



a 66274

Plasmodium

INDEXED

LES DIFFERENTS TYPES DE GAMETOCYTES CHEZ LES HEMOSPORIDIÉS DE MAMMIFÈRES
 CORRELATIONS AVEC LA MORPHOLOGIE DES SCHIZONTES TISSULAIRES
 HYPOTHESES SUR L'ÉVOLUTION DU GROUPE¹

par

I. Landau, F. Miltgen et A. G. Chabaud
 Laboratoire de Zoologie (Vers)
 Muséum national d'Histoire naturelle
 Paris, France

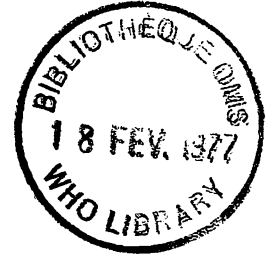


Table des matières

	<u>Pages</u>
1. Introduction	2
2. Classification des hémospories de mammifères	2
2.1 Gamétocytes	3
2.1.1 Groupe " <u>falciparum</u> "	3
2.1.2 Groupe " <u>malariae</u> "	3
2.1.3 Groupe " <u>vivax</u> "	4
2.2 Schizogonie exo-érythrocytaire	6
2.2.1 Groupe " <u>falciparum</u> "	6
2.2.2 Groupe " <u>malariae</u> "	6
2.2.3 Groupe " <u>vivax</u> "	7
3. Discussion	7
3.1 Spectre d'hôtes	7
3.2 Hypothèse sur l'évolution des hémospories	8
4. Résumé	9
Summary	10
Références bibliographiques	10
Tableaux et figures	11

¹ Ce travail a bénéficié d'un appui financier de l'Organisation mondiale de la Santé.

The issue of this document does not constitute formal publication. It should not be reviewed, abstracted or quoted without the agreement of the World Health Organization. Authors alone are responsible for views expressed in signed articles.

Ce document ne constitue pas une publication. Il ne doit faire l'objet d'aucun compte rendu ou résumé ni d'aucune citation sans l'autorisation de l'Organisation Mondiale de la Santé. Les opinions exprimées dans les articles signés n'engagent que leurs auteurs.

1. INTRODUCTION

La morphologie des gamétocytes des Plasmodium de mammifères est généralement considérée comme présentant peu d'intérêt taxonomique. Or, ces formes, en raison de leur stabilité, d'une part, de leur caractère archaïque, d'autre part, puisqu'elles représentent un stade fondamental et primitif du cycle de tous les coccidiomorphes, pourraient avoir, en fait, une importance phylétique et taxonomique considérable.

Nous avons tenté, sur des critères uniquement morphologiques, d'établir une classification des gamétocytes des hémospories de mammifères. Nous nous sommes aperçus que la morphologie des formes sexuées des Haemoproteidae (Hepatocystis, Nycteria et Polychromophilus) était très stable et caractéristique pour chaque genre. Celle des Plasmodium, par contre, varie et les espèces peuvent être classées en trois catégories distinctes : celles du même type qu'Hepatocystis, celles du même type que Nycteria et, enfin, un certain nombre d'espèces dont les gamétocytes sont plus proches de ceux des hémospories de reptiles ou d'oiseaux que des autres Plasmodium de mammifères. D'autre part, il existe, dans chacun de ces groupes, une corrélation entre la morphologie des schizontes exo-érythrocytaires et celle des gamétocytes.

Le classement des Plasmodium en trois groupes, dont deux communs avec des Haemoproteidae, nous a amenés à admettre un polyphylétisme des hémospories de mammifères, ce qui implique : 1) que les Haemoproteidae tels que Nycteria et Hepatocystis étaient déjà séparés lors de l'apparition des Plasmodium; 2) que la schizogonie sanguine a été acquise indépendamment plusieurs fois par les hémospories.

De telles conclusions sont en contradiction avec la taxonomie actuelle des Plasmodium; dans la discussion, nous tenterons de montrer que l'analyse du spectre d'hôtes des hémospories et la comparaison entre les différents cycles ne paraissent pas incompatibles avec les divisions que nous proposons.

2. CLASSIFICATION DES HEMOSPORIDIES DE MAMMIFERES

Trois groupes principaux seront définis ici. La classification est basée essentiellement sur la morphologie du microgamétocyte, qui nous a paru être à la fois l'élément le plus caractéristique et le plus facile à reconnaître dans les frottis. Dans certains cas, nous avons cité des caractères du macrogamétocyte.

En raison du caractère préliminaire de ce travail, nous ne proposerons ici aucune modification taxonomique. Chaque groupe sera désigné provisoirement par le nom de l'espèce de Plasmodium la plus connue : "vivax", "malariae" et "falciparum". Les caractères morphologiques des gamétocytes choisis pour définir les groupes "vivax" et "malariae" sont ceux des Haemoproteidae, chez lesquels ils sont constants. L'un ou l'autre de ces caractères peut parfois manquer aux Plasmodium; c'est donc sur la prédominance des caractères morphologiques propres à un groupe que ces Plasmodium ont été répartis. Le groupe "falciparum", plus hétérogène et ne comprenant que des Plasmodium, sera plutôt défini par la présence de caractères "reptile" ou "oiseau" chez les gamétocytes (voir la section 2.1.1).

Seules figurent dans les listes d'espèces celles que nous avons pu examiner personnellement ou celles que leur description permet de rattacher à l'un des trois groupes. Dans de nombreux cas, le gamétocyte mâle est décrit simplement par les auteurs comme un élément rose, avec un noyau plus diffus que celui du gamétocyte femelle et un pigment plus ou moins abondant. C'est pourquoi de nombreux Plasmodium n'ont pas été classés ici.

Nous désignerons par "*" les frottis de sang d'espèces étudiées par nous; par "***" les lames de collection déposées au Muséum, ou très aimablement prêtées par les Professeurs P. C. C. Garnham, W. Peters et le Dr Krampitz; par "****" les éléments fournis par la bibliographie.

Par ailleurs, dans quelques cas, les schizontes exo-érythrocytaires cités proviennent d'un matériel personnel, mais, le plus souvent, il s'agit d'illustrations et de descriptions de divers auteurs, qui sont désignés dans le texte.

2.1 Gamétocytes

2.1.1 Groupe "falciparum" (Fig. I : 9 et 12)

Les gamétocytes de ce groupe sont ceux qui se rapprochent le plus de ceux des parasites de reptiles et d'oiseaux (tableau 1).

Gamétocytes

- ne remplissant souvent pas toute l'hématie;
- forme ovale ou nettement allongée en croissant;
- parfois présence de masses de chromatine apparemment expulsées dans l'hématie;
- pigment généralement rassemblé tantôt autour du noyau, ou apparemment mêlé à lui, tantôt en amas grossiers dans le cytoplasme.

Microgamétocyte

- noyau à chromatine tantôt diffuse, tantôt en granules rassemblés sur une surface plus ou moins étendue; pas de limite nette entre noyau et cytoplasme;
- coloration rose du cytoplasme.

Liste d'espèces

Nous avons longtemps été tentés de classer Polychromophilus dans ce type, en raison des analogies très frappantes entre ses gamétocytes et ceux des autres parasites du groupe. Mais le cycle biologique de ce protozoaire est très proche de celui des Haemoproteus d'oiseaux et nous pensons que ces ressemblances sont dues au fait que, comme les parasites du type "falciparum", Polychromophilus a conservé les caractères morphologiques des hémospories d'oiseaux ou de reptiles.

- Plasmodium falciparum **
- P. fragile **
- P. reichenowi ***
- P. sandoshami **

2.1.2 Groupe "malariae" (Fig. I : 5 à 8)

Gamétocytes

- ne remplissant pas entièrement l'hématie hôte;
- présence d'un grain chromatinien tantôt intérieur, tantôt extérieur au noyau.¹

Microgamétocyte

- souvent plus petit que l'hématie hôte;
- arrondi ou ovale;

¹ Souvent désigné par les auteurs comme centriole ou granule chromatinien accessoire.

- noyau volumineux, irrégulier, à chromatine poudreuse, pouvant être fragmenté ou lobé; limite nette entre noyau rose ou rouge et cytoplasme bleu;
- présence d'une petite masse chromatique rouge distincte, intra- ou extra-nucléaire;
- cytoplasme bleu; devient mauve en cas de surcoloration;
- pigment souvent grossier, soit entourant le noyau, auquel il peut paraître mêlé, soit irrégulièrement dispersé dans le cytoplasme, soit, enfin, en un à deux amas grossiers; disparition fréquente du pigment des préparations anciennes.

Macrogamétocyte

- noyau souvent comparable à celui du mâle, mais plus petit; granule accessoire présent lorsqu'il l'est chez le mâle;
- cytoplasme bleu vif.

Liste d'espèces

1) Nycteria

- N. congolensis *
- N. medusifomis **

2) Plasmodium

- P. brasilianum **
- P. bubalis **
- P. foleyi **
- P. girardi **
- P. knowlesi **
- P. malariae **
- P. ovale **
- P. roussetti ***
- P. traguli ***

2.1.3 Groupe "vivax" (Fig. I : 1 à 4)

Gamétocytes

- de forme ronde;
- occupant toute l'hématie;
- noyau périphérique;
- coloration grise bleutée ou rose diffuse du cytoplasme;
- pigment abondant et dispersé.

Microgamétocytes

Le groupe "vivax" est subdivisé en deux sous-groupes, "diffus" et "en cocarde", qui semblent correspondre à deux stades différents de la diapause du microgamétocyte.

Cette subdivision peut être délicate; en effet, l'étude comparative des parasites dans le sang est très difficile, dans la mesure où il est presque impossible d'étudier des lames traitées dans des conditions identiques : des variations dans l'intensité de la coloration et dans la rapidité du séchage peuvent, dans certaines limites, faire varier l'aspect des gamétocytes.

Nous avons étudié ces variations dans le cas de P. yoelii, en préparant des frottis séchés et colorés de différentes façons; les gamétocytes mûrs sont de type "diffus" lorsqu'ils sont séchés rapidement et de type "en cocarde" lorsque la lame est séchée lentement. Les Hepatocystis, par contre, appartiennent à l'un ou à l'autre des types, selon les espèces; tout se passe comme si, chez ces parasites, l'évolution du microgamétocyte était arrêtée dans le sang à des stades différents.

Nous insistons sur ces transformations très rapides du microgamétocyte mûr dans les frottis, car elles peuvent être une source de confusion. Des gamétocytes de nombreuses espèces de Plasmodium du type "vivax" ont été décrits ou figurés avec des condensations nucléaires ou "karyosomes"; or, ces structures n'ont de valeur taxonomique spécifique que si elles sont constantes et indépendantes du séchage des frottis. Ainsi, par exemple, les microgamétocytes de P. cynomolgi figurés par Hawking et al. (1968, Fig. 15 et 16, face à la page 738) ont tantôt une masse chromatinienne centrale très dense, entourée par une zone plus claire, tantôt un noyau plus diffus. De même, le gamétocyte de P. chabaudi figuré par Garnham (1966, Fig. 30, face à la page 402) correspond à une forme non séchée immédiatement.

a) Sous-groupe "diffus" (Fig. I : 1 et 2)

- noyau de grande taille, occupant jusqu'aux deux tiers du volume parasitaire, de forme arrondie, allongée ou en ailes de papillon;
- après surcoloration, visualisation de structures nucléaires granuleuses, filamenteuses, ou de taches irrégulières;
- limite nette entre le noyau et la zone pigmentée;
- pigment en granules arrondis de taille variable, régulièrement réparti.

b) Sous-groupe "en cocarde" (Fig. I : 3 et 4)

- noyau occupant jusqu'au tiers du volume parasitaire, plus petit que dans le sous-groupe "diffus";
- présence dans le noyau d'une zone centrale bien limitée, arrondie ou triangulaire, plus dense et chromophile que le reste du noyau et d'une zone annulaire périphérique beaucoup plus claire;
- pigment souvent en bâtonnets irrégulièrement distribués, laissant des zones claires dépourvues de pigment;
- apparition d'une vacuole entre noyau et cytoplasme dans les frottis séchés lentement.

Liste d'espèces

1) Hepatocystis

a) Sous-groupe "diffus" (Certains microgamétocytes peuvent acquérir le type "en cocarde" s'ils sont séchés lentement, mais la majorité reste de type "diffus".)

- H. epomophori **
- H. hippopotami ***
- H. kochi **
- H. malayensis *
- H. taiwanensis ***

b) Sous-groupe "en cocarde" (Ce type morphologique est constant quel que soit le mode de séchage.)

- H. brayi *
- H. perronae *

- H. pteropi **
- H. rayi ***
- H. rodhaini *

2) Plasmodium (Pour les raisons exposées plus haut, nous n'avons pas fait de distinction entre le type "diffus" et "en cocarde" pour les Plasmodium.)

- P. atheruri *
- P. berghei *
- P. chabaudi *
- P. cynomolgi **
- P. eylesi **
- P. gonderi **
- P. hylobati **
- P. pitheci **
- P. simium **
- P. sylvaticum **
- P. vinckei et ssp. *
- P. vivax *
- P. voltaicum *
- P. youngi **

Le tableau 1 résume les principales différences morphologiques entre les trois types de gamétocytes d'hémosporidies de mammifères et ceux des parasites de reptiles.

2.2 Schizogonie exo-érythrocytaire

Elle est souvent mal connue; cependant, dans les cas où des schizontes ont été observés, ils présentent des caractères communs aux parasites d'un même groupe, qui les différencient de ceux des autres groupes. Il s'agit essentiellement de la structure des noyaux.

2.2.1 Groupe "falciparum"

Seuls les schizontes de P. falciparum sont connus. Les noyaux des formes jeunes sont complexes et granuleux (Garnham, 1966 - Planche XXXI, Fig. 8 et 10, page 354). Les schizontes âgés présentent un phénomène d'"aposchizogonie" (Bray, 1960), uniquement connu chez cette espèce de Plasmodium.

2.2.2 Groupe "malariae"

1) Nycteria

- noyaux très caractéristiques, granuleux et de grande taille;
- cytoplasme contenant fréquemment des traînées ou des petites vacuoles de "colloïde";
- enveloppe rose épaisse.

Exemple : Nycteria congolensis (Garnham, 1966 - Planche LXXXI, Fig. 20 à 43, page 754).

2) Plasmodium

- noyaux des schizontes immatures complexes et de grande taille, formés par un assemblage de gros grains de chromatine;
- cytoplasme comparable à celui du groupe "vivax";
- petites vacuoles ou traînées de substance rose d'aspect "colloïdal" fréquentes.

Exemples : - P. ovale (Garnham, 1966 - Planche XVI, Fig. 7, p. 227).
- P. malariae (Garnham, 1966, Planche XXII, Fig. 6 à 9, p. 275).
- P. brasilianum (Garnham, 1966 - Planche XXVI, Fig. 1-2, p. 307).
- P. knowlesi (Garnham, 1966 - Planche XXVIII, Fig. 1 à 8, p. 323).

2.2.3 Groupe "vivax"

1) Hepatocystis

- formes jeunes comparables aux Plasmodium;
- mérocystes de grande taille, caractéristiques du genre Hepatocystis, avec accumulation de colloïde.

2) Plasmodium

- noyaux des formes immatures - régulièrement dispersés dans un cytoplasme abondant, avec un rapport nucléo-cytoplasmique d'autant plus faible que les formes sont plus jeunes; de forme et de taille irrégulières, mais compactes, avec une chromatine non granuleuse, ou à tout petits granules;
- cytoplasme présentant des condensations basophiles, sans rapport avec la disposition des noyaux;
- vacuoles optiquement vides, ne contenant pas de substances d'aspect "colloïdal".

Exemples : - P. cynomolgi (Garnham, 1966 - Planche VI, Fig. 1 à 11, face à la page 147).
- P. vivax (Garnham, 1966 - Planche I, Fig. 10, face à la page 114).
- P. yoelii (Landau & Killick-Kendrick, 1966 - Planche I, Fig. 3 : la coupe a été hydrolysée pour permettre d'étudier les noyaux; on note des figures de division, mais le noyau ne présente pas d'organisation granuleuse comme celle du groupe "malariae".)

3. DISCUSSION

3.1 Spectre d'hôtes

Le tableau 2 représente la répartition des groupes selon les hôtes et leur distribution géographique.

Le spectre d'hôtes des hémospories de mammifères est d'un type très particulier et difficilement explicable a priori. Mattingly (1973) attire l'attention sur son caractère restreint, puisque seuls cinq ordres de mammifères sont intéressés : les dermoptères, les chiroptères, les primates, les ongulés et les rongeurs, et évoque, entre autres possibilités, celle d'une origine commune de ces ordres.

Or, les recherches sur les nématodes parasites de vertébrés indiquent qu'un groupe parasitaire est caractéristique d'une période géologique déterminée, plutôt que des affinités des hôtes entre eux (Durette-Desset, 1971). Pour qu'une lignée parasitaire prenne son expansion, il est nécessaire qu'il y ait coexistence, dans le temps, entre le pouvoir évolutif du parasite et un grand nombre de niches écologiques disponibles, c'est-à-dire, dans la pratique, l'époque à laquelle un ou des groupes d'hôtes explosent et se diversifient. Cette explosion évolutive

ayant eu lieu, il se produit une stabilisation de la lignée, et les hôtes qui apparaissent plus tardivement restent indemnes, ou bien sont parasités par des phénomènes de capture, c'est-à-dire : adaptation aux hôtes du même biotope, en même temps que se produit une spéciation morphologique.

Si ces règles s'appliquent aux hémospories de mammifères, le maximum de chances pour qu'elles aient pu évoluer serait la coïncidence entre une explosion évolutive du vertébré, d'une part, de l'invertébré, d'autre part.

Si nous considérons le spectre d'hôtes des hémospories, nous constatons : i) que tous les groupes de mammifères réellement archaïques (marsupiaux, insectivores,¹ carnivores) sont indemnes; ii) que les mammifères récents, ou ceux qui ont évolué pendant le tertiaire dans le continent néotropical sont également indemnes, à quelques exceptions près (buffle, céphalophe, Thamnomys); iii) que la liste des hôtes est formée fondamentalement par les chiroptères et par des animaux qui ont évolué à l'éocène (lémuriens, primates, dermoptères, sciuridés, athérures, tragulidés, anomaluridés).

D'après le peu de documents disponibles, la date d'expansion des culicidés pourrait également être située à l'éocène (Bruce-Chwatt, 1965). L'étonnante primauté des anophèles dans la transmission des Plasmodium de mammifères ne serait pas due à une origine de ces parasites chez les invertébrés (comme plusieurs auteurs l'ont soutenu),² mais simplement au fait que les anophèles seraient apparus un peu plus tardivement que les autres culicidés, précisément à l'époque où les hémospories de mammifères auraient explosé.

L'analyse du spectre d'hôtes s'explique donc dans notre hypothèse par l'explosion des différentes lignées d'hémospories à l'éocène - début de l'oligocène.

3.2 Hypothèses sur l'évolution des hémospories

En 1966, Garnham a fait une revue critique des différentes hypothèses sur l'évolution des hémospories. Il conclut, en particulier, à leur origine probable à partir de coccidies (Eimeridea) de vertébrés et à leur évolution selon deux grandes lignées, l'une à schizontes réticulo-endothéliaux (Haemoproteus, Polychromophilus, Plasmodium de reptiles et d'oiseaux), l'autre à schizontes hépatiques (Hepatocystis, Nycteria, Plasmodium de mammifères). L'arbre phylétique que nous proposons (Fig. II) suit dans ses grandes lignes le schéma proposé par Garnham.

La lignée A est définie par la production de petits schizontes réticulo-endothéliaux. Les genres les plus primitifs seraient Haemocystidium, puis Haemoproteus.

L'acquisition de la schizogonie sanguine par un Haemoproteidae de reptiles aurait abouti aux Plasmodium de reptiles, puis d'oiseaux. Enfin, Polychromophilus a un cycle tellement proche (vecteur et sporogonie, schizontes et gamétocytes) d'Haemoproteus, qu'il s'agit là vraisemblablement d'une capture de ce parasite par les chauves-souris.

La lignée B comprend, pour nous, non seulement les parasites à schizogonie hépatique, mais également les genres à grands schizontes réticulo-endothéliaux, tels que Simondia, Leucocytozoon, Parahaemoproteus.

¹ A l'exception de l'Elephantulus.

² Beaucoup d'auteurs (dont nous-mêmes), à la suite de Huff (1945), ont soutenu l'hypothèse de l'origine des hémospories à partir des parasites d'invertébrés. Au contraire, pour d'autres, Bray (1957) en particulier, les hôtes fondamentaux de ces parasites seraient les vertébrés. Mattingly (1976) a développé et argumenté ce second point de vue, et a proposé un schéma sur les modalités du passage des coccidies de vertébrés aux hémospories.

L'existence d'une schizogonie sanguine dans les deux lignées s'expliquerait par un phénomène de convergence, puisqu'en dehors de cette schizogonie il n'existe aucun caractère fondamental permettant de rattacher directement, sur un arbre phylétique, les Plasmodium de mammifères à ceux de reptiles ou d'oiseaux. Les analogies entre gamétocytes et schizontes tissulaires des Plasmodium des groupes "vivax" et "malariae" avec les stades équivalents d'Hepaticystis, pour le premier, et Nycteria, pour le second, nous ont amenés à postuler un polyphylétisme des Plasmodium.

Les schizogonies sanguines dans les deux groupes résulteraient ici encore d'un phénomène de convergence, cette multiple convergence pouvant être interprétée comme une tendance évolutive caractéristique du groupe.

Nous avons, sur l'arbre phylétique, placé le groupe "malariae" avant le groupe "vivax". En effet, la morphologie des gamétocytes de type "malariae" est plus proche du type archaïque "reptile-oiseau" que celle des parasites du groupe "vivax" (tableau 1).

En outre, le gigantisme des schizontes hépatiques de nombreuses espèces d'Hepaticystis nous paraît traduire une hyperspécialisation du genre. Les mérocystes d'Hepaticystis, en raison de leur très grande taille, ont souvent été comparés aux mégaloschizontes de Leucocytozoon, ce qui permettrait de considérer Hepaticystis comme un genre très primitif. Cependant, en dehors de leur taille et de la production d'une abondante colloïde, les schizontes d'Hepaticystis (absence de cytomères, développement essentiellement hépatique) restent beaucoup plus proches de ceux des Plasmodiidae que de ceux des Leucocytozoïdae (présence de cytomères cloisonnés, développement réticulo-endothélial). La séparation entre Hepaticystis et Plasmodium du groupe "vivax" se serait donc effectuée avant l'hypertrophie des stades tissulaires du premier. Nycteria, par contre, aurait peu évolué après l'apparition des Plasmodium du groupe "malariae".

Le groupe "falciparum", ne comprenant pas d'Haemoproteidae, est très difficile à placer sur un arbre phylétique. Ses gamétocytes sont très proches du type archaïque "reptile-oiseau". Les seuls schizontes préérythrocytaires connus sont ceux de P. falciparum; ils ont des analogies (noyaux grands et granulaires des formes jeunes) avec les formes tissulaires des espèces du groupe "malariae". Rien ne permet, pour l'instant, de le rattacher à un Haemoproteidae ou un Plasmodiidae connu et nous l'avons figuré en pointillés sur l'arbre phylétique (Fig. II).

En conclusion, le spectre d'hôtes et la répartition géographique des hémospories de mammifères paraissent indiquer une évolution explosive à une époque déterminée, plutôt qu'une évolution progressive depuis les reptiles jusqu'aux mammifères. En outre, la corrélation entre la morphologie des gamétocytes et celle des schizontes tissulaires conduit également à une conception beaucoup moins monophylétique qu'il n'est admis habituellement.

4. RESUME

En se fondant sur la morphologie des gamétocytes, les hémospories de mammifères sont classées en trois groupes : 1) "vivax", avec Hepaticystis et un premier groupe de Plasmodium; 2) "malariae", avec Nycteria et un deuxième groupe de Plasmodium; 3) "falciparum" avec uniquement un troisième groupe de Plasmodium. Dans chaque ensemble, il existe une corrélation entre la morphologie des gamétocytes et celle des schizontes exo-érythrocytaires. L'hypothèse d'un polyphylétisme des Plasmodium de mammifères est proposée et discutée en fonction du spectre d'hôtes et de la comparaison entre les cycles des hémospories d'oiseaux, de reptiles et de mammifères.

SUMMARY

The Haemosporidia of mammals are classified in three groups according to the morphology of the gametocytes: (1) "vivax" group, comprising Hepatocystis and several species of Plasmodium; (2) "malariae" group, comprising Nycteria and Plasmodium species; (3) "falciparum", comprising uniquely Plasmodium species. In each group there is a correlation between the morphology of the gametocytes and that of the exo-erythrocytic schizonts. In conclusion, a hypothesis of the polyphyletism of Plasmodium of mammals is suggested based on the analysis of the host-range and on the comparison of the life cycles of Haemosporidia in birds, reptiles and mammals.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bray, R. S. (1957) Studies on the exo-erythrocytic cycle in the genus Plasmodium, London School of Hygiene and Tropical Medicine Memoir N° 12, London, H. K. Lewis & Co. Ltd.
- Bray, R. S. (1960) Observations on the cytology and morphology of the mammalian malaria parasites. I. A process of apparent plasmotomy in the pre-erythrocytic phase of Laverania falciparum, Riv. Parassit., 21, 267-276
- Bruce-Chwatt, L. J. (1965) Paleogenesis and Paleo-epidemiology of primate malaria, Bull. Org. mond. Santé, 32, 363-387
- Durette-Desset, M. C. (1971) Essai de classification des nématodes héligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes, Mém. Mus. nat. Hist. nat. (Série A, Zool.), 69, 1-126
- Garnham, P. C. C. (1966) Malaria parasites and other Haemosporidia, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 1114 pp.
- Hawking, F., Worms, M. J. & Gamage, K. (1968) 24- and 48-hour cycles of malaria parasites in the blood; their purpose, production and control, Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg., 62, 731-760
- Huff, C. G. (1945) A consideration of the problem of evolution of malaria parasites, Rev. Inst. Salubr. Enferm. trop. (Méz.), 6, 253-258
- Landau, I. & Killick-Kendrick, R. (1966) Rodent plasmodia of the République Centrafricaine: the sporogony and tissue stages of Plasmodium chabaudi and P. berghei yoelii, Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg., 60, 633-649
- Mattingly, P. F. (1973) Origins and evolution of the human malarias: The role of the vector, Parassitologia, 15, 169-172
- Mattingly, P. F. (1976) Malarias as ecological systems, Parassitologia (sous presse)

TABLEAU 1. CARACTERES DIFFERENTIELS DES GAMETOCYTES ET MICROGAMETOCYTES

Caractères	Hémosporidies de reptiles	Trois types d'hémosporidies de mammifères		
		Groupe " <u>falciparum</u> "	Groupe " <u>malariae</u> "	Groupe " <u>vivax</u> "
Hématie hôte entièrement occupée	-	+	+	+
Forme ronde	+	-	+	+
Noyau périphérique	-	-	+	+
Limite nette noyau - cytoplasme	-	-	+	-
Granule chromatinien, accessoire présent	+	-	+	-
Limite nette noyau-bord de la zone pigmentaire	-	-	-	+
Pigment dispersé	-	-	-	+

TABEAU 2. REPARTITION DES HEMOSPORIDIES DE MAMMIFERES SELON LA LOCALISATION GEOGRAPHIQUE ET LA FAMILLE PARASITAIRE
(V = groupe "vivax"; M = groupe "malariae"; F = groupe "falciparum"; O = pas de parasite connu)

Famille Hôte vertébré	Plasmodiidae		Haemoproteidae	
	Afrique	Asie	Afrique	Asie
Mégachiroptères	V - M	O	V	V
Microchiroptères	O	O	M	O
Dermoptères		F		O
Lémuriens	M	O	O	O
Singes non anthropoïdes	V	V - M - F	V	V
Singes anthropoïdes	V - M - F	V	O	O
Athérures	V	O	O	O
Sciuridés	O	O	O	V
Petauristinés		V		V
Tragulidés	O	M	O	M
Hippopotames	O		V	
Muridés	V	O	O	O

FIG. I. Différents types de gamétocytes des hémospories : 1 à 4 = gamétocytes de type "vivax" (1 = microgamétocyte du sous-groupe "diffus"; 2 = macrogamétocyte du sous-groupe "diffus"; 3 = microgamétocyte du sous-groupe "en cocarde"; 4 = macrogamétocyte du sous-groupe "en cocarde"); 5 à 8 = gamétocytes de type "malariae" (5 et 7 = microgamétocytes; 6 et 8 = macrogamétocytes); 9 et 12 = gamétocytes de type "falciparum" (9 = P. falciparum; 12 = P. sandoshami); 10 = Plasmodium d'oiseau; 11 = Haemocystidium.

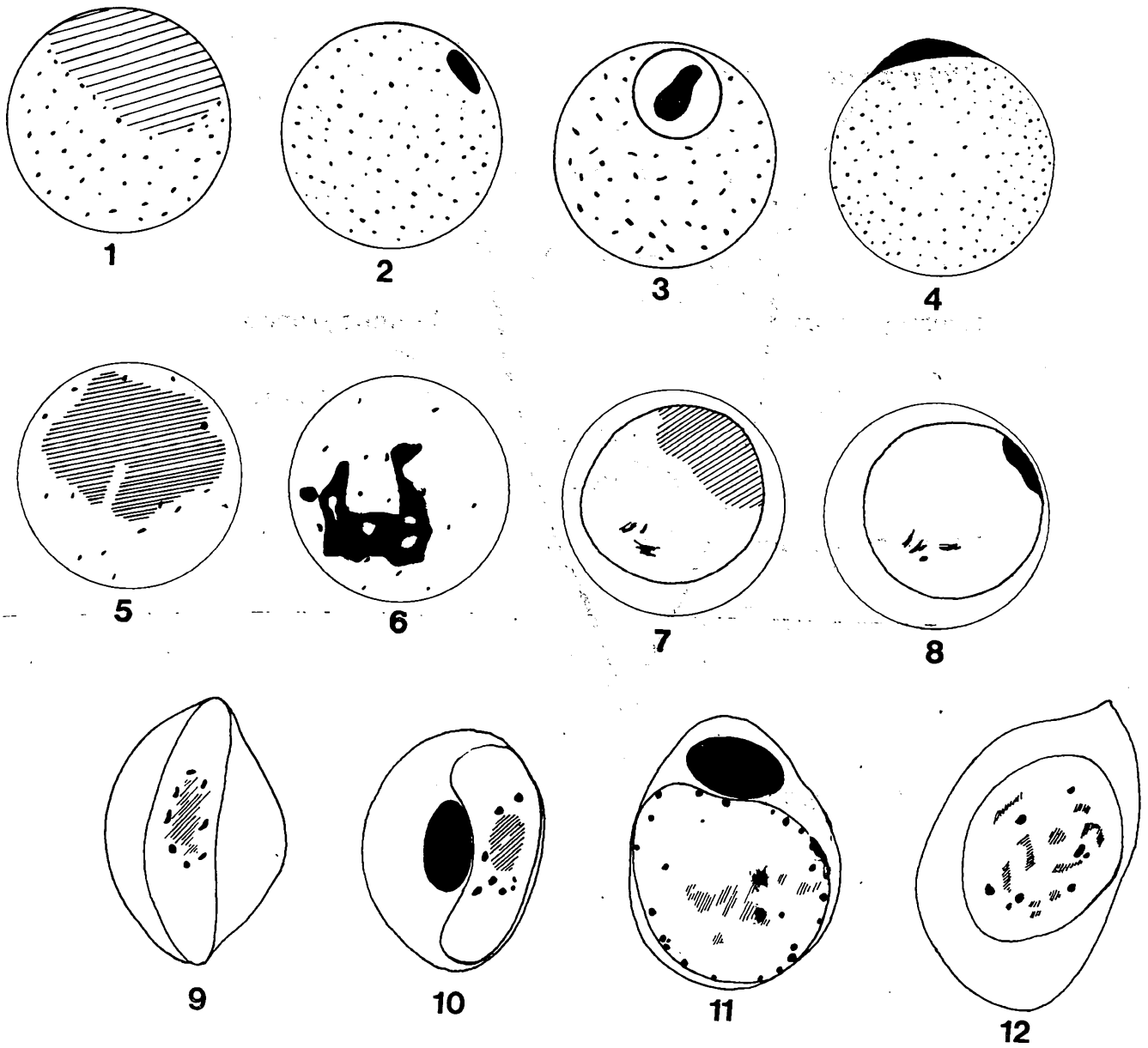


FIG. II. ARBRE PHYLETIQUE POUR LES HEMOSPORIDIÉS

