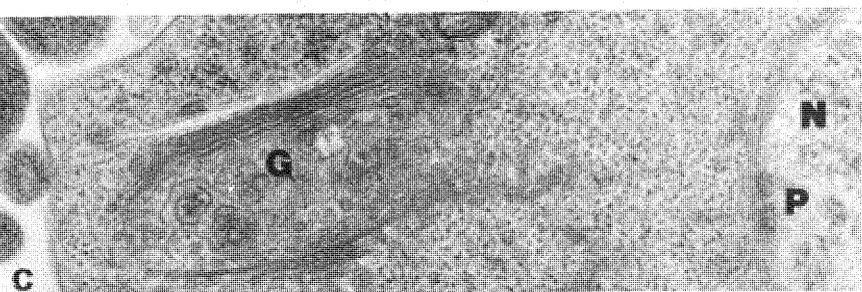
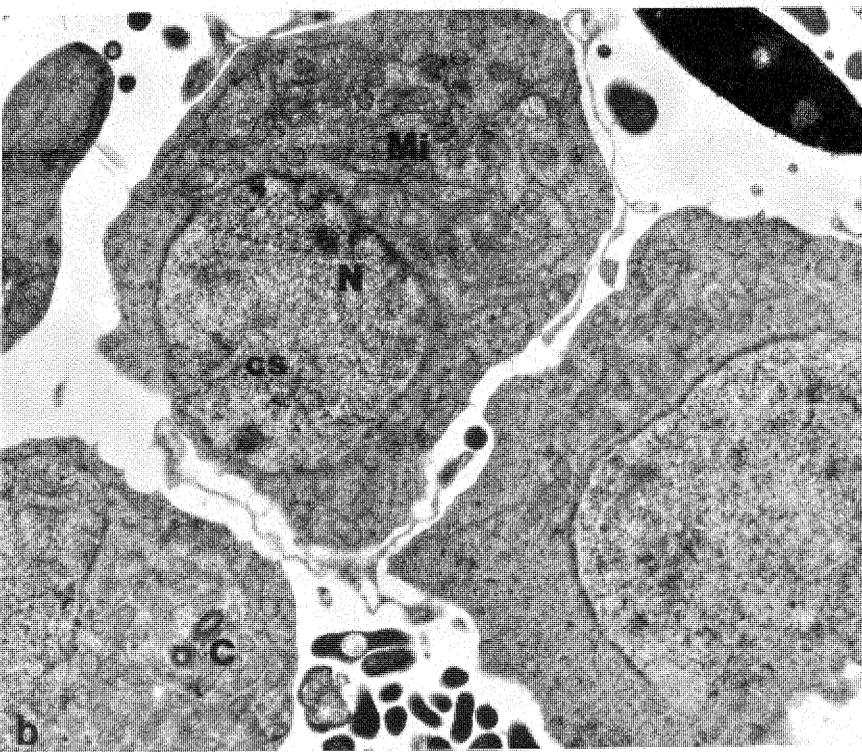
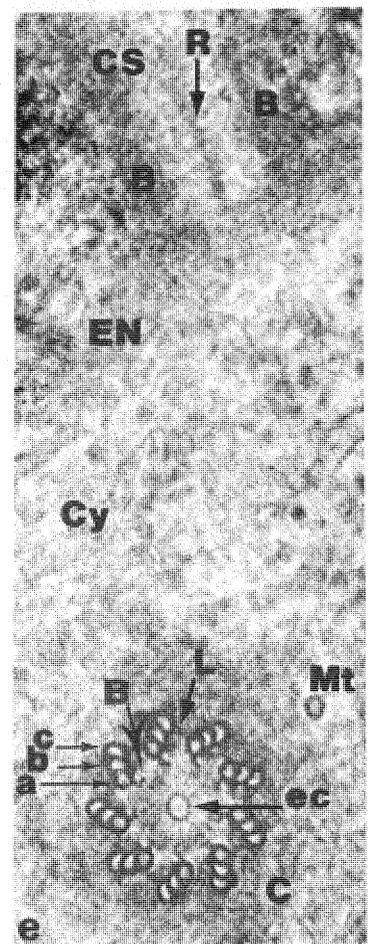
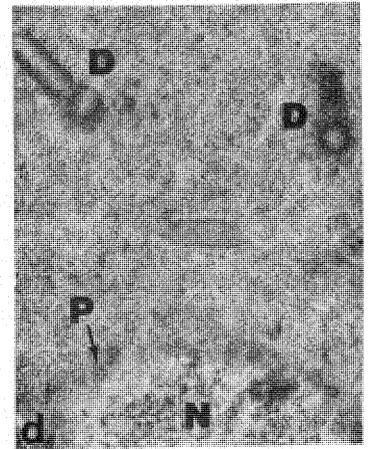
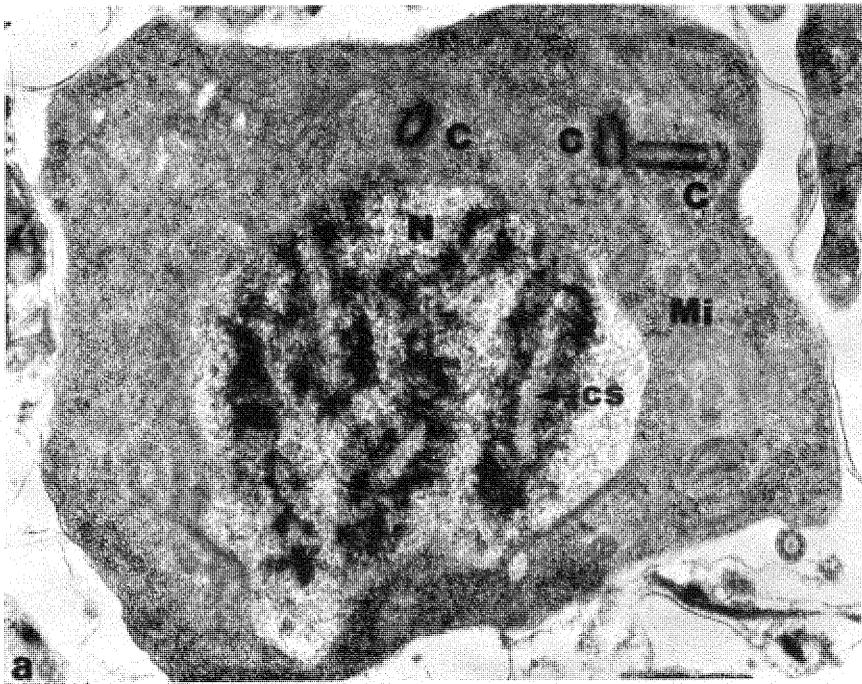


FIGURE 6

Gamétogenèse mâle : Liaisons entre spermatocytes

- a : Groupe de spermatocytes de premier ordre, de grande taille. Les cellules ne forment pas de "rosettes". Des expansions cytoplasmiques des cellules de soutien (E) environnent ces spermatocytes. Divers types de liaisons entre les spermatocytes sont visibles, et sont repris dans les figures suivantes.
- b : Contact entre deux spermatocytes. Les membranes des cellules viennent en contact en certains points ( ★ ). L'espace intercellulaire (ei) est réduit. (X 60000)
- c : Contact entre spermatocytes avec expansion de cellule de soutien. L'expansion cytoplasmique de la cellule de soutien (EC) s'insinue dans l'espace intercellulaire (ei), et entre en contact alternativement avec chaque membrane cellulaire. Des travées cytoplasmiques (flèche → ) unissent par endroits les spermatocytes et l'expansion cytoplasmique. (X 60 000)
- d : Contact très ouvert entre spermatocytes. Une expansion cytoplasmique de cellule de soutien (EC) n'est visible que sur une faible longueur. L'espace intercellulaire (ei) très large, est traversé partiellement par des travées cytoplasmiques (flèche → ) (X 33 000).

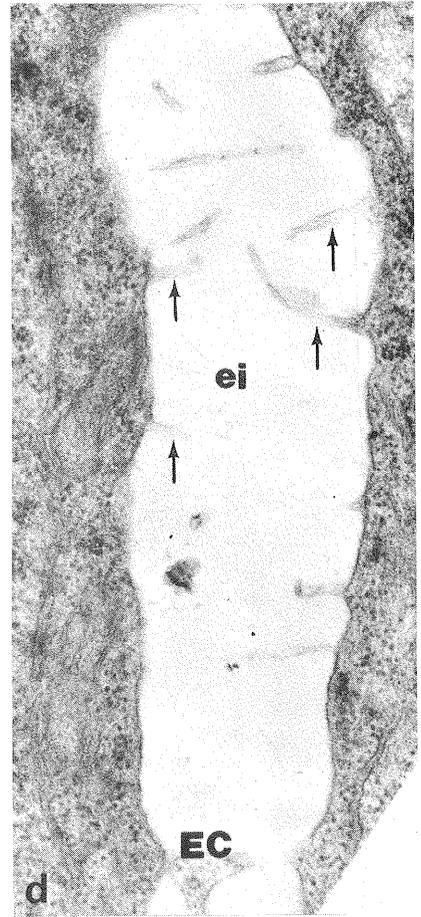
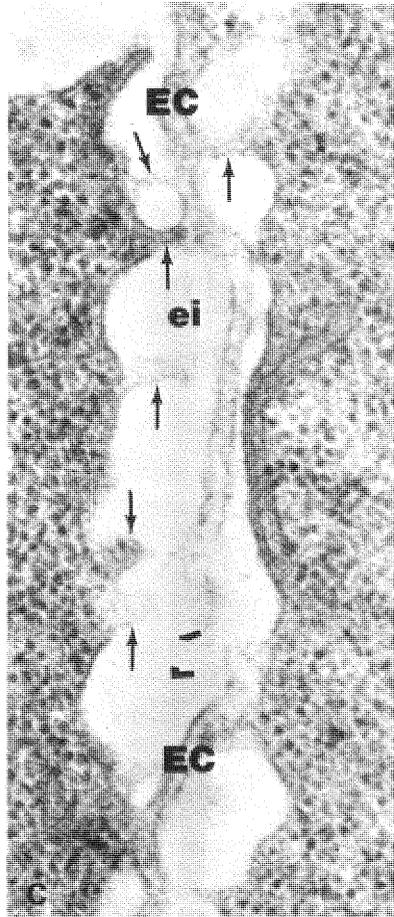
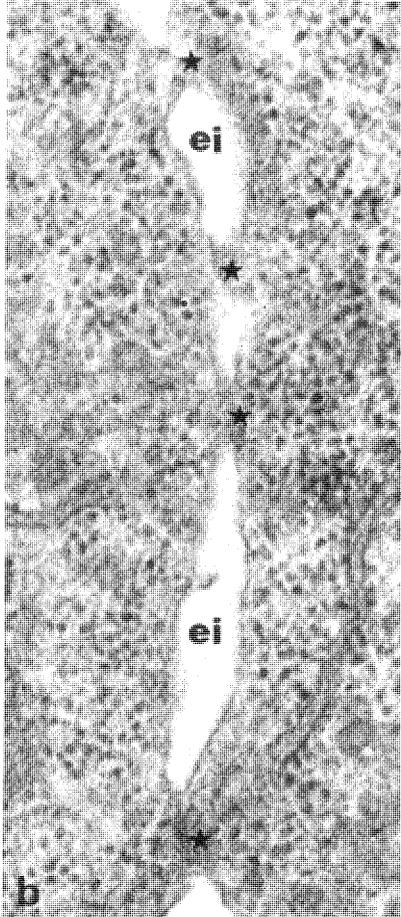
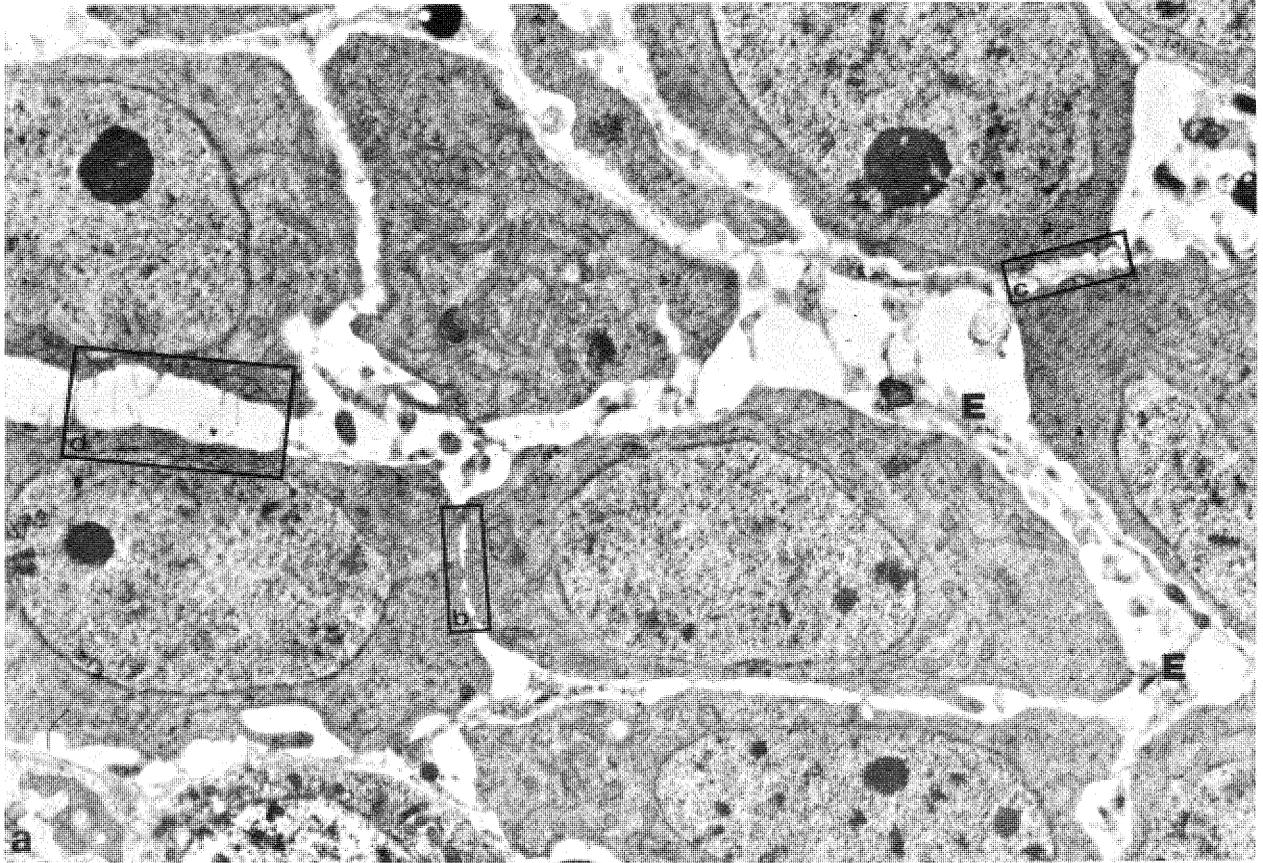


FIGURE 7

Gamétogénèse mâle : Spermatozoïdes

a : Spermatozoïdes jeunes.

S1 = spermatozoïde jeune à noyau rond. Le cytoplasme, garni de mitochondries, (Mi), entoure le noyau (N). Le centriole (C) est plaqué à la membrane plasmique.

S2 = spermatozoïde plus âgé, à noyau conique. (x 18000).

b : Spermatozoïde jeune.

Le cytoplasme encore abondant entoure le noyau (N) qui présente un aspect triangulaire en coupe (forme conique). Le réticulum (R) est parallèle à la membrane plasmique. Le centriole (C) est pourvu d'une racine striée (RS) et donne naissance à un flagelle (F). Des microtubules (flèche →) issus du centriole entourent le noyau. (x 24000).

c : Dans certaines coupes, une petite expansion cytoplasmique (E) parallèle au flagelle (F) est visible. Son existence semble transitoire. (x 24000).

d : Le centriole des spermatozoïdes (C) est à l'origine d'une racine striée (RS) et de nombreux microtubules (flèche →) qui vont entourer longitudinalement le noyau. (x 45000).

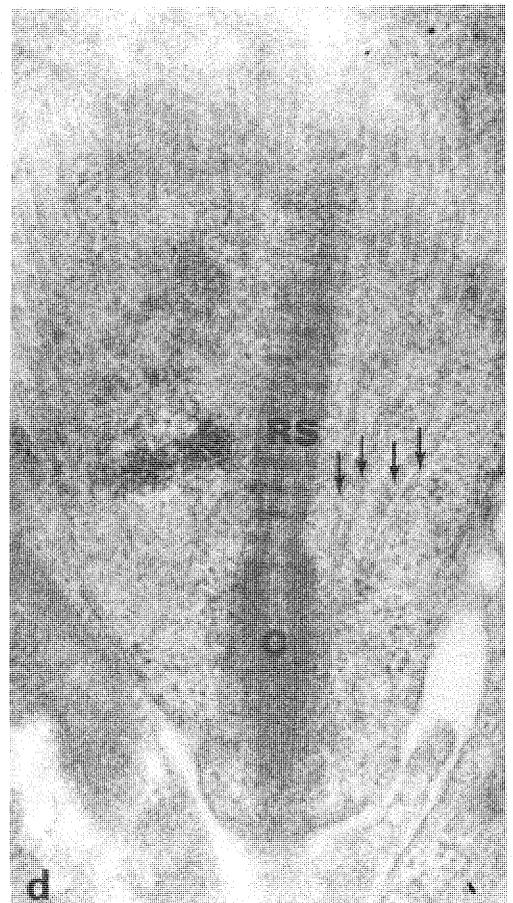
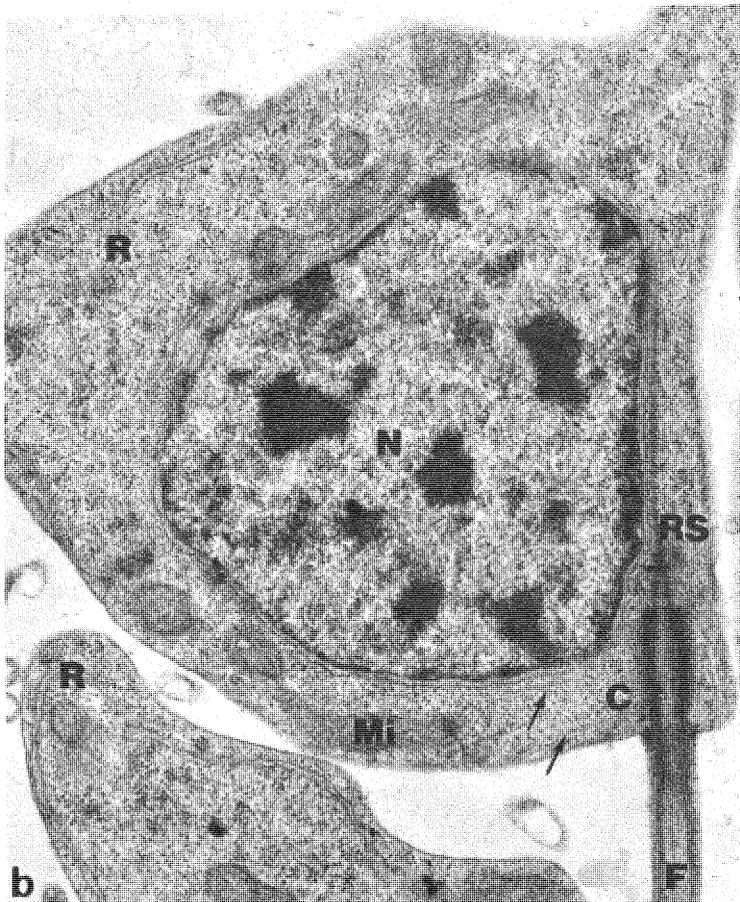
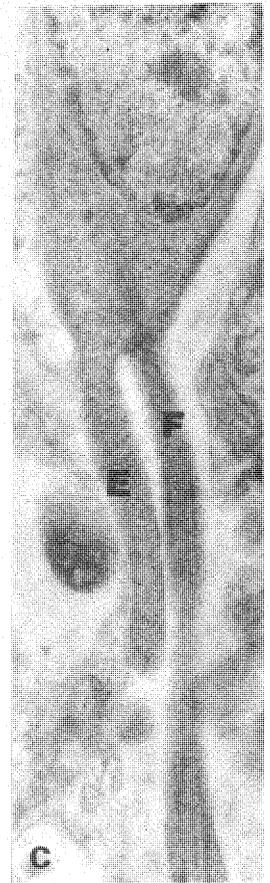
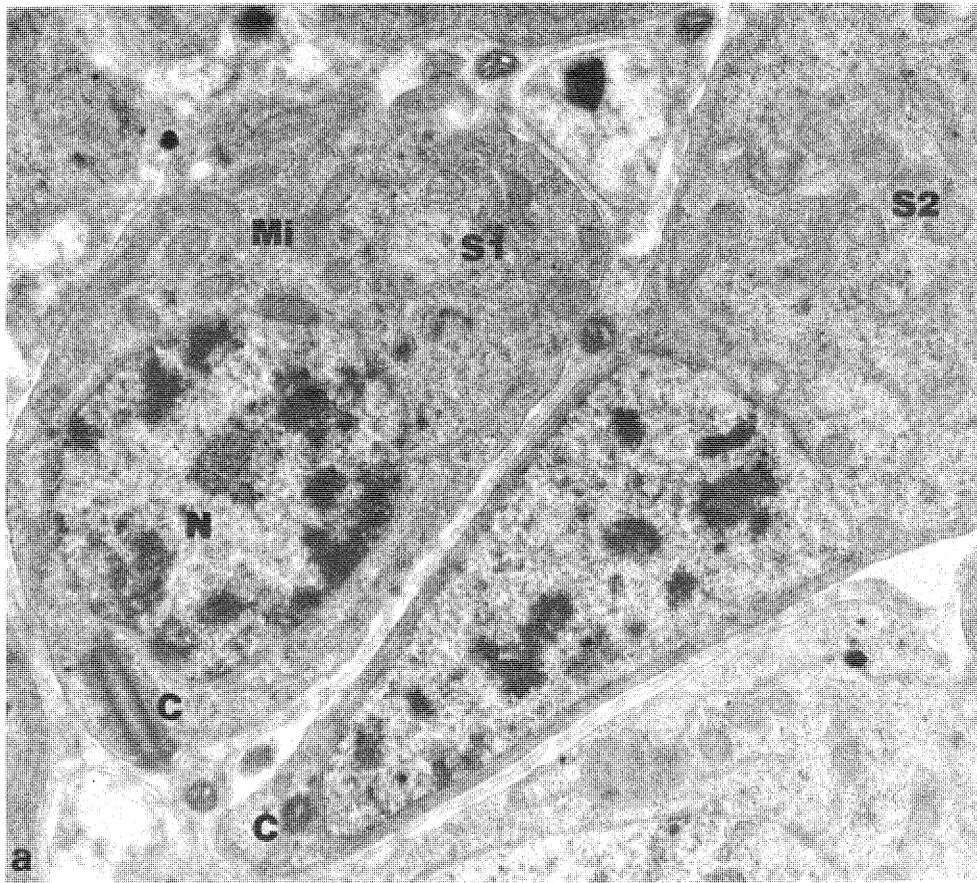


FIGURE 8

Gamétogénèse mâle : Spermatozoïdes

- a : Le noyau (N) a pris une forme conique allongée et n'est plus entouré que par une fine couche cytoplasmique. Le cytoplasme est rejeté à l'avant et comprend du réticulum (R) et des mitochondries (Mi) dont certaines se plaquent au noyau.  
Un appareil de Golgi (G) donne naissance à une vésicule à contenu dense (VD) qui contient en son centre une masse sombre (flèche  $\rightarrow$ ). Le centriole (C) est séparé des mitochondries par toute la longueur du noyau. (x 24000).
- b : Dans le cytoplasme s'organisent des structures d'aspect annulaire formées d'un espace clair (flèche  $\rightarrow$ ) bordé de membranes garnies de ribosomes (flèche  $\rightarrow$ ). (x 60000).
- c : Spermatozoïdes montrant dans leurs gouttes cytoplasmiques antérieures une vésicule à contenu dense (VD) et une structure membranaire en U (\*). (x 16000).
- d : Coupe de spermatozoïde passant par la racine striée. Le noyau (N) présente des zones claires (ZC) et des zones denses (ZD). La racine striée issue du centriole (C) montre une striation transversale régulière de période 60 nm (flèche  $\rightarrow$ ) à laquelle se surajoutent une striation transversale plus fine et une striation longitudinale. (x 70000).

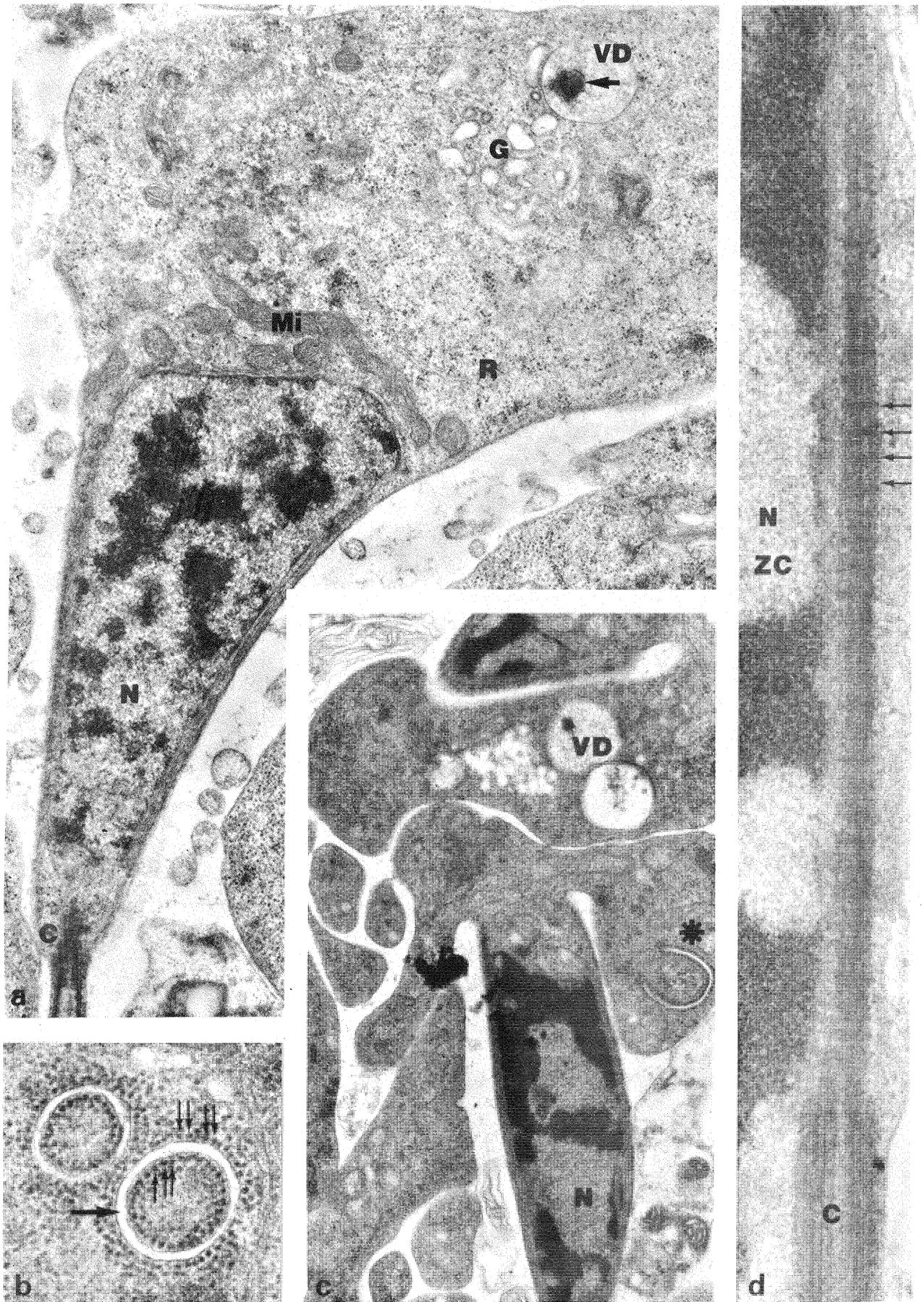


FIGURE 9

Gamétogénèse mâle : Spermatozoïdes

- a : La masse cytoplasmique antérieure de la spermatide se déforme et prend un aspect digité. Des mitochondries (Mi) et une vésicule (VD) sont présentes dans cette masse. Le noyau (N) s'allonge et la chromatine se condense progressivement en zones denses (ZD) entrecoupées de zones claires (ZC). (x 18000).
- b : Déformation de la zone cytoplasmique antérieure qui vient se disposer contre la longueur du noyau (N). Une partie des mitochondries (Mi) et la vésicule à contenu dense (VD) s'éloignent du noyau et seront éliminées avec la goutte cytoplasmique. (x 15000).
- c : Spermatozoïde montrant dans le noyau la zone dense (ZD) ici éclaircie, la zone claire (ZC) et un corps d'aspect sphérique de densité intermédiaire. Le cytoplasme (Cy) n'est pas affecté par la coloration. *Coloration régressive à l'EDTA*. (x 24000).
- d : Coupes transversales d'une spermatide (ST) et d'un spermatozoïde (SZ). La chromatine est très condensée dans le spermatozoïde alors qu'elle présente une zone claire (ZC) importante dans la spermatide. Les microtubules sous-membranaires longitudinaux (flèche →) sont plus serrés dans le spermatozoïde. Ils sont pourvus, dans les deux cas, d'un fin lien qui les unit à la membrane plasmique (flèche →). (x 60000).

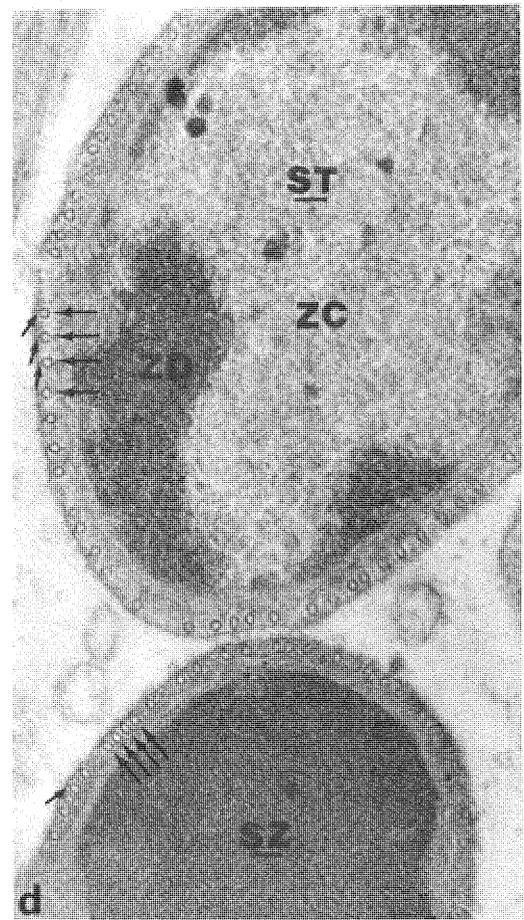
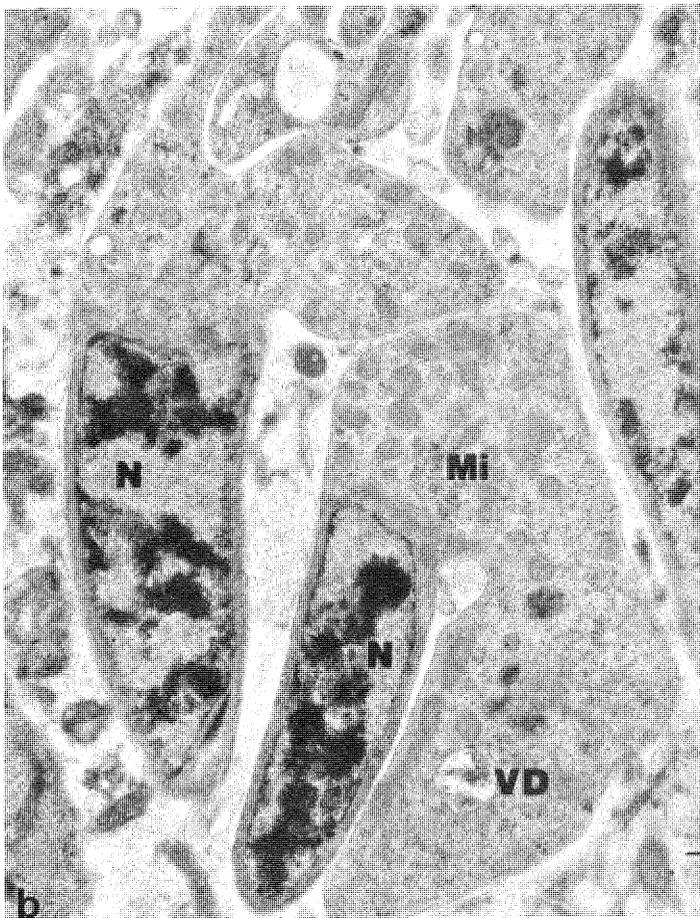
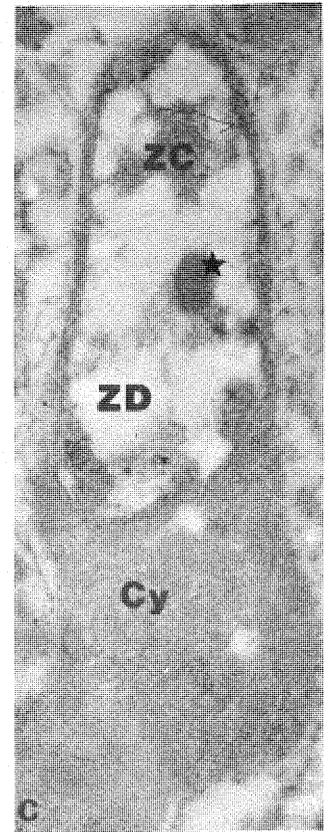
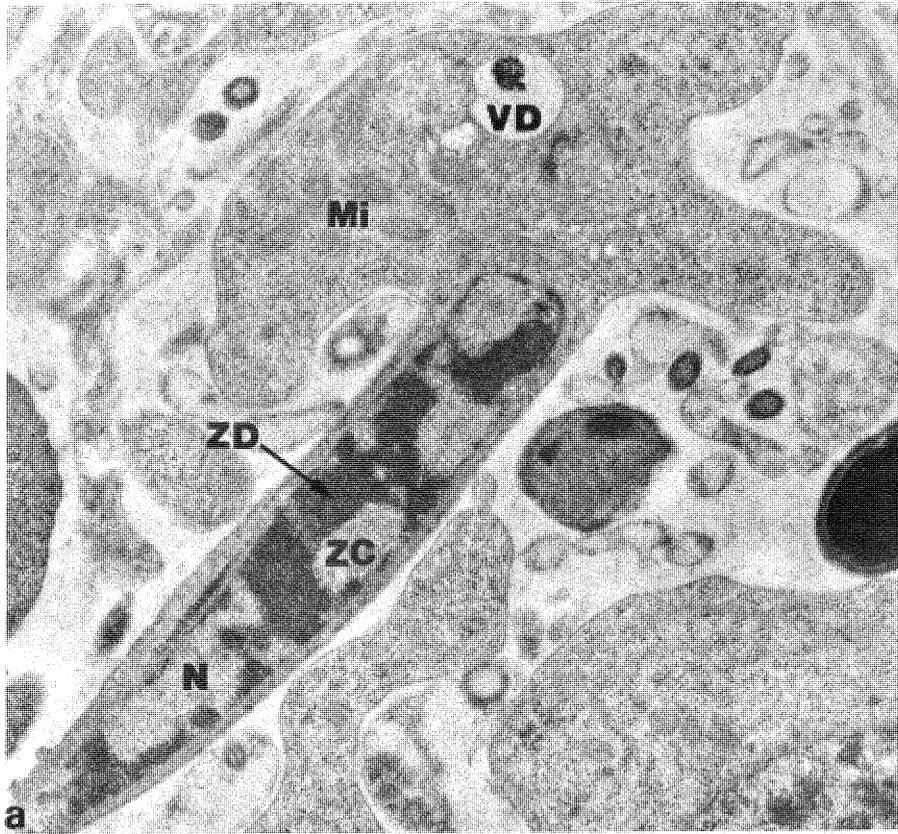


FIGURE 10

Gamétogénèse mâle : Spermatozoïdes et gouttes cytoplasmiques

- a : Spermatozoïdes mûres. La masse cytoplasmique est étirée le long du noyau. Une partie des mitochondries (Mi) reste associée au noyau alors que d'autres, ainsi que les vésicules (V) sont en voie d'élimination. (x 18000).
- b : Goutte cytoplasmique de spermatozoïde, contenant des mitochondries (Mi) et une vacuole (V). Du glycogène  $\alpha$  (Ga) et  $\beta$  (flèche  $\rightarrow$ ) est visible. Des expansions cytoplasmiques de cellule de soutien (EC), contenant du glycogène  $\beta$  (flèche  $\rightarrow$ ) environnent cet élément. *Coloration de THIERY-TSC 48 h.* (x 30000).
- c : Relations entre cellule de soutien et gouttes cytoplasmiques. Une cellule de soutien (CS) émet des expansions cytoplasmiques (EC) qui s'insinuent entre les gouttes cytoplasmiques des spermatozoïdes (GC). Remarquer la présence de glycogène  $\beta$ . *Coloration de THIERY - TSC 6 h.* (x 12500).
- d : Gouttes cytoplasmiques. Le cytoplasme est très dense aux électrons et contient quelques vésicules (V). (x 12000).

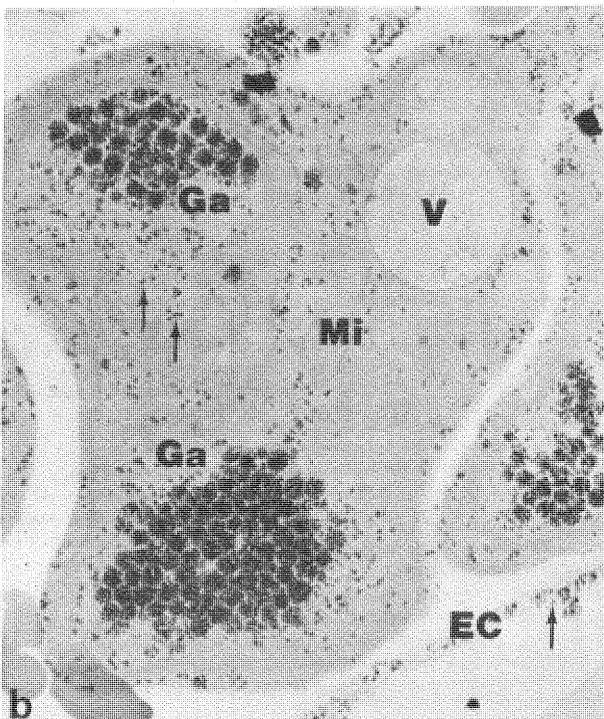
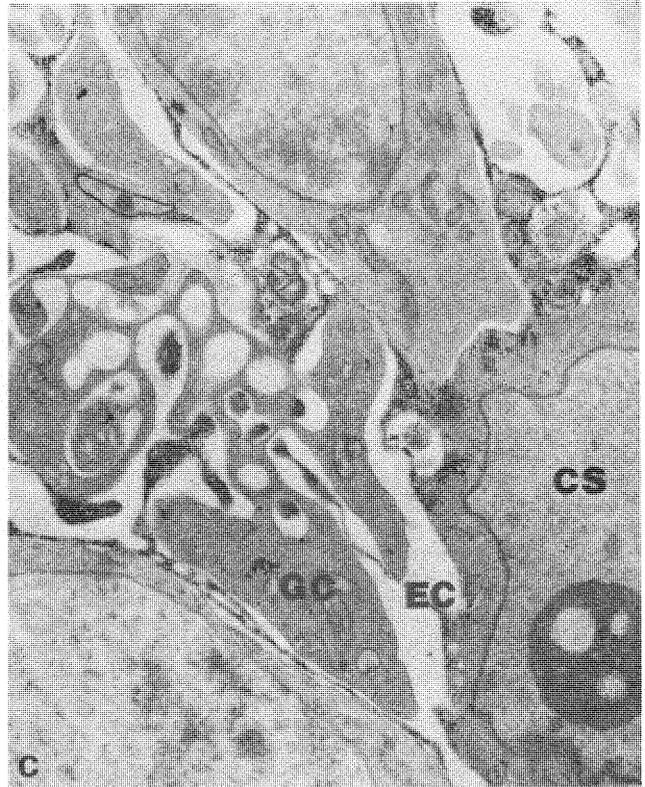
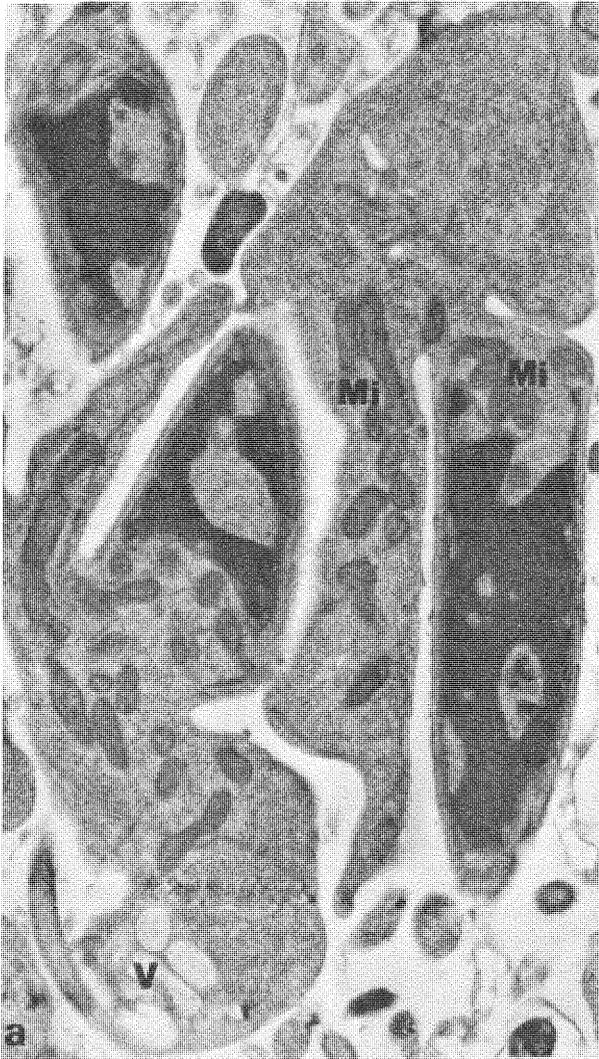


FIGURE 11

Gamétogénèse mâle : Spermatozoïde

- a : Vésicule séminale.  
La vésicule séminale est limitée par une paroi (P) épaisse. Elle contient des spermatozoïdes en coupe transversale (SZ) ainsi que quelques spermatides (ST). (x 9000).
- b : Spermatozoïde.  
La partie antérieure comprend plusieurs mitochondries (Mi) qui occupent la majeure partie du cytoplasme à l'avant du noyau (N). *Fixation à l'acide tannique.* (x 24000).
- c : Spermatozoïde aberrant.  
Exemple de spermatozoïde montrant deux flagelles (F), en coupe transversale. (x 36000).
- d - e - f : Coupes transversales de l'extrémité postérieure du corps spermatique
- d : Coupe passant par le centriole et le noyau. Le noyau forme une gouttière où se loge le centriole formé de neuf triplets. Des microtubules longitudinaux sont présents sous la membrane plasmique. (x 60000).
- d : Coupe située juste après le centriole. L'axonème est constitué de neuf doublets. Les microtubules sous-membranaires sont présents sur toute la périphérie. (x 66000).
- e : Coupe au départ du flagelle. L'axonème, excentré, est flanqué latéralement de cytoplasme garni de microtubules sous-membranaires. Le centre de l'axonème montre une masse sombre (\*). (x 110000).
- f : Spermatozoïde en coupe longitudinale.  
Le spermatozoïde comprend un corps spermatique contenant le noyau et un flagelle (F) unique. Le noyau comprend une zone dense (ZD) importante, interrompue par des taches claires (ZC). Un corps de densité intermédiaire (★) est visible dans cette coupe. *Fixation au glutaraldehyde dans l'eau.* (x 18000).
- g : Spermatozoïde en coupe longitudinale.  
Le corps spermatique comprend le noyau (N) et les mitochondries (Mi) en position antérieure. Du glycogène  $\beta$  (flèche  $\rightarrow$ ) est présent autour des mitochondries, le long du noyau et dans le flagelle. *Coloration de THIERY - TSC 6 h.* (x 17000).

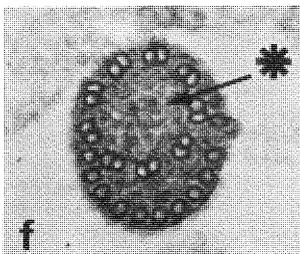
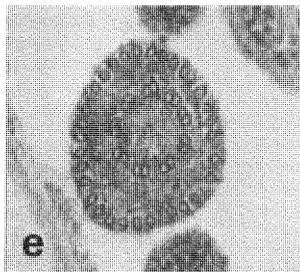
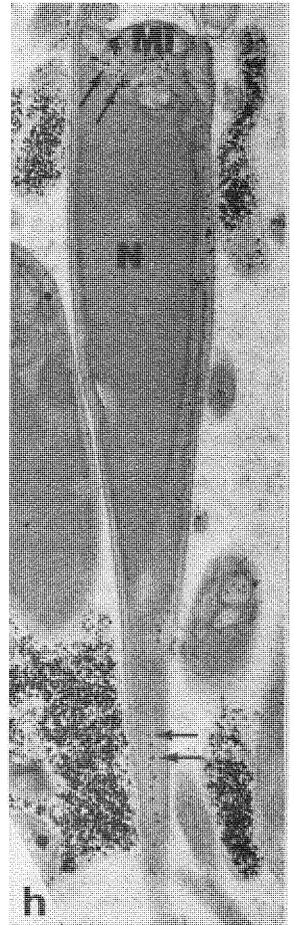
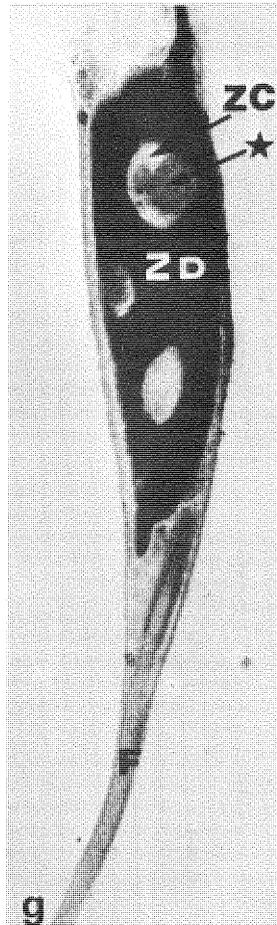
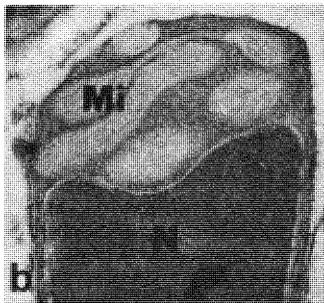
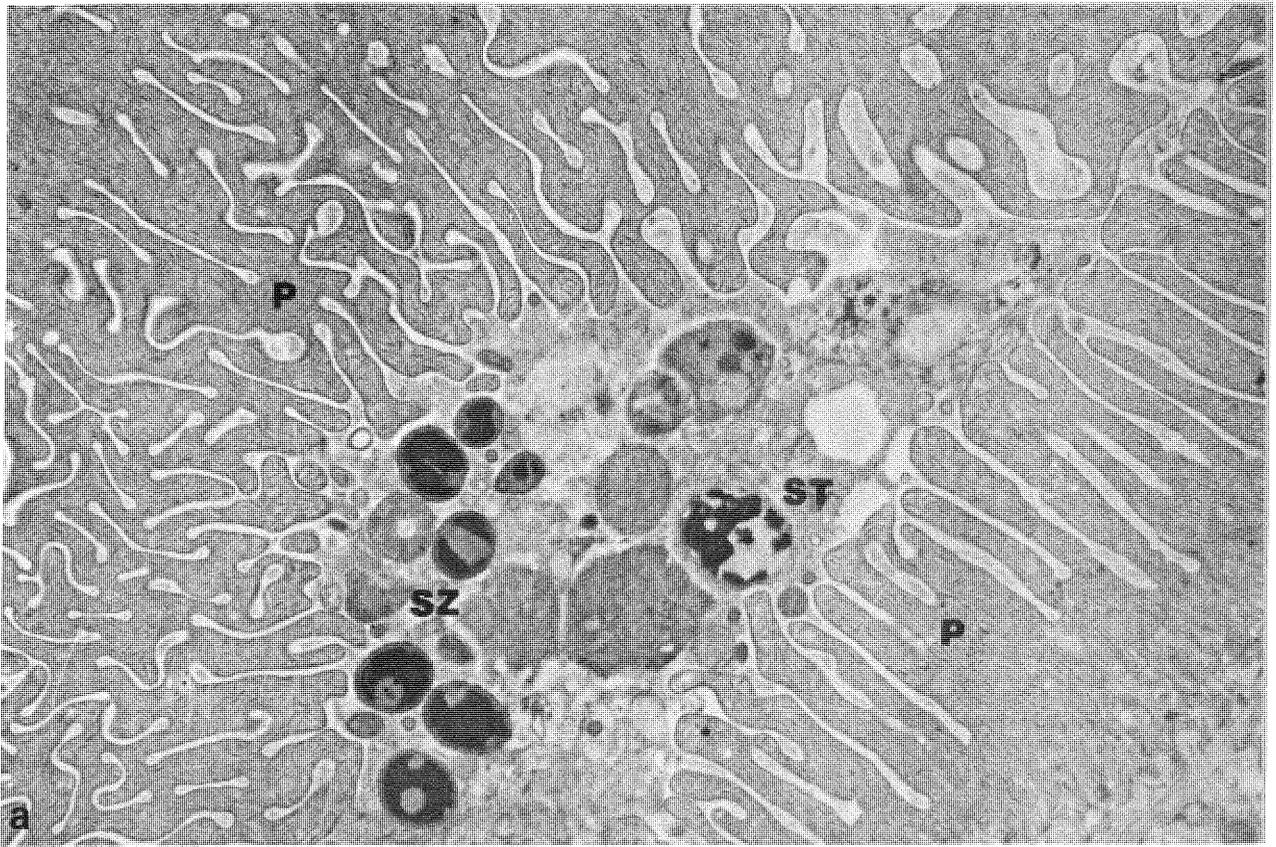


FIGURE 12

Gamétogénèse mâle : Spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle.

a, b, c : Coupes transversales de réceptacle séminal de femelle limité par sa paroi (P).

a : Nombreux spermatozoïdes, coupés au niveau de leur corps spermatique, ou de leur flagelle (F). (x 15500).

b : Les centrioles représentent les éléments les plus sensibles à une digestion par la Pronase. Les noyaux ne semblent pas affectés. *Digestion enzymatique à la Pronase, temps 20 mn à 37°C.* (x 12000).

c : La zone dense du noyau des spermatozoïdes est éclaircie par la coloration de BERHNARD qui décolore l'ADN. La zone claire n'est pas modifiée par ce traitement. *Coloration régressive à l'EDTA.* (x 19000).

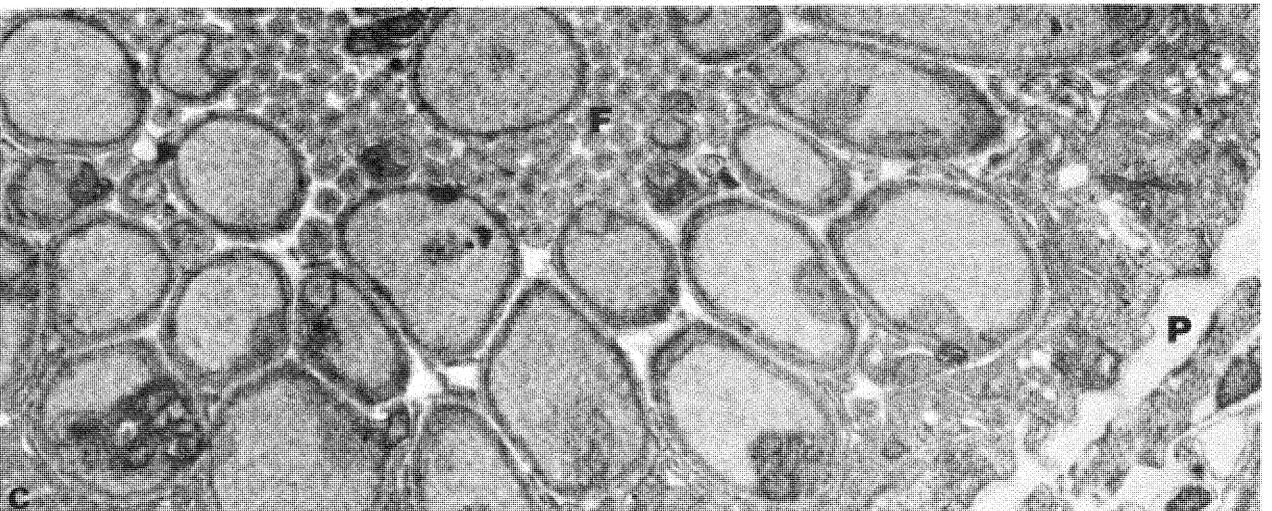
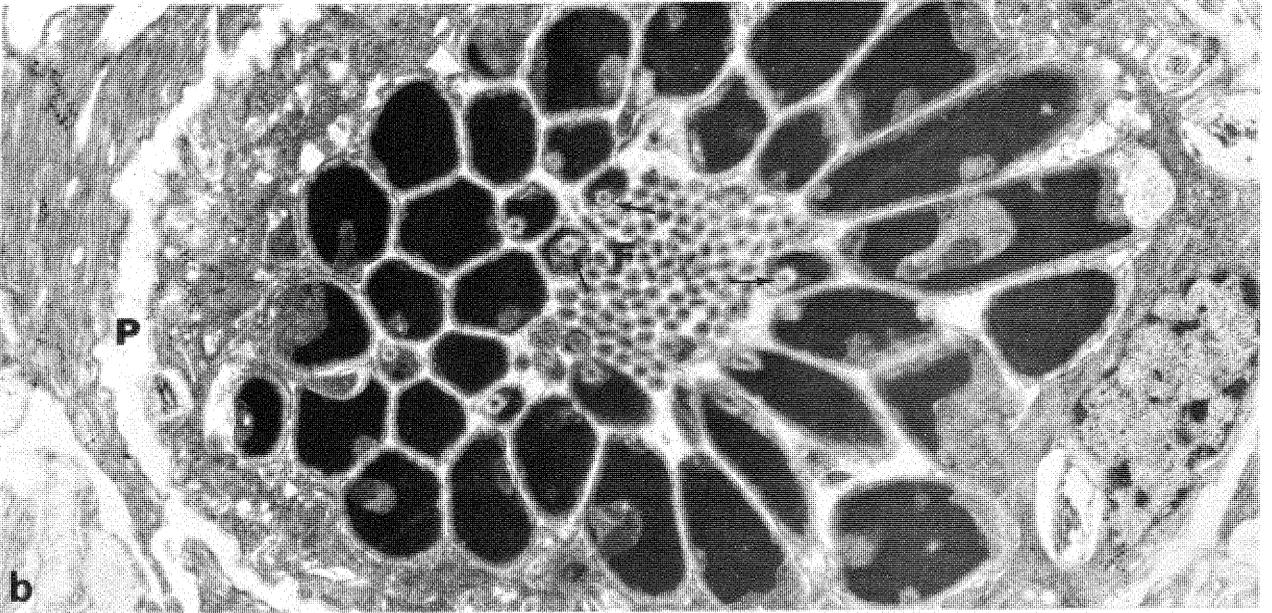
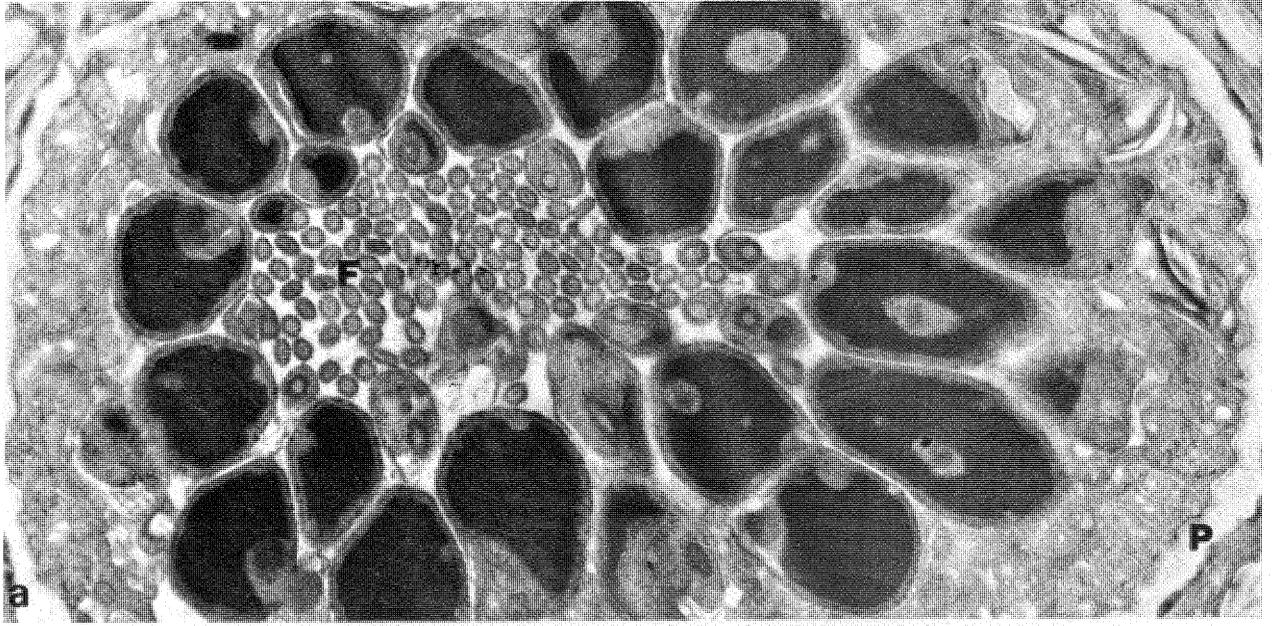


FIGURE 13

Gamétogénèse mâle : Flagelle spermatique

- a : Coupe longitudinale de flagelle spermatique. Les doublets de l'axonème (flèche  $\longrightarrow$ ) encadrent une zone centrale dense ( $*$ ) présente sur toute la longueur du flagelle. (x 90000).
- b : Des granules de glycogène  $\beta$  (flèche  $\rightarrow$ ) sont étagés le long du flagelle au niveau de la zone centrale dense. *Coloration de THIERY - TSC 6h.* (x 90000).
- c : En coupe transversale, les flagelles montrent une masse sombre au centre de l'axonème ( $*$ ). Au niveau des extrémités des flagelles (EX) les doublets se simplifient pour donner neuf singulets et l'élément central semble toujours présent. (x 60000).
- d - e : Les doublets périphériques (flèche  $\longrightarrow$ ) sont les éléments les plus sensibles à une digestion par la pronase.
- d : Coupe longitudinale - e : Coupe transversale, montrant une expansion cytoplasmique de cellule de soutien, affectée par la digestion enzymatique. *Digestion enzymatique à la Pronase, temps 24 h à 37°C.* (x 90000).
- f : Coupe transversale de flagelle, montrant les neuf doublets formés de deux tubules (a, b) dépourvus de bras. Un fin lien (flèche  $\longrightarrow$ ) unit chaque doublet à la membrane plasmique. Les doublets sont reliés entre eux par un lien peu dense. Un élément central dense est visible au centre de l'axonème, des rayons l'unissent aux doublets périphériques. (x 120000).
- g : Image obtenue par rotation de la figure 13 f. Les particularités de l'axonème sont mises en valeur. L'aspect particulier de l'élément central est un artefact dû au procédé de rotation. (x 120000).
- h : Coupe longitudinale de flagelle, montrant l'élément central ( $*$ ) garni de rayons périodiquement étagés qui le relient aux doublets périphériques (x 120000).
- i : Image obtenue par translation de la figure 13 h. La période des éléments constitutifs de l'élément central et des rayons est mise en valeur (barres blanches). (x 120000).
- j : Flagelles spermatiques dans un réceptacle séminal de femelle. Les flagelles montrent l'élément central caractéristique (flèche  $\rightarrow$ ). Les noyaux (N) sont éclaircis par la coloration. *Coloration régressive à l'EDTA.* (x 50000).

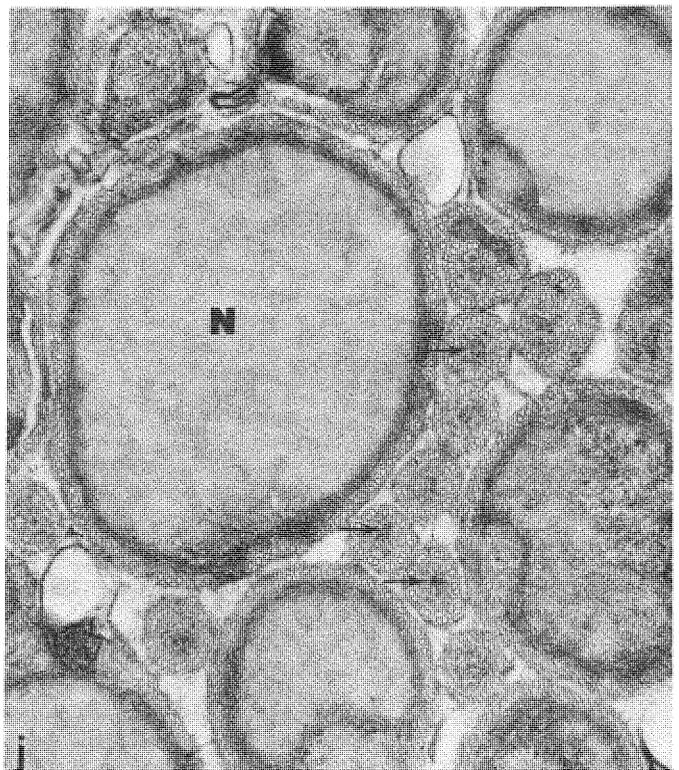
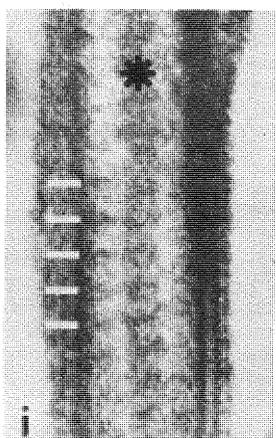
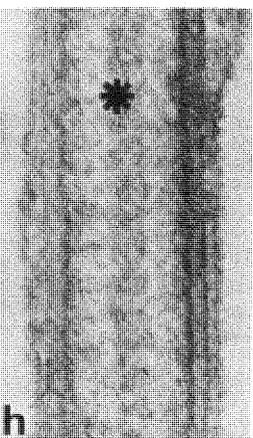
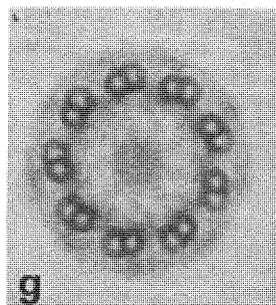
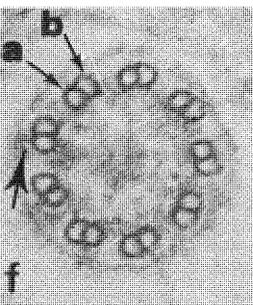
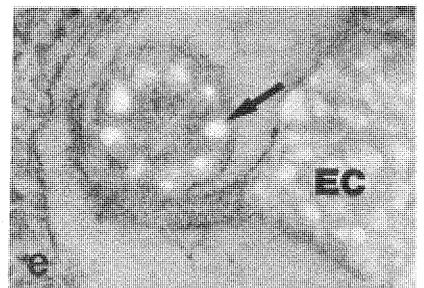
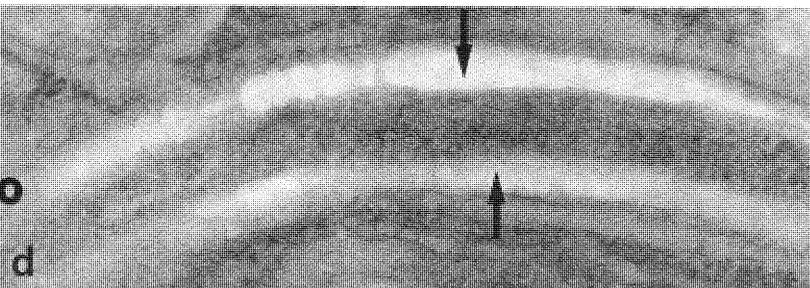
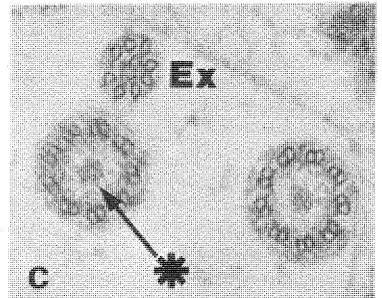
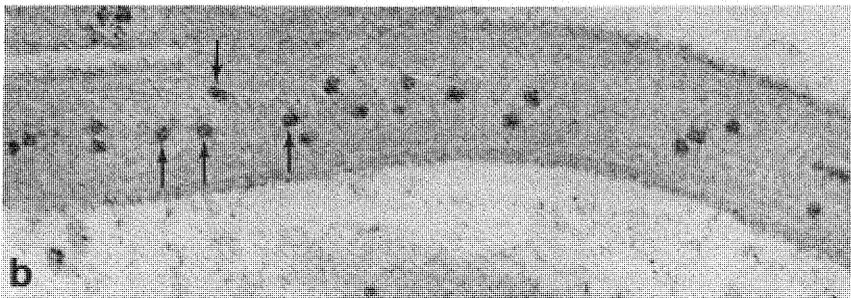
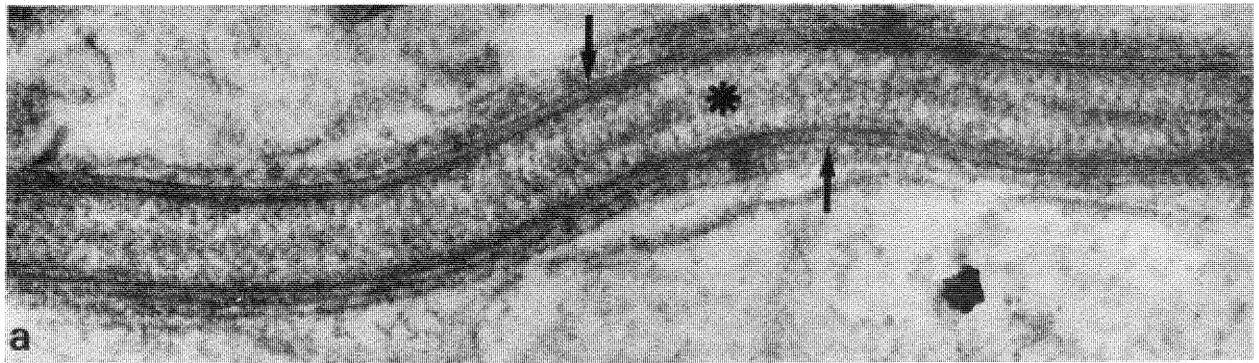


FIGURE 14

Gamétogenèse femelle : Paroi de l'ovaire  
et cellules germinales jeunes

A

- a : Ovaire antérieur (zone des cellules jeunes). La paroi (P) comprend de l'extérieur vers l'intérieur : des muscles (M), une zone garnie de fibres (F), une lame basale et une expansion de cellule de soutien (E). Les cellules germinales sont des ovogonies (OG), petites cellules à fort rapport nucléocytoplasmique. (X 9000).
- b : Ovocyte de premier ordre, de petite taille. Le noyau (N) est important; le cytoplasme montre deux centrosomes groupés en un diplosome (D).(X 9000).
- c : Paroi de l'ovaire antérieur. Une cellule de soutien (CS) est plaquée contre la zone fibreuse (F) qui constitue avec les muscles (M) la paroi ovarienne. Son corps cytoplasmique contient un noyau (N) et quelques granules de glycogène  $\alpha$  (Ga) dans le cytoplasme. Des expansions cytoplasmiques (E) rayonnent latéralement pour former la paroi, et vers l'intérieur pour rentrer en contact avec les ovogonies (OG). Remarquer les travées cytoplasmiques fines (flèches  $\rightarrow$ ) qui unissent les cellules germinales aux expansions. *Coloration de Thiery TSC 48h.* (X 12000).
- d : Ovocyte de premier ordre, de petite taille. Le noyau (N) occupe la majeure partie de la cellule; il comprend un nucléole (n) et des complexes synaptonémaux (CS).(X 12000).

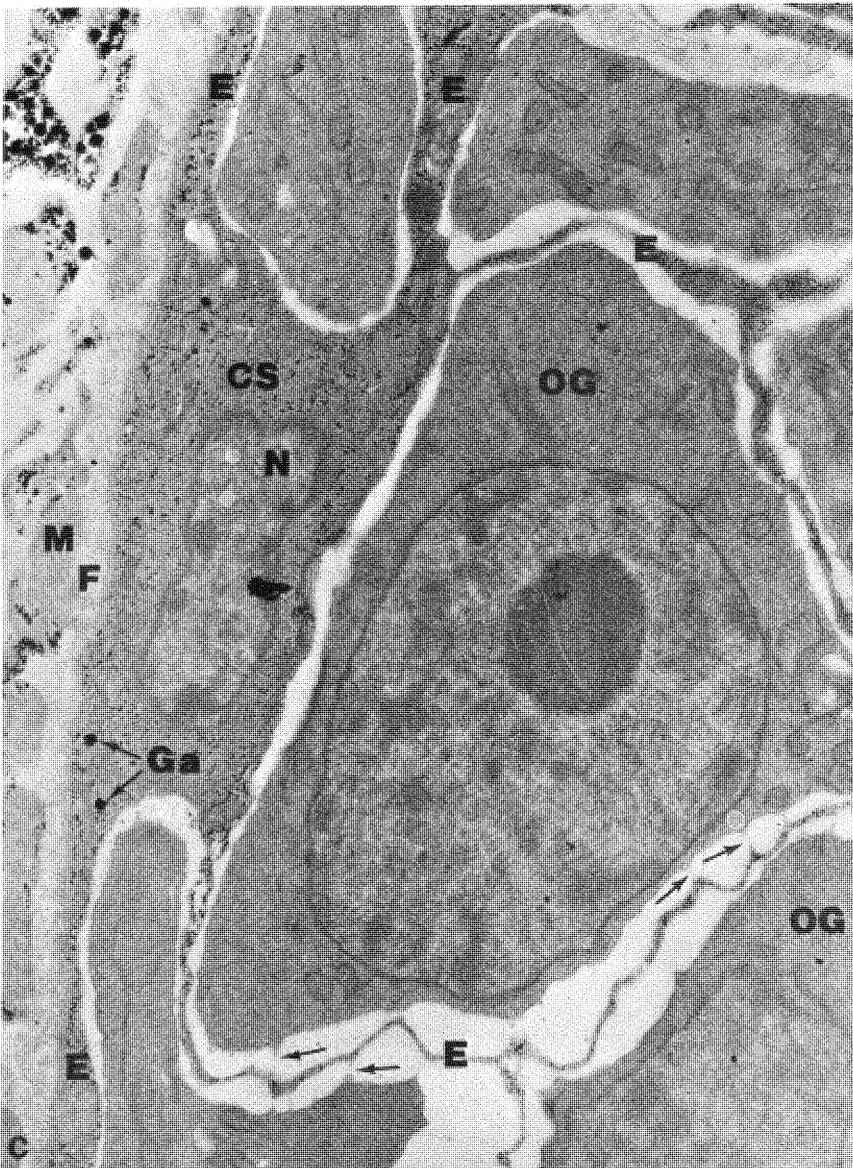
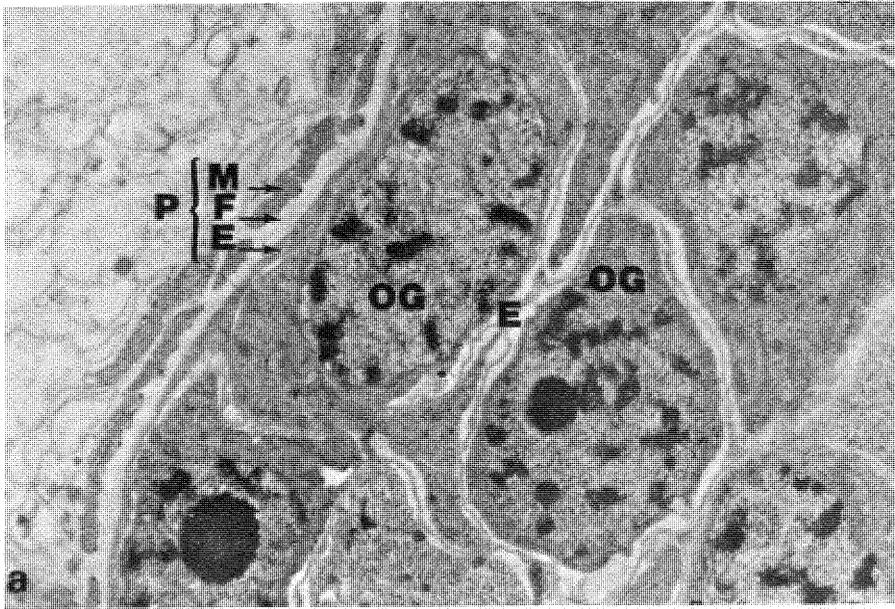


FIGURE 15

Gamétogenèse femelle : Ovocytes de premier ordre

- a : Région de transition entre la zone des cellules jeunes (ZCJ) et la zone des cellules claires (ZCC).  
La zone des cellules jeunes (ZCJ), antérieure, contient des ovogonies et de très jeunes ovocytes. Ces cellules sont entourées par des expansions cytoplasmiques de cellules de soutien (E) qui s'insinuent dans les espaces intercellulaires. La zone des cellules claires (ZCC), plus postérieure, renferme des ovocytes de premier ordre, de taille progressivement croissante de l'avant vers l'arrière. Les espaces intercellulaires sont très réduits, et on n'observe pas d'expansions cytoplasmiques de cellule de soutien. Ces cellules montrent un nucléoplasme et un cytoplasme peu dense aux électrons. Un nucléole est présent. Les mitochondries sont abondantes, parfois groupées autour d'un "ciment intermitochondrial" (\*). Des plages de glycogène  $\alpha$  (★) sont éparses dans le cytoplasme, ainsi que des granules (flèches →) (X 7200).
- b : Ovocytes de premier ordre dans la zone des cellules claires. Le cytoplasme contient du "ciment intermitochondrial" (\*) et du glycogène  $\alpha$  (★). Le noyau présente des complexes synaptonémaux (CS) caractéristiques. (X 5500).
- c : Détail du complexe synaptonémal de la figure 15b. Le complexe comprend un ruban central (R) entouré d'une bande claire et de deux bras latéraux (B) sombres. (X 14000).

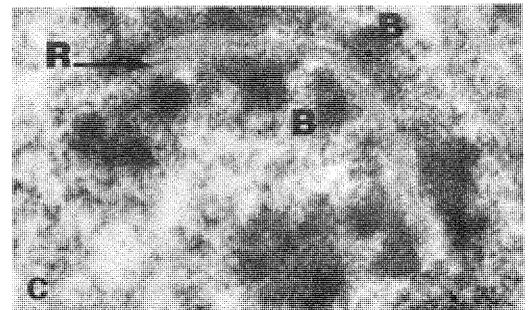
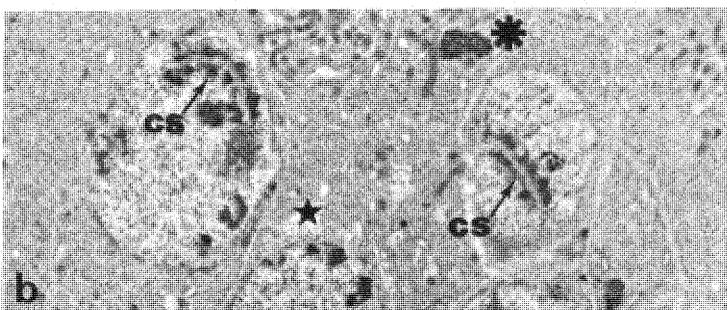
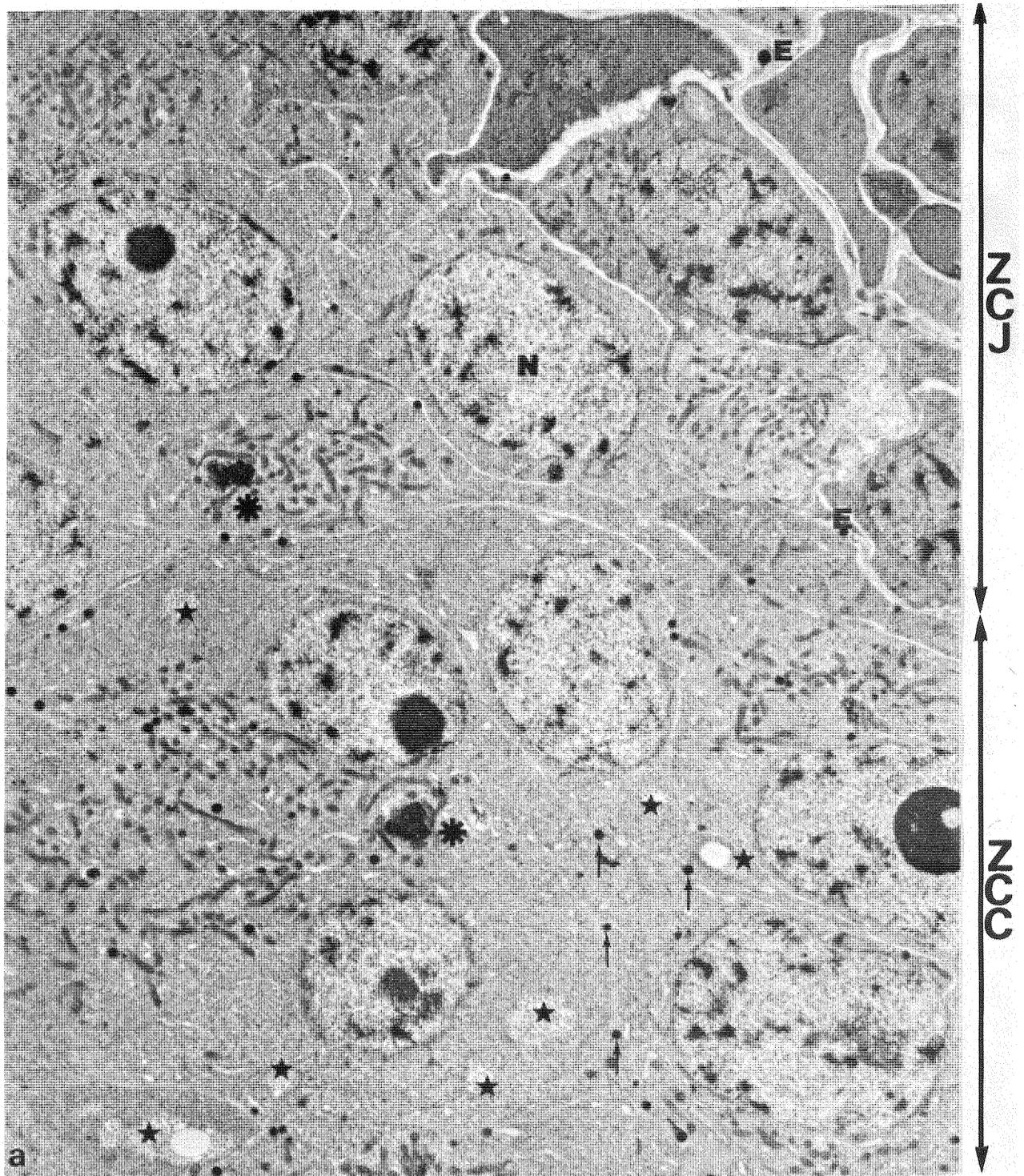


FIGURE 16

Gamétogenèse femelle : Ovocytes de premier ordre

- a : Groupe d'ovocytes de premier ordre.  
La taille des cellules s'est accrue, ainsi que celle des noyaux (N). Un nucléole (n) unique, de taille importante, est présent. Le cytoplasme montre toujours des mitochondries autour d'un "ciment intermitochondrial" ( \* ) des granules ( → ) et des plages de glycogène  $\alpha$  ( ★ ).  
(X 9000).
- b : Ovocyte de premier ordre.  
Le glycogène  $\alpha$  ( ★ ) est ici mis en valeur; les granules ( → ) sont colorés, indice de la présence de polysaccharides. L'aspect du noyau (N) et du nucléole (n) est inchangé. *Coloration de Thiery, TSC 5 h.* ( X 10500).
- c : Centriole d'ovocyte de premier ordre.  
Coupe longitudinale. Remarquer la longueur particulière (0,9  $\mu$ m) de ce centriole ( X 60000).
- d : Portion de cytoplasme d'ovocyte montrant le noyau (N) entouré par son enveloppe nucléaire (EN). Celle-ci est percée de pores nucléaires (P). Un centriole est proche du noyau, dans le cytoplasme (Cy).  
Remarquer la structure circulaire (flèche →) visible en coupe transversale dans le centriole.(X 120000).

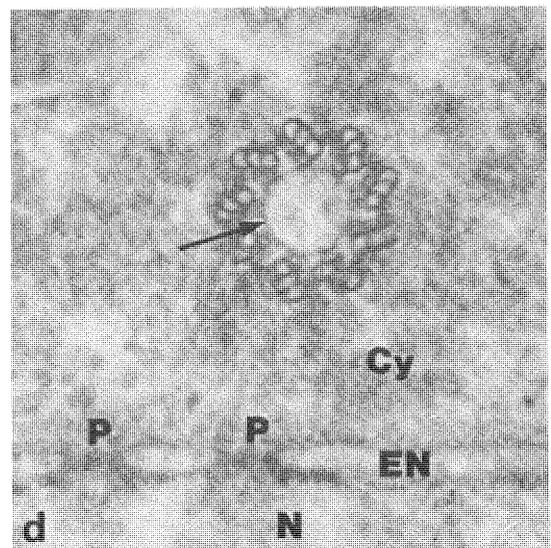
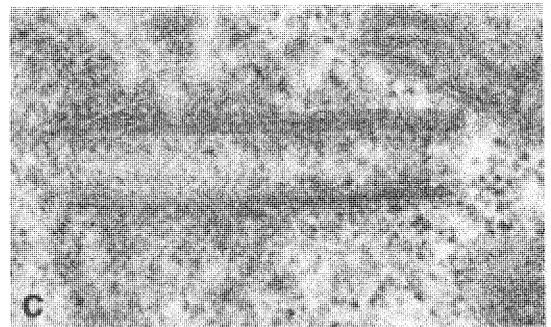
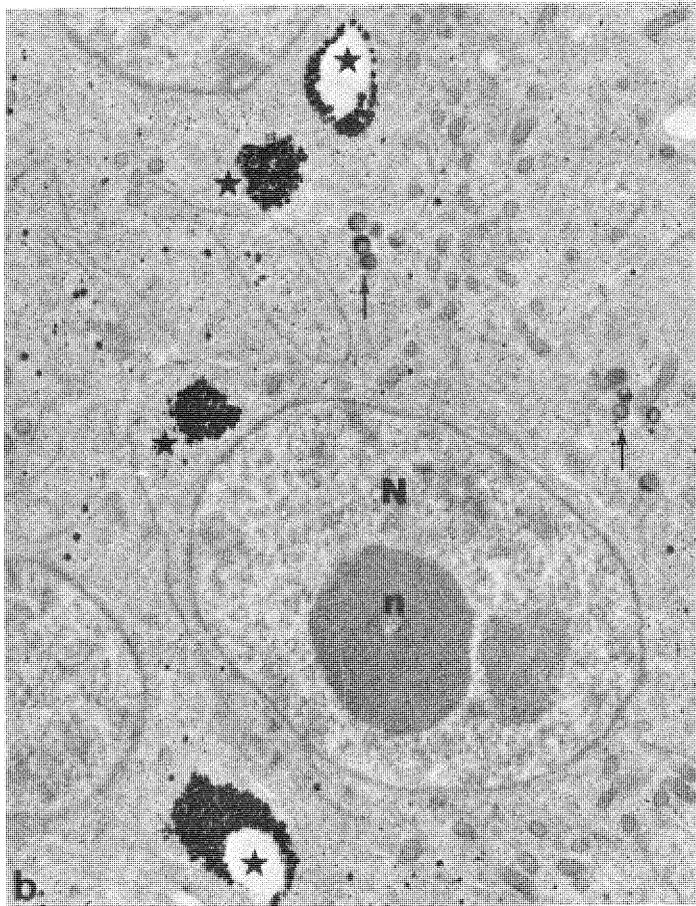
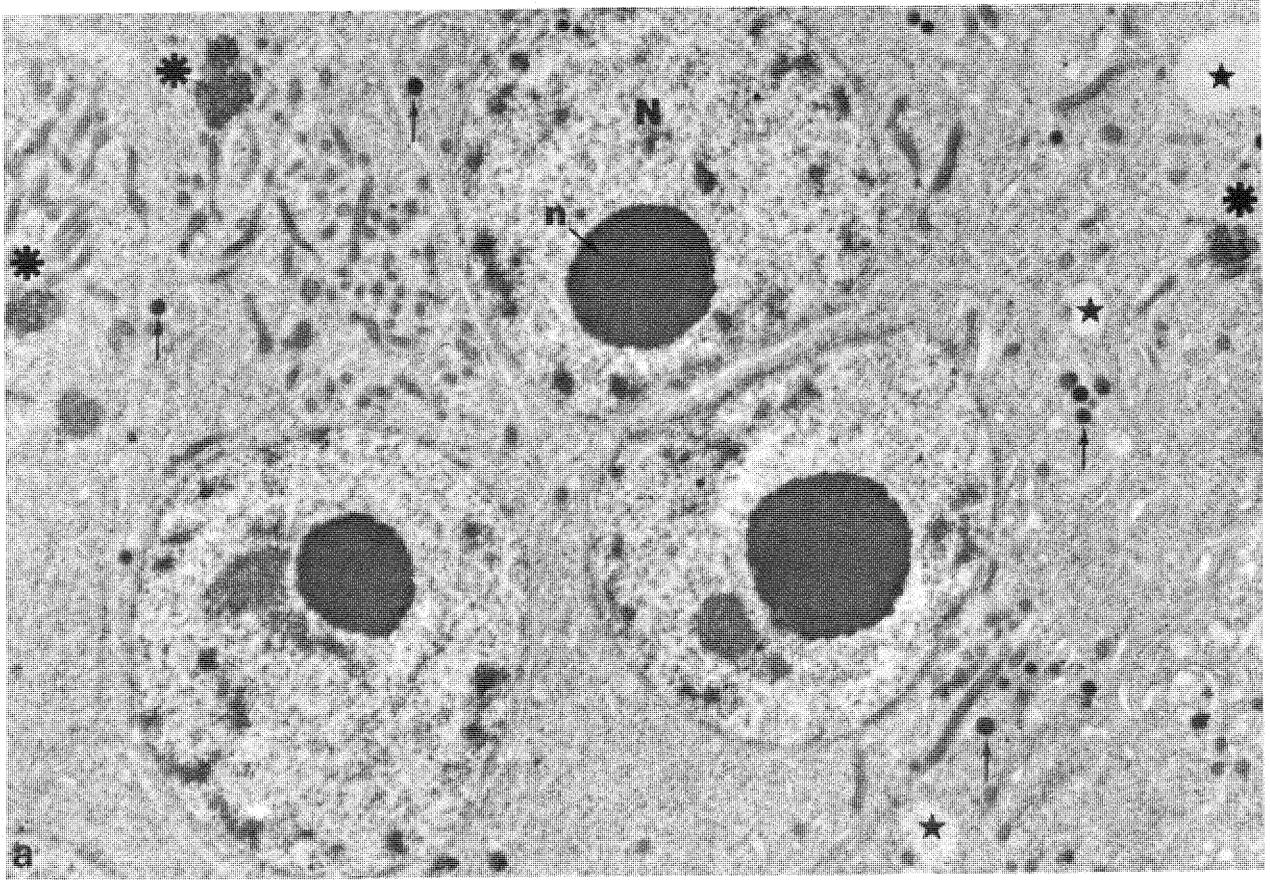


FIGURE 17

Gamétogenèse femelle : Ovocytes mûrs.

- a : Dans la partie postérieure de l'ovaire, groupe d'ovocytes mûrs. Les espaces intercellulaires sont réapparus. Le cytoplasme des ovocytes est assez dense. Il comprend des centrioles (C), des plages de glycogène  $\alpha$  (  $\star$  ), des mitochondries groupées autour d'un "ciment intermitochondrial" (  $\ast$  ), des granules périphériques (flèche  $\rightarrow$  ), et quelques granules plus centraux (flèche  $\blacktriangle$  ). Le noyau (N) est de grande taille et pourvu d'un nucléole (n) volumineux. Aucun complexe synaptonémal n'est visible. (X 9000).
- b : Portion du cytoplasme d'un ovocyte mûr, montrant un appareil de Golgi (G) à proximité de granules cytoplasmiques. Ces granules sont limités par une membrane (flèche  $\blacktriangle$  ) et comprennent une zone dense sphérique (ZD) entourée d'un croissant d'aspect granuleux (ZG). (X 60000).
- c : Granules périphériques. Deux ovocytes mûrs (C1 et C2) sont pourvus de granules périphériques saillant dans l'espace intercellulaire et entourés d'une fine couche cytoplasmique. Ces granules semblent ici composés d'une zone sphérique homogène (ZH) entourée d'un croissant d'aspect strié (ZS). Les stries foncées semblent indiquer la présence de polysaccharides. *Coloration de Thiery TSC 30 mn.* (X 45000).

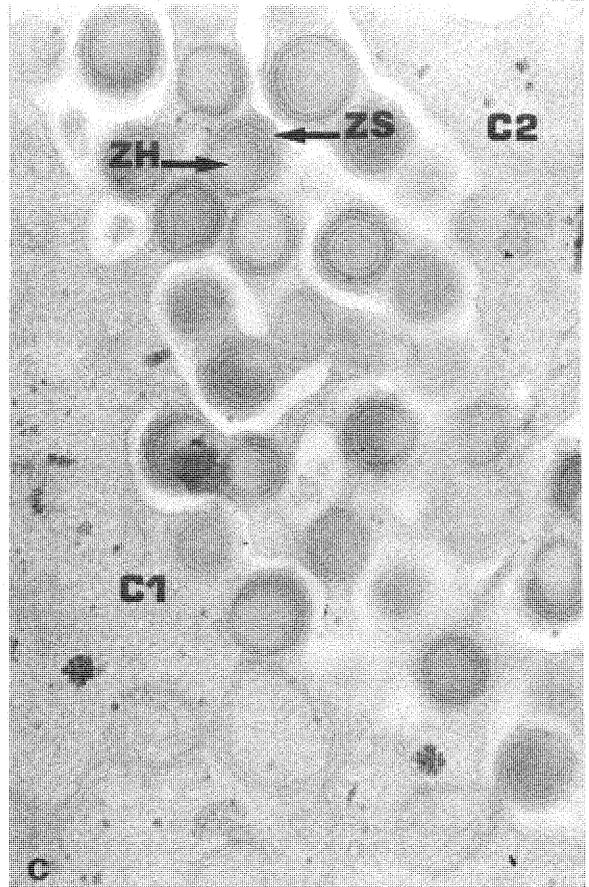
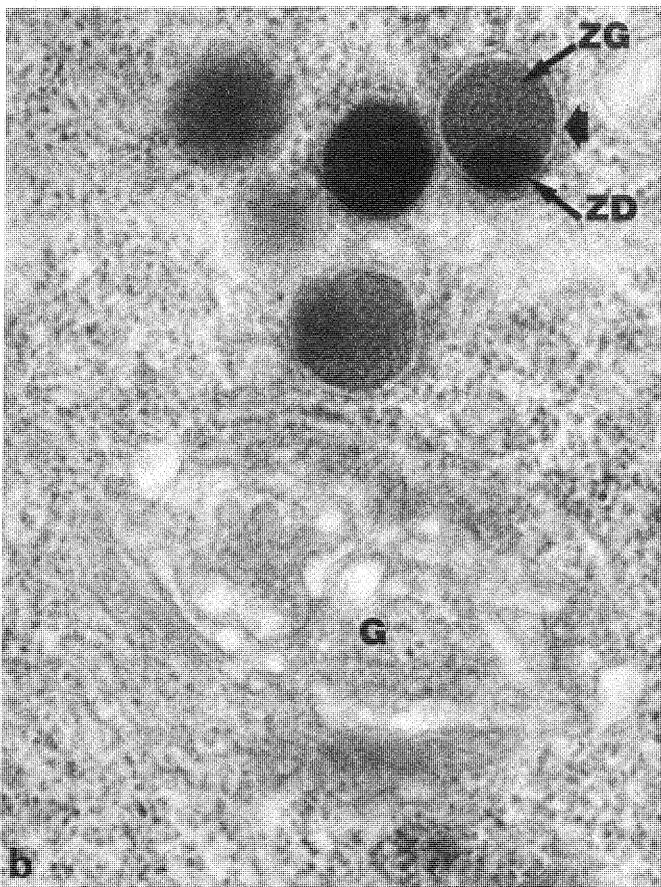
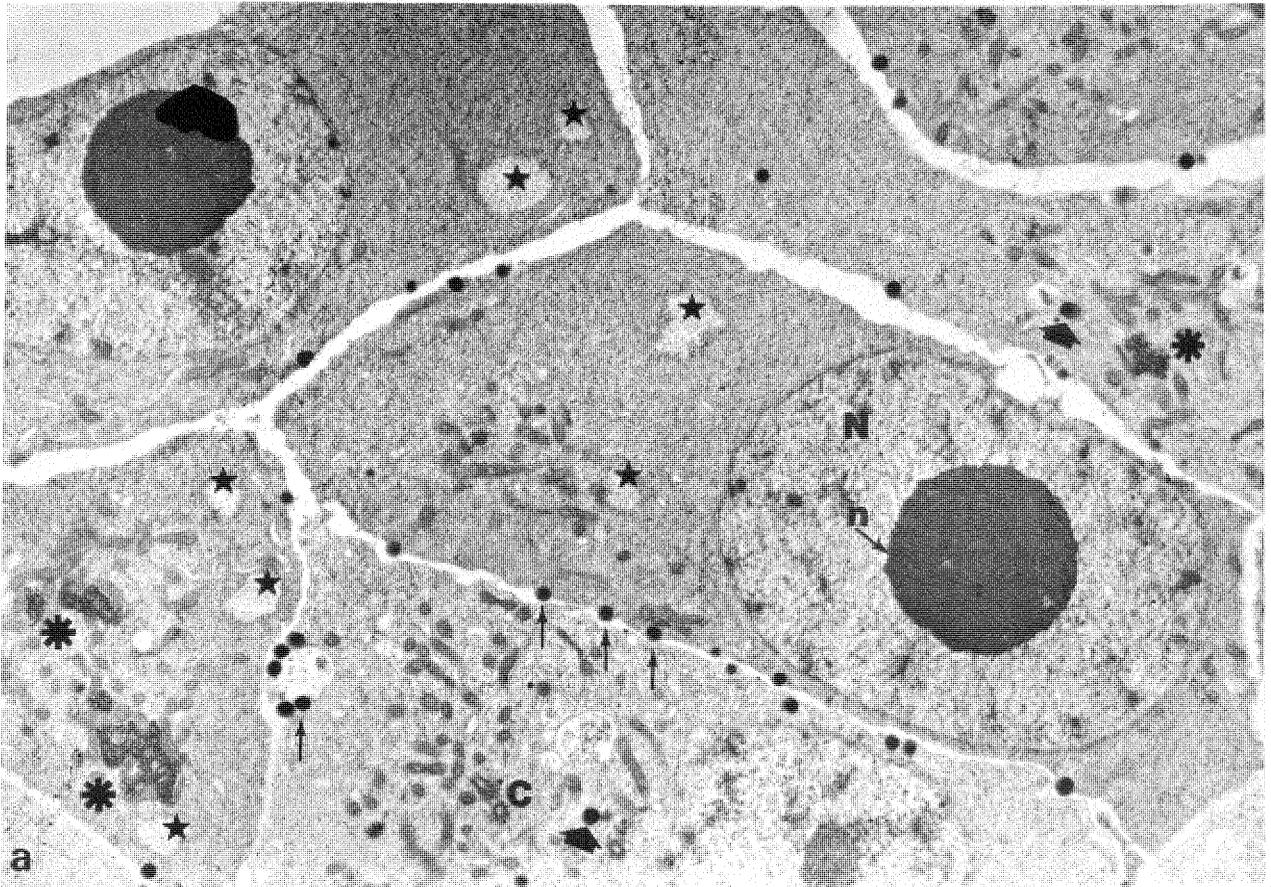


FIGURE 18

Gamétogenèse femelle : Ovocytes mûrs

- a : Groupe d'ovocytes mûrs.  
Les cellules sont ici fusiformes. Les espaces intercellulaires (ei) sont importants. Le noyau (N) est pourvu d'un volumineux nucléole (n). Le cytoplasme contient des centrioles groupés en diplosome (D), des mitochondries et du "ciment intermitochondrial" (\*), du glycogène  $\alpha$  (★) (X 5500).
- b : Ovocyte mûr.  
Un traitement court à la pronase n'affecte pas le noyau (N) ni le nucléole (n). Les mitochondries (Mi), le "ciment intermitochondrial" (\*), le glycogène  $\alpha$  (★) et les granules cytoplasmiques (g) sont inchangés. Par contre, les granules périphériques (flèche  $\rightarrow$ ) sont nettement digérés par l'enzyme, montrant ainsi leur nature protéique.  
*Digestion enzymatique à la pronase, temps 20 mn à 37°C.*  
(X 7000).
- c : Détail de la figure 18b, montrant la plage de glycogène  
Le glycogène de type  $\alpha$ , est formé d'amas (cerclé) composés de granules plus petits (glycogène  $\beta$ ). (X 70000).

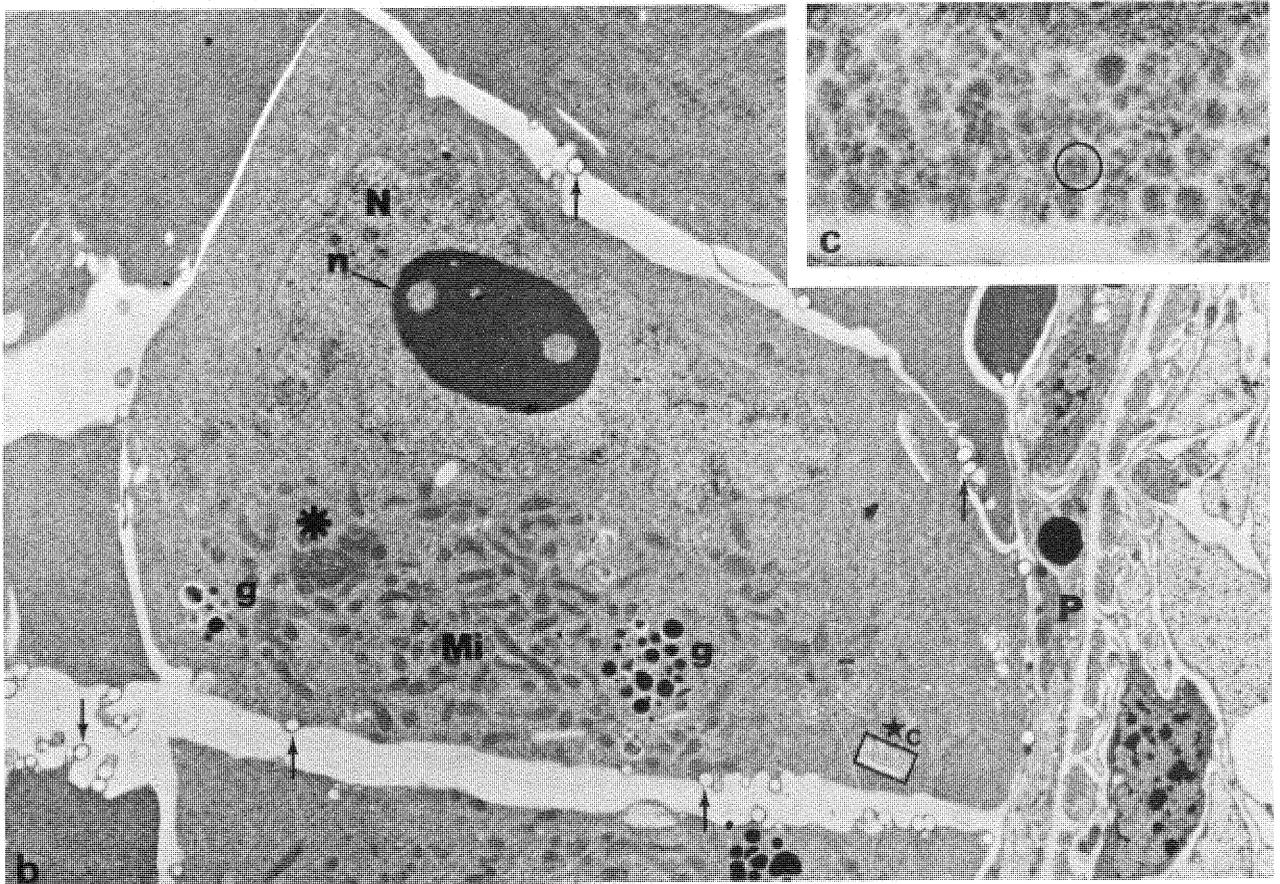
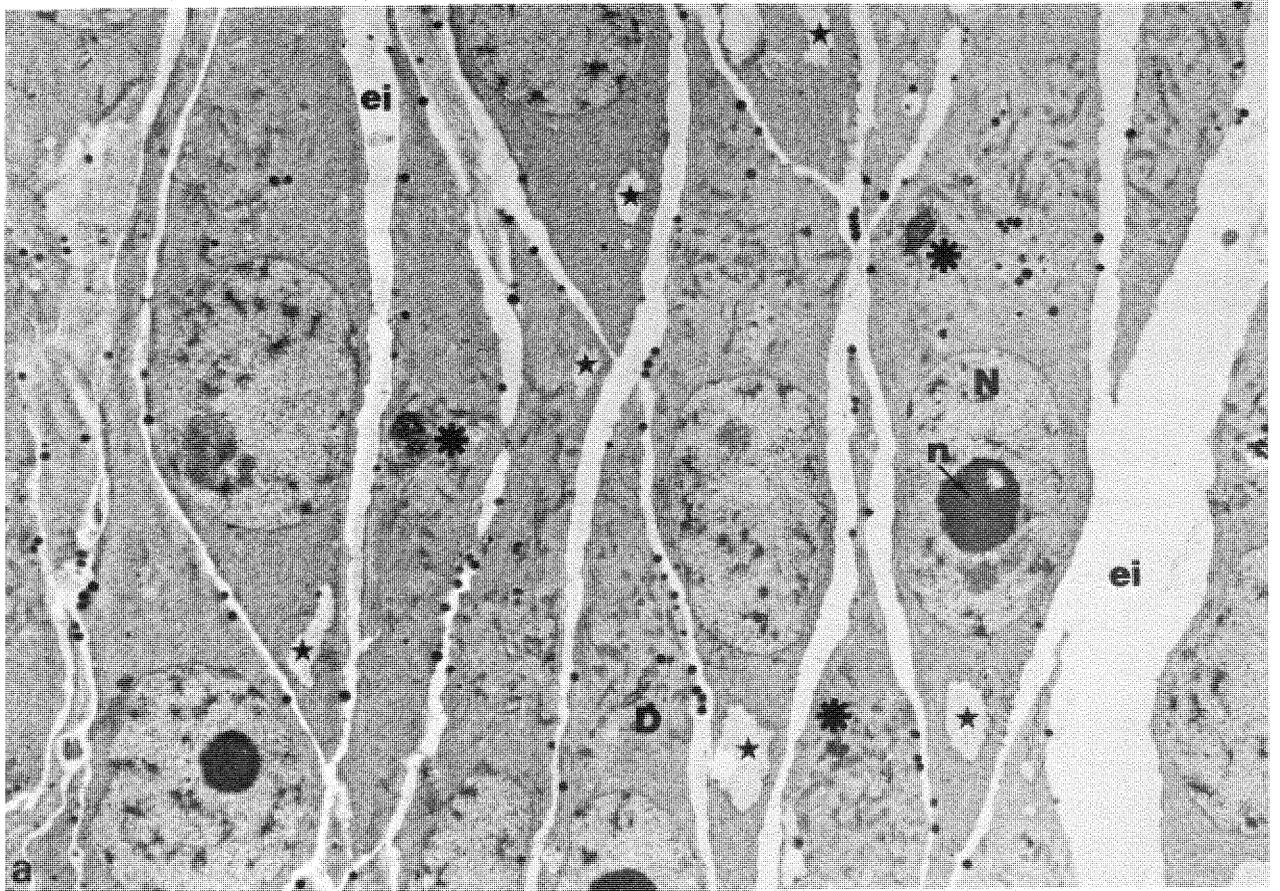


FIGURE 19

Gamétogenèse femelle : Ovocytes mûrs

A

- a : Groupe d'ovocytes mûrs. La technique de coupe semi-fine met en valeur, dans le noyau (N), le nucléole (n) qui semble annulaire. Les mitochondries (Mi) sont particulièrement visibles, et apparaissent ainsi très abondantes. Leur association avec le "ciment intermitochondrial" (\*) est nettement mise en évidence. Les granules périphériques (flèche →) sont visibles. *Coupe semi-fine après traitement de Thiery et Rombourg.* (X 9000).
- b : "Ciment intermitochondrial"  
Les mitochondries (Mi) sont associées à la masse du "ciment intermitochondrial". Celui-ci est formé de granules sombres agglomérés. (X 40000)

