Essai d'Application de l'Analyse Phénétique à la Classification du Phylum des Ciliophora

P. DE PUYTORAC,* J. GRAIN,* P. LEGENDRE** et J. DEVAUX*

*Laboratoire associé CNRS nº 0140138, Zoologie, B. P. 45, 63170 Aubière, France et
**Centre de Recherche en Sciences de l'Environnement, Université du Québec, Montréal

RÉSUMÉ. Les relations de similarité ont été calculées par analyse phénétique entre 59 genres et espèces, en considérant 122 caractères ultrastructuraux, morphologiques, stomatogénétiques, nucléaires ou de reproduction asexuée. L'étude a d'abord porté sur 12 genres et espèces de Colpodidés car de nombreuses données récentes sont maintenant disponibles sur ces Ciliés. Puis l'analyse a été étendue, selon les mêmes normes, à 47 autres genres appartenant soit aux Kinetophragminophora, soit aux Oligohymenophora ou aux Polyhymenophora. Sur la base des résultats obtenus, une nouvelle classification peut être avancée. Trois sub-phylums sont discernables: Karyorelictophora, Kinetophragminophora, Hymenophora avec respectivement 1 classe (Karyorelictea), 4 classes (Colpodea; Hypostoma comprenant les Peniculida, Nassulida, Parapeniculida, Peritrichida; Spirotrichea avec les Hypotrichida, Clevelandellida, Heterotrichida, Oligotrichida; Hymenostomea avec Hymenostomatida et Apostomatida), 2 classes (Phyllopharyngea, Gymnostomea avec 2 sous-classes: Gymnostomia et Astomia).

ABSTRACT. Relationships among 59 genera and species are determined by analyzing 122 ultrastructural, morphological, stomatogenic, nuclear, and asexual reproductive features on the basis of a numerical phenetic analysis. At first, the study concerns 12 genera and species of the colpodid group whose numerous features have now been investigated. Next, the same procedure is used for the analysis of 47 kinetophragminophoran, oligohymenophoran, polyhymenophoran genera. On the basis of these results, a new macrosystem of the phylum Ciliophora arises. Three subphyla are distinguished: 1) Karyorelictophora with one class, Karyorelictea; 2) Kinetophragmophora with four classes, a) Colpodea, b) Hypostomea including Peniculida, Nassulida, Parapeniculida, and Peritrichida, c) Spirotrichea including Hypotrichida, Clevelandellida, Heterotrichida, and Oligotrichida, and d) Hymenostomea including Hymenostomatida and Apostomatida; 3) Hymenophora with two classes, a) Phyllopharyngea and b) Gymnostomea including two subclasses, Gymnostomia and Astomia.

In essayant d'intégrer les données récentes apportées par l'application de techniques nouvelles à un nombre croissant d'espèces, différentes classifications du phylum des Ciliophora ont été proposées durant ces dernières années (18, 19, 21, 22, 42, 67, 68, 78, 112, 123, 139, 140–142). Elles accordent une importance particulière à telles ou telles caractéristiques ultrastructurales, nucléaires, morphogénétiques, biologiques (20). Parfois, elles supposent tel caractère antérieur à tel autre (90, 92) ou telle règle évolutive (110). Après quelques travaux pionniers de taxinomie numérique dont ceux de Gates (39, 40), Gates et Berger (41), Berger et Hatzidimitriou (12), Lynn (88) a tenté une application plus étendue de l'analyse phénétique à la classification des Ciliés, en considérant au maximum 57 caractères appliqués à 29 genres ou espéces appartenant aux Oligohymenophora et aux Kinetophragminophora.

C'est cette voie que nous avons voulu approfondir dans le présent travail. D'une part, nous avons pris en compte 59 genres ou espèces choisis dans les trois classes, selon la systématique de Levine et al. (78). D'autre part, nous avons considéré un grand nombre de caractères (jusqu'à 122) morphologiques et ultrastructuraux portant sur le cortex somatique (70 caractères), le cortex buccal (40), l'appareil nucléaire (5), la stomatogenèse (6), la multiplication asexuée (2). La liste des genres et espèces étudiés est donnée dans le Tableau I, la liste des caractères dans le Tableau II.

Parmi les nombreuses mesures de ressemblance disponibles dans la littérature (76, 77), nous avons calculé la similarité par le coefficient de simple concordance. Parmi les méthodes de groupement, nous avons choisi le groupement agglomératif à liens complets (77) dans lequel un objet ne peut se joindre au groupe que lorsqu'il est lié à tous les autres objets du groupe par des liens de similarité suffisants.

Deux dendrogrammes ont été établis, l'un à partir des 70 caractères du cortex somatique seul, l'autre à partir de l'ensemble des 122 caractères (cortex somatique + cortex buccal + stomatogenèse + noyaux + division).

RESULTATS

La démarche ci-dessus a d'abord été apliquée au groupe des Colpodes pour lesquels nous disposons d'un certain nombre de travaux récents et dont la dernière classification de de Puytorac et al. (119) concernant les genres ici étudiés est la suivante (Tableau III).

On constate sur le dendrogramme II que Tillina et Bresslaua sont plus proches de Colpoda spiralis et C. simulans que ne le sont C. maupasi et C. steini de ces mêmes colpodes. Il est justifié de distinguer le groupe C. maupasi-C. steini des autres espèces, en maintenant la famille des Colpodidae pour les espèces ayant une gouttière et en réservant le terme générique de Paracolpoda Lynn, 1975 in Foissner (34) pour les espèces de colpodes sans gouttière, avec une famille des Paracolpodidae. Bien plus proches des colpodes que de l'ensemble Platyophrya-Woodruffia-Enigmostoma, Bryophrya en est distinct. Une famille Bryophryidae peut donc être maintenue, alors que les trois genres précédents sont à inclure dans une même famille (Platyophryidae) indépendante de celle des Bursariidae. Cyrtolophosis est très nettement éloigné de tous les autres genres ici considérés. La famille des Cyrtolophosiidae devrait être placée dans un ordre (Cyrtolophosida) côtoyant celui des Colpodida, le niveau de similarité 0.87 étant admis comme indiquant l'ordre.

Ces données sont en accord avec le phénogramme établi par Lynn (88) pour Colpoda, Tillina, Bresslaua, Woodruffia en ce qui concerne la séparation d'un groupe C. steini-C. maupasi et l'éloignement de Woodruffia des trois autres genres. Elles permettent, en outre, de confirmer le rapprochement des genres Bryophrya, Platyophrya et Bursaria avec les colpodes en précisant leur degré de similarité. Elles permettent surtout d'isoler Cyrtolophosis plus nettement que ne le laissaient apparaître les classifications antérieures. Enfin, comme on le verra par la suite, les deux ordres: Colpodida et Cyrtolophosida sont à inclure dans une classe Colpodea.

La classification des colpodes devrait donc être ainsi modifiée (Tableau IV) et les diagnoses correspondantes aux groupes maintenant délimités peuvent être ainsi précisées:

Classe Colpodea de Puyt. et al., 1974. Infraciliature somatique caractérisée par l'appariement des cinétosomes et par le développement d'un rideau de fibres transverses postérieures, dirigées vers l'arrière de la cellule. Infraciliature buccale différenciée en deux parties: une droite (parorale) et une gauche (adorale) dont les ébauches se forment, lors de la division, par prolifé-

TABLEAU I. Genres de Ciliés et références considérées pour les caractères pris en compte dans l'analyse.

Groupes	Genres	Références
Acinétiens	Trematosoma	11, 125
Apostomes	Collinia	111
Astomes	Coelophrya	47 ·
Chonotriches	Chilodochona	46, 125
Colpodes	Bresslaua	38, 87, 143
	Bryophrya	48
	Bursaria	33, 43, 89, 109
	Colpoda	34, 35, 82–84, 86, 107
	Cyrtolophosis	27, 34, 94, 96
	Enigmostoma	100
	Platyophrya	28, 34, 58, 119
	Tillina	85, 86, 108
	Woodruffia	35, 44, 81, 117
Cyrtophores	Brooklynella	79, 125
	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	49
Gymnostomes	Alloiozona	
	Coleps Monodinium	129, 130
		129, 131
	Placus	52, 128
	Spathidium	14, 73, 74
****	Tracheloraphis	127
Hétérotriches	Climacostomum	29, 106
	Condylostoma	13
	Geleia	101, 118
	Protocruzia	59, 60, 137
Hypotriches	Euplotes	54, 93, 125, 135, 136, 147
	Gastrostyla	53, 93, 125, 148
	Nyctotherus	2, 93, 125
	Paraurostyla	55, 69, 70, 93, 125
	Plagiotoma	1, 3
	Stylonychia	93, 116, 125
Nassulides	Furgasonia	50, 51, 56
	Nassula	114, 145, 146
	Pseudomicrothorax	32, 62–64, 99, 102, 103,
		104, 144
Oligotriches	Halteria	45, 125
•	Petalotricha	75, 125
Ophryoglènes	Ophryoglena	16, 122
Péniculiens	Disematostoma	24, 133, 134
	Frontonia	24, 133, 134
	Paramecium	5, 24, 30, 61, 65, 71, 72, 133, 134
	Urocantrum	
Péritriches	Urocentrum Trichodina	24, 133, 134 (Maslin et Robetier inédit)
Pleurostomes	Trichodina Loxodes	(Maslin et Bohatier, inédit)
r iem ostoines		113, 125
Dhymchodides	Remanella Sphonophyra	125, 126
Rhynchodides	Sphenophyra	120
Scuticociliés	Conchophthirus	6–9, 124
	Myxophyllum	115
	Parauronema	57, 129, 132
	Proboveria	17, 121
	Colpidium	91
Tétrahyméniens	Glaucoma	95, 102, 103, 105
	Espejoia	26, 37
	Tetrahymena	4, 57, 97, 98, 138, 150
	Turaniella	25, 66
Vestibulifères	Paraisotricha	112
		23

ration des extrémités antérieures de certaines cinéties somatiques. Le cytostome est superficiel ou au fond d'une cavité tapissée par une ciliature périorale. Absence de nasse. Division libre ou sous kyste. Formes édaphiques ou d'eaux douces. Deux

Ordre I. Colpodida de Puyt. et al., 1974. L'infraciliature buccale droite provient d'un champ anarchique issu d'une prolifération soit localisée à une ou plusieurs cinéties somatiques soit

TABLEAU II. Liste des caractères employés dans l'analyse phénétique.

CARACTERES DU CORTEX SOMATIQUE

A) Répartition des cinétosomes:

- 1. Cinétosomes sur toute la surface de la cellule
- 2. Cinétosomes sur des méridiens courts
- 3. Cinétosomes absents sur des plages corticales (absence de certains méridiens)
- 4. Cinétosomes erratiques

B) Groupement de cinétosomes:

- 5. Cinétosomes tous isolés
- 6. Cinétosomes isolés et cinétosomes jumelés
- 7. Cinétosomes jumelés
- 8. Cinétosomes jumelés et cirres
- 9. Cirres seulement

C) Fibres postciliaires:

- 10. Présentes sur tous les cinétosomes
- 11. Présentes sur quelques cinétosomes
- Absentes
- 13. Formant avec l'axe antéro-postérieur du cinétosome un angle de 90°
- 14. Formant avec l'axe antéro-postérieur du cinétosome un angle inférieur à 90°
- 15. Disposées en rideaux parallèles à la membrane plasmique
- 16. Disposées en paquets triangulaires
- 17. Disposées en rideaux perpendiculaires à la membrane plasmique

D) Fibres transverses:

- 18. Présentes sur tous les cinétosomes
- 19. Présentes sur quelques-uns
- 20. Absentes
- 21. Tangentielles au cylindre cinétosomien, orientées vers la gauche transversalement
- Radiales, par rapport au cylindre cinétosomien, orientées vers la gauche transversalement
- 23. Tangentielles par rapport au cylindre cinétosomien, dirigées vers l'arrière
- 24. Radiales par rapport au cylindre cinétosomien, dirigées vers l'arrière
- 25. Tangentielles par rapport au cylindre cinétosomien, dirigées vers l'avant
- 26. Radiales par rapport au cylindre cinétosomien, dirigées vers l'avant
- 27. Disposées en un seul rideau
- 28. Disposées en plus d'un rideau

- 29. Présent sur tous les cinétosomes
- 30. Présent sur quelques cinétosomes
- 31. Absent

F) Sac parasomal:

- 32. Absent
- 33. Un sac parasomal par cinétosome
- 34. Un sac parasomal par groupe de cinétosomes
- 35. Plus d'un sac parasomal par cinétosome
- 36. Plus d'un sac parasomal par groupe de cinétosomes

G) Fibre cinétodesmale:

- 37. Présente sur tous les cinétosomes
- 38. Présente sur quelques cinétosomes
- 39. Absente
- 40. Dirigée vers l'avant
- 41. Transversale à droite
- 42. Transversale à gauche

H) Tractus longitudinaux:

- 43. Microfibrillaires
- 44. Tubulaires, postciliaires
- 45. Tubulaires, transverses
- 46. Absents

TABLEAU II. Continu.

I) Microtubules longitudinaux indépendants des cinétosomes:

- 47. Absents
- 48. Présents

J) Microtubules profonds:

- 49 Absents
- 50. Paracinétosomiens
- 51. Sous-cinétosomiens

K) Périlemme:

- 52. Présent
- 53. Absent

L) Couche alvéolaire:

- 54. Présente
- 55. Absente ou pas décelable
- 56. Alvéolocystes présents
- 57. Alvéolocystes absents

M) Epiplasme:

- 58. Présent
- 59. Absent

N) Ejectosomes:

- 60. Absents
- 61. Mucocystes
- 62. Trichocystes
- 63. Trichocystes en parachute
- 64. Haptocystes
- 65. Toxicystes
- 66. Autres formes

O) Mitochondries:

- 67. Périphériques, de taille normale
- 68. Périphériques géantes
- 69. Dispersées, normales
- 70. Modifiées

CARACTERES DU CORTEX BUCCAL

A) Position de la bouche:

- 71. Bouche apicale
- 72. Ventrale
- 73. Postérieure
- 74. Absente

B) Constitution de la bouche:

- 75. Absence de cavité et de vestibule
- 76. Cavité buccale seule
- 77. Vestibule seul
- 78. Cavité bucco-vestibulaire

C) Infraciliature buccale:

- 79. Absente
- 80. Homogène
- 81. En 2 parties (1 droite + 1 gauche)
- 82. Autres cas

D) Champ cinétosomien buccal droit:

- 83. Absent
- 84. Anarchique
- 85. Ordonné
- 86. Une polystichomonade
- 87. Une monostichomonade
- 88. Une diplocinétie
- 89. Une diplocinétie inversée
- 90. Plus d'une stichodyade
- 91. Une seule stichodyade

E) Champ cinétosomien buccal gauche:

- 92. Absent
- 93. Plusieurs cirro-membranelles séparées
- 94. Mixte (cirro-membranelles séparées + 1 champ)
- 95. Un champ seulement

- 96. Des pavés
- 97. Des peniculus
- 98. Des membranelles
- 99. Des membranoïdes
- 100. Des polycinéties
- 101. Des paramembranelles102. Des hétéromembranelles
- 103. Autres cas

F) Nombre d'organelles adoraux:

- 104. Aucun
- 105. Plus de 3
- 106. 3
- 107. 1

G) Némadesmes:

- 108. Absents
- 109. Présents

H) Stomatogenèse:

- 110. Non autonome télocinétienne
- 111. Non autonome paracinétienne
- 112. Semi-autonome
- 113. Autonome avec scuticus
- 114. Autonome sans scuticus
- 115. Apocinétienne

I) Noyaux:

- 116. Macronoyau homomère sans bande
- 117. Macronoyau homomère avec bande
- 118. Macronoyau hétéromère
- Macronoyau et micronoyau dans la même enveloppe nucléaire
- 120. Dans des enveloppes distinctes

J) Multiplication asexuée:

- 121. Division binaire
- 122. Bourgeonnement

englobant aussi la parorale du tomonte. Ce primordium évolue en formant soit une rangée de paires de cinétosomes à polarité inversée, soit un champ à cinéties régulières, longitudinales, soit un champ à courtes rangées désordonnées, soit une série de stichodyades.

Sous-ordre I. Platyophryina de Puyt. et al., 1979. Les primordiums adoraux restent tous distincts constituant à gauche

TABLEAU III. Classification des genres de colpodes considérés dans la présente étude, selon les propositions de de Puytorac et al., 1983.

Ordre Colpodida

Tillina Bresslaua Colpoda

F. Colpodidae Ehr., 1838——S.O. Colpodina Foissner, 1978

Bryophrya F. Bryophryidae de Puyt. et al., 1979 S.O. Bryophryina de Puyt. et al.,

Platyophrya F. Platyophryidae de Puyt. et al., 1979

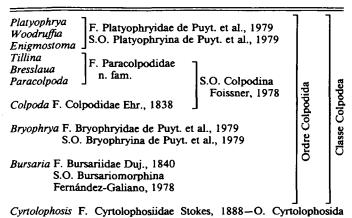
Woodruffia Enigmostoma F. Woodruffiidae Gelei, 1954

S.O. Cyrtolophosidina Foissner,

Cyrtolophosis F. Cyrtolophosiidae Stokes, 1888 | 1970 Bursaria F. Bursariidae Duj., 1840——S.O. Bursariomorphina

Fernández-Galiano, 1978

TABLEAU IV. Classification des colpodes, selon la présente analyse phénétique portant sur 122 caractères.



de l'aire buccale une rangée d'organelles pouvant se prolonger dans la ligne de sécance antérieure, jusqu'au pôle apical. L'organelle paroral est une rangée de paires de cinétosomes à polarité inversée. Micronoyau et macronoyau sont inclus dans la même enveloppe nucléaire externe. La division se fait à l'état libre ou sous kyste, avec ou sans désorganisation de l'infraciliature buccale du tomonte.

Famille Platyophryidae de Puyt. et al., 1979. Caractères du Sous-ordre. Genres *Platyophrya* Kahl, 1926; *Woodruffia* Kahl, 1931; *Enigmostoma* Jankowski, 1975; *Rostrophrya* Njiné, 1979.

Sous-ordre II. Bryophryina de Puyt. et al., 1979. Tous les primordiums adoraux restent distincts ou seulement une partie d'entre eux. Du côté droit, il y a organisation d'un champ de cinéties longitudinales régulièrement alignées. Le micronoyau et le macronoyau sont dans des membranes nucléaires distinctes. La division a lieu sous kyste.

Famille Bryophryidae de Puyt. et al., 1979. Genres Bryophrya Kahl, 1931; Puytoraciella Njiné, 1979.

Sous-ordre Colpodina Foissner, 1978. Infraciliature orale invaginée. Les primordiums adoraux se juxtaposent en un champ buccal gauche formé de cinéties équidistantes. Le primordium droit reste à l'état de courtes rangées de cinétosomes, sans ordre. Micronoyau non inclus dans une enveloppe nucléaire commune avec le macronoyau. Division sous kyste après détorsion du tomonte.

Famille Colpodidae Ehr., 1838. Des cinéties somatiques incluses dans une gouttière ventrale aboutissant à l'ouverture buccale. Des cinéties somatiques vestibulaires. Genre Colpoda O.F.M., 1773.

Famille Paracolpodidae n. fam. Pas de cinéties somatiques resserrées dans une gouttière spiralée et pas de cinéties somatiques (dites prébuccales ou vestibulaires) entraînées dans l'invagination orale. Pas de loge gélatineuse. Genres: Paracolpoda (P. spiralis, P. simulans, . . .); Bresslaua Kahl, 1931; Tillina Grüber, 1879. (Il faut y ajouter peut-être les familles des Maryniidae Poche, 1913 et des Colpidiidae de Puyt. et al. 119.)

Sous-ordre IV. Bursariomorphina Fernández-Galiano, 1978. Infraciliature orale invaginée. Les primordiums adoraux restent distincts en une rangée d'organelles à gauche de l'aire buccale. Le primordium infraciliaire paroral s'organise en une série de stichodyades obliques, parallèles entre elles. Noyaux nettement séparés. Division libre. Enkystement.

Famille Bursariidae Duj., 1840. Genres Bursaria O.F.M., 1773; Bursaridium Lauterborn, 1806; Thylakidium Schewiakoff, 1893.

Ordre Cyrtolophosida n. ord. L'infraciliature buccale gauche se forme à partir de primordiums localisés aux extrémités de certaines cinéties somatiques. Une régression de cinétosomes s'effectue au cours du développement des organelles adoraux dont le nombre se réduit. L'infraciliature buccale droite est une stichodyade séparée de l'infraciliature adorale par des crêtes orales pourvues de microtubules. Au cours de la bipartition, il y a dédifférenciation de l'appareil buccal du tomonte. Micronoyau et macronoyau sont sous une même enveloppe nucléaire externe.

Famille Cyrtolophosiidae Stokes, 1888. Genres Cyrtolophosis Stokes, 1885; Aristerostoma Kahl, 1926; Pseudocyrtolophosis, Foissner, 1980. (La position exacte des Pseudoplatyophrya, classés par de Puyt. et al. (119) dans le sous-ordre des Grossglocknerina Foissner, 1980, si bien caractérisés par le suçoir antérieur, n'a pas été précisée ici.)

Le type d'analyse appliquée aux colpodes a donc été étendu à 47 autres genres de Ciliés qui sont classés dans le Tableau V, selon le cadre proposé par de Puytorac et al. (123).

L'examen des dendrogrammes I et II montre que, la similarité est plus grande entre les Péniculiens (Disematostoma, Frontonia, Paramecium), Furgasonia, ou l'ensemble Pseudomicrothorax-Nassula-Furgasonia et même les Péritriches (Trichodina) qu'avec les Tétrahyméniens et les scuticociliés.

Au vu de cela, il pourrait être justifié d'inclure les Péniculiens dans un ordre, comme l'ont fait Lynn (88), puis Small et Lynn (142) et de les écarter nettement de l'ordre des Hymenostomatida. On notera, cependant, que cet ordre ne devrait pas comprendre les Urocentridae (Urocentrum). En effet, d'après le dendrogramme prenant en compte 122 caractères, aussi bien que d'après celui qui ne concerne que les 70 caractères du cortex somatique, Urocentrum et Turaniella sont très voisins entre eux, proches des Tétrahyméniens, mais fort éloignés des Peniculida. On se rappellera alors que, non seulement le cortex d'Urocentrum a de nombreuses caractéristiques communes avec celui de Turaniella et de Tetrahymena, mais aussi qu'au niveau de l'aire buccale, contrairement aux genres Disematostoma-Frontonia-Paramecium, des sacs parasomaux sont présents entre les rangées d'un même organelle adoral, des némadesmes font défaut, le réticulum microfibrillaire a un agencement original. La cavité buccale, sous-équatoriale n'est pas précédée d'un vestibule. Il y a parfois des mucocystes, alors que les Peniculida ont des trichocystes. L'attention est attirée ainsi sur la stomatogenèse d'Urocentrum dont il y a lieu de reprendre l'étude (Tableau VI).

La diagnose des Peniculida pourrait donc être reprise avec 6 familles.

Ordre Peniculida Fauré-Fremiet in Corliss, 1956. Cinétosomes appariés. Cavité buccale précédée d'une dépression vestibulaire plus ou moins profonde et étalée, uniformément ou partiellement ciliée. Infraciliature buccale différenciée en 3 peniculi et une parorale en stichodyade. Des némadesmes pouvant former une corbeille buccale. Des sutures pré- et postorale. Des trichocystes fusiformes. Stomatogenèse de type bucco-cinétien. Formes d'eaux douces et généralement microphages.

Familles: Frontoniidae, Parameciidae, Clathrostomatidae, Stokesiidae, Neobursariidae, Lembadioniidae.

Il est fondé de maintenir un ordre des Nassulida Jank., 1968 pour les deux sous-ordres: Nassulina Jank., 1967 (Nassula) et Microthoracina Jank., 1967 (Pseudomicrothorax). Furgasonia, tout en étant très proche des Nassulida, doit être inclus dans un ordre distinct. Grain et al. (50, 51) avaient dans cette voie, proposé les Parahymenostomatida. Dans la mesure où Furgasonia apparaît très éloigné des Hymenostomatida, en absence de diagnose par les caractères précédents, il pourrait paraître plus clair de dénommer cet ordre Parapeniculida.

Ordre Nassulida Jank., 1927. Cinétosomes le plus souvent

TABLEAU V. Classification des genres considérés dans la présente étude, selon les propositions de de Puytorac et al., 1974 (--- rappel de taxa sans genre correspondant ici étudié).

Classe Kinetophragminophora de Puyr. et al., 1974				Classe Polyhymenophora Llasse Polyhymenophora Jank., 1967 de Puyt. et al., 1974					ıo							
•			ध	1896 1896	Sous-classe Hype Schewiakoff,											
Sous-classe Gymnostomata Bütschli, 1889		Sous-classe Vestibulifera	de Puyt. et al., 1974	Sup. O. Nassulidea Jank., 1967	Sup. O. Phyllopharyngidea de Puyt. et al., 1974 Sup. O. Suctoridea Clap. et Lachm., 1858 Sup. O. Rhynchodea Ch. et Lw., 1939 Sup. O. Apostomatidea Ch. et Lw., 1928			Sous-classe Hymenostomata Delage et Hérouard, 1896			Sous-classe Peritricha Stein, 1859		Sous-classe Spirotricha Ritechi: 1849			
O. Prostomatida Schewiakoff, 1876	O. Pleurostomatida Schewiakoff, 1896	O. Trichostomatida Bütschli, 1889	O. Colpodida de Puyt. et al., 1974 O. Entodiniomorphida Reichenow in Doffein et Reichenow, 1929 O. Synhymenida de Puyt. et al., 1974	O. Nassulida Jank 1967	O. Cyrtophorida FF. in Corliss, 1956 O. Chonotrichida Wallengren, 1895 O. Suctorida Clap. et Lachm., 1858 O. Rhynchodida Ch. et Lw., 1939 O. Apostomatida Ch. et Lw., 1928		O. Hymenostomatida Delage et Hérouard, 1896		-	O. Scuticociliatida Small, 1967	O. Astomatida Schewiakoff, 1896 O. Peritrichida Stein, 1856		O. Heterotrichida Stein, 1856	O. Hypotrichida Stein, 1859	O. Oligotrichida Bütschli, 1887	
S.O. Archistomatina de Puyt. et al., 1974 S.O. Prostomatina Schewiakoff, 1876				S.O. Nassulina Jank 1967	S.O. Microthoracina Jank., 1967 S.O. Dysteriina Deroux, 1976 S.O. Exogemmina Jank., 1972 S.O. Endogenimina Jank., 1972	S.O. Tetrahymenina F.F. in Corliss. 1956	S.O. Ophryoglenina Canella et Rocchi-Canella, 1965	S.O. Peniculina FF. in Corliss, 1956	S.O. Philasterina Small, 1967	S.O. Pleuronematina F.F. in Corliss. 1956	S.O. Mobilina Kahl, 1933 S.O. Sessilina Kahl, 1933	S.O. Heterotrichina Corliss, 1957	S.O. Clevelandellina de Puyt. et Grain. 1976 S.O. Plagiotomina Albaret. 1974 S.O. Armophorina Jank., 1964 S.O. Coliphorina Jank., 1967 S.O. Licnophorina Corliss. 1957	S.O. Stichotrichina F.F., 1961 S.O. Sporadotrichina F.F., 1961	J. S.O. Oligotrichina Bütschli, 1887 S.O. Tintinnina Kofoïd et Campbell, 1929	incertae sedis
Alloiozona Monodinium Coleps Spathidium Placus	Loxodes Remanella	Trimyema Paraisotricha	Colpoda. etc.	Furgasonia Nassula	Pseudomicrothorax Brooktynella Chilodochona Trematosoma Sphenophrya Collinia	Espejoia Colpidium Glaucoma Turaniella	Ophryoglena	Paramecium Frontonia Urocentrum	Parauronema	Proboveria Conchophthirus Myxophyllum	Coelophrya Trichodina	Condylostoma Climacostomum	Nyctotherus Plagiotoma	Paraurostyla Stylonychia Gastrostyla	Euplotes Halteria Petalotricha	Tracheloraphis Trachelonema Protocruzia Geleia

TABLEAU VI. Classification des genres considérés dans la présente étude, selon les résultats de l'analyse phénétique portant sur 122 caractères.

				
			O. Colpodida	Classe
.	٦		O. Cyrtolophosida	J Colpodea
Frontonia Disematostoma	Frontoniidae		O. Peniculida	1
Paramecium	Parameciidae		Jo. remembra	
Pseudomicrothorax Nassula	Leptopharyngidae Nassulidae	S.O. Microthoracina S.O. Nassulina	O. Nassulida	S. Classe Hypostomia
Furgasonia			O. Parahymeno- stomatida	Classe Hyposto-
Trichodina			O. Peritrichida	S. Classe mea Peritrichia
Paraurostyla	Urostylidae]	_	
Stylonychia Euplotes	Oxytrichidae Euplotidae	S.O. Hypotrichina		or .
Plagiotoma Gastrostyla	Plagiotomidae	S.O. Plagiotomina S.O. Gastrostylina (?)	O. Hypotrichida	S. Classe Hypotrichia Classe S. Classe Heterotrichia Classe Spirotrichea Spirotrichea Spirotrichea
Nyctotherus Climacostomum	Nyctotheridae Climacostomatidae	י	O. Clevelandellida	a l
Condylostoma	Condylostomatidae]	Classe E
Protocruzia Geleia	Protocruziidae Geleiidae	S.O. Protocruziina S.O. Protoheterotrichina	O. Heterotrichida	S. Classe Spirotrichea $\frac{\pi}{2}$ Heterotri-
Halteria Petalotricha	Halteriidae	S.O. Oligotrichina	O. Oligotrichida	chia do
<i>Генионнени</i>	Cyttarocyclididae	S.O. Tintinnina	J ,	S. Classe Oligotrichia
Colpidium	7	_		-
Glaucoma Tetrahymena	Tetrahymenidae	S.O. Tetrahymenina	٦	
Espejoia	J	S.O. Tetranymenina	,	
Ophryoglena	Ophryoglenidae	S.O. Ophryoglenina	O. Hymenostomatida	S. Classe
Urocentrum Turaniella	Urocentridae Turaniellidae	S.O. Turaniellina		Hymeno-
Collinia	Collinidae	_	O. Apostomatida	stomia
Parauronema	Uronematidae	s.o.		Classe
Proboveria	Ancistridae			Hymeno- stomea
Conchophthirus Myxophyllum	Conchophthiridae Thigmophryidae	S.O. S.O.	O. Scuticociliatida	S. Classe Scuticociliatia
Trachelonema Tracheloraphis		S.O. S.O.	O. Karyorelictida	Classe Sub-
Loxodes		S.O.]	Karyo- Karyorelic-
Remanella		S.O.	O. Pleurostomatida	_ renctea _ tophora
Chilodochona Brooklynella	Chilodochonidae Hartmannulidae	S.O. Dysteriina	O. Cyrtophorida	Classe
Trematosoma	Acinetidae	S.O. Endogenina	O. Suctorida	Phyllo-
Sphenophrya	Sphenophryidae	_	O. Rhynchodida	pharyngea
Alloiozona Paraisotricha	Buetschliidae Paraisotrichidae	S.O. Archistomatina S.O. Trichostomatina	O. Archistomatida	Subphylum
Trimyema	Trimyemidae	S.O. Trimyemina	O. Trimyemida	S. Classe Kineto-phrag-
Placus	,	S.O. Placusina]	Gymnosto- mia phrag- minophora
Coleps	Colepidae	S.O. Prostomatina	O. Prostomatida	Classe
Monodinium Spathidium	Didiniidae Spathiidae	S.O. Haptorina S.O.	O Spothidiida	Gymno-
Spainiaium Coelophrya	Spatniidae Hoplitophryidae	3. U .	O. Spathidiida	S. Classe stomea J Astomia
	- <u>-</u>			ך אַזוווואַטיבע ר

isolés, avec deux cartwheels ou un cartwheel réduit. Fibres transverses réduites ou absentes. Des alvéolocystes. Une suture préorale avec asymétrie de deux champs infraciliaires (droite et gauche). Un organelle paroral de type stichodyade. Une frange hypostomienne d'organelles plus ou moins développée ou réduite à quelques éléments dans un atrium. Une nasse. Des fibrocystes. Stomatogenèse semi-autonome (?). Formes édaphiques, d'eaux douces ou marines. Deux sous-ordres.

Sous-ordre Nassulina Jank., 1967.

Sous-ordre Microthoracina Jank., 1967.

Ordre Parahymenostomatida Grain et al., 1976. Cinétosomes le plus souvent isolés, avec un cartwheel très étendu. Fibres transverses réduites ou absentes. Des alvéolocystes. Un organelle paroral de type stichodyade. Trois organelles ciliaires adoraux de type peniculus mais orientés transversalement. Des mucocystes. Stomatogenèse semi-autonome.

Famille Furgasoniidae Corliss, 1979.

La séparation des Nassulida des Kinetophragmophora et leur rapprochement avec les Peniculida est en accord avec les résultats de Lynn (88), les propositions de Small et Lynn (142), et celle d'Eisler et Bardele (31). Mais il faut surtout remarquer la similarité proche, indiquée par les deux dendrogrammes entre Peniculida-Nassulida-Parahymenostomatida et les Peritrichida jusqu'alors considérés généralement, en raison de leur structure buccale (80) et de leur stomatogenèse, comme voisine des Scuticociliatida. On notera, cependant, que c'est essentiellement l'homologation de la cinétie germinale des Péritriches à une scuticocinétie de Scuticociliés qui conduit à rapprocher les Péritriches de ces derniers et que les organelles adoraux des Péritriches ne sont pas plus des membranoïdes que des péniculi, mais des polycinéties dont l'équipement en fibres associées est différent au niveau des segments externe (péristomien) et interne (infundibulum) de ces organelles. On remarquera alors que les particules intramembranaires à l'extrémité proximale des cils des Péritriches ne sont pas des plaques ciliaires, mais des doubles rangées de granulations (10), comme chez Pseudomicrothorax, éparses cependant et non juxtaposées. On rappellera aussi que des caractères communs avaient été relevés aussi (114) entre Nassulida, Parahymenostomatida et Scuticociliatida. Peniculida, Nassulida, Parahymenostomatida constitueraient une sousclasse Hypostomia côtoyant la sous-classe des Peritrichia dans une même classe des Hypostomea, proche de celle des Colpodea (Tableau VI). Par l'inclusion des Péritriches, les Hypostomea diffèrent notablement des Nassophorea de Small et Lynn (1981).

Des diagnoses provisoires pourraient être ainsi établies:

Classe Hypostomea n. cl. Infraciliature somatique formé de cinétosomes isolés ou appariés, avec systèmes fibrillaires annexes complets ou réduits. Infraciliature buccale différenciée en deux parties dont la droite (organelle paroral) est organisée en une stichodyade. Une frange hypostomienne d'organelles pouvant se réduire à quelques éléments de type péniculus. Armature pharyngienne en nasse, en corbeille ou absente. Stomatogenèse complexe semi-autonome ou autonome (bucco-cinétienne). Formes édaphiques, d'eaux douces ou marines. Deux sousclasses:

Sous-classe Hypostomia Schewiakoff, 1896. Corps uniformément cilié. Cinétosomes isolés ou appariés de structure classique ou originale, avec tous les dérivés tangentiels ou avec fibres transverses réduites. Une frange hypostomienne différenciée en organelles individualisés dont le nombre peut descendre à trois, dans une cavité buccale, parfois précédée d'un vestibule. Une nasse ou une corbeille. Stomatogenèse semi-autonome ou autonome. Formes libres, non coloniales.

Sous-classe Peritrichia Stein, 1859. Corps à ciliature réduite (frange trochale). Cinétosomes isolés ou appariés de structure classique, avec, le plus souvent, absence des systèmes fibrillaires annexes. Trois organelles adoraux de type polycinéties, de taille inégales. Une cinétie germinale. Stomatogenése autonome. Absence de nasse. Formes mobiles ou fixées soit en permanence soit temporairement (scopula-pédoncule-squelette aboral). Colonies.

Dans les deux dendrogrammes on retrouve les trois ordres classiques de Spirotriches (Hypotriches, Hétérotriches, Oligotriches) avec un 4ème ordre, celui des Clevelandellida, pour les formes de type Nyctothères.

Chez les Oligotrichida, les deux sous-ordres habituellement reconnus: Oligotrichina (*Halteria*) et Tintinnina (*Petalotricha*) sont apparents.

Chez les Heterotrichida, à côté des Heterotrichina (Climacostomum, Condylostoma) se juxtaposent Protocruzia, qui doit être inclus dans un sous-ordre (Protocruziina) et les Geleidae (Geleia) qui sont également à placer dans un sous-ordre (Protocruzia). Les conclusions sur Protocruzia de Grolière

et al. (59) sont ainsi confirmées, de même que celles de Nouzarède (101) sur Geleia.

Les Plagiotomina se situent dans les Hypotrichida et non pas dans les Heterotrichida, comme il est pourtant généralement admis. Cette position, conforme à celle proposée par Small et Lynn (142) est un argument en faveur des thèses de Fleury et Fryd-Versavel (36).

Les genres Paraurostyla (Stichotrichina selon la classification de Fauré-Fremiet) et Stylonychia (Sporadotrichina) étant plus proches entre eux qu'ils ne le sont d'Euplotes (Sporadotrichina), tout en étant éloignés de Gastrostyla (Sporadotrichina), il apparaît que la distinction de deux sous-ordres: Stichotrichina et Sporadotrichina est très artificielle. La reconnaissance de familles distinctes: Urostylidae (Paraurostyla), Oxytrichidae (Stylonychia), Euplotidae (Euplotes), comme l'a proposé Borror (15) paraît plus exacte. Mais il faudrait alors dissocier Gastrostyla et l'inclure dans un groupe de rang égal à Plagiotomina. Cela mérite d'autres données.

La dissociation des Spirotriches en deux classes (Spirotrichea, Nassophorea) appartenant elles-mêmes à deux subphylums différents (Postciliodesmatophora et Cyrtophorira) comme l'ont admis Small et Lynn (142) ne trouve pas ici confirmation. Les Spirotriches forment une seule classe avec trois sous-classes: Hypotrichia, Heterotrichia, Oligotrichia.

Sous-classe Hypotrichia Stein, 1859. Cinétosomes appariés ou groupés en cirres. Important système cortical de microtubules sous-pelliculaires. Infraciliature parorale organisée en stichomonade, diplostichomonade, ou polystichomonade. Les organelles adoraux sont des hétéromembranelles ou des paramembranelles. Stomatogenèse paracinétienne ou apocinétienne. Deux ordres:

Ordre Hypotrichida Stein, 1859. Ciliature somatique organisée en cirres uniformément répartis ou localisés sur une face (ventrale). Ciliature parorale en stichomonade, diplostichomonade, ou polystichomonade. Infraciliature adorale en paramembranelles. Stomatogenèse paracinétienne ou apocinétienne. Macronoyau avec ou sans bandes de réorganisation.

Des sous-ordres dont ceux des Hypotrichina et Gastrostylina (?); il est prématuré de donner une diagnose, sauf pour les Plagiotomina.

Sous-ordre Plagiotomina Albaret, 1974. Cirres uniformément répartis sur les deux faces latérales aplaties du corps. Pas de mucocystes. Une diplostichomonade.

Stomatogenèse paracinétienne. Macronoyau sans bande de réorganisation, sans caryophore. Parasites d'invertébrés.

Famille Plagiotomidae Bütschli, 1887.

Ordre Clevelandellida de Puytorac et Grain, 1976. Cinétosomes appariés dont le cinétosome postérieur porteur d'une fibre catétodesmale dirigée vers la gauche. Nombreux mucocystes. Ciliature parorale en diplostichomonade. Infraciliature adorale en hétéromembranelles.

Stomatogenèse paracinétienne faisant intervenir un grand nombre de cinéties somatiques. Un caryophore. Parasites d'invertébrés et de vertébrés inférieurs.

Sous-classe Heterotrichia Stein, 1859. Ciliature somatique généralement uniforme, parfois réduite. Cinétosomes appariés, avec le cinétosome postérieur cilifère ou non, porteur d'une fibre catétodesmale dirigée vers la droite. Important développement des fibres postciliaires en faisceaux le long des cinéties. Réduction des fibres cinétodesmales. Présence fréquente de vésicules pigmentaires, mucocystes, myonèmes. Organelle paroral en stichomonade, double rangée de cinétosomes, diplo- ou polystichomonade ou champ ciliaire (?). Frange adorale de paramembranelles. Habitats très variés.

Stomatogenèse paracinétienne ou plus complexe. Nombre d'ordres à préciser.

Ordre Heterotrichida Stein, 1859. Caractères de la sous-classe.

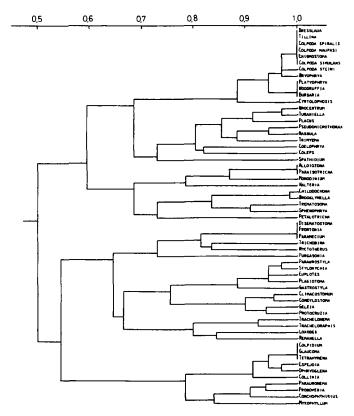


Fig. 1. Phénogramme de 59 genres ou espèces de Ciliés du tableau I, basé sur les 70 caractères du cortex somatique du tableau II. Similarité calculée par le coefficient de simple concordance. Groupement agglomératif à liens complets.

Plusieurs sous-ordres encore non précisés dont Sous-ordre Heterotrichina (dont la diagnose ne peut encore être donnée).

Sous-ordre Protocruziina n. s.-ord. Organelle paroral formé d'une succession de cinétosomes jumelés, cilifères. Macronoyau oligoténique, en plusieurs masses. Stomatogenèse complexe avec un primordium formé à partir de cinétosomes résiduels et un autre à partir d'une cinétie stomatogène.

Famille Protocruziidae n. fam.

Sous-ordre Protoheterotrichina Nouzarède, 1976. Infraciliature buccale essentiellement constitué de champs d'inégale importance selon les espèces. Macronoyaux (deux le plus souvent) pauvres en ADN. Stomatogenèse non observée. Ciliés mésopsammiques de grande taille.

Famille Geleiidae Kahl.

La similarité entre Spirotriches et Karyorelictia est loin d'être aussi grande que celle admise par Gerassimova et Seravin (42, 139) ainsi que par Small et Lynn (142). La notion de monophylétisme pour les Ciliés porteurs de postciliodesmes pourrait ne pas être valable et devra être réévaluée par des méthodes cladistiques. Le postulat de conservatisme ultrastructural du cortex devrait admettre des limites. Cette idée sera discutée ultérieurement dans une analyse phylogénétique.

Colpidium, Tetrahymena, Glaucoma sont plus proches entre eux qu'ils ne le sont d'Espejoia qui devrait être inclus alors dans une famille distincte. On retrouve les deux sous-ordres Tetrahymenina et Ophryoglenina des Hymenostomatida de Lynn (88) mais la famille des Turaniellidae créée par Didier devrait ètre élevée dans un sous-ordre distinct (Turaniellina) qui inclurait aussi les Urocentridae. L'étude des seuls caractères somatiques (dendrogramme I) donne pour ce groupe des rapports très dif-

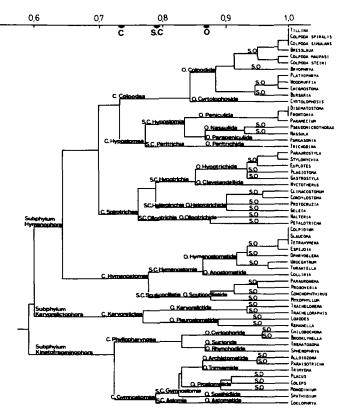


Fig. 2. Phénogramme de 59 genres ou espèces de Ciliés du tableau I, basé sur les 122 caractères du cortex somatique, du cortex buccal, de la stomatogenèse de l'appareil nucléaire, de la division, du tableau II. Similarité calculée par le coefficient de simple concordance. Groupement agglomératif à liens complets.

férents de la considération supplémentaire de caractères (dendrogramme II).

On retiendra surtout la similarité étroite entre Hymenostomatida et Apostomatida qui seraient à placer dans une même sous-classe Hymenostomia, selon les dendrogrammes. Cela confirme les propositions de Small et Lynn (142) réunissant Apostomes, Hyménostomes (Tétrahyméniens), et Scuticociliés dans la même classe des Oligohymenophorea mais va à l'encontre du rapprochement fait par divers auteurs entre Apostomes et cyrtophores. Là encore ce rapprochement des Apostomes avec les Hymenostomatida demande à être revu pour être confirmé.

Scuticociliatia et Hymenostomia appartiennent à une même classe: Hymenostomea.

Parauronema et Proboveria sont plus proches entre eux (même sous-ordre) que ne l'est Proboveria de Myxophyllum (sous-ordre distinct) et de Conchophthirus (autre sous-ordre). La distinction Philasterina-Pleuronematina-Thigmotrichina (22) semble donc mal adaptée à la classification des Scuticociliatidés, pour lesquels divers sous-ordres seraient à considérer tels que Thigmophryina (Myxophyllum), Conchophthirina (Conchophthirius), Scuticociliatina (Parauronema, Proboveria).

L'idée de Corliss (18) de créer un ordre particulier des Karyorelictida pour les Trachelocercidae, Loxodidae, Geleiidae, en raison des particularités de leur appareil nucléaire trouve ici un appui de taille, au moins en ce qui concerne les deux premières familles. Ce groupe doit même être élevé au rang de classe (Karyorelictea) comme l'ont fait Small et Lynn (142).

Sont à y distinguer deux ordres: le ler (Karyorelictida) avec deux sous-ordres pour Tracheloraphis et Trachelonema respectivement, le 2ème (Pleurostomatida) avec deux sous-ordres également pour Loxodes et Remanella.

Brooklynella et Chilodochona apparaissent avec un grand degré de similarité sur les dendrogrammes, au point d'appartenir à un même ordre (Cyrtophorida). Dans cette analyse phénétique, des caractères tels qu'absence de nasse, bourgeonnement chez les Chonotriches n'ont que peu de valeur discriminante. Il ne paraît pas justifié ici de voir dans les Chonotriches l'équivalent d'une sous-classe, quels que soient le nombre des espèces et la large distribution du groupe comme épibiontes. Suctorida et Rhynchodida sont très proches entre eux, d'une part, comme il est généralement admis et côtoyent les Cyrtophorida dans la classe des Phyllopharyngea.

Classe Phyllopharyngea de Puyt. et al., 1974. Réduction de la ciliature somatique: différenciation d'un cortex tectal (dorsal). Cinétosomes isolés avec, en position des fibres transverses, un tractus court et dense; fibre cinétodesmale d'abord dirigée perpendiculairement à la direction des cinéties; microtubules souscinétiens. Soit un pharynx feuilleté soit des tentacules ou un suçoir dont l'organisation microtubulaire rappelle celle d'un tel pharynx. Macronoyau le plus souvent hétéromère.

Fixation temporaire ou permanente par thigmotactisme, sécrétion glandulaire ou suçoir. Reproduction asexuée par bipartition ou bourgeonnement.

Ordre Cyrtophorida F.-F. in Corliss, 1956. Une infraciliature péricytostomienne constituée de une à trois rangées de cinétosomes appariés. Ciliature somatique réduite à la face ventrale. Deux sous-ordres.

Sous-ordre Cyrtophorina F.-F. in Corliss, 1956. Infraciliature péricytostomienne typiquement constituée de trois rangées de cinétosomes appariés et toujours issues des premières cinéties à gauche du méridien stomatogène, avant d'être mises en place par un déplacement de gauche à droite. Des némadesmes péripharyngiens. Reproduction asexuée par bipartition.

Sous-ordre Chonotrichina Wallengren, 1895. Infraciliature péricytostomienne pouvant être réduite à une seule rangée ciliaire différenciée. Pas de némadesmes. Fixation permanente du tropho-tomonte par un pédoncule, allant de pair avec le déplacement de la face ventrale en position apicale. Reproduction asexuée par bourgeonnement.

Ordre Suctorida Clap. et Lachm., 1858. Disparition presque complète de la ciliature chez le tropho-tomonte immobile et le plus souvent fixé. Pas de cytostome, ni cytopharynx, remplacés par des tentacules suceurs avec haptocystes. Reproduction asexuée par bourgeonnement simple ou multiple. Formes libres, commensales, ou parasites.

Ordre Rhynchodida Ch. et Lw., 1939. Ciliature somatique réduite, plus ou moins distincte d'une ciliature thigmotactique. Fixation du tropho-tomonte par un suçoir antérieur avec des toxicystes. Macronoyau homomère. Division simple ou bourgeonnement; généralement commensaux d'invertébrés marins ou d'eaux douces, surtout de mollusques.

Tout en notant les différences de position de *Trimyema* dans les deux dendrogrammes, on constate que *Paraisotricha* a un degré de similarité plus grand avec *Alloiozona* qu'avec *Trimyema*. Le caractère invagination précytostomienne (vestibulaire) n'est donc pas aussi discriminant qu'il a été généralement admis. Une invagination de ce type a, en effet, pu être réalisée dans des lignées très différentes.

Selon le dendrogramme II, Archistomatina (Alloiozona) et Trichostomatina (Paraisotricha) appartiennent à un même ordre Archistomatida distinct de celui des Trimyemida (Trimyema). Cet ordre est proche de celui des Prostomatida dans lequel Coleps (Prostomatina), Monodinium (Haptorina), et Placus (Placina) sont dans trois sous-ordres différents. Spathidium devrait être inclus dans un ordre particulier (Spathidiida). Une même sous-classe Gymnostomia réunit ces trois ordres. Tout cela né-

cessite de nouvelles données pour confirmation avec d'autres méthodes.

On retiendra surtout l'isolement de Coelophrya (Astomatida) dans une sous-classe Astomia de la classe des Gymnostomea. Les Astomes paraissent ainsi très éloignés des groupes dont on les avait jusqu'alors rapprochés (Scuticociliés-Hyménostomes). Cela tient peut-être à une grande ancienneté de l'astomie dans cette lignée. Les nombreuses particules intermembranaires des cils y sont d'ailleurs dans une disposition très originale (10). Les cinétosomes de certains Hoplitophryidae n'ont pas la structure ennéanème (47). Le cartwheel réduit à la zone médiane du cinétosome n'a que quatre triplets (n° 3, 4, 7, 8) plus cinq doublets (n° 1, 2, 5, 6, 9). Font défaut les fibres postciliaires normalement juxtaposées au triplet 9. Les fibres cinétodesmales, par contre, sont hyperdéveloppées en baguettes squelettiques.

Les sept classes mises en évidences par la présente analyse peuvent être réparties en trois sub-phylums: Kinetophragminophora, Karyorelictophora, Hymenophora.

CONCLUSIONS

Après avoir pris connaissance des résultats que nous avons obtenus ici, résumés dans le Tableau VI, il nous faut rappeler que l'analyse a porté sur un grand nombre de caractères ayant un même poids, sans qu'on ait admis d'hypothèses de base quant aux mécanismes d'évolution de ces caractères. Cette analyse ne donne donc qu'une classification rapprochant des ensembles de ressemblances dont la séparation ne correspond pas forcément à la séparation phylétique. Or, la même méthode peut être employée pour des études de phylogenèse si on postule justement certaines hypothèses. Ce travail devra être un complément nécessaire à la présente étude pour tirer des conclusions et des remarques plus étayées. De même faudra-t-il étendre l'analyse à d'autres espèces. Le présent travail soulève des questions qui seront donc reprises, avec une discussion élargie, dans un prochain exposé des résultats obtenus par application de différentes méthodes cladistiques.

OUVRAGES CITES

- 1. Albaret, J. L. 1973. Observations sur *Plagiotoma lumbrici* Dujardin (Cilié Hétérotriche) et sa morphogenèse. *Protistologica*, 9: 81-86.
- 2. 1975. Etude systématique et cytologique sur les Ciliés Hétérotriches endocommensaux. Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. Sér. A 1 Zool., 89: 1-114.
- 3. Albaret, J. L. & Grain, J. 1973. L'ultrastructure de *Plagiotoma lumbrici* Dujardin (Cilié Hétérotriche). *Protistologica*, 9: 221-234.
- 4. Allen, R. D. 1967. Fine structure, reconstruction and possible functions of components of the cortex of *Tetrahymena pyriformis*. J. *Protozool.*, 14: 553-651.
- 5. —— 1971. Fine structure of membranous and microfibrillar systems in the cortex of *Paramecium caudatum*. J. Cell Biol., 49: 1-20.
- 6. Antipa, G. 1971. Structure differentiation in the somatic cortex of a ciliated protozoan *Conchophthirus curtus* Engelman, 1862. *Protistologica*, 7: 471-501.
- 7. Antipa, G. & Hatzidimitriou, G. 1981. Morphogenesis in *Conchophthirus curtus*: a study of the morphological events associated with binary fission. *J. Protozool.*, 28: 206-214.
- 8. Antipa, G. & Small, E. 1969. The buccal structure of Conchoph-thirus and its morphogenesis. J. Protozool., 16(Suppl.): 6.
- 9. ——— 1971. A redescription of Conchophthirus curtus Engelman, 1862 (Protozoa, Ciliatea). J. Protozool., 18: 491-503.
- 10. Bardele, C. 1981. Functional and phylogenetic aspects of the ciliary membrane: a comparative freeze-fracture study. *BioSystems*, 14: 403-421
- 11. Batisse, A. 1973. Premières observations sur l'ultrastructure de *Trematosoma bocqueti* (Guilcher), Batisse (Ciliata, Suctorida). *Protistologica*, 5: 477-496.
- 12. Berger, J. & Hatzidimitriou, G. 1978. Multivariate morphometric analyses of demic variation in *Ancistrum mytili* (Ciliophora: Scuticociliatida) commensal in two mytilid pelecypods. *Protistologica*, 14: 133-154.

- 13. Bohatier, J. 1978. Morphologie ultrastructurale de Condylostoma magnum, Cilié Polyhymenophora. Protistologica, 14: 433-451.
- 14. Bohatier, J., Iftode, F., Didier, P. & Fryd-Versavel, G. 1978. Sur l'ultrastructure des genres *Spathidium* et *Bryophyllum*, Ciliés Kinetophragmophora (de Puyt. et al., 1974). *Protistologica*, 14: 189-200.

15. Borror, A. C. 1972. Revision of the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa). J. Protozool., 19: 1-23.

- 16. Canella, M. F. & Rocchi-Canella, I. 1976. Biologie des Ophryoglenina (Ciliés Hyménostomes histophages). *Ann. Univ. Ferrara Sez. III*, 8: 1–150.
- 17. Chatton, E. & Lwoff, A. 1936. La division et la continuité du cinétome chez l'Ancistrumidé *Proboveria loripedis* ng. nsp. de *Loripes lacteus*. Arch. Zool. exp. Gén., 78: 84-91.
- 18. Corliss, J. O. 1974. The changing world of ciliate systematics: historical analysis of past efforts and a newly proposed phylogenetic scheme of classification of the protistan phylum Ciliophora. Syst. Zool., 23: 91-138.
- 19. ——— 1975. Taxonomic characterization of the suprafamilial groups in a revision of recently proposed schemes of classification for the phylum Ciliophora. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 94: 224–267.
- 20. ——— 1976. On lumpers and splitters of higher taxa in ciliate systematics. Trans. Am. Microsc. Soc., 95: 430-442.
- 21. —— 1977. Annotated assignment of families and genera to the orders and classes currently comprising the Corlissian scheme of higher classification for the phylum Ciliophora. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 96: 104-140.
- 22. —— 1979. The Ciliated Protozoa. Characterization, Classification and Guide to the Literature. 2nd ed. Pergamon Press, New York, 455 pp.
- 23. Detcheva, R., Puytorac, P. de & Grolière, C. A. 1981. Some ultrastructural characteristics of the polysaprobic ciliate *Trimyema compressum*. Trans. Am. Microsc. Soc., 100: 65-73.
- 24. Didier, P. 1970. Contribution à l'étude comparée des ultrastructures corticales et buccales des Ciliés Hyménostomes Péniculiens. *Ann. Stn. Biol. Besse-en-Chandesse*, 53: 1-274.
- 25. Didier, P., Iftode, F. & Versavel, G. 1970. Morphologie, morphogenèse de bipartition et ultrastructure de *Turaniella vitrea* Brodsky (Cilié Hyménostome Péniculien). II. Aspects de l'ultrastructure de *Turaniella vitrea* Brodsky. *Protistologica*, 6: 21-29.
- 26. Didier, P., Fryd-Versavel, G., Iftode, F. & Wilbert, N. 1977. Caractéristiques ultrastructurales du cortex et des membranelles du Cilié Espejoia mucicola (Oligohymenophora Hymenostomata Tetrahymenina). J. Protozool., 24: 109-121.
- 27. Didier, P., Puytorac, P. de, Wilbert, N. & Detcheva, R. 1980. A propos d'observations sur l'ultrastructure du Cilié Cyrtolophosis mucicola Stokes, 1885. J. Protozool., 27: 72-79.
- 28. Dragesco, J., Fryd-Versavel, G., Iftode, F. & Didier, P. 1977. Le Cilié *Platyophrya spumacola* Kahl, 1926. Morphologie, stomatogenèse et ultrastructure. *Protistologica*, 13: 419-434.
- 29. Dubouchet, C. F., Peck, R. K. & de Haller, G. 1979. Morphogenesis in the heterotrich ciliate *Climacostomum virens*. I. Oral development during cell division. *J. Protozool.*, 26: 218-226.
- 30. Ehret, C. F. & McArdle, E. W. 1974. The structure of *Paramecium* as viewed from its constituent levels of organization, in Van Wagtendonk, W. J., ed., Paramecium. A Current Survey, Elsevier, London, pp. 263-338.
- 31. Eisler, K. & Bardele, C. 1983. The alveolocystis of the Nassulida: ultrastructure and some phylogenetic considerations. *Protistologica*, 19: 95-102.
- 32. Fauré-Fremiet, E. & André, J. 1967. Etude au microscope électronique du Cilié *Pseudomicrothorax dubius* Maupas. *J. Protozool.*, 14: 464–473.
- 33. Fernández-Galiano, D. 1979. Transfer of the widely known "spirotrich" ciliate *Bursaria truncatella* O.F.M. to the Vestibulifera as a separate order there, the Bursariomorphida. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 98: 447-454.
- 34. Foissner, W. 1978. Das Silberliniensystem und die Infraciliatur der Gattungen *Platyophrya* Kahl, 1926, *Cyrtolophosis* Stokes, 1885 und *Colpoda* O.F.M., 1786. Ein Beitrag zur Systematik der Colpodida (Ciliata, Vestibulifera). *Acta Protozool.*, 17: 215–231.
- 35. —— 1980. Taxonomische Studien über die Ciliaten des Grossglocknergebertes (Hohe Tauern, Osterreich). VI. Familien Woodrufiidae, Colpodidae und Marynidae. *Acta Protozool.*, 14: 29-50.
 - 36. Fleury, A. & Fryd-Versavel, G. 1981. Données nouvelles sur

- quelques processus morphogénétiques chez les Hypotriches, notamment le genre Euplotes: leur contribution à l'approche évolutionniste du problème ou la régulation de l'activité morphogénétique chez les Ciliés. J. Protozool., 28: 283-291.
- 37. Fryd-Versavel, G., Iftode, F. & Wilbert, N. 1974. Le genre Espejoia Burger, 1908: morphologie et morphogenèse dans 2 espèces: E. mucicola Pénard 1922 et E. culex Smith 1897. Protistologica, 10: 301-309.
- 38. García-Rodríguez, T., Pérez-Paniagua, F. & Pérez-Silva, J. 1981. Morphogenèse de division et ultrastructures corticale et buccale chez *Bresslaua vorax* Kahl (Cilié Colpodidae). *Protistologica*, 17: 533-542.
- 39. Gates, M. A. 1978a. Morphometric variation in the hypotrich ciliate genus *Euplotes. J. Protozool.*, 25: 338-350.
- 40. ——— 1978b. An essay on the principles of ciliate systematics. Trans. Am. Microsc. Soc., 97: 221-235.
- 41. Gates, M. A. & Berger, J. 1976. Morphometric inseparability of *Paramecium primaurelia* and *P. pentaurelia*. Trans. Am. Microsc. Soc., 95: 507-514.
- 42. Gerassimova, Z. P. & Seravin, L. N. 1976. Ectoplasmic fibrillar system of Infusoria and its role for the understanding of their phylogeny. Zool. Zh., 55: 645-656. (en russe)
- 43. Gerassimova, Z. P., Sergejeva, G. I. & Seravin, L. N. 1979. Ciliary and fibrillar structures of the ciliate *Bursaria truncatella* and its systematic position. *Acta Protozool.*, 18: 355-370.
- 44. Golder, T. A. & Lynn, D. H. 1980. Woodruffia metabolica: the systematic implications of its somatic and oral structures. J. Protozool., 27: 160-169.
- 45. Grain, J. 1972. Etude structurale d'Halteria grandinella O.F.M. (Cilié Oligotriche) et considérations phylogénétiques. Protistologica, 8: 179-197.
- 46. Grain, J. & Batisse, A. 1974. Etude ultrastructurale du Cilié Chonotriche *Chilodochona* quennerstedti Wallengren, 1895. I. Cortex et structures buccales. *J. Protozool.*, 21: 95-111.
- 47. Grain, J. & Puytorac, P. de. 1974. Particularités ultrastructurales des cinétosomes et de leurs annexes fibrillaires chez certains Ciliés Astomes Hoplitophryidae. J. Microsc. (Paris), 19: 231-240.
- 48. Grain, J., Iftode, F. & Fryd-Versavel, G. 1982. Etude des infraciliature somatique et buccale de *Bryophrya bavariensis* et considérations systématiques. *Protistologica*, 15: 581-595.
- 49. Grain, J., Puytorac, P. de & Bohatier, J. 1973. Essai de systématique de Ciliés Gymnostomes fondé sur les caractéristiques de l'infraciliature circumorale. C. R. Acad. Sci. (Paris), 277: 69-72.
- 50. Grain, J., Didier, P., Peck, R. K. & Rodrigues de Santa Rosa, M. 1978. Etude ultrastructurale et position systématique des Ciliés du genre *Cyclogramma* Perty, 1852. *Protistologica*, 14: 225-240.
- 51. Grain, J., Peck, R. K., Didier, P. & Rodrigues de Santa Rosa, M. 1976. Importance de la microscopie électronique dans les études de systématique chez les Unicellulaires; un exemple: les Ciliés du genre Cyclogramma. C. R. Acad. Sci. (Paris), 282: 735-738.
- 52. Grain, J., Puytorac, P. de, Detcheva, R., Grolière, C. A., Iftode, F. & Fryd-Versavel, G. 1978. Etude ultrastructurale du Cilié Kinetophragmophora: *Placus striatus* Cohn, 1866. *Protistologica*, 14: 391-404
- 53. Grim, J. N. 1967. Ultrastructure of pellicular and ciliary structures of Euplotes eurystomus. J. Protozool., 14: 625-633.
- 54. —— 1972. Fine structure of the surface and infraciliature of Gastrostyla steinii. J. Protozool., 19: 113-128.
- 55. Grimes, G. W. & L'Hernault, S. W. 1978. The structure and morphogenesis of the ventral ciliature in *Parurostyla hymenophora*. J. *Protozool.*, 25: 65-74.
- 56. Grolière, C. A. 1974a. La stomatogenèse du Cilié Cyrtophorina Cyclogramma protectissima Pénard, 1922 et ses incidences dans la compréhension de l'évolution des Infusoires. C. R. Acad. Sci. (Paris), 278D: 2299-2302.
- 57. —— 1974b. Etude comparée de la stomatogenèse chez quelques Ciliés Hyménostomes des genres *Paralembus* Kahl, 1933, *Philaster Fabre-Domergue*, 1885, *Parauronema* Thompson, 1967, *Tetrahymena Furgason*, 1940. *Protistologica*, 10: 319-331.
- 58. 1975. La stomatogenèse du Cilié *Platyophrya spuma*cola Kahl, 1926, son intérêt pour la compréhension de la diversification buissonnante des Kinetophragmophora de Puytorac et al. C. R. Acad. Sci. (Paris), 280: 861–864.
 - 59. Grolière, C. A., Puytorac, P. de & Detcheva, R. 1980. A propos

- d'observations sur la stomatogenèse et l'ultrastructure du Cilié Protocruzia tuzeti Villeneuve-Brachon, 1940. Protistologica, 16: 453-466.
- 1980. Particularités stomatogénétiques du Cilié Hété-60. rotriche Protocruzia adhaerens (Mansfold, 1923). (Abstr. 128) J. Protozool.. 26: 62A.
- 61. Hanson, E. D. 1963. Morphogenesis of oral structures in Paramecium trichium. J. Protozool., 10(Suppl.): 16.
- 62. Hausmann, K. 1979. Characteristics of the membranes of the pellicle of the ciliate Pseudomicrothorax dubius. Protoplasma, 100: 199-213.
- 63. Hausmann, K. & Mulisch, M. 1981. Das Epiplasma des Ciliaten Pseudomicrothorax dubius, ein Cytoskelett. Arch. Protistenkd., 124: 410-
- 64. Hausmann, K. & Peck, R. K. 1978. Microtubules and microfilaments as major components of a phagocytic apparatus: the cytopharyngeal basket of the ciliate Pseudomicrothorax dubius. Differentiation, 11: 157-167.
- 65. Hufnagel, L. A. 1969. Cortical ultrastructure of Paramecium aurelia. J. Cell Biol., 40: 779-801.
- 66. Iftode, F., Versavel, G. & Didier, P. 1969. Morphologie, morphogenèse de bipartition et ultrastructure de Turaniella vitrea Brodsky (Cilié Hyménostome Péniculien). I. Structures infraciliaires, morphogenèse. Protistologica, 5: 523-533.
- 67. Jankowski, A. W. 1973. Taxonomic revision of subphylum Ciliophora Doflein, 1901. Zool. Zh., 52: 165-175. (en russe)
- 1975. A conspectus of the new system of subphylum Ciliophora Doflein, 1901 (Abstr.), in Balashov, V. S., ed., Account of Scientific Sessions in Results of Scientific Work, Year 1974. Abstracts of Reports Dokl. Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst. Leningrad, pp. 26-27. (en russe)
- 69. Jerka-Dziadosz, M. 1981. Ultrastructural studies on development of the hypotrich ciliate Paraurostyla weissei. II. Formation of the adoral zone of membranelles and its bearing on problems of ciliate morphogenesis. Protistologica, 17: 67-81.
- 1981. Ultrastructural studies on development of the 70. hypotrich ciliate Paraurostyla weissei. III. Formation of preoral membranelles and an essay on comparative morphogenesis. Protistologica,
- 71. Jones, W. R. 1976. Oral morphogenesis during asexual reproduction in Paramecium tetraurelia. Genet. Res., 27: 287-204.
- 72. Jurand, A. & Selman, G. G. 1969. The Anatomy of Paramecium aurelia. Macmillan, St. Martin's Press, London.
- 73. Kovaleva, V. G. 1974. The fine structure of ciliary and cortical organoids and some structures of the ectoplasm and endoplasm of Trachelonema sulcata (Ciliata, Holotricha). Tsitologiya, 16: 217-223. (en russe)
- 74. Kovaleva, V. G. & Raikov, I. B. 1973. Saccules énigmatiques en "soucoupes" et leur relation avec les protrichocystes chez le Cilié Holotriche Trachelonema sulcata Kovaleva. Protistologica, 8: 413-425.
- 75. Laval, M. 1972. Ultrastructure de Petalotricha ampulla (Fol.). Comparaison avec d'autres Tintinnides et avec les autres ordres de Ciliés. Protistologica, 8: 369-386.
- 76. Legendre, P. 1979. Le protistologue et la taxinomie numérique. Ann. Biol., 18: 493-519.
- 77. Legendre, L. & Legendre, P. 1979. Ecologie numérique. T. I. Le traitement multiple des données écologiques. 2. La structure des données écologiques. Masson, Paris, et Presses Université du Québec. Coll. Ecologie, pp. 12-13; 196 et 252 pp.
- 78. Levine, N. D., Corliss, J. O., Cox, E. G., Deroux, G., Grain, J., Honigberg, B. M., Leedale, G. F., Loeblich III, A. R., Lom, J., Lynn, D., Merinfeld, E. G. & Page, F. C. 1980. A newly revised classification of the Protozoa. J. Protozool., 27: 37-58.
- 79. Lom, J. & Corliss, J. O. 1971. Morphogenesis and cortical ultrastructure of Brooklynella hostilis, a dysteriid ciliate ectoparasite on marine fishes. J. Protozool., 18: 261-281.
- 80. Lom, J., Corliss, J. O. & Noirot-Timothée, C. 1968. Observations on the ultrastructure of the buccal apparatus in the thigmotrich ciliates and their bearing on thigmotrich-peritrich affinities. J. Protozool., 15: 824-840.
- 81. Lynn, D. H. 1975. Woodruffia metabolica. Exception to the rule of desmodexy questioned. Science, 188: 1040-1041.
- 1976a. Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. Structural conservatism hypothesis and a description of Colpoda steinii Maupas, 1883. J. Protozool., 23: 308-314.

- 1976b. Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. An ultrastructural description of Colpoda maupasi Enriquez, 1908. Can. J. Zool., 54: 405-420.
- 1976c. Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida: structural differentiation in the cortex of Colpoda simulans. Trans. Am. Microsc. Soc., 95: 629-648.
- 1977. Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. Fine structural specialization associated with large body size in Tillina magna Gruber, 1880. Protistologica, 12: 151-470.
- 86. -- 1978. Size increase and form allometry during evolution of ciliate species in the genera Colpoda and Tillina (Ciliophora: Colpodida). BioSystems, 10: 201-211.
- 1979. Fine structural specialization and the evolution of carnivory in the ciliate Bresslaua (Ciliophora: Colpodida). Trans. Am. Microsc. Soc., 98: 353-368.
- 1979. Changes in the classification of several major taxa of Ciliophora on the basis of a numerical phenetic analysis. J. Protozool., **20**: 359-367.
- 89. 1980. The somatic cortical ultrastructure of Bursaria truncatalla (Ciliophora, Colpodida). Trans. Am. Microsc. Soc., 99: 349-359.
- 90. - 1981. The organization and evolution of microtubular organelles in ciliated protozoa. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., 56: 243-292.
- 91. Lynn, D. H. & Didier, P. 1978. Caractéristiques ultrastructurales du cortex somatique et buccal du Cilié Colpidium campylum (Oligohymenophora, Tetrahymenina) quant à la position systématique de Turaniella. Can. J. Zool., 56: 2336-2343.
- 92. Lynn, D. H. & Small, E. B. 1981. Protist kinetids: structural conservatism, kinetid structures, and ancestral states. BioSystems, 14: 377-385.
- 93. Martín, J. 1982. Evolution des patrons morphogénétiques et phylogenèse dans le sous-ordre des Sporadotrichina (Ciliophora, Hypotrichida). Protistologica, 18: 431-447.
- 94. McCoy, J. W. 1974. Biology and systematics of the ciliate genus
- erties of Glaucoma. Protistologica, 11: 149-158.
- 96. -- 1977. Cyrtolophosis: a "lower" ciliate with a buccal
- cavity. Protistologica, 13: 497-502.
 97. Nelsen, E. M. 1981. The undulating membrane of Tetrahymena: formation and reconstruction. Trans. Am. Microsc. Soc., 100: 285-295.
- 98. Nilsson, J. R. 1976. Physiological and structural studies on Tetrahymena pyriformis GL. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, 40: 215-355.
- 99. Njiné, T. 1978. Contribution à l'étude des Ciliés libres du Cameroun. Ecologie-Cytologie. Thèse Clermont-Ferrand, série E, 252: 201 pp.
- 100. - 1979. Etude ultrastructurale du Cilié Kuklikophrya dragescoi gen. n., sp. n. J. Protozool., 26: 589-598.
- 101. Nouzarède, M. 1976. Cytologie fonctionnelle et morphologie expérimentale de quelques Protozoaires Ciliés mésopsammiques géants de la famille des Geleiidae (Kahl). Bull. Stat. Biol. Arcachon (Suppl.),
- 102. Peck, R. K. 1971. Fine structure, morphogenesis and interrelationships within representatives of three ciliated protozoan genera. Ph.D. Thesis, Univ. Illinois.
- 1974. Morphology and morphogenesis of Pseudomicrothorax, Glaucoma and Dexiotricha, with emphasis on the types of stomatogenesis in holotrichous ciliates. Protistologica, 10: 333-369.
- 1977. The ultrastructure of the somatic cortex of Pseudomicrothorax dubius: structure and function of the epiplasm in ciliated protozoa. J. Cell Sci., 25: 367-385.
- 1978. Ultrastructure of the somatic and buccal cortex of the tetrahymenine hymenostoma Glaucoma chattoni. J. Protozool., **25**: 186–198.
- 106. Peck, R. K., Pelvat, B., Bolívar, I. & de Haller, G. 1975. Light and electron microscopic observations on the heterotrich ciliate Climacostomum virens. J. Protozool., 22: 368-384.
- 107. Pérez-Paniagua, F., Pérez-Silva, J. & Puytorac, P. de. 1979. Etude structurale et ultrastructurale de la stomatogenèse de bipartition du Cilié Colpoda steini Maupas, 1883. Protistologica, 15: 151-161.
- 108. Pérez-Paniagua, F. & Puytorac, P. de. 1979. Observations, en microscopie électronique, de certains stades de développement de l'in-

- fraciliature buccale au cours de la morphogenèse de division du Cilié Tillina sp. Protistologica, 15: 531-539.
- 109. Pérez-Paniagua, F., Puytorac, P. de & Savoie, A. 1980. Caractéristiques de la stomatogenèse et des ultrastructures corticale et buccale du Cilié Colpodidea *Bursaria truncatella* O. F. Müller, 1773. *J. Protozool.*, 27: 300-308.
- 110. Poljansky, G. & Raikov, I. 1976. Polymerization and oligomerization phenomena in protozoan evolution. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 95: 314-326.
- 111. Puytorac, P. de & Grain, J. 1975. Etude de la tomitogenèse et de l'ultrastructure de *Collinia orchestiae*, Cilié Apostome sanguicole, endoparasite du Crustacé *Orchestia gammarella* Pallas. *Protistologica*, 11: 61-74.
- 112. —— 1976. Ultrastructure du cortex buccal et évolution chez les Ciliés. *Protistologica*. 12: 49-67.
- 113. Puytorac, P. de & Njiné, T. 1970. Sur l'ultrastructure de *Loxodes* (Cilié Holotriche). *Protistologica*, **6**: 427-444.
- 114. —— 1980. A propos des ultrastructures corticale et buccale du Cilié Hypostome *Nassula tumida* Maskell 1887. *Protistologica*, 16: 315-327.
- 115. Puytorac, P. de, Detcheva, R. & Kazubski, S. 1982. Observations sur l'ultrastructure du Cilié Myxophyllum steenstrupi, parasite de Mollusques Pulmonés. (Abstr. 189) J. Protozool., 29: 522.
- 116. Puytorac, P. de, Grain, J. & Rodrigues de Santa Rosa, M. 1976. A propos de l'ultrastructure corticale du Cilié Hypotriche Stylonychia mytilus Ehrbg. 1838: les caractéristiques du cortex buccal, adoral et paroral des Polyhymenophora Jankowski, 1967. Trans. Am. Microsc. Soc., 95: 327-345.
- 117. Puytorac, P. de, Pérez-Paniagua, E. & Pérez-Silva, J. 1979. A propos d'observations sur la stomatogenèse et l'ultrastructure du Cilié Woodruffia metabolica (Johnson & Larson, 1938). Protistologica, 15: 231-243.
- 118. Puytorac, P. de, Raikov, I. & Nouzarède, M. 1973. Particularités des ultrastructures corticale et buccale du Cilié marin *Geleia nigriceps* Kahl. C. R. Soc. Biol., 167: 982-985.
- 119. Puytorac, P. de, Didier, P., Detcheva, R. & Foissner, W. 1983. Sur l'ultrastructure du Cilié Colpodida *Pseudoplatyophrya nana* (Kahl, 1926). *Protistologica*. (sous presse)
- 120. Puytorac, P. de, Grain, J., Grolière, C. A. & Detcheva, R. 1980. A propos de l'ultrastructure d'un Cilié Sphenophryidae: Conservatisme ultrastructural du cortex chez les Infusoires et rameau des Phyllopharyngiens. C. R. Acad. Sci. (Paris), 290: 893–896.
- 121. Puytorac, P. de, Grain, J., Grolière, C. A., Detcheva, R. & López-Ochoterena, E. 1978. Sur l'ultrastructure du Cilié *Proboveria rangiae* sp. nov., endocommensal du Lamellibranche *Rangia cuneata*. *Protistologica*, 14: 503-512.
- 122. Puytorac, P. de, Pérez-Paniagua, F., García-Rodrigues, T., Detcheva, R. & Savoie, A. 1983. Observations sur la stomatogenèse du Cilié Oligohymenophora *Ophryoglena mucifera* Mugard 1948. *J. Protozool.*, 30: 234-247.
- 123. Puytorac, P. de, Batisse, A., Bohatier, J., Corliss, J. O., Deroux, G., Didier, P., Dragesco, J., Fryd-Versavel, G., Grain, J., Grolière, C., Hovasse, R., Iftode, F., Laval, M., Roque, M., Savoie, A. & Tuffrau, M. 1974. Proposition d'une classification d'un phylum Ciliophora Doflein, 1901. C. R. Acad. Sci. (Paris), 278: 2799-2802.
- 124. Raabe, Z. 1963. La stomatogenèse chez Conchophthirus (Ciliata, Thigmotrichina). Acta Protozool., 1: 139-147.
- 125. Raikov, I. B. 1969. The macronucleus of ciliates, in Chen, T. T., ed., Research in Protozoology, 3, Pergamon Press, 128 pp.
- 126. 1978. Ultrastructure du cytoplasme et des nématocystes du Cilié *Remanella multinucleata* Kahl (Hymenostomata, Loxodidae). Existence de nématocystes chez les Ciliés. *Protistologica*, 14: 413-432.
- 127. Raikov, I. B., Gerassimova-Metvejeva, Z. & Puytorac, P. de. 1975. Cytoplasmic fine structure of the marine psammobiotic ciliate

- Tracheloraphis dogieli Raikov. I. Somatic infraciliature and cortical organelles. Acta Protozool., 14: 17-42.
- 128. Riordan, G. P. & Small, E. B. 1975. Stomatogenesis of the gymnostome ciliate, *Placus buddenbrocki*. (Abstr. 32) *J. Protozool.*, 22: 17A.
- 129. Rodrigues de Santa Rosa, M. 1975. Contribution à l'ultrastructure comparée de quelques espèces de Ciliés appartenant à divers ordres. Thèse Clermont-Ferrand.
- 130. —— 1975. Observations sur l'ultrastructure du Cilié Coleps hirtus Nitzsch, 1817. Protistologica, 12: 205-216.
- 131. Rodrigues de Santa Rosa, M. & Didier, P. 1975. Remarques sur l'ultrastructure du Cilié Gymnostome *Monodinium balbiani* (Fabre-Domergue, 1888). *Protistologica*, 11: 469-480.
- 132. Rodrigues de Santa Rosa, M. & Puytorac, P. de. 1976. A propos de l'ultrastructure du Cilié *Parauronema virginianum* Thompson, 1967: les caractéristiques ultrastructurales des Ciliés Scuticociliatida Small, 1967. *Protistologica*, 12: 321–334.
- 133. Roque, M. 1961. Recherches sur les Infusoires Ciliés: les Hyménostomes Péniculiens. Bull. Biol. Fr. Belg., 95: 432-519.
- 134. —— 1973. L'organisation des cinétosomes au début de la stomatogenèse chez quelques Ciliés Hyménostomes. Ann. Stn. Biol. Besse-en-Chandesse, 8: 175-197.
- 135. Ruffolo, J. J. 1976. Fine structure of the dorsal bustle complex and pellicle of *Euplotes. J. Morphol.*, 148: 469-488.
- 136. ——— 1976. Cortical morphogenesis during the cell division cycle in *Euplotes*: an integrated study using light optical and electron microscopy. *J. Morphol.*, 148: 489-525.
- 137. Ruthmann, A. & Hauser, M. 1974. Mitosis like macronuclear division in a ciliate. *Chromosoma*, 45: 261-272.
- 138. Sattler, C. A. & Stachelin, L. A. 1979. Oral cavity of *Tetrahymena pyriformis*. A freeze fracture and high-voltage electron microscope study of the oral ribs, cytostome and forming food vacuole. *J. Ultrastruct. Res.*, 66: 132-150.
- 139. Seravin, L. H. & Gerassimova, Z. P. 1977. New macrosystem of Infusoria. Vest. Leningrad. Univ., pp. 29-38. (en russe)
- 140. Small, E. B. 1967. The Scuticociliatida, a new order of the class Ciliatea (Phylum Protozoa, Subphylum Ciliophora). *Trans. Am. Microsc. Soc.*, **86**: 345-370.
- 141. —— 1976. A proposed subphyletic division of the phylum Ciliophora Doflein, 1901. Trans. Am. Microsc. Soc., 95: 739-751.
- 142. Small, E. B. & Lynn, D. H. 1981. A new macrosystem for the phylum Ciliophora Doflein, 1901. *BioSystems*, 14: 387-401.
- 143. Stout, D. 1960. Morphogenesis in the ciliate Bresslaua vorax Kahl and the phylogeny of the Colpodidae. J. Protozool., 7: 26-36.
- 144. Thompson, J. C. & Corliss, J. O. 1958. A redescription of the holotrichous ciliate *Pseudomicrothorax dubius* with particular attention to its morphogenesis. *J. Protozool.*, 5: 175–184.
- 145. Tucker, J. B. 1968. Fine structure and function of the cyto-pharyngeal basket in the ciliate Nassula. J. Cell Sci., 3: 493-514.
- 146. —— 1971. Development and deployment of cilia, basal bodies and other microtubular organelles in the cortex of the ciliate, Nassula. J. Cell Sci., 9: 539-567.
- 147. Tuffrau, M., Pyne, C. & Haller, G. de. 1968. Organisation de l'infraciliature chez quelques Ciliés Hypotriches. *Protistologica*, 4: 289-301.
- 148. Walker, G. K. & Grim, J. N. 1973. Morphogenesis and polymorphism in *Tastrostyla steini*. J. Protozool., 20: 566-582.
- 149. Williams, D. B., Williams, B. D. & Hogan, B. K. 1981. Ultrastructure of the somatic cortex of the gymnostome ciliate *Spathidium spatula* (O.F.M.). *J. Protozool.*, 28: 90-99.
- 150. Wunderlich, F. & Speth, V. 1972. Membranes in Tetrahymena. I. Cortical pattern. J. Ultrastruct. Res., 41: 258-269.

Received 30 I 84; accepted 18 VII 84