

ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA MORPHOGENESE CORTICALE DE RÉGÉNÉRATION CHEZ LE CILIÉ HYPOTRICHE *HISTRICULUS S/MIL/S*

P. CALVO, C. FEDRIANI, J.J. NIETO * et A. TORRES

Departamento de Microbiología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla,
Sevilla, España

• Departamento de Microbiología, Facultad de Farmacia, Universidad de Sevilla,
Sevilla, España

RÉSUMÉ

La régénération chez *Histiculus similis* a été étudiée en microscopie électronique. Les premiers signes du processus de régénération s'observent une heure après le traitement par l'urée.

Pendant la morphogenèse corticale de régénération tant du primordium oral que des primordiums de la ciliature parorale et des cirres, les états premiers sont constitués par des couples de kinétoosomes, qui portent des microtubules postciliaires dans le kinétoosome postérieur et des microtubules transverses à l'antérieur. L'orientation de ces couples dépend du primordium qu'ils vont produire. Une fois que les couples de kinétoosomes sont alignés, a lieu une prolifération de nouveaux kinétoosomes proches de ces couples. Plus tard il y a une fragmentation transversale de ces primordiums, à l'exception du primordium paroral qui se divise longitudinalement.

SUMMARY

The cortical morphogenesis of regeneration in *Histiculus similis* has been studied in this work at level of electronic microscopy. The first signs of the regeneration process become evident one hour after the treatment with urea.

During the early steps of the cortical morphogenesis of regeneration, the oral primordium, paroral ciliation primordium and the ciliary streaks, are formed by pairs of kinetosomes. These pairs carry postciliary microtubules in the posterior kinetosome and transverse microtubules in the anterior one. The orientation of these pairs of kinetosomes depends on the type of primordium that is going to be formed. Once the pairs of kinetosomes are aligned, there is a proliferation of new kinetosomes in the vicinity of these pairs of kinetosomes. Afterwards there is a transversal fragmentation of the above mentioned primordia, with the exception of the paroral primordium that is longitudinally divided.

ABRÉVIATIONS

AZM	zone adorale de membranelles	LF	fibre latérale	PI	parorale interne
AC	connexion longitudinale antérieure	OF	filament oblique	PMC	postmembranelar connexion
DC	connexion oblique	Pe	microtubules postciliaires	PO	primordium oral
dm	matériel dense	PC	connexion longitudinale postérieure	T	microtubules transverses
DPC	connexion double postérieure	PCP	primordium de la ciliature parorale	TC	connexion transversale
kd	fibre cinétodesmale	PE	parorale externe		

INTRODUCTION

Chez les Protozoaires ciliés a des moments déterminés de leur cycle (avant chaque division, pendant la conjugaison, l'autogamie et l'enkystement-exkystement) ou en réponse a des stimulants externes (régénération traumatique, réorganisation), se produit la dedifférenciation de la totalité ou de la plus grande partie du cortex de même que la fonnation d'un nouveau jeu d'organelles superficielles au moyen d'un processus complexe morphogénétique qui porte différents noms comme par exemple, morphogenèse de division, d'exkystement, de régénération, etc.

Les études sur la régénération ont démontré qu'il existe une grande ressemblance entre la formation des nouvelles structures corticales après l'amputation de la bouche et la formation du nouvel appareil buccal de l'opisthe pendant la division. Pour cela, la régénération présente l'avantage de déclencher expérimentalement un programme morphogénétique analogue a celui qui se déroule pendant la morphogenèse de division.

Les morphogenèses de régénération et de division ont été très étudiées au niveau de la microscopie optique (MARTIN, 1977; NIETO, 1980; TUFFRAU, 1969 et TUFFRAU, 1972), mais il existe très peu de données au niveau de la microscopie électronique, puisque les seuls ciliés étudiés en ce sens, sont : *Dileptus cygnus* (GouNSKA et GRAIN, 1969), *Dileptus anser* (BOHATIER, 1978), *lacrymaria olor* (BOHATIER, 1972), *Stentor coeruleus* (PAULIN and BUSSEY, 1971), *Avelia martinicensis* (NouZAREDE, 1976), *Condylostoma magnum* (BOHATIER, 1979), *Paraurostyla weisselii* (JERKA-Dz1Aosoz, 1980, 1981a, 1981b, 1982), *Oxytricha /al/ax* (GRIMES, 1972), *Euplotes* (RuFFOLO, 1976) et *Tetrahymena* (WILLIAMS and FRANKEL, 1973).

Nous avons réalisé dans ce travail l'étude ultrastructurale de la morphogenèse de régénération chez le cilié Hypotriche *Histiculus similis*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le cilié Hypotriche *Histiculus similis* (Hypotrichida, Oxytrichidae) présente un cirrotype 133344. La ZAM est formée par 35-44 paramembranelles composées de 4 rangées de cinétosomes, au coté gauche de la zone adorale il y a une parorale externe (polystichomonade) et une parorale interne (stichomonade). Le reste de la ciliature ventrale est constitué par 8 cirres frontaux, 5 transversaux

et 52-58 marginaux — (Fig. 24). L'appareil nucléaire est constitué par quatre nodules.

Histiculus similis a été maintenu dans une solution Pringsheim a 20° C, en y adjoignant comme nourriture une algue verte unicellulaire, le *Chlorogonium sp.*

La régénération a été induite par un traitement a l'urée a 3 % pendant 30 secondes selon la méthode décrite par NIETO *et al.* en 1981. Pour cette étude les cellules ont été fixées au moyen d'un mélange récemment préparé qui se compose de glutaraldéhyde a 4 % (1v) et de tétraxide d'osmium (0,0) a 2 % (1v), tamponnés avec des tampons phosphates 0.1 M pH : 7.4, pendant 40 minutes a 4° C. Nous avons réalisés des préparations chaque demi-heure après le traitement a l'urée.

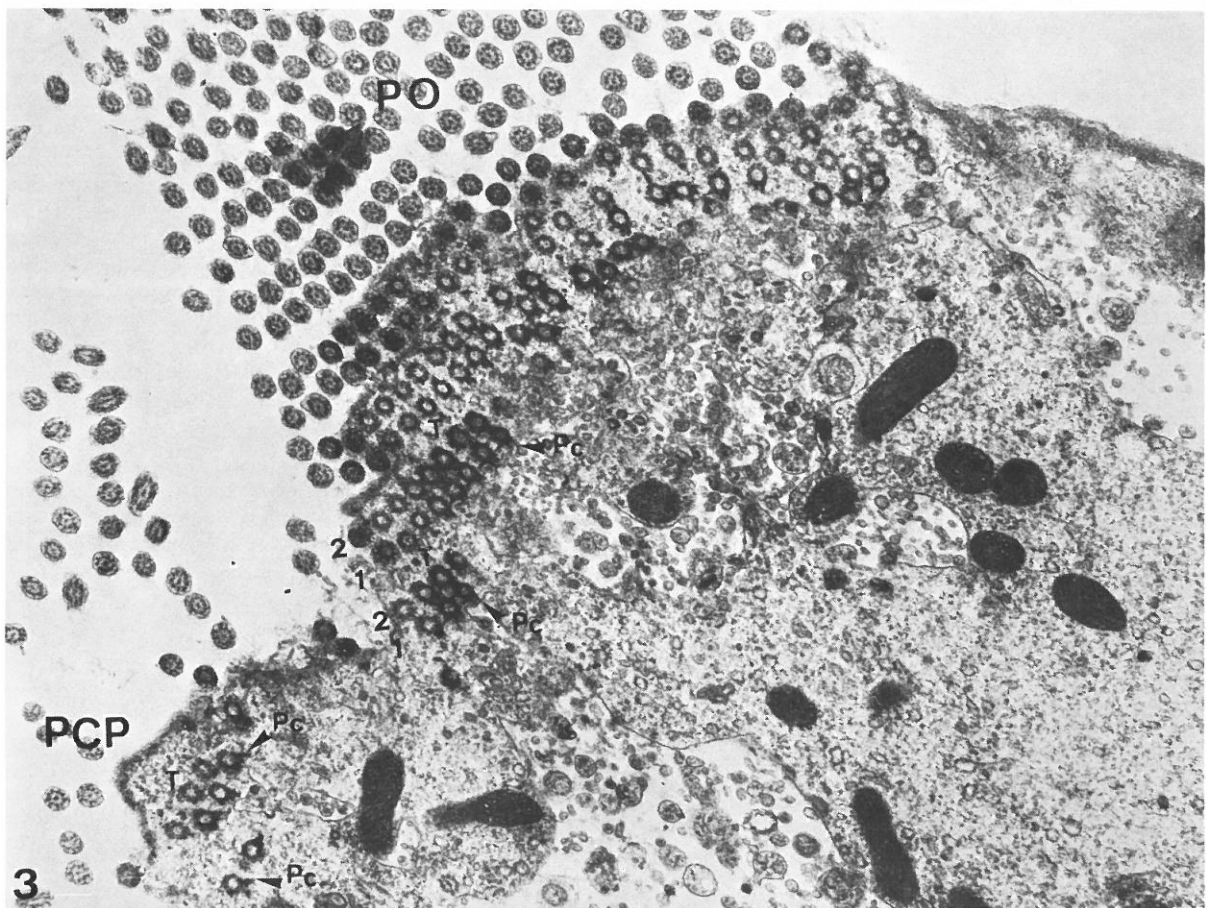
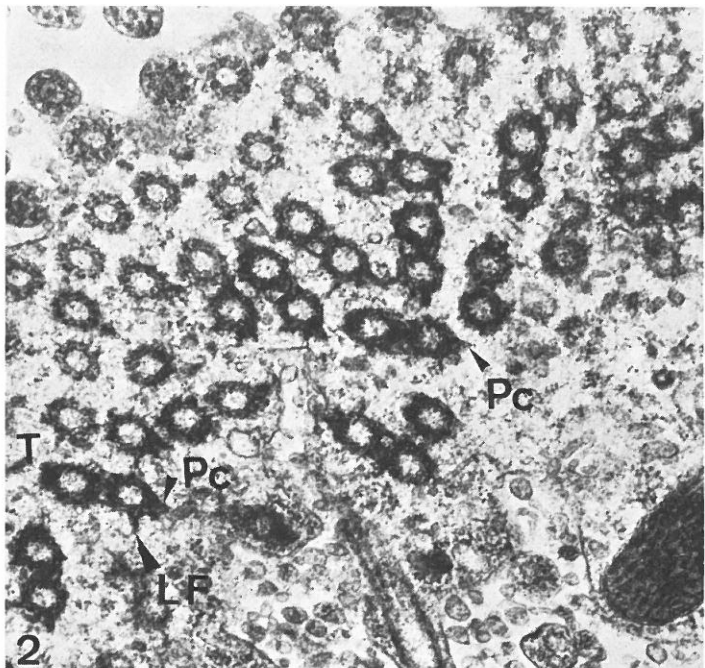
Postérieurement les cellules ont été lavées pendant 1 heure dans le même tampon, deshydratées et enrobées dans Je Spurr. Le matériel a été coupé avec un ultramicrotome ULTRACUT JuNG et contrasté par de l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb selon les méthodes standards. Les coupes fines ont été observées a l'aide d'un microscope a transmission SIEMENS ELMISCOP 102.

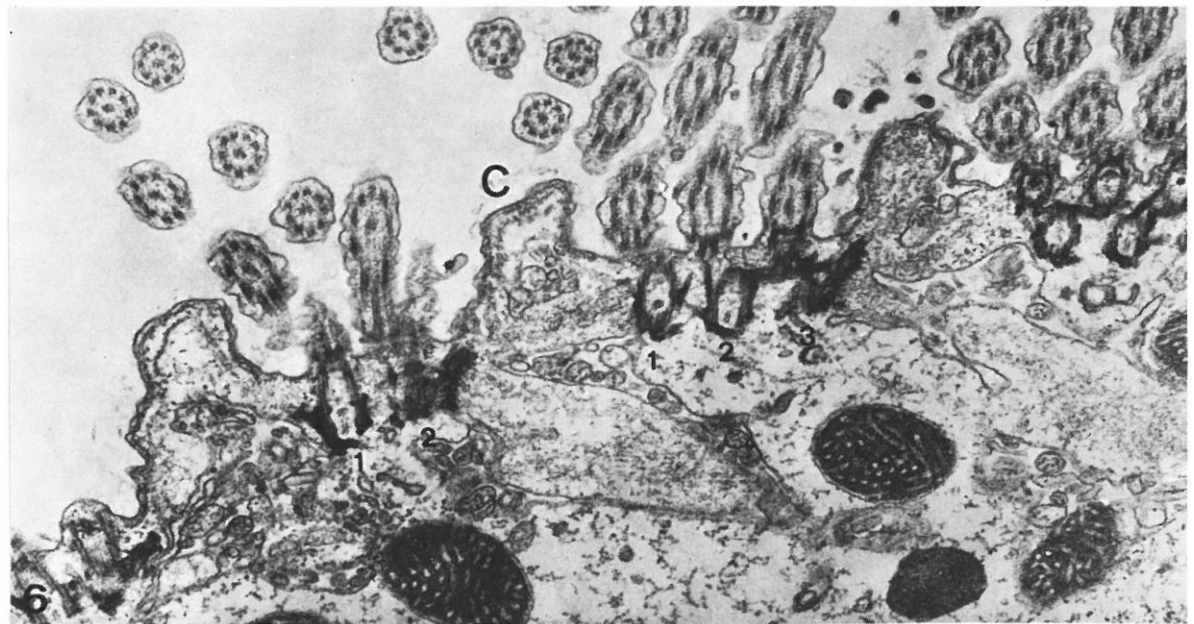
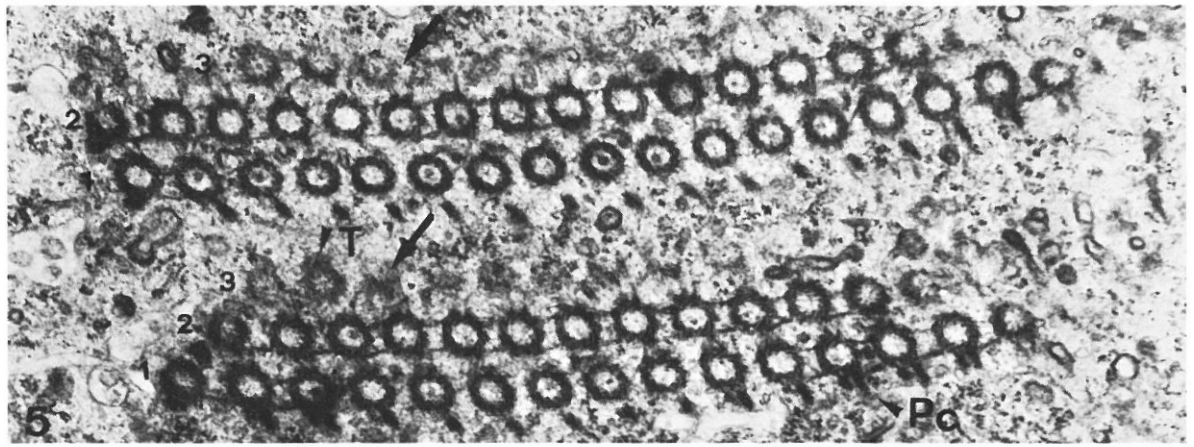
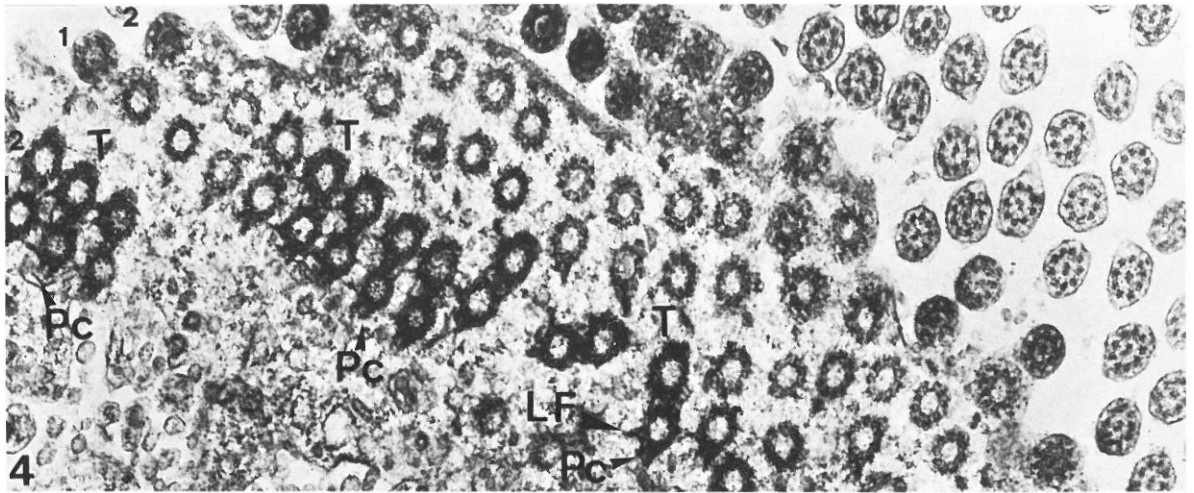
Jú:SULTATS

Chez *Histiculus similis* le traitement avec l'urée, a 3 % pendant trente secondes, élimine la région antérieure de l'AZM, de la ciliature parorale et quelques cirres frontaux. Le dommage cortical déclenche un processus morphogénétique qui conduit a la formation d'une dotation complète d'organelles qui remplacent les anciens. Ce processus de régénération dure de 3 a 3 h 30. Si les cellules sont imprégnées par du protéinate d'argent, on observe les premiers symptômes du processus de régénération jusqu'a 1 heure après le traitement, et il apparait un groupe de cinétosomes très proches du cirre transversal TI. Ces cinétosomes vont donner naissance au primordium oral (PO) sans que ne se désintègre le cirre transversal TI.

Au microscope électronique le primordium oral apparait dans un état prématuré, comme un champ de cinétosomes sans microtubules associés (Fig. 1). Plus tard, il croit par l'augmentation du nombre de cinétosomes et s'étend jusqu'a la partie antérieure de l'individu ; dans cet état, on trouve les cinétosomes a des phases différentes du développement. La plupart des cinétosomes se trouvent associés en couples, formant ainsi un champ anarchique (Fig. 2), d'autres cinétosomes apparaissent isolés a proximité des couples de l'ébauche orale. Dans chaque couple,

FIG. 1. — Le primordium oral (PO) en un état prématuré, les cinétosomes ne présentent pas encore de microtubules associés. (x 16000).
FIG. 2. — Le primordium oral (PO) d'un régénérant, après le traitement avec urée. En cet état, le PO est constitué par un champ anarchique de cinétosomes groupés par couples. Chaque couple porte des microtubules postciliaires (Pe) et des microtubules transverses (T). Observez les connexions de matériel dense et la fibre latérale (LF). (x 18000).
FIG. 3. — Ordonnement du PO en préparamembranelles. A la droite du PO apparait le primordium de la ciliature parorale (PCP), constitué par couples de cinétosomes porteurs de microtubules postciliaires (Pe) et de microtubules transverses (T). (x 10000).





le cinétosome postérieur porte des microtubules postciliaires (Pe) et l'antérieur des microtubules transverses (1). On observe aussi trois fibres de matériel dense qui connectent entre eux les deux cinétosomes de chaque couple (Fig. 2). Le cinétosome postérieur présente une fibre (LF) perpendiculaire à l'axe du couple qui s'étend jusqu'au côté droit (Figs. 2, 3 et 4).

Au début, les couples ne sont pas ordonnés, et les postciliaires des différentes paires de cinétosomes sont dirigées dans toutes les directions (Fig. 2). Postérieurement les couples se mettent en ordre transversalement, suivant l'axe antéro-postérieur de la cellule, cette disposition progresse de droite à gauche (Figs. 3 et 4). Après, on observe l'addition de couples de cinétosomes dans la partie gauche des couples alignés (Fig. 3). Cet ordonnancement progresse à partir de la région antérieure vers la postérieure de l'ébauche de telle façon que le primordium oral est constitué en cet état, par des files transversales de cinétosomes associées en couples et séparées par du matériel cytoplasmique (Figs. 3 et 4). Ces rangées présentent les microtubules transverses dirigés jusqu'à la partie antérieure et les microtubules postciliaires jusqu'à la partie postérieure. Les fibres latérales (LF) unissent les couples adjacents, formant ainsi la connexion longitudinale postérieure (PC) de chaque préparamembranelle (Figs. 3 et 4).

Au début, les préparamembranelles sont formées uniquement par deux files de cinétosomes, une postérieure qui a des microtubules postciliaires (Pe) et qui correspond à la rangée 1 d'une paramembranelle, et l'autre antérieure qui a des microtubules transverses (1) et qui sera la rangée 2 (Figs. 3 et 4). Une fois que le primordium oral est constitué par des préparamembranelles de deux rangées de cinétosomes, une troisième rangée de cinétosomes apparaît en avant des deux précédentes (par rapport à l'axe de la cellule) (Figs. 5 et 6). Les nouveaux cinétosomes apparaissent perpendiculairement aux cinétosomes de la rangée 2 et dans la région antérieure gauche. À ce moment, les microtubules transverses de la rangée 2 disparaissent, et c'est seulement la nouvelle rangée 3 sensiblement plus courte que les rangées 1 et 2, qui présente des microtubules transverses.

La rangée 4 qui est la plus courte, étant donné qu'elle est formée uniquement par 3-4 cinétosomes, est la dernière qui apparaît et elle se forme de la même façon que la rangée 3, c'est-à-dire par une prolifération de nouveaux cinétosomes dans la région antérieure gauche de la rangée précédente (Fig. 7). Ensuite, les microtubules transverses

de la rangée 3 disparaissent et d'autres nouveaux transverses apparaissent dans la partie antérieure des cinétosomes de la rangée 4 (Fig. 8).

Les premières connexions intercinétosomales qui apparaissent sont les longitudinales postérieures (PC) et les longitudinales antérieures (AC), au moment où la préparamembranelle est constituée par deux rangées (Figs. 3 et 4). Après, les connexions transversales (TC) et les obliques (DC) se forment (Fig. 8). Lorsque la prolifération cinétosomale est terminée, les connexions au niveau distal apparaissent.

Les premiers états du développement de la ciliature parorale consistent en l'apparition d'un champ de cinétosomes, parallèle à l'ébauche de l'AZM, et qui est constitué de paires de cinétosomes et de cinétosomes individualisés (Fig. 3). Dans les premiers états, l'ébauche de la ciliature parorale (PCP) ressemble beaucoup à l'ébauche de l'AZM, les couples sont constitués par un cinétosome postérieur avec des microtubules postciliaires (Pe) et par un cinétosome antérieur avec des microtubules transversaux (1), connectés par un matériel dense (Fig. 3). Tous les cinétosomes individualisés de cette ébauche ont des microtubules postciliaires (Pe), d'où l'on peut déduire que, dans la formation d'un couple, le cinétosome postérieur induit la formation du précédent (Fig. 3). Les couples qui au début étaient désordonnés commencent à se mettre en ordre longitudinalement suivant l'axe antéro-postérieur de la cellule, avec les fibres postciliaires dirigées vers la gauche (vers l'AZM) (Fig. 3).

Une fois que les couples de cinétosomes sont mis en ordre, il advient une prolifération cinétosomale à la droite de la double rangée, une fois constituée l'ébauche de la ciliature parorale par trois rangées longitudinales de cinétosomes (Fig. 9). Après que les connexions entre les couples de cinétosomes aient disparu, la rangée gauche (la plus proche de l'AZM), porteuse de microtubules postciliaires (Pe), s'éloigne des autres rangées, et reste en position oblique à la surface de la cellule (Fig. 10). Cette rangée de cinétosomes, une fois séparée, constituera la parorale interne (PI), et il apparaît un pli cytoplasmique entre cette parorale et la parorale externe (PE) (Figs. 11 et 12).

Lorsque la parorale interne est formée, elle présente une file de cinétosomes, unis par des connexions obliques, qui présentent des microtubules postciliaires (Pe) du côté gauche et des microtubules transverses (1) du côté droit (Fig. 14).

FIG. 4. — Le primordium oral (PO) s'ordonne en préparamembranelles de deux rangées de cinétosomes, avec les microtubules postciliaires (Pe) dirigés vers la partie postérieure de la cellule et des microtubules transverses (T) vers l'antérieure. observez l'addition de couples de cinétosomes sur le côté gauche du PO. La fibre latérale (LF) joint les couples adjacents formant ainsi la connexion longitudinale postérieure. (x 22000).

Flo. 5. — Prolifération de nouveaux cinétosomes dans la région antérieure de la rangée 2 (flèche) pour donner lieu à la rangée 3. (x 24000).

Flo. 6. — Coupe longitudinale de la région de l'AZM. Les préparamembranelles sont constituées par deux et trois rangées de cinétosomes respectivement, dans la région postérieure et antérieure de la cellule. Des crées de matériel cytoplasmique (C) apparaissent séparant ces préparamembranelles. (x 24000).

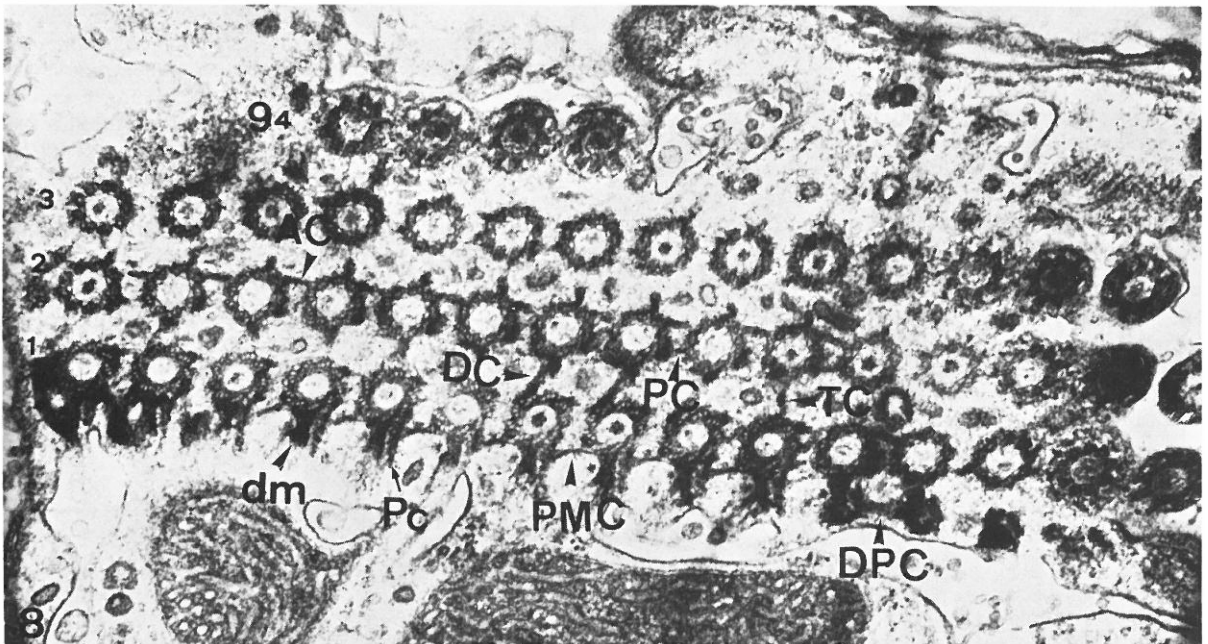
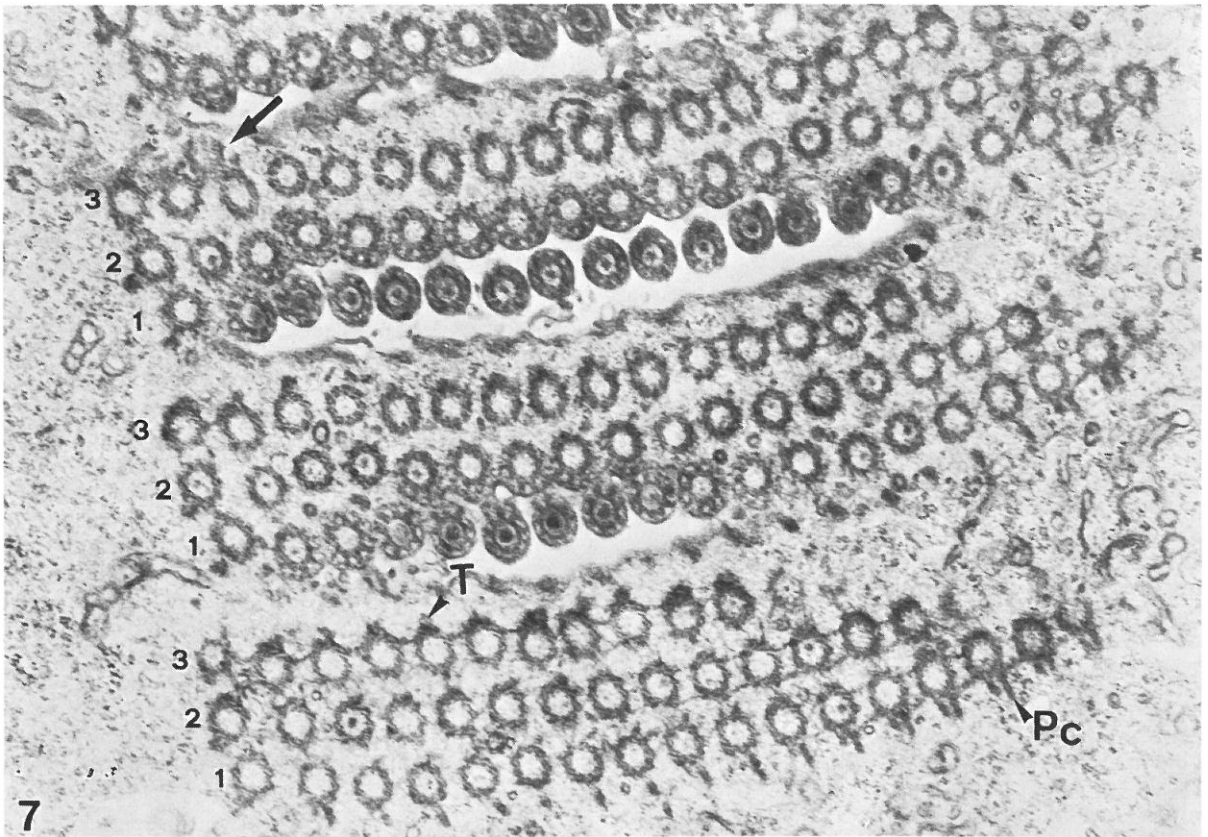


FIG. 7. — Prolifération de nouveaux cinétosomes dans la région antérieure de la rangée 3 pour donner lieu à la rangée 4 (fleche). (x 23 000).

FIG. 8. — Une paramembranelle constituée par 4 rangées de cinétosomes. Les connexions intercinétosomales (AC, PC, TC, OC, PMC, DPC, dm) sont déjà complètement formées. (x 30 000).

La parorale externe a son origine a partir de la double file de cinétosomes située a la droite de l'AZM et a l'état mur, elle est constituée par des couples de cinétosomes avec un pattern en zig-zag et des microtubules transverses (T) du côté gauche (Figs. 12 et 13).

Les ébauches de cirres marginaux (PMs) gauche (PMG) et droite (PMD) qu'on aperçoit aussi une ou deux heures après le traitement, apparaissent a la droite de l'ancienne rangée de cirres marginaux et se prolongent dans la direction antéro-postérieure, en même temps que se produit la fragmentation transversale dans les rangées des ébauches de cirres. La formation des cinq rangées d'ébauches des cirres (PCs) et des ébauches de cirres marginaux (PMs) se fait d'une façon similaire : a proximité d'un cirre qui se désagrège (Fig. 15) et perd le matériel dense cémenteux, apparaissent de nouveaux cinétosomes individuels ou associés en couples (Fig. 16). Quelques rangées des cirres prennent leur origine sans participation d'anciens cirres, étant donné que des cinétosomes apparaissent dans des régions dépourvues de vieille ciliature (Fig. 17). Indépendamment de l'origine de la rangée des cirres, les nouveaux couples de cinétosomes se rangent longitudinalement suivant l'axe antéro-postérieur de la cellule (Fig. 18). Le cinétosome postérieur de chaque couple a des microtubules postciliaires (Pe) dirigés vers la droite, et une libre cinétodesmale (Kd) qui a son origine au niveau de la région distale antérieure droite du cinétosome et qui court obliquement vers la surface (Fig. 18). Le cinétosome antérieur présente un groupe de microtubules transverses (T) (Fig. 18). Les deux cinétosomes sont unis par des connexions de matériel dense et il apparaît un filament dense oblique (OF) a la droite de chaque cinétosome de la paire (Figs. 19 et 20).

L'état suivant dans le développement des nouvelles rangées des cirres est l'apparition d'un troisième cinétosome a gauche de chaque paire qui s'unit au couple voisin par des connexions doubles. L'adjonction de ce nouveau cinétosome commence dans la partie antérieure de la rangée et se poursuit jusqu'à la région postérieure. Immédiatement après la formation d'un troisième cinétosome, il en apparaît un quatrième (Figs. 19 et 20).

La fragmentation transversale des ébauches de cirres marginaux a lieu, aussitôt que dans la région antérieure de la rangée existent quatre cinétosomes (Fig. 19). Cette fragmentation commence dans la partie antérieure et se poursuit vers la postérieure. La segmentation a lieu tous les 3 ou 4 cinétosomes (Fig. 19).

Dans les cinq rangées d'ébauches des cirres, la segmentation transversale est similaire. La seule différence réside en ce que, dans ces rangées, le nombre de cinétosomes que comprend chaque segmentation est plus grand, étant donné qu'une même rangée provoque des cirres frontaux, ventraux et transversaux; la fragmentation transversale dépend donc du type de cirre qui va se former.

Pendant l'émigration des procirres vers leur position définitive, il se produit une prolifération cinétosomale latérale a gauche des cinétosomes déjà formés, jusqu'à ce qu'on arrive a la mesure totale du cirre. On n'a jamais observé de prolifération de nouveaux cinétosomes ni dans

la région antérieure ni dans la postérieure du nouveau cirre.

Dans les premières phases de leur formation, tous les cirres ventraux présentent une rangée de cinétosomes a droite, qui portent des microtubules postciliaires (Pe) et une libre cinétodesmale (Kd) (Figs. 21 et 22). Dans la partie gauche du cirre, les cinétosomes plus externes ont des microtubules transverses (T). Les libres cinétodesmales disparaissent une fois que le cirre est mur, et seulement dans certains cirres (marginaux) on peut distinguer une libre cinétodesmale qui surgit du cinétosome placé le plus avant a droite.

Pendant la séparation des procirres, des connexions apparaissent qui unissent les cinétosomes d'une même cinétie (Fig. 22). Les connexions intercinétosomales débudent du côté droit et progressent vers la gauche. Une fois que les connexions longitudinales, de même que les transversales et les obliques sont formées, et que s'est établi le nombre total de cinétosomes, le matériel dense qui entoure le cirre apparaît.

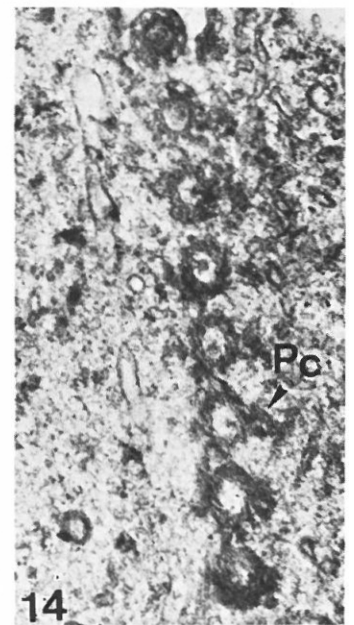
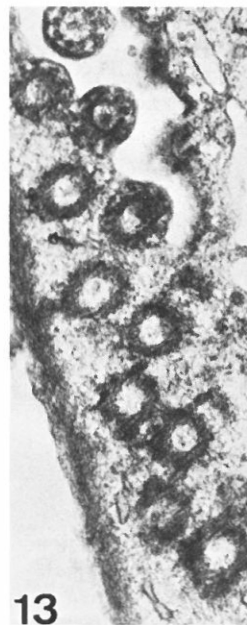
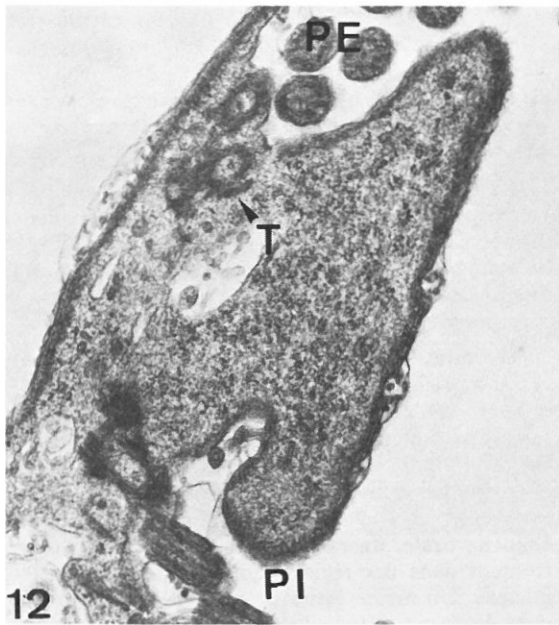
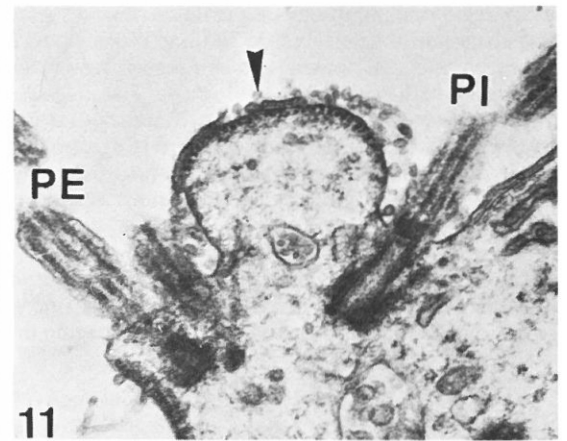
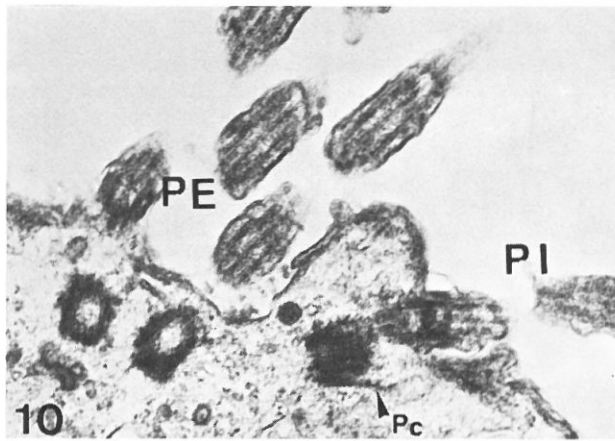
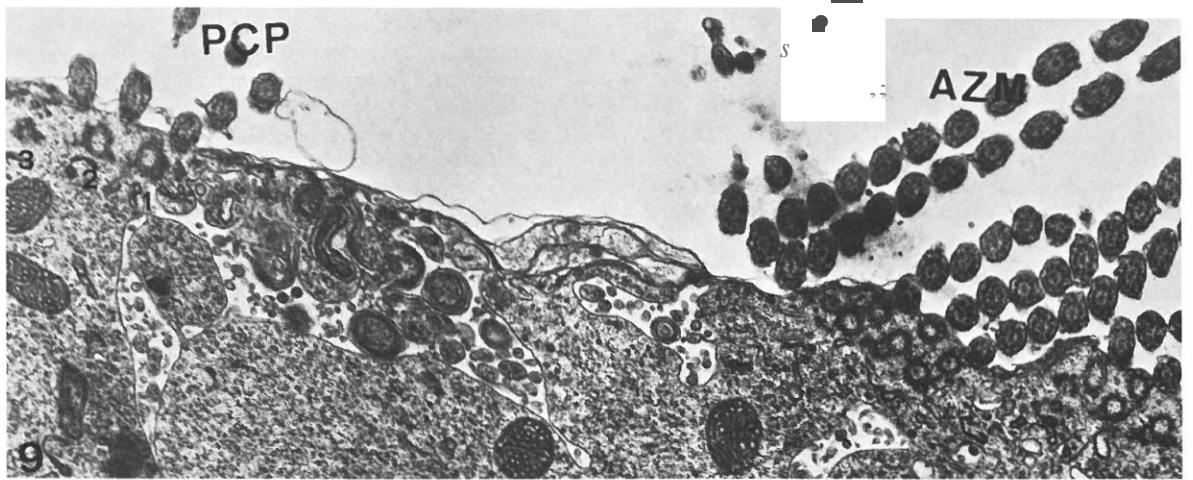
En même temps que les nouveaux cirres se forment, nous observons la résorption des anciens. Le matériel dense qui entoure le cirre est la dernière structure qui disparaît (Fig. 23).

DISCUSSION

Chez le cilié *Hypotriche histriculus similis*, la morphogenèse corticale de régénération a une durée a 200 Θ , de 3 a 3h 30, similaire a celle d'autres ciliés Hypotriches comme *Oxytricha fallax* (HASHIMOTO, 1961) (3-4h 30), *Urostyla grandis* (JERKA-DZIADOSZ, 1963) (2-4h 30), *Laurentiella acuminata* (MARTIN, 1977) (3-4 heures), *Gastrostyla steinii* (NIETO *et al.* 1981) (3-3h 30). *Condylostoma magnum* (BOHATIER, 1979) et *Euplotes eurytomus* (Yow, 1958) qui régénèrent en 10-14 heures, et a l'extrême opposé *Lacrymaria olor* (BOHATIER, 1972) qui réalise une régénération très rapide, de 2 heures environ.

La morphogenèse de régénération de l'espèce qui constitue l'objet de notre étude, suit le schéma des espèces affines comme *Oxytricha fallax* (TUFFRAU, 1969), *Stylonychia mytilus* (TUFFRAU, 1972), *Gastrostyla steinii* (NIETO, 1980), *Laurentiella acuminata* (MARTIN, 1977) et *Histriculus muscorum* (NIETO, 1980).

L'ébauche orale apparaît proche du cirre transversal TI et sans que celui-ci ne se désintègre. L'origine cinétosomienne ou l'autogenèse (cinétosomes qui surgissent dans le voisinage d'autres cinétosomes ou cirres préexistants) de l'ébauche orale est usuelle dans la régénération des ciliés Hypotriches, mais chez *Paraurostyla weissei*, JERKA-DZIADOSZ (1981a) a décrit une origine *de novo*, de la <lite ébauche orale, du fait que les nouveaux cinétosomes se forment dans des régions qui manquent de cinétosomes anciens. Un même genre de néogenèse a été décrit aussi, dans la formation de l'ébauche orale pendant l'exkystement d'*Oxytricha fallax* (GRIMES, 1973) et *Laurentiella*



acuminata (GUTIERREZ *et al.*, 1981), puisque dans l'encystement se produit la résorption totale de la ciliature. La formation de l'ébauche orale chez les ciliés non Hypotriches comme *Condylostoma magnum* (BOHATIER, 1979), *Stentor coeruleus* (BERNARD et BOHATIER, 1981), *Lacrymaria olor* (BOHATIER, 1972) et *Tillina* (PEREZ-PANIAGUA *et al.*, 1979) se réalise aussi par autogenèse (origine cinétosomienne). Chez ces espèces, les nouveaux cinétosomes apparaissent en relation avec une cinétie somatique dénommée cinétie stomatogène.

Chez *Histiculus similis*, l'ébauche orale (PO) est constituée par un champ désordonné de couples de cinétosomes et de cinétosomes individualisés proches des couples. Le cinétosome postérieur de la paire a des microtubules postciliaires et l'antérieur des microtubules transverses; chaque couple a donc une polarité définie. La présence des couples dans les états initiaux de la formation de l'ébauche orale, a déjà été décrite par GRIMES (1972) chez *Oxytricha fallax*, RUFFOLO (1976) chez *Euplotes*, WILLIAMS et FRANKEL (1973) chez *Tetrahymena* et JERKA-DZIADOSZ (1981a) chez *Paraurostyla weissei*.

Selon JERKA-DZIADOSZ (1981a) l'origine des couples de cinétosomes n'est pas claire, cependant il est possible que d'abord apparaissent des cinétosomes individualisés et que postérieurement ceux-ci s'associent en couples, ou bien que le cinétosome postérieur porteur de microtubules postciliaires induise la formation de l'antérieur et à leur tour que ces couples induisent la formation de nouveaux cinétosomes, comme cela arrive dans l'élargissement des cinéties chez *Condylostoma magnum* (BOHATIER, 1979). Il est même possible que ces deux modes de formation des couples se produisent à la fois.

Chez *Tetrahymena* (WILLIAMS and FRANKEL, 1973) on n'a pas pu préciser si les deux cinétosomes du couple ont des microtubules postciliaires; chez *Tillina* (PEREZ-PANIAGUA *et al.*, 1979), tant le cinétosome postérieur que l'antérieur ont ces microtubules, quoique moins développés dans le cinétosome antérieur. Les couples de cinétosomes de l'ébauche orale qui apparaissent dans la morphogenèse de division de *Oxytricha fallax* (GRIMES, 1972) et *Euplotes* (RUFFOLO, 1976) et dans la régénération de *Paraurostyla weissei* (JERKA-DZIADOSZ, 1981a), sont identiques à ceux observés pendant la régénération de *H. similis*: le cinétosome antérieur a des microtubules transverses et le postérieur des microtubules postciliaires.

Les couples de cinétosomes du primordium oral de *H. similis*, se rangent transversalement de telle manière que l'ébauche de l'AZM est constituée, au début, par des préparamembranelles avec deux rangées de cinétosomes

(les rangées 1 et 2 de la paramembranelle mure). Chez *Condylostoma magnum* (BOHATIER, 1979), *Stentor* (BERNARD et BOHATIER, 1981), *Oxytricha fallax* (GRIMES, 1972), *Paraurostyla weissei* (JERKA-DZIADOSZ, 1981a), *Tetrahymena* (WILLIAMS and FRANKEL, 1973) et *Euplotes* (RUFFOLO, 1976), on a observé une origine similaire dans les rangées 1 et 2 des paramembranelles de l'AZM. Chez *Histiculus similis* la troisième et la quatrième rangée se différencient plus tardivement comme chez *Oxytricha fallax* (GRIMES, 1972) et *Paraurostyla weissei* (JERKA-DZIADOSZ, 1981a). Les cinétosomes de ces dernières rangées s'orientent rapidement. Elles n'ont pas leur origine dans le champ anarchique, mais elles apparaissent dans le voisinage des rangées 2 et 3. La prolifération de nouveaux cinétosomes dans la préparamembranelle est la même que celle qui se produit dans les rangées des cirres pendant la différenciation des procirres.

Selon JERKA-DZIADOSZ (1981a), les cinétosomes du champ anarchique n'ont pas d'information inhérente pour former postérieurement un champ ordonné, puisqu'il est nécessaire que se produise une communication intracorticale. Les cinétosomes orientés au hasard dans la région du primordium oral répondent à un programme lorsqu'ils atteignent un état défini de leur développement, caractérisé par la formation de microtubules postciliaires et transverses. Par conséquent, les paramembranelles se différencient d'une forme séquentielle et toutes passent par les mêmes étapes.

Une fois que l'AZM de *H. similis* est formée, chaque paramembranelle est constituée par quatre rangées; tous les cinétosomes de la rangée 1 (postérieure) ont des microtubules postciliaires et ceux de la rangée 4 (antérieure) qui comporte seulement 3 ou 4 cinétosomes, ont des microtubules transverses situés du côté antérieur.

Pendant la régénération de *H. similis*, le complexe paroral provient d'un champ désordonné (champ paroral) de couples de cinétosomes, qui formera la parorale interne et la parorale externe. Les couples de cinétosomes sont similaires à ceux de l'ébauche orale, mais nous n'avons pas trouvé de libre latérale (LF) dans les couples de l'ébauche du complexe paroral. Les couples de cinétosomes s'alignent longitudinalement, avec les microtubules postciliaires dirigés vers la gauche, au contraire de ce qui arrive dans les ébauches des cirres où les microtubules postciliaires sont dirigés vers la droite. Les nouveaux cinétosomes apparaissent à la droite de la rangée longitudinale, tandis que dans les ébauches des cirres ils apparaissent à gauche.

FIG. 9. — Le primordium de la ciliature parorale (PCP) constitué par trois rangées de cinétosomes. (x 12000).

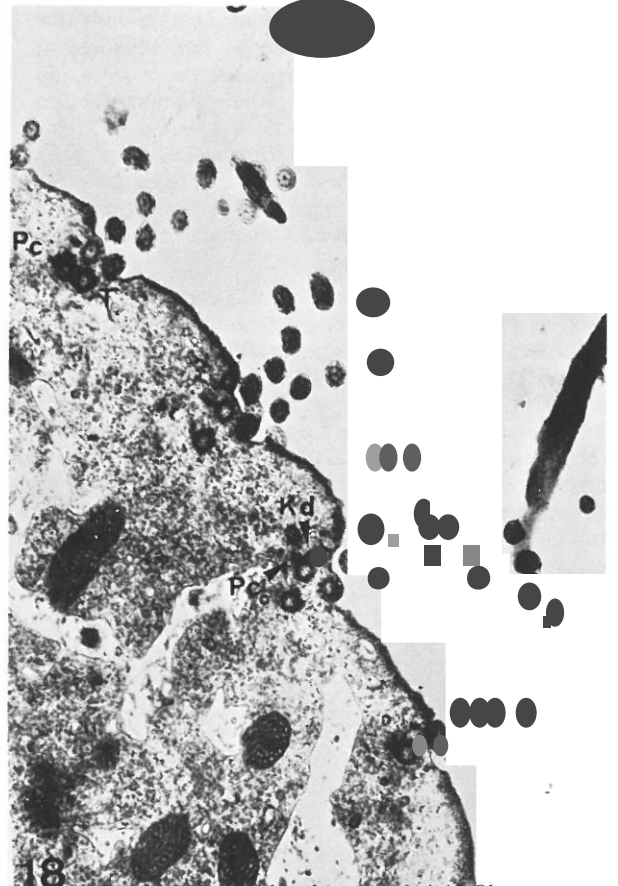
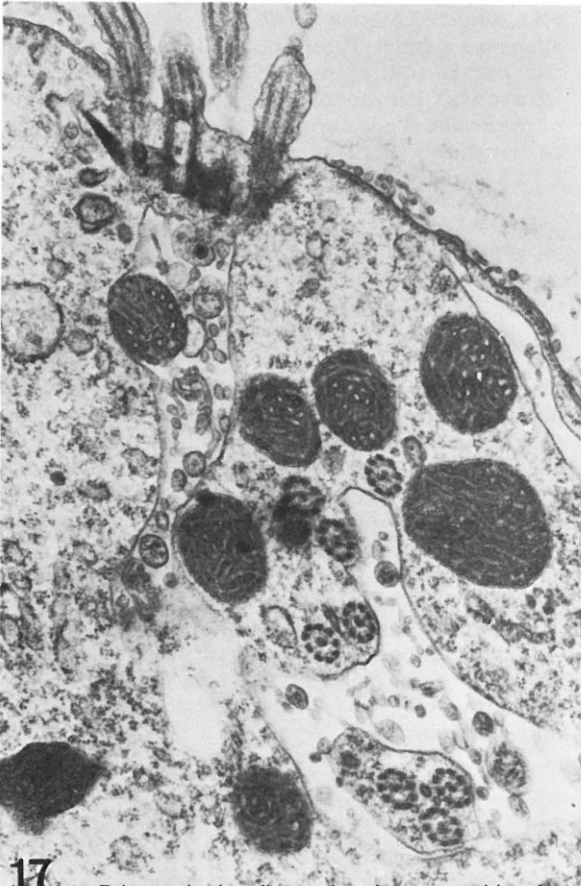
FIG. 10. — Coupe longitudinale à travers le primordium de la ciliature parorale. La rangée porteuse de microtubules postciliaires (Pe) se sépare du reste pour donner lieu à la parorale interne (PI). Les deux rangées donnent lieu à la parorale externe (PE). (x 30 000).

FIG. 11. — Ciliature parorale. Pli cytoplasmique (fleche) qui sépare les deux parorales. (x 24 000).

FIG. 12. — Ciliature parorale: Parorale interne (PI) et Parorale externe (PE), cette dernière est constituée par des cinétosomes en zig-zag porteurs de microtubules transverses (T). (x 25 000).

FIG. 13. — La parorale externe (PE). (x 32 000).

FIG. 14. — La parorale interne (PI) formée par une rangée de cinétosomes porteurs de microtubules postciliaires (Pe). (x 24 000).



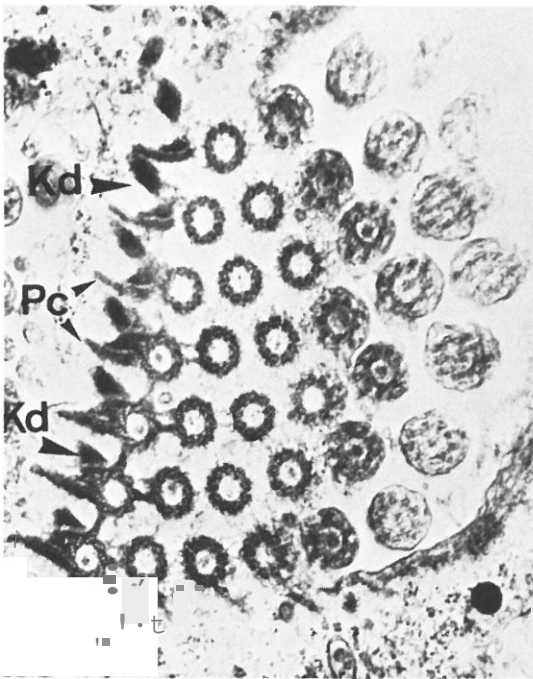
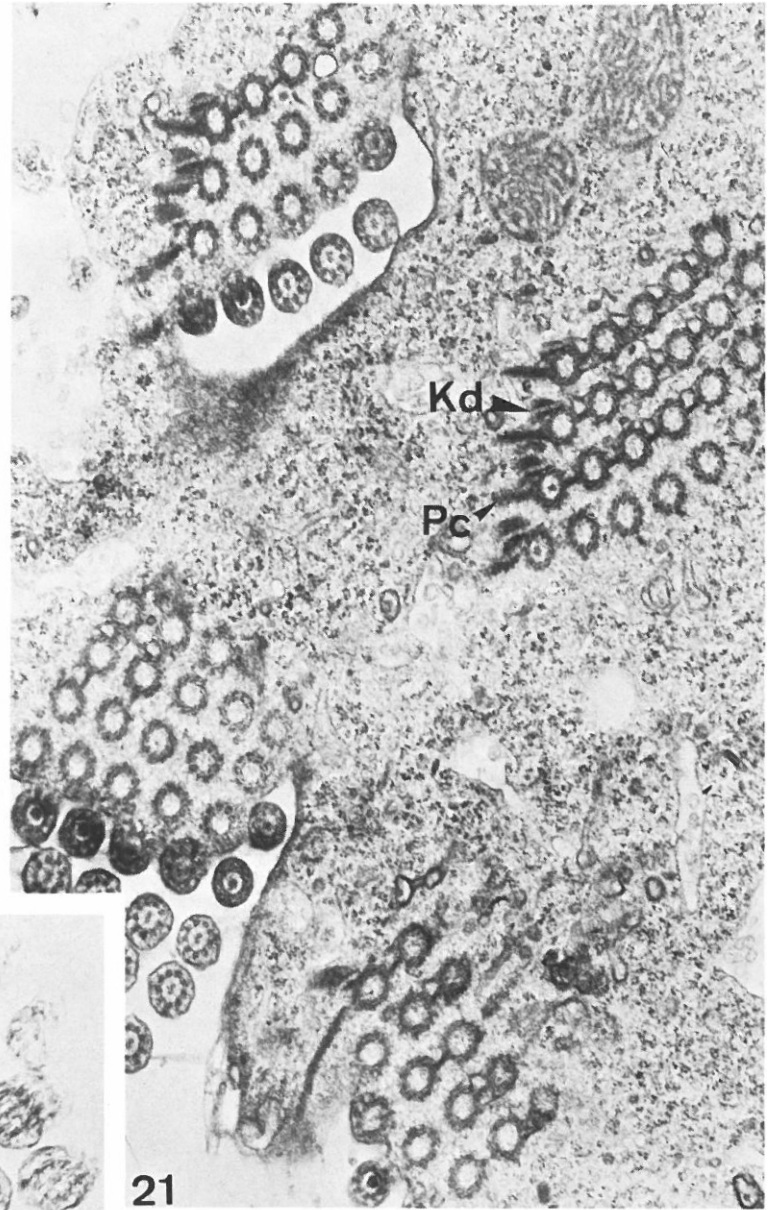
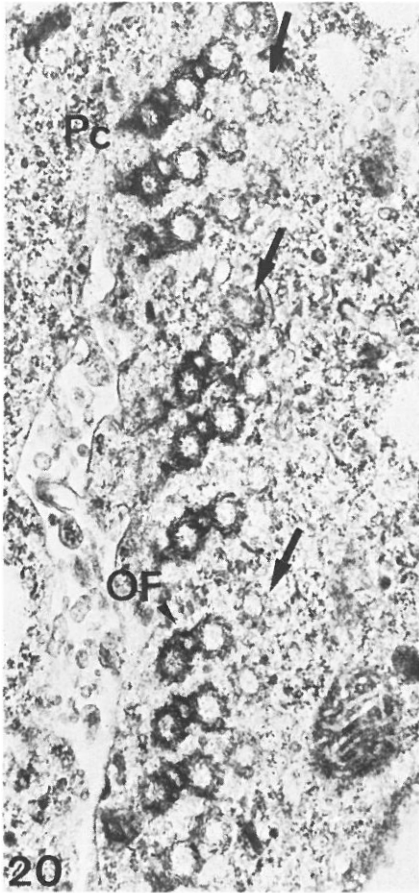
Fros. 15-16. — Désorganisation d'un ancien cirre et apparition des nouveaux cinétozoïtes (flèche) dans leurs proximités. Observez que la partie du matériel dense qui l'entoure a été perdue. ($\times 30\,000$), ($\times 3\,000$).

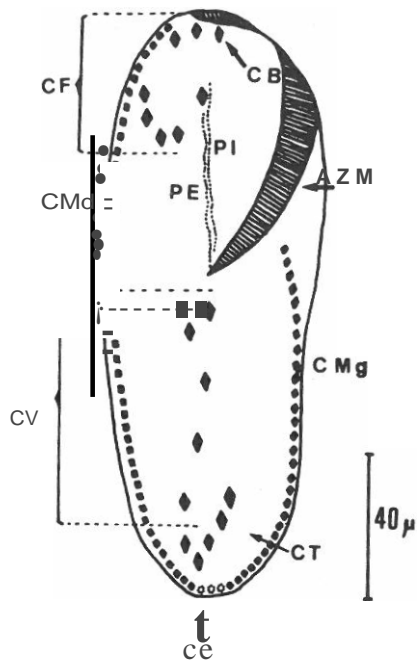
FIG. 17. — Cinétozoïtes qui contribuent à la formation des rangées du primordium des cirres. ($\times 25\,000$).

FIG. 18. — Rangées du primordium cirral (PCs) constituées dans les premiers états de leur formation par couples de cinétozoïtes porteurs de microtubules postciliaires (Pe) et de microtubules transverses (T). Le cinétozoïte porteur de postciliaires (Pe) possède une fibre cinétozoïdale (Kd). ($\times 15\,000$).



FIG. 19. — Fragmentation transversale d'une rangée du primordium cirral. Observez la prolifération de nouveaux cinétosomes (fleche) sur la gauche des couples déjà alignés. (x 16000).





24

FIG. 24. — Représentation schématique de la Face ventrale d'*Histriculus similis*. AZM = zona adorale de membranelles. CB = cirre bucea!. CC = cirres caudaux. CF = cirres frontaux. CMd = cirres marginaux droite. CMg = cirres marginaux gauche. CT = cirres transversaux. CV = cirres ventraux. PE = parorale externe. PI = parorale interne.

L'ébauche parorale, à la différence des ébauches des membranelles adorales, des cirres et des rangées dorsales, ne subit pas de segmentation transversale en éléments de séries répétitives, mais elle se divise longitudinalement. Des trois rangées qui forment l'ébauche de la ciliature parorale, celle qui est la plus proche de l'AZM et qui a des microtubules postciliaires, se sépare longitudinalement du reste de la ciliature pour donner la parorale interne, comme on l'a décrit chez *Paraurostyla weissei* (JERKA-Dz1Aosz-1981b) et chez *Conofylostoma magnum* (BOHA-TJER-1979). Les cinétosomes du champ paroral peuvent avoir un certain élément structural spécifique qui stabilise la fragmentation transversale, comme cela a été indiqué par JERKA-DZIADOSZ (1981b).

Le complexe paroral de *H. similis*, dans l'état végétatif, a une parorale interne constituée par une seule rangée de cinétosomes (stichomonade) et une parorale externe de deux rangées de cinétosomes (polystichomonade) avec un pattern en zig-zag.

Une fois que l'ébauche parorale de *H. similis* est formée, les cinq rangées des ébauches des cirres apparaissent, et postérieurement se forment les ébauches des cirres marginaux à la droite des anciens cirres. La différence entre la formation de l'ébauche orale et la formation des ébauches des cirres consiste en ce que le primordium oral a son origine à proximité d'un cirre (TI) intact, qui persiste jusqu'à un état tardif de la régénération; cependant, les cirres qui interviennent dans la formation des rangées cirrales se désintègrent, et leurs composants contribuent à H.

la formation de nouveaux cirres. Les anciens cirres de *similis* perdent le matériel dense qui les entoure et des couples de cinétosomes apparaissent qui, à la différence du reste des ébauches, ont une libre cinétodesmale associée au cinétosome postérieur porteur de microtubules postciliaires. Chez *Oxytrichafallax* (GRJMES, 1972) et *Paraurostyla weissei* (JERKA-Dz1Aosz, 1980), le cirre qui participe dans la morphogenèse subit une série de transformations: disparition de certaines zones du matériel dense qui l'entoure, disparition des connexions entre les cinétosomes, réapparition des microtubules postciliaires et de la fibre cinétodesmale dans tous les cinétosomes du cirre. Postérieurement, il se forme un nouveau corps basal dans la zone antérieure gauche de chaque cinétosome ancien, qui peut agir comme inducteur dans la formation du nouveau cinétosome. Quoiqu'en *H. similis* nous n'ayons pas pu observer toutes ces transformations, nous apercevons des couples de cinétosomes néoformés à côté d'un cirre ancien, qui se désagrège peu à peu, perdant une partie du matériel dense qui l'entoure.

Chez *H. similis*, de même qu'en *Paraurostyla weissei* (JERKA-DZIADOSZ, 1980), les rangées cirrales ne se forment pas exclusivement d'anciens cirres puisqu'apparaissent des couples de cinétosomes sur des zones dépourvues de ciliature, qui par la suite s'alignent longitudinalement.

Le développement des ébauches des cirres, a été étudié au microscope électronique seulement chez *Paraurostyla weissei* (JERKA-Dz1Aosz, 1980) et les données sont les mêmes que celles obtenues avec l'espèce qui forme l'objet de notre étude. Après l'orientation longitudinale des couples, il y a une prolifération de nouveaux cinétosomes similaires pour toutes les rangées fronto-ventro-transversales et marginales, au bord antérieur gauche de chaque cinétosome et suivant une direction antéro-postérieure.

Pendant le déplacement du procirre jusqu'à sa position définitive, il y a des proliférations successives de cinétosomes dans la zone gauche jusqu'à ce qu'elle atteigne la taille normale du cirre mur. Postérieurement, des connexions apparaissent entre les cinétosomes et le matériel dense qui l'entoure.

Comme il advient chez *Oxytrichafallax* (GRJMES, 1972), chez *Histriculus similis*, une fois que les cirres sont dans leur position définitive, la résorption des anciens se

FIG. 20. — Coup transversale d'une rangée de cirres. Observez la prolifération de nouveaux cinétosomes (fleche). (x 25 000).

FIGS. 21-22. — Procirres. Tous les cinétosomes de la rangée droite présentent des microtubules postciliaires (Pe) et une fibre cinétodesmale (Kd). (x 28 000), (x 28 000).

FIG. 23. — Réabsorption des anciens cirres. (x 14 000).

produit par un processus qui peut être induit par la propre migration ou par des événements concomitants. Chez *Condylostoma magnum* (BoHATIER, 1979) on a observé la résorption de cinétosomes, mais apparemment, sans que se produisent des phénomènes autolytiques, comme ceux décrits chez *Dileptus* (GouNSKA et ŪRAIN, 1969) et chez *Lacrymaria* (BoHATIER, 1972) ou l'on voit des autophagosomes et des figures myéliniques endoplasmiques.

Des études ultrastructurales de la morphogenèse de régénération, on peut déduire que chez les ciliés Hypotriches, les unités fondamentales du développement des ébauches sont des rangées de couples de cinétosomes. L'orientation de ces couples de cinétosomes dépend de l'ébauche qu'ils doivent produire. Cette orientation est transversale pendant la formation de l'ébauche orale, avec les microtubules postciliaires dirigés vers la partie postérieure de la cellule et les microtubules transverses vers l'avant; au contraire, l'orientation est longitudinale dans la formation des ébauches parorales et des cirres, avec les microtubules postciliaires vers la gauche dans l'ébauche parorale et vers la droite dans l'ébauche des cirres.

BmLIOGRAPIDE

- BERNARD F. et BoHATIER J. (1981). — Ultrastructure et mise en place des organelles bucaux au cours de la régénération orale chez *Stentor coeruleus* (Cilié Hétérotrophe). *Canadian J. zoology*, 59, 2306-2318.
- BoHATIER J. (1972). — Etude cytologique de la régénération de la région buccale chez le Cilié *Lacrymaria olor* (O.F.M., 1786). *Protistologica*, 8, 439-459.
- BoHATIER J. (1978). — Contribution à l'étude de la morphogenèse de régénération chez les Protozoaires Ciliés des genres *Dileptus* et *Condylostoma*. These doctorale, Université de Clermont-Ferrand.
- BoHATIER J. (1979). — Morphogenèse de régénération chez le Cilié *Condylostoma magnum* (Spiegel) : Etude ultrastructurale. *J. Protozool.*, 26, 404-414.
- GouNSKA K. et ŪRAIN J. (1969). — Observations sur les modifications ultrastructurales lors de la régénération chez *Dileptus cygnus* Clap et Lach, 1859, Cilié Holotriche Gymnostome. *Protistologica*, 5, 447-464.
- GRIMES G.W. (1972). — Cortical structure in nondividing and cortical morphogenesis in dividing *Oxytricha fallax*. *J. Protozool.*, 19, 428-445.
- GRIMES G.W. (1973). — Differentiation during encystment and excystment in *Oxytricha fallax*. *J. Protozool.*, 20, 92-104.
- ŪUTIERREZ J.C., TORRES A. and PEREZ-SILVA J. (1981). — Excystment cortical morphogenesis and nuclear processes during encystment and excystment in *Laurentiella acuminata* (Hypotrichida, Oxytrichidae). *Acta Protozool.*, 20, 145-152.
- HASHIMOTO K. (1961). — Stomatogenesis and formation of cirri in fragments of *Oxytrichafallax* stein. *J. Protozool.*, 8, 433-442.
- JERKA-DZIADOSZ M. (1963). — Morphogenesis in division and regeneration of *Urostyla grandis*. *Acta Protozool.*, 1, 43-54.
- JERKA-DZIADOSZ M. (1980). — Ultrastructural study on development of the Hypotrich Ciliate *Paraurostyla weissei*. I. Formation and morphogenetic movements of ventral ciliary primordia. *Protistologica*, 16, 571-589.
- JERKA-DZIADOSZ M. (1981a). — Ultrastructural study on development of the Hypotrich Ciliate *Paraurostyla weissei*. II. Formation of the adora zone of membranelles and its bearing on problems of ciliate morphogenesis. *Protistologica*, 17, 67-81.
- JERKA-DZIADOSZ M. (1981b). — Ultrastructural study on development of the Hypotrich Ciliate *Paraurostyla weissei*. III. Formation of preoral membranelles and an essay on comparative morphogenesis. *Protistologica*, 17, 83-97.
- JERKA-DZIADOSZ M. (1982). — Ultrastructural study on development of the Hypotrich Ciliate *Paraurostyla weissei*. IV. Morphogenesis of dorsal bristles and caudal cirri. *Protistologica*, 18, 237-252.
- MARTIN J. (1977). — Morphogenesis cortical en *Laurentiella acuminata*. Tesis doctoral, Fac. de Ciencias, Univ. de Sevilla.
- NIETO J.J. (1980). — Morphogenesis cortical y ciclo celular en *Histiculus* y *Gastrostyla* (Ciliados Hipotrichos). Fac. Ciencias, Univ. Sevilla.
- NIETO J.J., CALVO P., TORRES A. et PEREZ-SILVA J. (1981). — Régénération chez *Gastrostyla steinii*. *Acta Protozool.*, 20, 373-384.
- NouZAREDE M. (1976). — Cytologie fonctionnelle et morphologie expérimentale de quelques Protozoaires Ciliés mesopsammiques géants de la famille des Geleidiidae (Kahl). Thèse doctorale, Se. Nat. Univ. Bordeaux. *Bulletin de la Station biologique d'Arcachon*, 28, suppl., 1-145.
- PAULIN J.J. and BussEv J. (1971). — Oral regeneration in the ciliate *Stentor coeruleus* : a scanning and transmission electron optical study. *J. Protozool.*, 18, 201-213.
- PEREZ-PANIAGUA F., PEREZ-SILVA J. et DE PuYTORAC P. (1979). — Observation, en microscopie électronique, de certains stades du développement de l'infrastructure buccale, au cours de la morphogenèse de division du cilié *Tillina* sp. *Protistologica*, 15, 531-539.
- RUFFOLO J.J. Jr. (1976). — Cortical morphogenesis during the cell division cycle in *Euplotes* : an integrated study using light optical, scanning electron and transmission electron microscopy. *J. Morphol.*, 148, 489-528.
- TUFFRAU M. (1969). — L'origine du primordium buccal chez les Ciliés Hypotriches. *Protistologica*, 5, 227-237.
- TUFFRAU M. (1972). — Nouvelles observations sur l'origine du primordium buccal chez les Hypotriches. *C.R. Acad. Sci. Paris.*, 270, 104-107.
- WILLIAMS N.E. and FRANKEL J. (1973). — Regulation of microtubules in *Tetrahymena*. I. Electron microscopy of oral replacement. *J. Cell Biol.*, 56, 441-457.
- Yow F.W. (1958). — A study of the regeneration pattern of *Euplotes eurystomus*. *J. Protozool.*, 5, 84-88.