

# CLASSE DES COLPODEA Small et Lynn, 1981

par

Wilhelm FOISSNER  
Professeur à l'université de Salzburg

*Diagnose* : L'infaciliature somatique est constituée de dicinétides (rarement de tricinétiodes), déplacées de 10 à 20° (dans le sens horaire) par rapport à l'axe de la cinétiode. Les deux cinétiodes de chaque cinétiode, unis par 2 ou 3 desmosomes, sont généralement ciliés, mais le cinétiode antérieur ou postérieur est souvent nu au niveau des aires postorale et/ou latérale gauche. Chaque dicinétiode est associée à 2-4 sacs parasomiaux. Le cinétiode antérieur a quelques microtubules postciliaires dirigés vers la partie postérieure et, habituellement, un important rideau de microtubules transverses antéro-latéralement orienté. Le cinétiode postérieur est pourvu d'un nombre plus ou moins grand de microtubules postciliaires, d'une courte fibre cinétiodesmale antéro-latéralement dirigée, d'un rideau de fibres microtubulaires transverses qui s'étend postérieurement pour former par alignement et/ou superposition de rideaux issus des dicinétides plus antérieures, un faisceau de microtubules à tort dit fibre LK<sub>m</sub> (« left kinetodesmal fibre »). L'argyrome est de type réticulé (colpodien, platyophrydien, kreyellidien). Les structures buccales, bien que diverses, sont toujours constituées d'un champ ciliaire droit et d'un champ ciliaire gauche, formé de monocinétides, dicinétides ou même de polycinétides. La stomatogénèse est mérotélocinétiode ou pleurotélocinétiode. La division se fait à l'état libre, nageur ou sous kyste. Les Colpodes vivent surtout dans des biotopes terrestres (sol, litières) et semi-terrestres (mousses, eaux temporaires), rarement en milieux limniques (lacs, eaux courantes) et ils sont quasi absents des milieux marins; occasionnellement, ce sont des parasites peu nocifs d'Invertébrés et de Vertébrés.

Le caractère le plus distinctif des Colpodes est la présence de la fibre LK<sub>m</sub>, seulement reconnaissable comme telle en microscopie électronique. Néanmoins, l'ensemble des caractéristiques suivantes permet d'identifier, presque à coup sûr, un Cilié comme Colpode : des dicinétides somatiques, un argyrome de type colpodien, platyophrydien ou kreyellidien, une stomatogénèse somatique.

Deux sous-classes : Colpodia, Bryometopia.

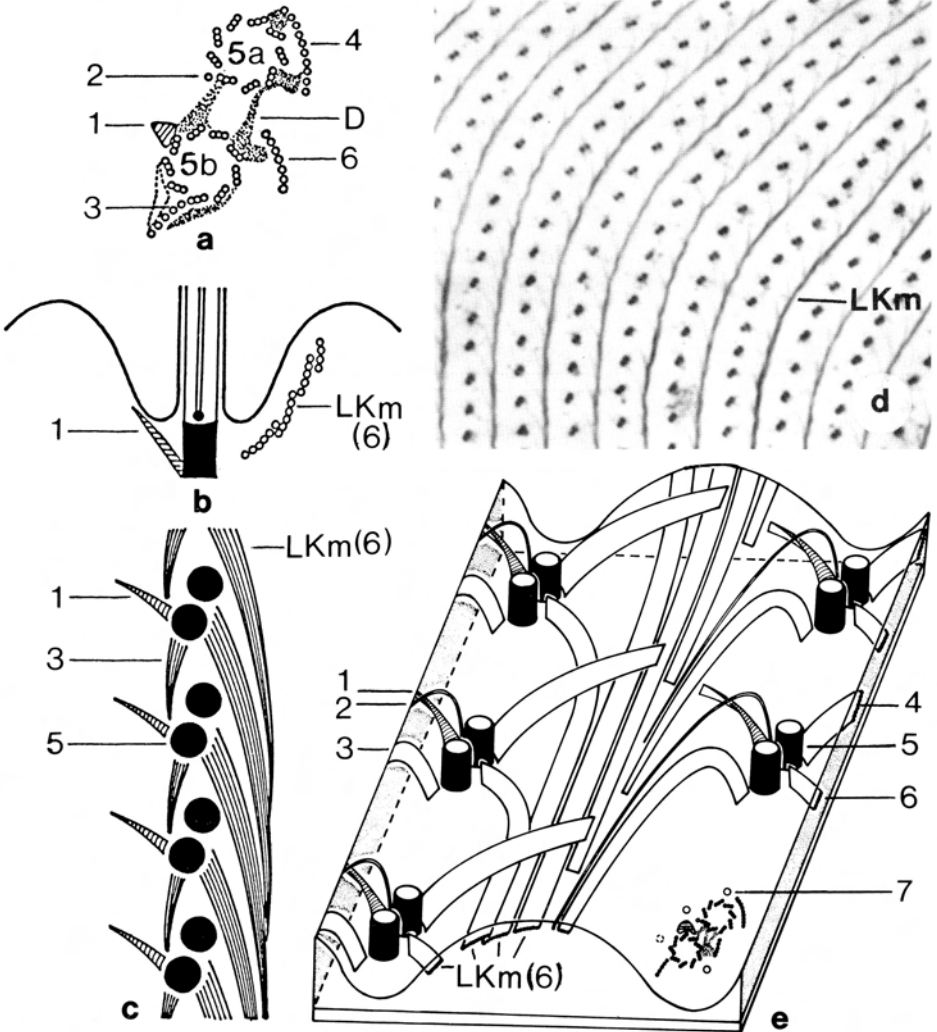


FIG. 78. — a-e. Ultrastructure fine de la dicinétide de Colpodea en coupes transversales (a), longitudinale (b), tangentielle (c) et en vue diagrammatique (e); (d) représente une imprégnation au protargol de *Bresslauides terricola*. D'après AESCHT *et al.* (1991). 1 : fibre cinétodesmale; 2,3 : rideaux de microtubules postciliaires des cinéosomes antérieur et postérieur; 4 : rideau de microtubules transverse du cinéosome antérieur; 5, 5a, 5b : cinéosomes antérieur et postérieur; 6 : rideau de microtubules transverse du cinéosome postérieur (= fibre LKm); 7 : sac parasomal; D : desmosomes.

## CARACTÈRES GÉNÉRAUX

**Caractères morphologiques.** — La taille des Colpodea va de  $10 \times 7 \mu\text{m}$  à  $1700 \times 1000 \mu\text{m}$ . La plus grande espèce *Bursaria truncatella* a un volume qui est environ 200 000 fois celui de la plus petite (*Nivaliella plana*).

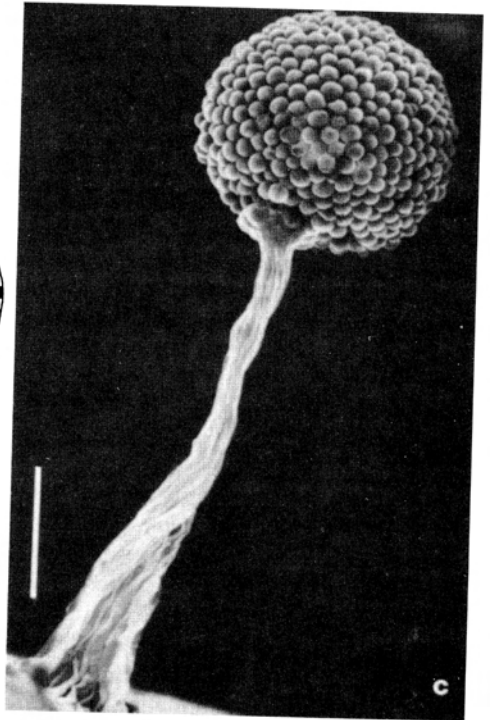
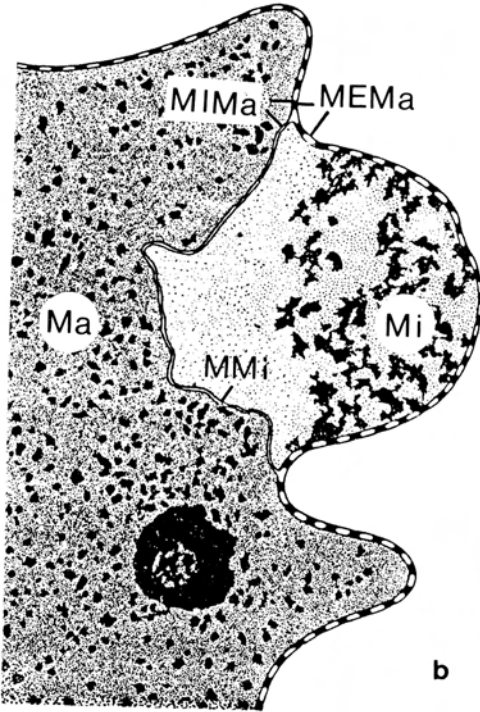
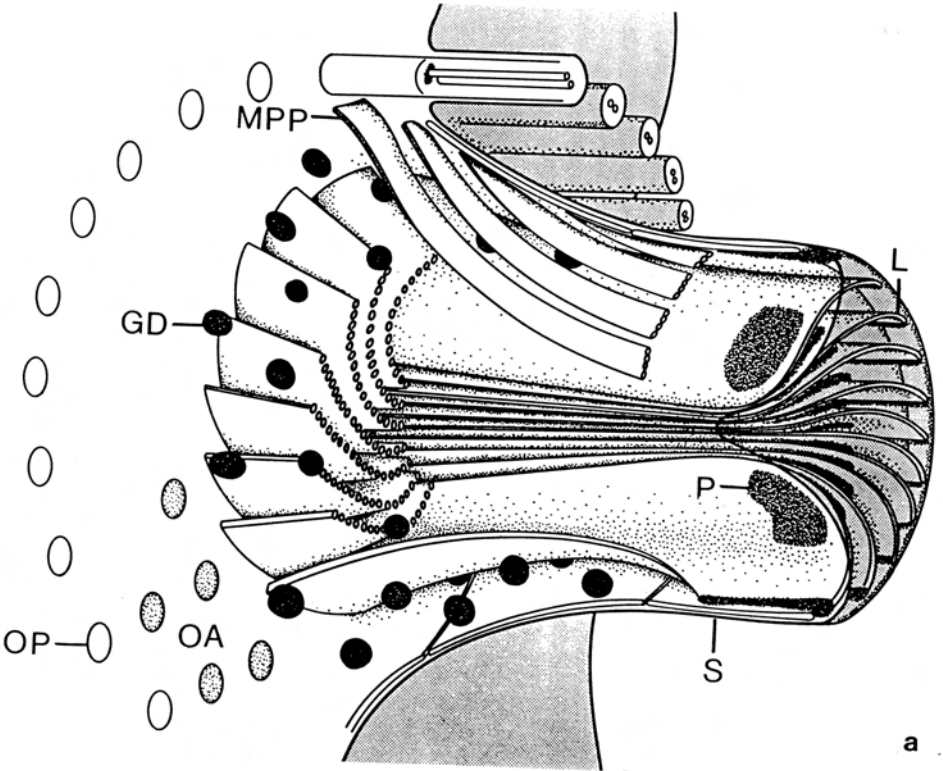
La plupart des Colpodes sont plutôt réniformes et aplatis latéralement (fig. 85a, 85b, 91c, 92a, 93c). Il n'y a pas d'espèces vermiformes bien que beaucoup de Colpodes soient inféodés au sol. On peut distinguer un côté ventral, un côté dorsal et deux faces latérales, la bouche étant le plus souvent localisée dans le tiers antérieur du corps. Dans quelques familles et genres, elle migre à l'extrémité postérieure (Marynidae, *Kreyella*; fig. 80o, 85c) ou antérieure (Sagittariidae; fig. 80i) de la cellule et souvent, elle est plus ou moins déplacée du côté droit (Hausmanniellidae; fig. 85b, 94d). La cellule est aisément déformable, comme dans le cas de suralimentation. En absence de myonèmes, elle est peu métabolique et peu contractile. D'après les analyses statistiques, le degré habituel de variabilité des caractères morphologiques est de 5 à 15 %.

La plupart des Colpodes n'ont qu'un seul macronoyau généralement sphérique ou ellipsoïde, rarement en forme de bâtonnet (*Bursaria* spp.), et un seul micronoyau (fig. 85a, 85b, 87a, 91a, 92a, 93a). Quelques espèces ont 2 macronoyaux et/ou 2 à plusieurs micronoyaux. Peu de temps après la division et l'enkystement, le macronoyau est réorganisé : une petite partie s'isole puis est résorbée dans le cytoplasme ou, dans le cas des kystes de durée, déposée dans la paroi kystique. Cette extrusion chromatienne pourrait être un processus de régulation de la quantité d'ADN. Le micronoyau est généralement plaqué contre le macronoyau (fig. 85b, 87a, 91a, 92d), mais chez les Cyrtolophosidida, il est inclus dans l'espace périnuclear : les membranes interne et externe de l'enveloppe macronucléaire deviennent aussi partie de l'enveloppe micronucléaire (fig. 79b, 89a). Un tel complexe micro-macronucléaire est unique dans le phylum des Ciliés.

La plupart des Colpodes n'ont qu'une seule vacuole contractile, dans le tiers postérieur de la cellule (fig. 85b, 87a, 89a, 92c), ou, parfois au milieu du corps (*Thylakidium* et *Pseudochlamydonella*; fig. 89g). Chez quelques espèces, il y a 2 vacuoles contractiles ou plusieurs (par ex., *Bursaria* spp.). Le plus souvent, la vacuole est une simple ampoule entourée de petites vésicules collectrices pendant la diastole, mais quelques espèces sont pourvues de 2 ou de quelques canaux collecteurs bien développés et 2 pores excréteurs ou plus (fig. 91c). Le cytophyge est proche de la vacuole contractile (fig. 91b). Il n'y a pas d'anus permanent.

Des extrusomes ou organites de ce type sont présents chez tous les Colpodes étudiés jusque là (fig. 87c). Ce sont des mucocystes dont la forme (globulaire, ellipsoïdale, en bâtonnet), la taille (0,2-20  $\mu$ m), la couleur (jaune, incolore), la topographie (entre ou dans les cinéties) représentent les caractères spécifiques les plus importants mais ils sont peu discriminants dans la distinction des taxons de niveau plus élevé. L'ultrastructure des extrusomes de Colpodes est mal connue en raison des difficultés de leur fixation. Ils présentent souvent un aspect spongieux de fines fibres.

Le cytoplasme est plus ou moins granuleux et habituellement incolore, parfois jaunâtre (par ex., *Platyophrya citrina*, *Maryna galeata*) ou rougeâtre (par ex., *Bryophrya rubescens*). Des algues ingérées ou symbiotiques donnent à certaines espèces (par ex., *Thylakidium* spp., *Platyophrya* spp.) une coloration verte. Des cristaux d'excrétion (globulaires, en bâtonnet et/ou en Y) sont fréquents et souvent concentrés au voisinage de la vacuole pulsatile. Les vacuoles alimentaires sont globulaires mais, dans 2 genres (*Parabryophrya*, *Notoxoma*), elles sont fusiformes comme chez les Hypotriches du genre *Territricha* (fig. 91c).



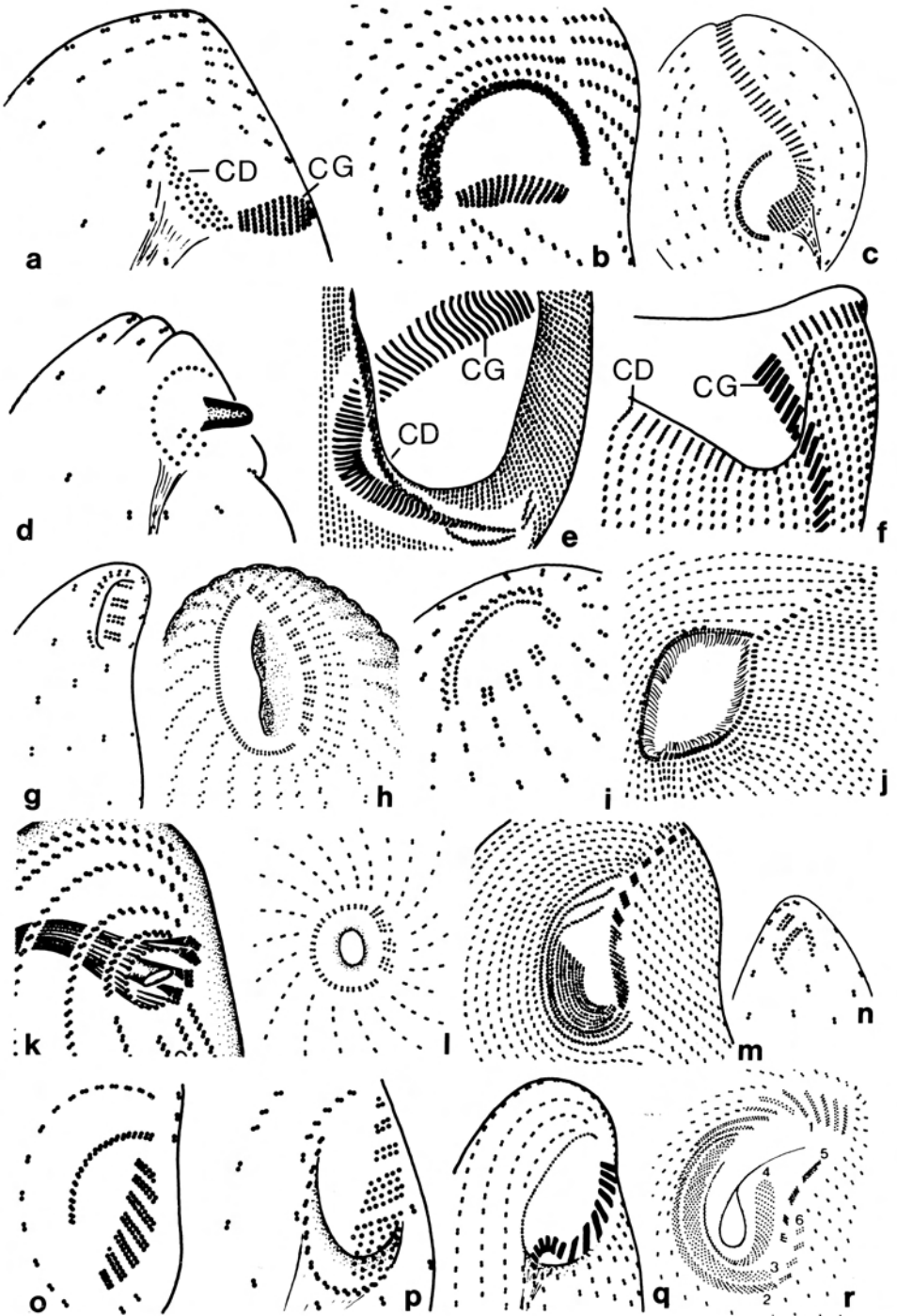
Les Colpodes nagent plus ou moins rapidement par rotation autour de l'axe longitudinal du corps. Toutes les espèces ou la plupart d'entre elles peuvent ramper sur l'une ou l'autre de leurs faces latérales; beaucoup restent presque ou totalement immobiles pendant l'alimentation et elles manifestent un thigmotactisme faible ou fort. *Pseudoplatyophrya saltans* est capable de déplacements saltatoires comme des Scuticociliés (*Cyclidium*). Les espèces de quelques groupes de Colpodida (fig. 85c), Bursariomorphida, Cyrtolophosidida (fig. 89e) et Bryometopida, incluses dans une loge muqueuse tubulaire ou en forme de calice ont une vie sessile ou subsessile.

**Ciliature somatique.** — Chez la plupart des Colpodes, la ciliature somatique recouvre tout le corps, la face gauche étant souvent moins densément ciliée que la droite et chez quelques espèces, des cinéties sont plus courtes postérieurement (surtout les Grossglockneriidae; fig. 87a, 87d). Les autres spécialisations de l'infrciliature somatique sont de longs cils caudaux (la plupart des Grossglockneriidae et Marynidae; fig. 85c; 87a,d; 92c) et une dépression en gouttière diagonale où la ciliature est polymérisée et le système fibrillaire des dicinétides modifié (les plus grandes espèces de *Colpoda* et *Maryna*; fig. 85c, 86c).

Le trajet des cinéties suit une ligne plus ou moins spiralée vers la gauche. Dans les dicinétides, légèrement inclinées, le cinétosome postérieur ou antérieur est souvent seul cilié, particulièrement sur le côté postoral gauche de la cellule (fig. 87d, 90a, 93b). Les cinéties débutent autour de l'appareil oral (Cyrtolophosidida) ou le long d'une ligne de suture préorale quand la bouche est subapicale (voir diagnose de la classe et figure 78 pour les détails de l'ultrastructure somatique). La spécialisation la plus importante (apomorphie) est la LKm-fibre formée par les recouvrements successifs des rideaux de microtubules transverses issus des cinétosomes postérieurs. Cette fibre est faiblement développée chez les Bryometopida (Wirnsberger *et al.*, 1985).

**Appareil buccal.** — L'emplacement et la structure de la bouche sont très variables chez les Colpodes (fig. 80), ce qui a conduit à des erreurs de classification. Ainsi *Platyophrya* (fig. 89a,b; 90b) a été considéré comme un Gymnostome, *Pseudochlamydonella* (fig. 89g, 90d) comme un Cyrtophore, *Bursaria* (fig. 88a-88d) comme un Hétérotriche. Cependant, il y a toujours un champ oral droit et un champ oral gauche insérés dans ou sur les bords d'une dépression tubulaire, plus ou moins profonde : le vestibule. Le champ ciliaire droit (formation ou membrane parorale) est constitué d'une seule rangée de dicinétides (par ex., Cyrtolophosidida, Bryometopidae; fig. 89a,f; 90b; 92b,e; 93a,b,f,g; 94a) ou de nombreuses cinéties ordonnées ou dé-

FIG. 79. — a, b, c. Apomorphies particulières aux Colpodes. a. Reconstitution tridimensionnelle de l'appareil buccal de *Grossglockneria acuta* (d'après AESCHT *et al.* 1991). Les lamelles concentriques (L) emboîtées de microtubules du suçoir (S) sont jointes par des plaques denses (P) et entourées de granules denses (GD). L'organelle paroral (OP) borde en demi-cercle le côté droit du suçoir. Les microtubules postciliaires (MPP) des cinétosomes paroraux se prolongent sous la pellicule, dans le suçoir où ils se terminent. Les cinétosomes de l'organelle adoral (OA) sont représentés en grisé. b. Schéma du complexe micro-macronucléaire de *Woodruffides metabolicus* (d'après GOLDER, 1976) : le micronoyau (Mi) est logé dans l'espace périmacronucléaire (Ma). L'enveloppe micronucléaire est constituée de la membrane micronucléaire (MMi) et des membranes macronucléaire interne (MIMA) et externe (MEMa). c. Sorocarpe mûr de *Sorogena stoianovitchae* avec pédoncule portant le sporange et les cellules enkystées (d'après OLIVE et BLANTON, 1980). Échelle : 100 µm.



sordonnées (par ex., Bryophryidae, Colpodidae; fig. 86b, 91d). Le champ oral gauche (formation adorale/organelles adoraux) est formé d'organelles allongés, équidistants (par ex., Colpodidae, Bursariomorphidae; fig. 86b, 88a-d) ou de nombreux petits « pavés » (par ex., Cyrtolophosididae; fig. 89a-f, 90b, 91b, 92b). Les organelles équidistants sont des monocinétides (par ex., Colpodidae *sensu stricto*; fig. 86b) ou des structures d'allure membranellaire formant une sorte de zone adorale, comme chez les Bursariomorphida et quelques Bryometopia (fig. 88a-d, 93a,b). Les cils manquent souvent sur la rangée postérieure de cinétosomes des organelles adoraux (Perez-Paniagua *et al.*, 1980; Bardele *et al.*, 1991; Foissner, 1993).

En général, des faisceaux de némaesmes et des rideaux de microtubules post-ciliaires entourent le cytopharynx où ils forment, dans quelques taxons, un cyrtos distinct, par ex., Cyrtolophosidida (Small et Lynn, 1981; Foissner, 1993). Cependant, chez *Bursaria* et *Bryometopus*, des rideaux de fibres transverses contribuent aussi à la formation de l'appareil pharyngien, ce qui suggérerait une position à part de ces groupes (paraphylétiques?) dans les Colpodes mais aussi une origine ancestrale haptoridienne, comme le font les cinéties somatiques oralisées des Sorogenidae et Bursariidae (Wirnsberger *et al.*, 1985; Foissner et Foissner, 1988; Foissner, 1993).

Une des apomorphies la plus spectaculaire est le suçoir des Grossglockneriida (fig. 79a, 87a-e) servant à perforer les parois des cellules de champignons et de levures et à aspirer leur contenu. Dans ce groupe, la membrane parorale est réduite à une seule rangée de monocinétides (de Puytorac *et al.*, 1983; Aeschl *et al.*, 1991).

**Argyrome.** — Trois types d'argyrome sont présents chez les Colpodes. Le modèle colpodien est formé de mailles rectangulaires plutôt larges (fig. 84a, 86a, 87c, 91b, 94d); la division des mailles par un argyronème médian courant entre 2 lignes ciliaires donne le type platyophrydien (fig. 84a, 89b, 90c) et de petites mailles irrégulières caractérisant le type kreyellidien (fig. 84a, 93d,e). Ces 3 types sont confinés à certains ordres (fig. 84a). Cependant, chez les Cyrtolophosidida, on peut trouver les 3 types (fig. 89b,c), ce qui indiquerait soit une évolution convergente soit une mauvaise classification de certains genres. Les modèles de *Cyrtolophosis* et de *Colpoda* deviennent respectivement platyophrydien et kreyellidien pendant la division, ce qui suggérerait l'apomorphie du modèle colpodien.

**Cycle.** — Le plus souvent les thérontes nourris deviennent des trophontes qui se divisent. Néanmoins, les Colpodida, Glossglockneriida et, peut être aussi, les Bryophryida se divisent dans des kystes de reproduction. Entre le stade trophique et le stade reproducteur, il y a formation d'un kyste pluripotent qui peut se développer en

FIG. 80. — a-r. Principaux types de structures orales de Colpodes, en imprégnation argentique (d'après FOISSNER, 1993). a : *Colpoda steinii* (Colpodidae); b : *Hausmanniella discoidea* (Hausmanniellidae); c : *Bardeliella pulchra* (Bardeliellidae); d : *Grossglockneria hyalina* (Grossglockneriidae); e : *Bursaria truncatella* (Bursariidae); f : *Bursarium pseudobursaria* (Bursariidae); g : *Cyrtolophosis elongata* (Cyrtolophosididae); h : *Platyophrya spumacola* (Platyophryidae); i : *Sagittaria hyalina* (Sagittariidae); j : *Rostrophrya camerounensis* (Woodruffiidae); k : *Pseudochlamydonella rheophila* (Pseudochlamydonellidae); l : *Sorogena stoianovitchae* (Sorogenidae); m : *Bryophrya bavariensis* (Bryophryidae); n : *Trihymena terricola* (Trihymenidae); o : *Kreyella minuta* (Kreyellidae); p : *Pseudokreyella terricola* (Tectohymenidae); q : *Bryometopus pseudochilodon* (Bryometopidae); r : *Jaroschia sumptuosa* (Jaroschiidae). CD : champ ciliaire oral droit = organelle paroral; CG : champ ciliaire oral gauche = organelles adoraux.

un trophonte, un kyste de reproduction ou un kyste de durée. En général, 4 tomites sont formés dans le kyste par 2 divisions consécutives (fig. 81).

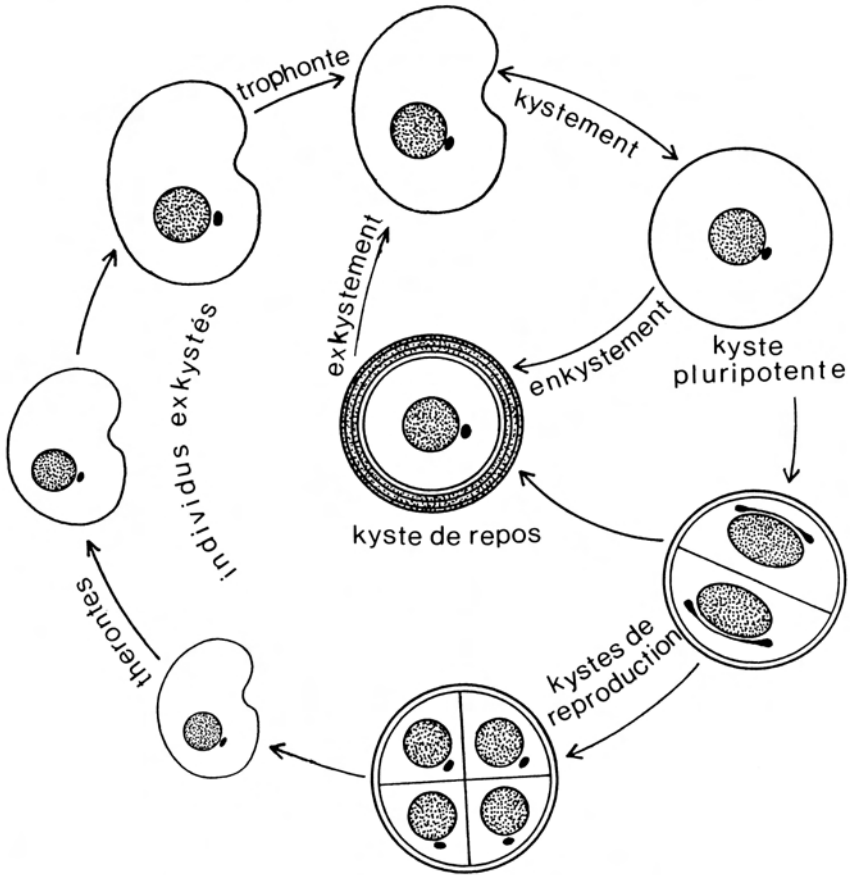


FIG. 81. — Cycle des Colpodes, sous kystes (Colpodida, Grossglockneriida). D'après FOISSNER 1993 (modifié).

**Stomatogénèse et division cellulaire.** — Les Colpodida et Grossglockneriida (qui se divisent dans des kystes de reproduction) ont une stomatogénèse mérotélocinétiennne : les structures orales parentales sont résorbées et les nouvelles structures s'édifient à partir des extrémités antérieures de cinétiques somatiques qui se dés spiralisent et subissent une réorganisation radiaire avant le début de la stomatogénèse (fig. 83 ; Foissner, 1993). Tous les autres Colpodes se divisent à l'état libre et ont une stomatogénèse pleurotélocinétiennne (cyrtolophosidés) : le primordium oral de l'opisthe se développe au-dessous de l'équateur de la cellule, à partir de plusieurs cinétiques somatiques latérales droites (Wirnsberger *et al.*, 1985 ; Bardele *et al.*, 1991). Les nouvelles structures orales tournent dans le sens horaire durant les derniers stades de la division pour gagner leur place définitive (fig. 82). La stomatogénèse des Cyrtolophosidés évoque celle des Hétérotriches, bien que, chez ces derniers, les structures buccales soient issues d'un champ anarchique, absent chez les Colpodes.



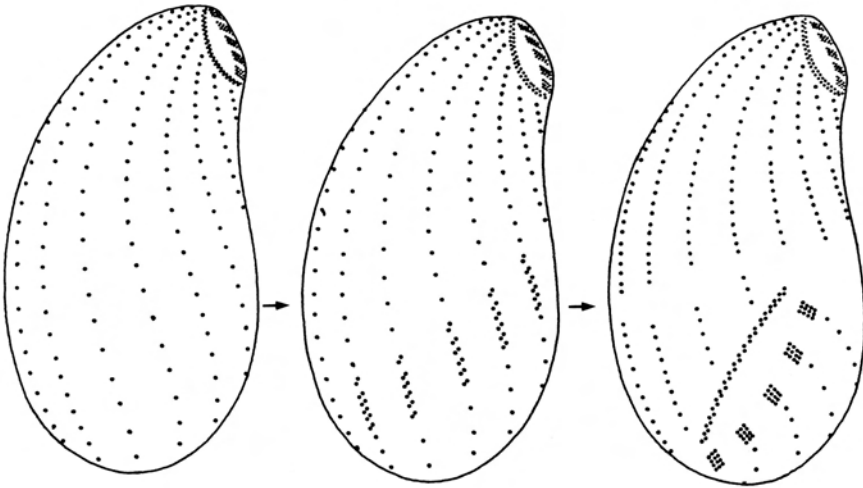


FIG. 82. — Schéma de la stomatogenèse pleurotélocinétique (cyrtolophosidés) chez les Colpodes (d'après FOISSNER, 1993). Les structures orales de l'opisthe se forment à partir de plusieurs cinéties somatiques latérales droites.

Si l'on interprète le champ anarchique comme une acquisition nouvelle, les Colpodes pourraient avoir donné naissance aux Hétérotriches. Des types évolués de stomatogenèse bucco- ou apocinétique n'existent pas chez les Colpodes, à l'exception douteuse de *Woodruffides metabolicus* (de Puytorac *et al.*, 1979). Les structures orales parentales sont partiellement (par ex., *Cyrtolophosis*) ou complètement (par ex., *Bursaria*) réorganisées pendant la division (Perez-Paniagua *et al.*, 1980; Foissner, 1993).

A l'exception du cas de *Bursaria truncatella*, aucune observation de conjugaison de Colpode n'est connue (Foissner, 1993).

**Écologie.** — La plupart des Colpodes vivent dans les sols ou en biotopes semi-terrestres (mousses, flaques d'eau, infusions d'herbes). Peu (par ex., *Bursaridium spp.*, *Cyrtolophosis spp.*; fig. 89e, f) et *Pseudochlamydonella rheophila* (fig. 89g, 90d) ont été trouvés dans de vrais milieux limniques tels que les eaux courantes et les lacs. Très peu d'espèces vivent en milieu marin (par ex., le genre douteux *Rhyposophrya*) mais plutôt dans des sols salés (par ex., beaucoup de Colpodidae, Marynidae, Cyrtolophosididae). *Colpoda cavicola* n'a été presque exclusivement récolté que dans des trous d'arbres. *Sorogena stoianovitchae* vit sur des parties de plantes mortes. Tous les Colpodes peuvent survivre dans des conditions défavorables sous forme de kystes de durée dont la structure très variée est de grande importance pour la détermination des espèces.

En raison de la présence régulière et abondante des Colpodes, et spécialement du genre *Colpoda*, dans les biotopes terrestres, Foissner (1987) a dénommé la communauté édaphique infusorienne « *Colpodetea* ». Grâce à leur stratégie de type *r* (grande capacité de reproduction, tolérance aux changements des facteurs du milieu, petite taille, faible compétitivité), les Colpodes exploitent aisément des biotopes particuliers tels que sols antarctiques, écume de cicadelles, feuillage des plantes, urnes des plantes carnivores, dépressions corporelles de Vertébrés et d'Invertébrés, crottin (Foissner, 1993). Les Colpodes jouent un rôle important dans différents processus

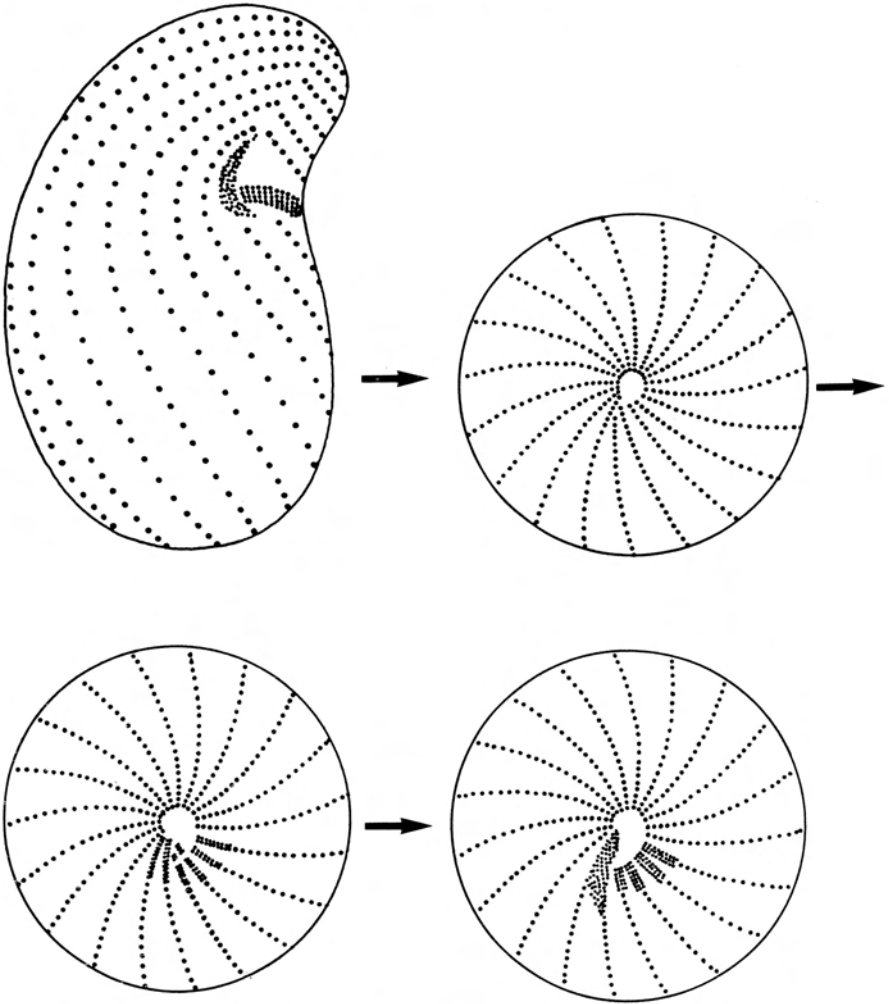


FIG. 83. — Schéma de la stomatogenèse mérotélocinétienne chez les Colpodes (d'après FOISSNER, 1993). Les trophontes arrondis résorbent les structures orales, et les cinéties somatiques sont désorganisées; aux extrémités de plusieurs cinéties parentales, des structures orales sont reformées.

physiques et biologiques des sols. Par exemple, *Colpoda* accroît la porosité des sols, sécrète des antifongiques et stimule la fixation de l'azote par *Azotobacter* et la croissance des plantules de coton. Les Grossglockneriidae se nourrissent de champignons non pathogènes ou pathogènes (par ex., *Ustilago maydis*) ce qui suggère un contrôle biologique possible de ces derniers.

Le spectre alimentaire des Colpodes est aussi varié que leurs structures orales. Beaucoup se nourrissent entièrement de bactéries et ont un petit vestibule (par ex., la plupart des espèces de *Colpoda* et *Maryna*), d'autres sont des carnivores voraces avec un vaste vestibule (par ex., quelques Colpodidae et la plupart des Hausmanniellidae; fig. 85b, 86d); certains sont des mycophages avec un suçoir (tous les

Grossglockneriidae; fig. 79a, 87a-e) ou des mangeurs de Diatomées avec un nasse cyrtophoridien (*Pseudochlamydonella*; fig. 89g, 90d). Beaucoup sont omnivores, particulièrement les Cyrtolophosides et Bursariomorphides. Souvent, les stratégies alimentaires ont évolué dans une même famille : le Colpodidae *Krassniggia* (fig. 86d) est carnivore tandis que la plupart des espèces de *Colpoda* sont bactériophages (fig. 85a, 86c).

Les Colpodes ont une large distribution géographique. Quelques-uns cependant, n'ont été récoltés qu'en Laurasie (par ex., *Orthokreyella*, *Tectohymena*; fig. 93c) ou qu'en Gondwanie (par ex., *Puytoraciella*, *Apocolpoda*, *Anictostoma*, *Jaroschia*; fig. 85b, 92f), ce qui indique une aire géographique relativement réduite.

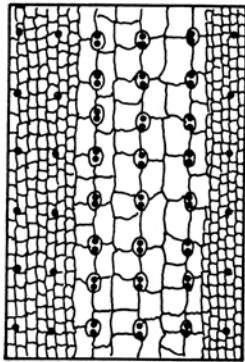
**Parasitisme.** — Si des cas de parasitisme obligatoire entre Colpodes et Métazoaires n'ont pas été signalés, il y a, par contre, de nombreuses observations de parasitisme facultatif de presque toutes les classes de Vertébrés (Homme compris) et Invertébrés. *Colpoda spp.* est parfois parasité par des organismes de type flagellé du genre *Spiromonas* et des parasites plasmodiaux du genre *Endemosarca* (Foissner et Foissner, 1984; Erdos et Olive, 1971). Ces infections sont fatales à leurs hôtes.

### Phylogénie

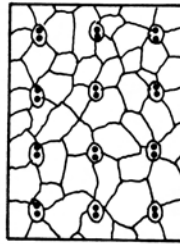
Les données microscopiques et ultrastructurales suggèrent une origine haptoridienne ou nassulidienne des Colpodes (Aesch et al., 1991). Je penche en faveur d'ancêtres haptoridiens en raison des similitudes dans la stomatogenèse (télocinétienne) et dans le modèle de l'argyrome de certains Cyrtolophosidiés tels que les genres *Reticulowoodruffia* et *Pseudochlamydonella* (fig. 84a, 89c). Très vraisemblablement, les Cyrtolophosidida sont (ou, au moins, comprennent) le groupe ancestral des Colpodea. La dicinétide caractéristique des Colpodes aurait évolué ou par une dispersion de la dicinétide de la brosse des Haptoridés sur toute la cellule (Foissner, 1985; fig. 84a) ou par une non-dissociation de monocinétides d'Haptoridés durant la morphogenèse, non-dissociation au cours de laquelle le cinétosome antérieur conserve le rideau microtubulaire 1 de fibres transverses et perd le rideau 2 (Aesch et al., 1991).

Les caractères suivants ont été considérés pour tenter de préciser les relations des ordres : stomatogenèse, appareil nucléaire, argyrome, sexualité, structures orales. Malheureusement, la plupart de ces caractères fournissent différents scénarios possibles indiquant que quelques caractères ont évolué par convergence. C'est particulièrement évident pour le champ ciliaire oral droit qui est composé de nombreuses petites cinéties ou d'une simple rangée de dicinétides dans la même famille (exemple : genre *Colpoda* et genre *Kuehneltiella* dans les Colpodidae). La stomatogenèse est pleurotélocinétienne chez les Bursariomorphida bien que d'autres caractères (appareil nucléaire, argyrome, champ ciliaire oral droit) indiquent une parenté plus grande de ces derniers avec les Colpodida qu'avec les Cyrtolophosidida. En outre, *Bursaria* est le seul Colpode à sexualité connue (conjugaison), avec sortie du kyste par un pore et possibilité de régénération physiologique. Ce sont là des caractères typiques d'Hétérotriches. Je pense donc que la position systématique de ce groupe est encore incertaine malgré l'ultrastructure somatique de type colpode (Lynn, 1980; Perez-Paniagua et al., 1980). En l'état de nos connaissances, une évolution convergente de la LK fibre n'est pas à exclure.

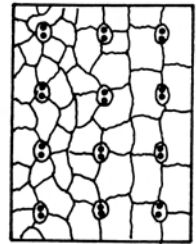
Toute tentative de construction d'un système phylogénétique (cladistique) des Colpodea est vouée à l'échec dans l'ignorance où nous sommes de l'état des caractères (apomorphes et plésiomorphes). Les apomorphies les plus apparentes au niveau de l'ordre sont le sucoir des Grossglockneriida, l'appareil nucléaire particulier des Cyrtolophosidida, les sorocystes des *Sorogenida* (fig. 79c). Mais ce sont justement ces 2 ordres qui démontrent notre ignorance. Les infraciliatures orale et somatique de *Sorogena* ne sont pas distinctes de celle d'un Cyrtolophosidé typique tel que *Platyophrya*, et pourtant le micronoyau n'est pas localisé dans l'espace périnucléaire comme chez *Platyophrya*. L'explication la plus parcimonieuse serait un ancêtre commun avec un appareil nucléaire normal. Mais pourquoi une telle radiation ne serait-elle réalisée que chez les Cyrtolophosidida? Quel est le bénéfice adaptatif d'un tel complexe macro-micronucléaire? Les *Sorogenida* (et les genres de Cyrtolophosidés avec leur argyrome colpodien) ont-ils évolué à partir des Colpodida



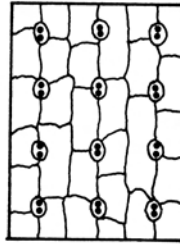
Haptorida  
Reticulowoodruffia  
and Pseudochlamydonella in class  
Colpodea



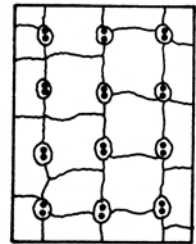
Kreyellidae  
Trihymenidae  
Jaroschidae



Tectohymenidae  
Bryometopidae

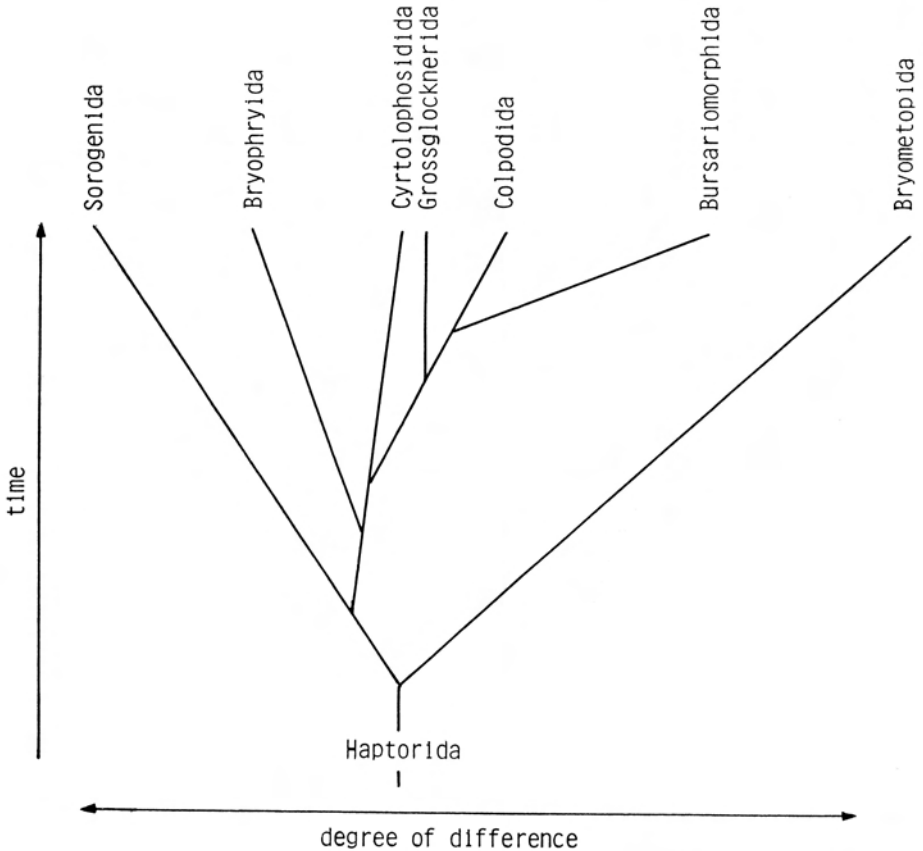


Cyrtolophosidida  
Bryophryida  
Cyrtolophosidida



Grossglocknerida  
Colpodida  
Cyrtolophosidida  
Bursariomorphida

a



b

comme l'indiquerait l'argyrome? Les Sorogenida ont-ils perdu le complexe macro-micronucléaire et ont-ils un ancêtre commun avec les Cyrtolophosidida?

## SYSTÉMATIQUE

Le système suivant et les diagnoses sont basés sur Foissner (1978, 1985), Lynn (1980), de Puytorac *et al.* (1983, 1987) et particulièrement sur le travail détaillé de Foissner (1993). Il reconnaît deux sous-classes.

### SOUS-CLASSE DES COLPODIA Foissner, 1985

*Diagnose* : Colpodea de taille très petite à grande, avec argyrome colpodien ou platyphrydien et le plus souvent, un trajet de cinéties somatiques nettement spiralé. Division libre ou sous-kyste. Stomatogenèse mérotélo- ou pleurotéllocinétienne. Ordre type : Colpodida de Puytorac *et al.*, 1974.

6 Ordres : Colpodida, Grossglockneriida, Bursariomorphida, Cyrtolophosidida, Sorogenida, Bryophryida.

### Ordre des Colpodida de Puytorac *et al.*, 1974

Colpode de taille petite à grande, avec argyrome colpodien. Vestibule en entonnoir subapical ou subterminal, petit à très grand. Formation parorale constituée d'un nombre plus ou moins grand de cinéties plus ou moins ordonnées (secondairement réduite à une seule rangée de dicinétides chez *Kuehneliella*, *Avestina*, *Ilsiella*) sur le côté interne de la paroi vestibulaire droite et dorsale. La caractéristique de l'ordre la plus importante porte sur les organelles adoraux : équidistants, en nombre plus ou moins grand (polycinétie orale gauche) ayant chacun une rangée de cinétosomes, ils tapissent la paroi gauche profonde du vestibule. Macro- et micronucléus avec leurs membranes propres. Division sous kyste. Stomatogenèse mérotéllocinétienne. En milieux terrestres ou d'eaux douces. Famille type : Colpodidae Bory de Saint Vincent, 1826.

Cinq familles, 16 genres, 73 espèces sont reconnus par Foissner (1993). La distinction entre familles tient principalement à la localisation de la bouche, la forme des organelles paroral et adoraux. Les travaux les plus importants sont ceux de Kahl (1931), Taylor et Furgason (1937), Lynn (1976) et Foissner (1985, 1993).

*Famille Colpodidae* Bory de Saint Vincent, 1826

Ces Colpodes de taille petite à grande ont un vestibule petit à très grand, dont l'ouverture est située dans la moitié antérieure du corps. Les polycinéties orales droites et gauches ont à peu près la même longueur. Division sous kystes de reproduction. G. type : *Kolpoda (Colpoda)* Müller, 1773.

G. *Colpoda* Müller, 1773 (fig. 80a, 85a, 86a-c). Taille petite à très grande. Microphage (alimentation principalement à base de bactéries). Vestibule petit à relativement grand, en gouttière et dont

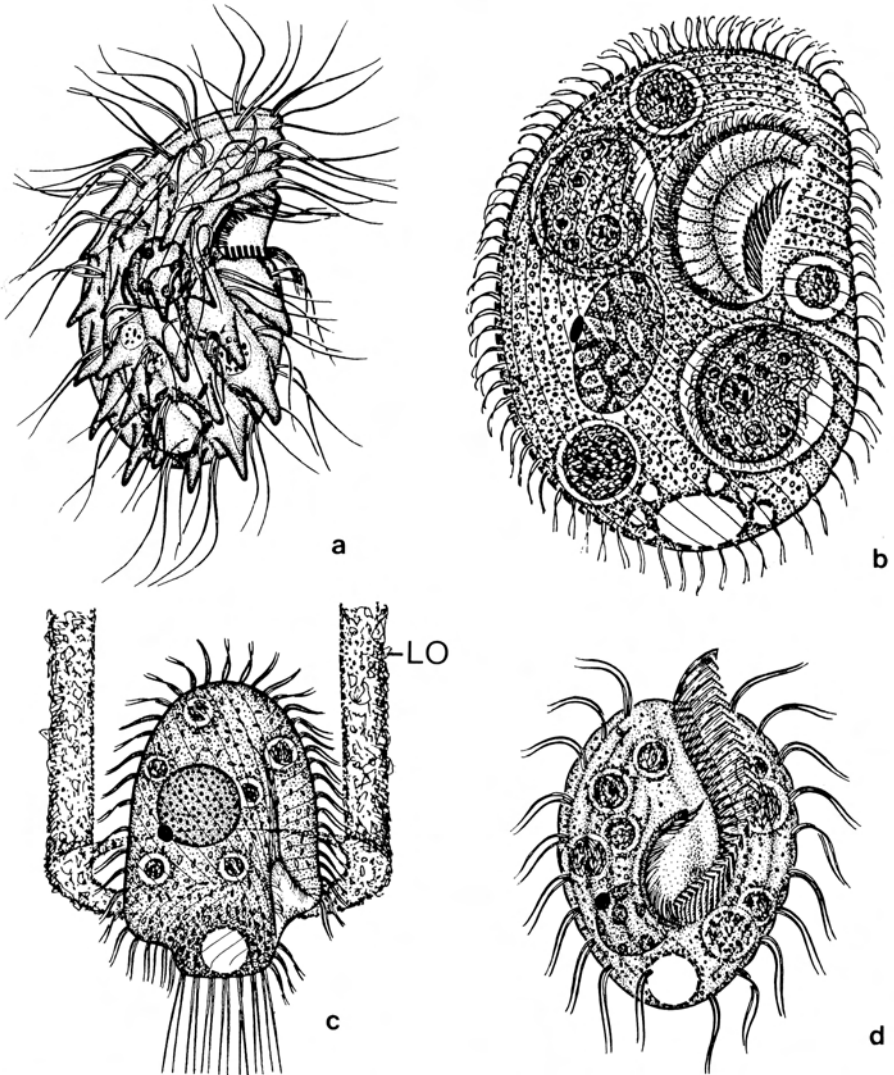


FIG. 85. — a-d. Représentants de l'ordre des Colpodida (d'après FOISSNER, 1993). a : *Colpoda elliotti*, 27  $\mu\text{m}$ ; b : *Anictostoma terricola*, 120  $\mu\text{m}$ ; c : *Maryna ovata*, 63  $\mu\text{m}$ ; d : *Bardeliella pulchra*, 30  $\mu\text{m}$ . LO : loge.

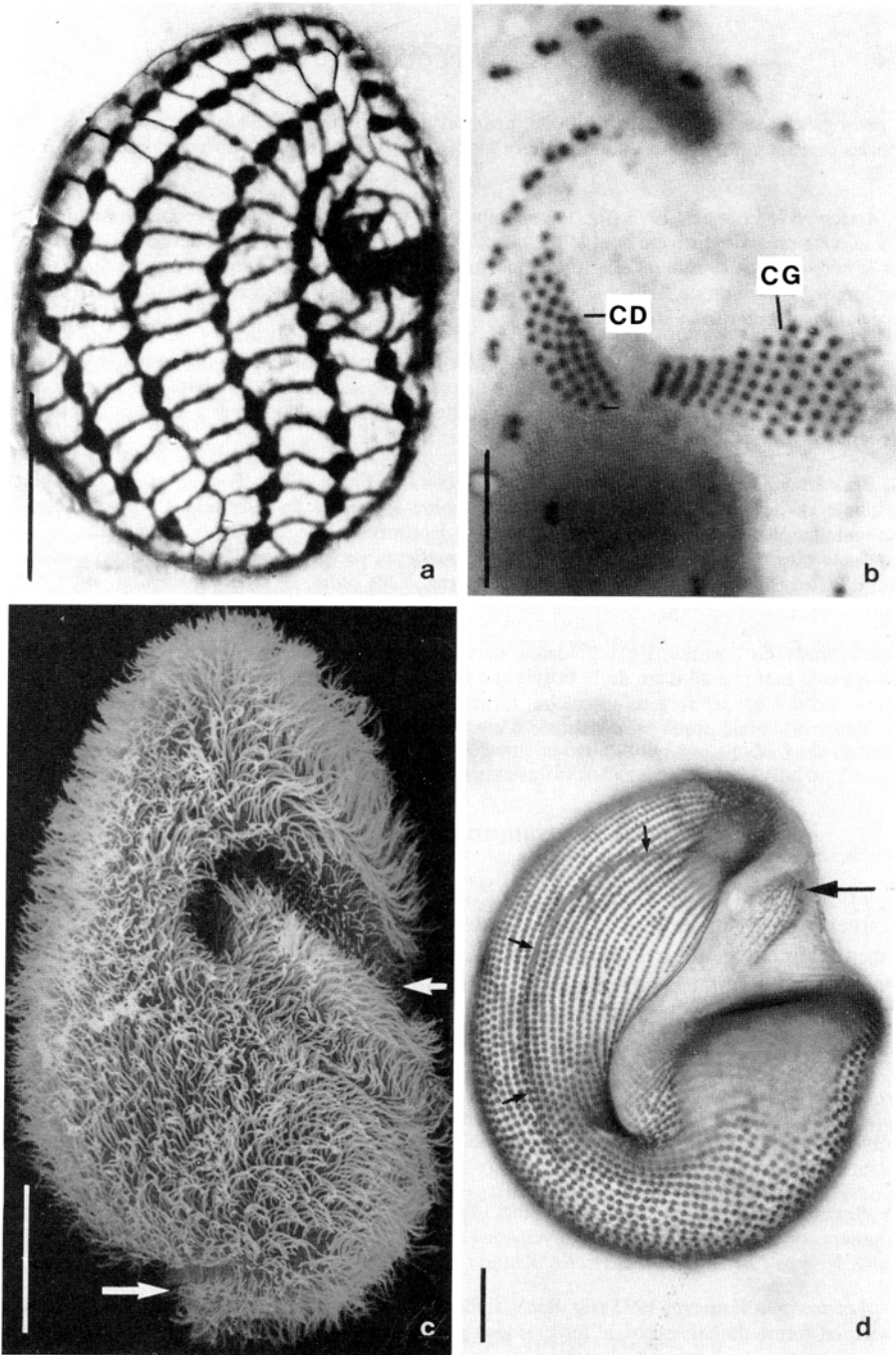


FIG. 86. — **a-d.** Représentants de l'ordre des Colpodida (d'après FOISSNER, 1993). **a** : *Colpoda steinii* en imprégnation argentique au nitrate d'argent à sec. Échelle : 10  $\mu\text{m}$  ; **b** : Structures orales de *Colpoda steinii* en imprégnation au carbonate d'argent, avec champs ciliaire droit (CD) et gauche (CG). Échelle : 5  $\mu\text{m}$  ; **c** : Vue ventrale de *Colpoda minima* en microscopie à balayage. Les flèches indiquent la remarquable gouttière postorale enroulée en spirale sur le côté gauche. Échelle : 20  $\mu\text{m}$  ; **d** : *Krassniggia auxiliaris* d'après imprégnation argentique selon CHATTON-LWOFF. Échelle : 20  $\mu\text{m}$ . Les grandes pointes de flèche indiquent un *Tetrahymena* entraîné dans la gouttière vestibulaire (petites pointes de flèches).

la paroi gauche surplombe la paroi droite. Les polycinéties orales droites sont constituées de nombreuses cinéties courtes, plus ou moins désordonnées. E. type : *Kolpoda (Colpoda) cucullus* Müller, 1773.

**G. *Apocolpoda*** Foissner, 1993 (fig. 94c). Colpodidae bactériophage, petit, avec un vestibule étroit et une crête préorale distincte dont le tranchant porte une cinétie somatique latérale gauche courant sur le côté droit de la côte où elle forme une structure membranoïde. La paroi gauche du vestibule surplombe la paroi droite. Polycinétie orale droite de nombreuses cinéties courtes désordonnées. E. type : *Apocolpoda africana* Foissner, 1993.

**G. *Krassniggia*** Foissner, 1987 (fig. 86d). Grand prédateur, avec un profond vestibule caviforme dont la paroi droite se prolonge en un divestibule postérieur. La paroi vestibulaire gauche surplombe la paroi vestibulaire droite. Polycinétie orale droite constituée de nombreuses cinéties courtes, désordonnées. E. type : *Krassniggia auxiliaris* Foissner, 1987.

**G. *Bresslaua*** Kahl, 1931. Colpodidae prédateur de taille plutôt petite, avec un grand à très grand vestibule caviforme occupant généralement la moitié antérieure de la cellule. La paroi droite du vestibule surplombe la paroi vestibulaire gauche déprimée en une encoche ou presque droite, formant une plus ou moins grande différenciation antérieure nettement brillante. La polycinétie orale droite est constituée de nombreuses cinéties courtes, sans ordre. E. type : *Bresslaua vorax* Kahl, 1931.

**G. *Kuehneliella*** Foissner, 1990. Prédateur de taille moyenne, avec un énorme vestibule caviforme occupant la moitié antérieure de la cellule. La paroi vestibulaire droite surplombe la paroi gauche pourvue d'une cannelure semi-circulaire, formant une grande pièce antérieure circulaire brillante. La polycinétie orale droite est constituée d'une seule courte rangée de dicinétides. E. type : *Kuehneliella terricola* Foissner, 1990.

### ***Famille Hausmanniellidae* Foissner, 1987**

Colpodidae de taille très petite à grande avec un vestibule petit à grand, dont l'ouverture est située dans la moitié antérieure du corps. La polycinétie orale droite habituellement nettement plus longue que la gauche, effilée à son extrémité distale, s'étend en un trajet semi-circulaire depuis le cytostome jusqu'au bord antérieur de l'ouverture vestibulaire. Division sous kyste. G. type : *Hausmanniella* Foissner, 1984.

**G. *Hausmanniella*** Foissner, 1984 (fig. 80b, 94d). Taille plutôt petite à moyenne, avec un vestibule petit à plutôt grand, en gouttière, d'où font saillie les extrémités distales des polycinéties orales. Polycinétie orale droite constituée de cinétosomes sans ordre. E. type : *Colpoda discoidea* Gellért, 1956.

**G. *Bresslaides*** Blatterer et Foissner, 1988. Taille moyenne à grande avec un vaste vestibule en gouttière, contenant totalement les polycinéties orales dont la droite constituée de cinétosomes sans ordre. E. type : *Bresslaides australis* Blatterer et Foissner, 1988.

**G. *Anicostoma*** Foissner, 1993 (fig. 85b). Taille petite à moyenne avec un grand vestibule, superficiel, en forme de bol, exposant les cinéties orales en surface. Polycinétie orale droite constituée de cinétosomes sans ordre. E. type : *Anicostoma terricola* Foissner, 1993.

**G. *Kalometopia*** Bramy, 1962. Taille moyenne à grande, avec un petit vestibule en gouttière, bordé d'une lèvre en « V ». L'appareil oral, équatorial à légèrement sous-équatorial est situé au milieu du côté droit, formant une grande aire préorale, déprimée en couche. Les moitiés distales des polycinéties orales font saillie hors du vestibule. Polycinétie orale droite constituée de cinétosomes sans ordre. E. type : *Kalometopia perronnei* Bramy, 1962.

**G. *Avestina*** Jankowski, 1980. Petit à très petit. Le vestibule de grande taille relative est situé à peu près au milieu du côté droit. Les polycinéties orales sont à la surface de la cellule en raison de la



platitude du vestibule. La polycinétie orale droite est constituée d'une seule rangée de dicinétides ciliées ordonnées. E. type : *Colpoda acuta* Buitkamp, 1977.

### **Famille Marynidae** Poche, 1913

Colpodidae de taille petite à grande, formés d'un grand calice préoral et d'un petit lobe postoral. Le vestibule de taille petite à moyenne est ouvert dans la moitié postérieure à la base du lobe. Les polycinéties orales droite et gauche sont de longueurs à peu près égales. La cellule est le plus souvent incluse dans une loge tubulaire ou cupuliforme. Espèces parfois coloniales. Division sous kyste. G. type : *Maryna* Gruber, 1879.

**G. *Maryna*** Gruber, 1879 (fig. 85c). Très petit à grand. Polycinétie orale droite formée d'un champ de cinétosomes quelque peu désordonné. Vestibule en forme de gouttière plus ou moins longue, orienté parallèlement ou obliquement à l'axe du corps. Vivant, habituellement, dans une loge tubulaire ou cupuliforme, quelquefois en colonies. E. type : *Maryna socialis* Gruber, 1879.

**G. *Mycterothrix*** Lauterborn, 1898. Petit, avec un pinceau antérieur de longs cils implantant la cellule dans une loge cupuliforme. E. type : *Trichorynchus tuamotuensis* Balbiani, 1887.

**G. *Ilsiella*** Foissner, 1987. Taille petite, avec une polycinétie orale droite constituée de dicinétides ciliées. Vestibule superficiel, orienté presque transversalement à l'axe du corps. E. type : *Ilsiella venusta* Foissner, 1987.

**G. *Opisthostomatella*** Corliss, 1960. Taille plutôt petite, avec un grand lobe ventral, un grand lobe dorsal et un petit lobe latéral à la partie postérieure. Polycinéties orales très nettes dont les cils forment une zone sinueuse d'organelles le long de l'extrémité postérieure du corps. E. type : *Opisthostomum bengalense* Ghosh, 1928.

### **Famille Bardeliellidae** Foissner, 1984

Petits Colpodida avec une très longue polycinétie orale gauche, allant du tiers postérieur de la cellule jusqu'au pôle antérieur. G. type : *Bardeliella* Foissner, 1984.

**G. *Bardeliella*** Foissner, 1984 (fig. 80c, 85d). Polycinétie orale gauche en cuillère, formant avec la polycinétie droite, courbe de longueur égale à la moitié de celle de la gauche, un ensemble sigmoïde. Cytostome dans la moitié postérieure de la cellule. E. type : *Bardeliella pulchra* Foissner, 1984.

### **Famille Grandoriidae** Corliss, 1960

Petit Colpodida avec une ouverture buccale légèrement subéquatoriale et un faisceau de longues fibres (cils ?) à la partie postérieure. G. type : *Lagenella* Grandori et Grandori, 1934.

**G. *Grandoria*** Corliss, 1960. Diagnose de la famille. E. type : *Lagenella aculeata* Grandori et Grandori, 1934.

### Ordre des *Grossglockneriida* Foissner, 1980

Colpodia de taille petite à très petite, avec argyrome colpodien. Au centre d'un vestibule subapical, très superficiel, un unique tube d'alimentation sert à perforer les parois des cellules de champignons et à ingérer leur contenu. L'organelle paroral, peu marqué, ne comprend qu'une seule rangée de monocinétides sur le flanc droit du vestibule. Un seul organelle adoral, en pavé, et composé de quelques cinéties courtes, équidistantes, sur le flanc gauche du vestibule. Macronoyau et micronoyau ont chacun leur enveloppe nucléaire propre. Division sous kystes. Stomatogénèse mérotélocinétienne. Ne vivent habituellement que dans les biotopes terrestres. Famille type : *Grossglockneriidae* Foissner, 1980.

Le suçoir est le caractère le plus important et représente une apomorphie remarquable liée à la stratégie alimentaire particulière (mycophagie). C'est une petite structure tubulaire dont la paroi est renforcée de nombreuses lamelles microtubulaires (fig. 79a, 87a-e). Ainsi, il ressemble aux tentacules des Suctorida (Matthes, 1988) et au suçoir des Rhynchodida (Lom et Kozloff, 1968). Évidemment, il ne s'agit que d'une analogie fonctionnelle car ces trois groupes ont peu de caractères communs à d'autres points de vue.

Les *Grossglockneriida* sont un ordre monotypique composé de 5 genres dont 2 (*Pseudoglaucoma*, *Rigghostoma*) douteux, avec un total de 9 espèces. Des membres de cet ordre ont apparemment été confondus avec des espèces d'autres ordres (*Colpoda*, *Colpidium*, etc.) par les premiers auteurs. Les travaux d'importance particulière comprennent ceux de Foissner (1980, 1993), de Puytorac *et al.* (1983), Petz *et al.* (1985), Aescht *et al.* (1991).

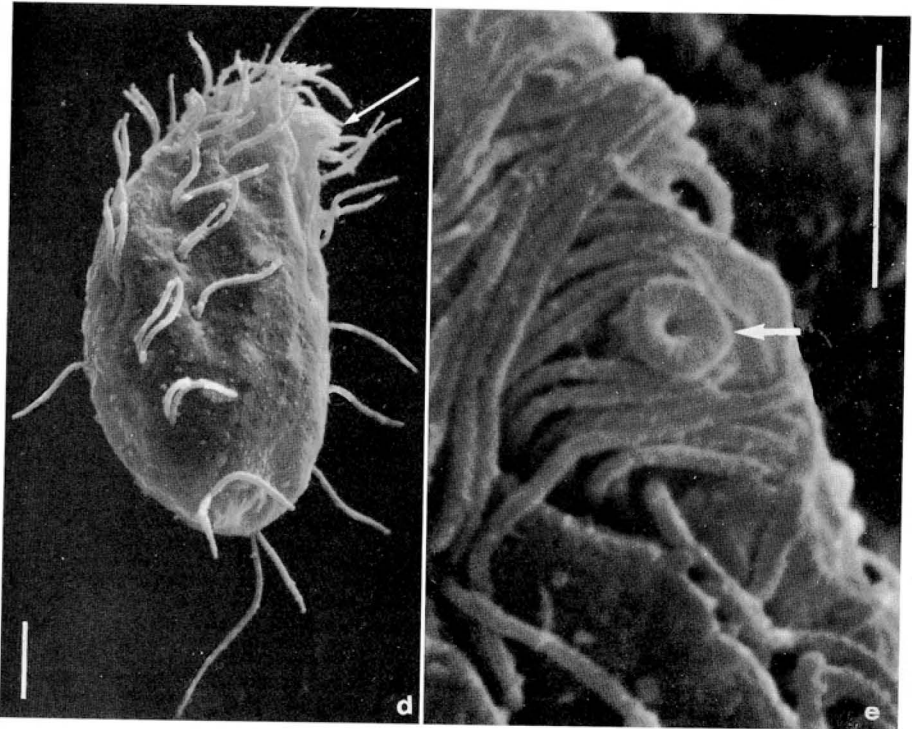
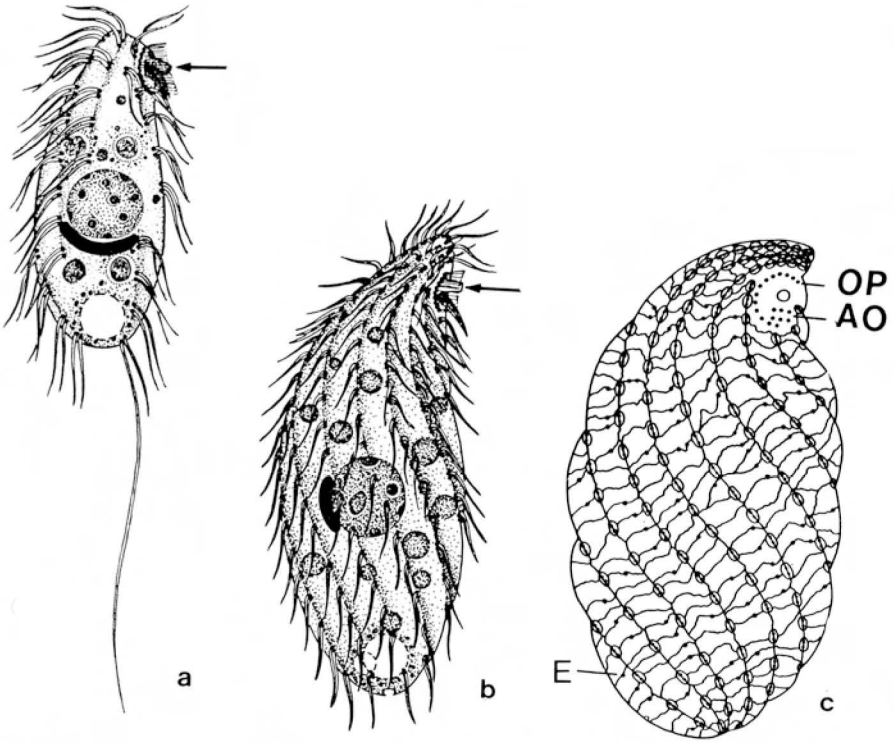
### Famille des *Grossglockneriidae* Foissner, 1980

*Grossglockneriida* de petite à très petite taille, totalement ou partiellement ciliés, vivant exclusivement dans les biotopes terrestres et ne se nourrissant que de champignons et de levures. L'appareil oral très petit, subapical dans le quart antérieur du corps, porte le suçoir bordé à droite pendant l'interphase par une seule rangée de cinétosomes formant une membrane parorale. Aux extrémités de la membrane parorale et du suçoir un petit organelle adoral est constitué de quelques cinéties courtes. Division sous kyste. G. type : *Grossglockneria* Foissner, 1980.

**G. *Grossglockneria*** Foissner, 1980 (fig. 79a, 80d, 87b,c,e). Corps souple à cinéties somatiques spiralées, ciliés sur toute leur longueur. E. type : *Grossglockneria acuta* Foissner, 1980.

**G. *Pseudoplatyophrya*** Foissner, 1980 (fig. 87a,d). Corps assez souple ou très souple et cinéties somatiques légèrement spiralées, quelques-unes étant nettement raccourcies sur les 2 faces de la cellule. E. type : *Platyophrya nana* Kahl, 1926.

FIG. 87. — **a-e.** Représentants de l'ordre des *Grossglockneriida* (d'après FOISSNER, 1993). **a, d** : *Pseudoplatyophrya nana in vivo* (20 µm) et en microscopie à balayage. *Flèche* : appareil oral, avec suçoir ; **b, c, e** : *Grossglockneria acuta in vivo* (50 µm), après imprégnation argentique de CHATTON-LWOFF (60 µm) et en microscopie à balayage. *Flèche* : suçoir ; *AO* : organelle adoral ; *E* : extrusome ; *OP* : organelle paroral. Échelles : 4 µm.



**G. Nivaliella** Foissner, 1980. Corps raide, à cinéties somatiques légèrement spiralées, la plupart d'entre elles fortement réduites à 1-3 dicinétides antérieures. E. type : *Nivaliella plana* Foissner, 1980.

**G. Pseudoglaucoma** Wenzel, 1953. Grossglockneriidae (?) de taille petite à très petite dont la marge buccale droite montre une lèvre ectoplasmique saillante (suçoir?) tandis qu'une rangée de robustes cils membranellaires circonscrit l'aire buccale gauche. E. type : *Pseudoglaucoma muscorum* Kahl, 1931.

**G. Rigghostoma** Vuxanovici, 1963. Très petit Grossglockneriidae (?) portant ventralement une projection conique (suçoir?). Seule la face gauche est ciliée. E. type : *Rigghostoma membranatum* Vuxanovici, 1963.

### Ordre des Bursariomorphida Fernández-Galiano, 1978

Colpodia de taille petite à grande avec un argyrome de type colpodien. L'ouverture buccale en forme de trou de serrure occupe toute la partie antérieure de la cellule et se prolonge en une fissure plus ou moins distincte sur la surface ventrale. Le vestibule très grand est en cornet. L'organelle paroral, formé de nombreuses cinéties plus ou moins régulièrement disposées, entoure l'ouverture buccale (Bursariidiidae) comme un rideau circumoral ou s'étend en une larme profondément ancrée dans le vestibule sur la paroi interne vestibulaire droite (Bursariidae). De nombreux organelles adoraux grands et régulièrement espacés, formé chacun de 3 rangées cinétosomes et ancrés sur la paroi interne vestibulaire gauche, constituent une « zone adorale de membranelles » courbe et très marquée. Le macronoyau et le micronoyau ont chacun leur membrane nucléaire. Division libre. Stomatogénèse pleurotéllocinétienne. Vivent habituellement en eaux douces. Famille type : Bursariidae Bory de Saint Vincent, 1826.

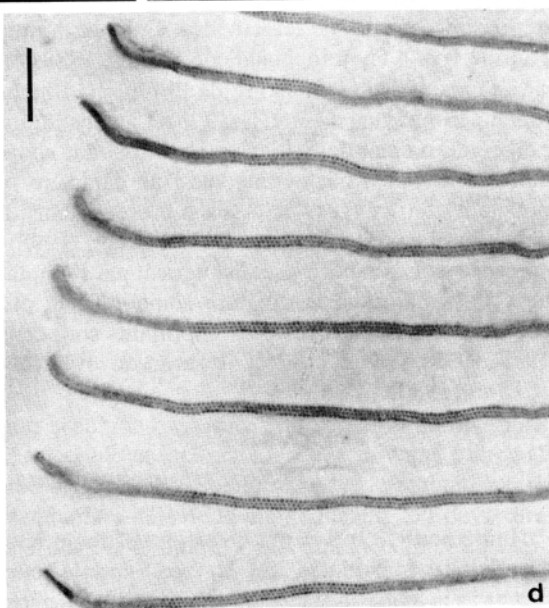
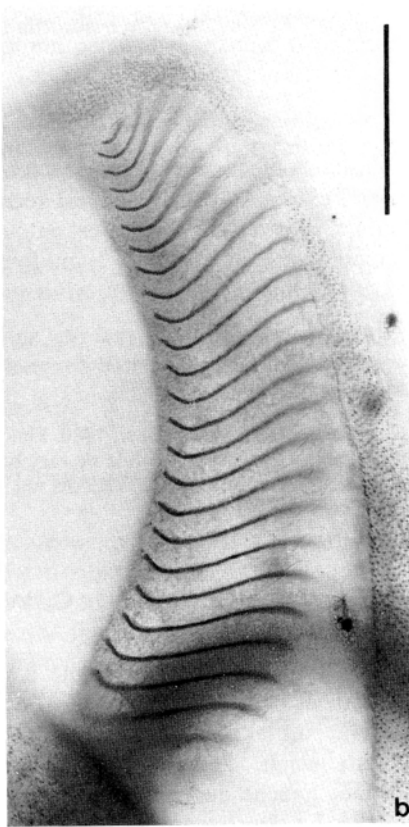
2 familles, 3 genres, 9 espèces sont reconnues par Foissner (1993). La distinction des familles porte sur l'emplacement de l'organelle paroral, et la forme de la zone adorale d'organelles. Les travaux les plus importants sont ceux de Kahl (1932), Fernández-Galiano (1979), Lynn (1980), Perez-Paniagua *et al.* (1980) et Foissner (1993).

### Famille Bursariidae Bory de Saint Vincent, 1826

Taille assez grande à grande. Zone adorale de membranelles sigmoïde à extrémité postérieure recourbée vers la gauche et du côté dorsal. Au bord interne de la paroi vestibulaire droite de nombreuses rangées parorales sont séparées des cinéties somatiques par une bande non ciliée. G. type : *Bursaria* Müller, 1773.

**G. Bursaria** Müller, 1773 (fig. 80e, 88a-d). Grande à très grande taille avec ouverture vestibulaire étendue de la partie antérieure au milieu de la cellule. La zone d'organelles adoraux, très grande,

FIG. 88. — **a-d.** *Bursaria truncatella* en microscopie à balayage (**a**), *in vivo* (**c**) et après imprégnation au protargol (**b**, **d**). D'après FOISSNER (1993). **a** : Vue ventrale en microscopie à balayage. Échelle : 100 µm. La grande flèche indique la partie distale de la zone adorale d'organelles, les petites flèches, la formation parorale, séparée des cinéties somatiques par une bande triangulaire non ciliée (point); **b**, **d** : Partie distale de la zone adorale d'organelles à faible et fort grossissements; Échelles : 50 µm, 10 µm. **c** : Vue ventrale. Échelle : 200 µm. La grosse flèche indique la zone adorale d'organelles, les petites flèches bordent l'énorme cavité vestibulaire.



est recourbée vers la gauche, à l'extrémité proximale. L'organelle oral droit sur le bord interne de la paroi vestibulaire droite est formé de cinéties plutôt régulièrement espacées en un ruban courbe (= septum). E. type : *Bursaria truncatella* Müller, 1773.

### *Famille Bursaridiidae* Foissner, 1993

Taille petite à grande avec une zone adorale de membranelles courbe ou sigmoïde, dont l'extrémité postérieure est recourbée à droite et sur la partie ventrale de la cellule. L'ouverture buccale est entourée par des cinéties obliques, densément ciliées (homologue d'une parorale ?) qui forment un ruban circulaire, en continuité avec les cinéties somatiques. G. type : *Bursaridium* Lauterborn, 1894.

**G. *Bursaridium*** Lauterborn, 1894 (fig. 80f). Taille moyenne avec une incision ventrale distincte et une zone adorale de membranelles recourbée vers la droite. Forme libre. E. type : *Bursaridium schewiakowii* Lauterborn, 1894.

**G. *Paracondylostoma*** Foissner, 1980. Plutôt petit, avec une ouverture orale échancrée de manière peu visible et une zone adorale de membranelles légèrement sigmoïde, s'étendant verticalement jusqu'au milieu de la cellule. Vit dans une loge muqueuse. E. type : *Paracondylostoma setigerum* Foissner, 1980.

### **Ordre des Cyrtolophosidida** Foissner, 1978

Ces Colpodes de taille petite à grande, avec un argyrome platyophrydien ou colpodien, ont un vestibule apical ou subapical, peu profond ou en gouttière. L'organelle paroral n'est formé que d'une seule rangée de dicinétides sur la paroi vestibulaire gauche. Les organelles adoraux, en pavés, sont plus ou moins nombreux sur le flanc gauche du vestibule. Le micronoyau est inclus dans l'enveloppe macronucléaire. La division s'effectue sous kystes et/ou à l'état libre, nageur. La stomatogénèse est de type pleurotélocrinétien. Dans les biotopes d'eaux douces et/ou terrestres. Famille type : *Cyrtolophosididae* Stokes, 1888.

La caractéristique majeure de l'ordre est l'inclusion du micronoyau dans l'enveloppe périmacronucléaire (fig. 79b). La constitution de l'organelle paroral (une seule rangée de dicinétides), bien que se trouvant sporadiquement dans presque tous les autres ordres, est néanmoins aussi un caractère typique des *Cyrtolophosidida*. Des organelles en « pavés » sont aussi présents dans d'autres ordres (par ex. *Bryometopida*, *Sorogenida*, *Bryophryida*). Foissner (1993) reconnaît 6 familles, 16 genres, 45 espèces. Les familles se distinguent par l'emplacement de l'appareil oral, la structure de la parorale, la ciliature somatique, la présence ou l'absence d'une suture préorale. Les travaux les plus importants sont ceux de Kahl (1931), Foissner (1978, 1985, 1993), Golder (1976), de Puytorac *et al.* (1979), Didier *et al.* (1980) et Golder et Lynn (1980).

### *Famille Cyrtolophosididae* Stokes, 1888

Taille petite à très petite, avec un vestibule en gouttière et une ouverture buccale triangulaire, subapicale, sur la face ventrale, parallèle à l'axe principal du corps. L'organelle paroral composé d'un segment antérieur et d'un segment postérieur

forme une figure elliptique avec les organelles adoraux. Pas de pseudomembrane postorale sur le bord buccal gauche. Argyrome colpodien, mais platyophryidien sur de petites surfaces. Division libre. Organelle paroral parental réorganisé pendant la stomatogénèse. G. type : *Cyrtolophosis* Stokes, 1885.

**G. *Cyrtolophosis*** Stokes, 1885 (fig. 80g, 89e,f). Petit à très petit, plus ou moins nettement aplati, complètement cilié. Argyrome semi-médian entre les cinéties postorales. Cinétie courte, obliquement orientée au-dessus de l'organelle adoral le plus antérieur. Quelques espèces vivent dans des tubes. E. type : *Cyrtolophosis mucicola* Stokes, 1885.

**G. *Pseudocyrtolophosis*** Foissner, 1980. Petit, latéralement aplati, avec une ciliature plus ou moins nettement réduite sur la face gauche. L'écartement entre les cinéties 1 et 2 est plus grand qu'entre les autres rangées ciliaires. Argyrome semi-médian le long du côté gauche de la cinétie 2. E. type : *Pseudocyrtolophosis alpestris* Foissner, 1980.

**G. *Aristerostoma*** Kahl, 1926. Très petit, aplati latéralement, complètement cilié. E. type : *Aristerostoma minutum* Kahl, 1926.

### ***Famille Platyophryidae*** de Puytorac, Perez-Paniagua et Perez-Silva, 1979

Cyrtolophosidida de taille petite à grande, avec une ouverture buccale localisée à /ou près de/ l'extrémité antérieure, obliquement tronquée sur la face ventrale et inclinée vers la droite de l'axe principal du corps. L'organelle paroral, constitué d'une rangée ininterrompue de cinéties, dessine une figure elliptique avec les organelles adoraux. Le plus souvent une pseudomembrane postorale formée de courtes cinéties à 2 dicinétides chacune est située le long de la marge buccale gauche. Argyrome platyophryidien. Division sous kyste et/ou à l'état libre. L'organelle paroral parental est maintenu pendant la stomatogénèse. G. type : *Platyophrya* Kahl, 1926.

**G. *Platyophrya*** Kahl, 1926 (fig. 80h, 89a,b). Taille petite à moyenne, avec organelles adoraux peu visibles, dirigés obliquement ou perpendiculairement à la parorale. Une pseudo-membrane postorale distincte. E. type : *Platyophrya vorax* Kahl, 1926.

**G. *Platyophryides*** Foissner, 1987 (fig. 90c). Taille moyenne petite à grande avec des organelles adoraux parallèles à la membrane parorale. Pseudo-membrane postorale indistincte ou absente. E. type : *Platyophrya lata* Kahl, 1930.

**G. *Cirrophrya*** Gellért, 1950 (fig. 90a). Taille petite à moyenne avec organelles adoraux peu visibles, obliquement orientés par rapport à la membrane parorale. Une pseudo-membrane postorale distincte. Unique organelle adhésif à l'extrémité postérieure de la cellule. E. type : *Cirrophrya haptica* Gellért, 1950.

### ***Famille Woodruffiidae*** Gelei, 1954

Taille petite à relativement grande avec une ouverture orale plus ou moins subapicale, sur le côté ventral (droit) de la cellule et inclinée à gauche de l'axe principal du corps. Organelle paroral constitué d'une rangée ininterrompue de dicinétides ; 1 à nombreux organelles adoraux s'étendant au-delà de la marge distale de l'ouverture buccale, forment une suture préorale dans la ciliature somatique et donnent à l'appareil oral une forme en «  $\sigma$  ». D'habitude pas de pseudo-membrane postorale le long de la marge buccale gauche. Argyrome platyophryidien ou colpodien. Division

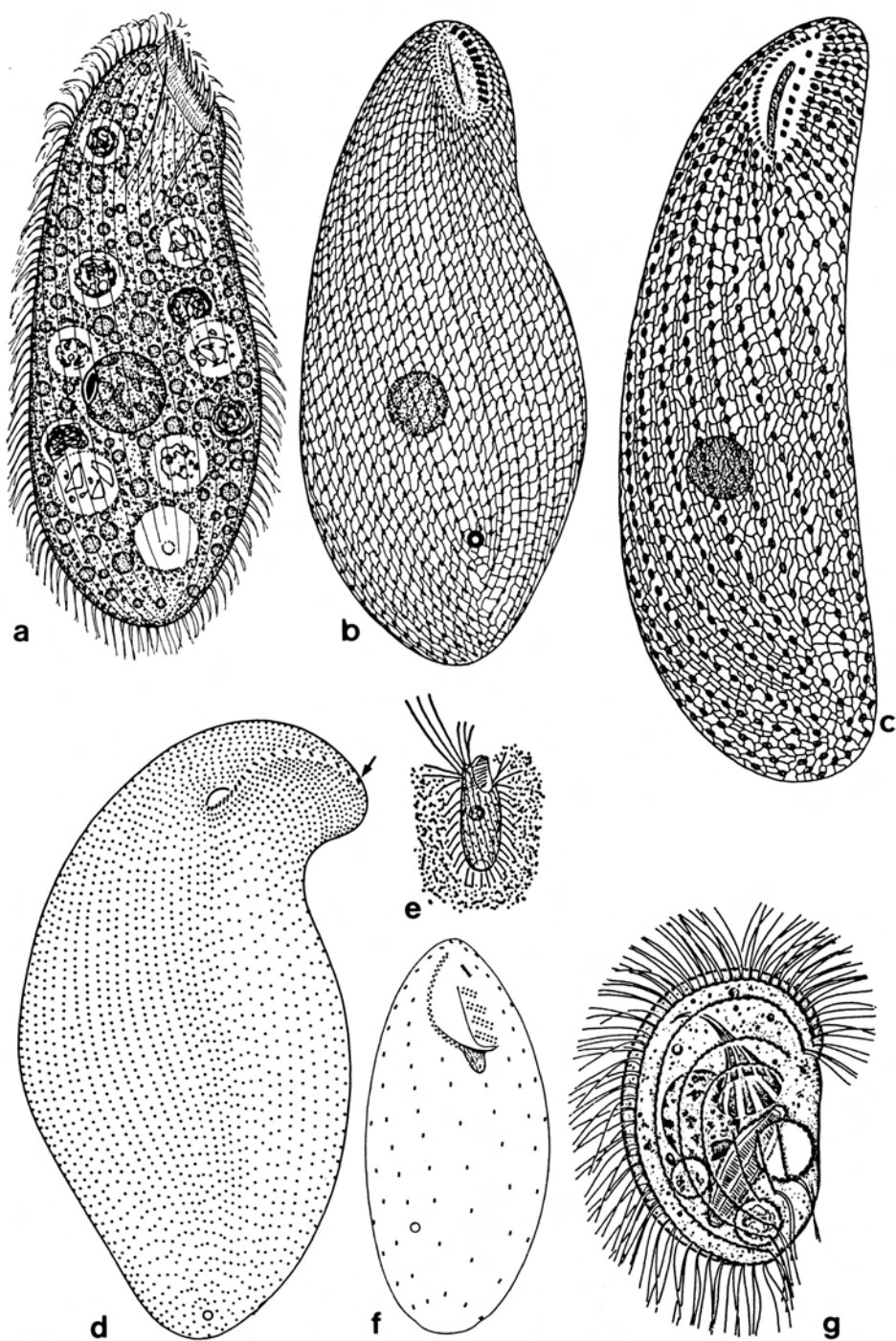


FIG. 89. — a-g. Représentants de l'ordre des Cyrtolophosidida (d'après FOISSNER, 1993). a,b : *Platyophrya spumacola* in vivo (80  $\mu\text{m}$ ) et après imprégnation argentique de CHATTON-LWOFF (75  $\mu\text{m}$ ); c : *Reticulowoodruffia terricola*. Infraciliature et argyrome de la face ventrale après imprégnation argentique selon CHATTON-LWOFF, 108  $\mu\text{m}$ . Notez que l'argyrome est respectivement platyophryidien et kreyellidien dans les moitiés antérieure et postérieure de la cellule; d : *Rostrophrya terricola* après imprégnation au protargol, 175  $\mu\text{m}$ . Flèche : pavés de la zone adorale; e, f : *Cyrtolophosis mucicola* in vivo (25  $\mu\text{m}$ ) et après imprégnation au protargol (20  $\mu\text{m}$ ); g : *Pseudochlamydonella rheophila*, vue latérale droite in vivo, 20  $\mu\text{m}$ .



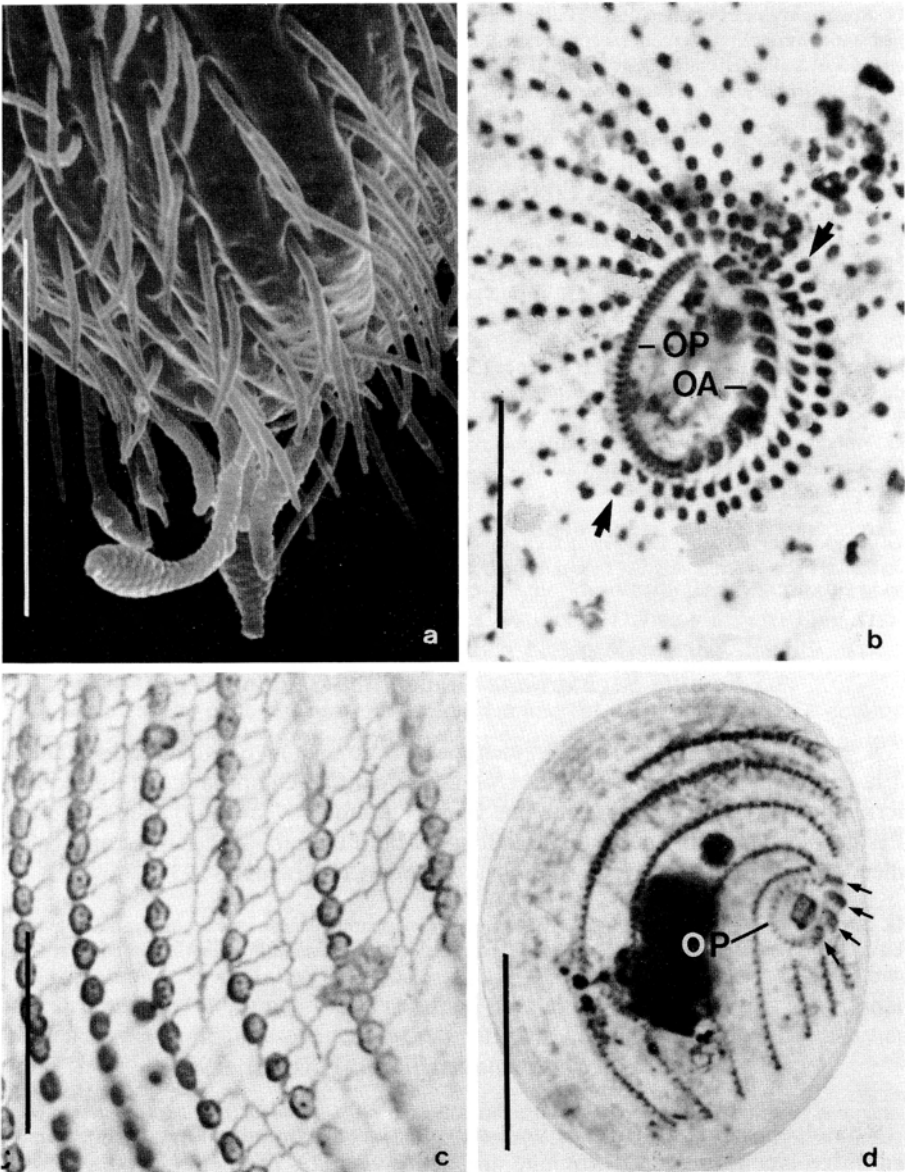


FIG. 90. — **a-d**. Représentants de l'ordre des Cyrtolophosidida (d'après FOISSNER, 1993). **a** : Organes adhésifs postérieurs de *Cirrophrya australis* en microscopie à balayage ; **b** : Appareil oral de *Platyophrya spumacola* après imprégnation au carbonate d'argent (cf. fig. 89a,b). Flèches : pseudo-membrane postorale ; **c** : Argyrome de *Platyophryides latus* après imprégnation argentique de CHATTON-LWOFF ; **d** : *Pseudochlamydonella rheophila* après imprégnation au protargol (cf. fig. 89g). Flèches : organes adoraux. OA : organes adoraux ; OP : organelle paroral. Échelles : 10  $\mu$ m.

libre et/ou sous kyste. Organelle paroral parental probablement réorganisé pendant la stomatogenèse. G. type : *Woodruffia* Kahl, 1931.

**G. *Rostrophryides*** Foissner, 1987. Taille petite à moyenne, avec argyrome platyophrydien et cinéties somatiques régulièrement raccourcies le long de la zone d'organelles adoraux. Organelle paroral en « C » et seulement quelques (1-3) organelles adoraux s'étendant au-delà du bord buccal distal. E. type : *Rostrophryides africana* Foissner, 1987.

**G. *Rostrophrya*** Foissner, 1993 (fig. 80j, 89d). Taille grande à moyenne. Grand organelle paroral en « C ». De nombreux (> 10) organelles adoraux au-delà de la bordure de la parorale. E. type : *Rostrophrya camerounensis* Njine, 1979.

**G. *Kuklikophrya*** Njine, 1979. Taille moyenne, avec argyrome platyophrydien. Organelle paroral elliptique, presque refermé en une « cinétie circumorale ». De nombreux (> 5) organelles adoraux s'étendent au-delà de la bordure de la parorale. E. type : *Kuklikophrya dragescoi* Njine, 1979.

**G. *Woodruffides*** Foissner, 1987 (fig. 79b). Taille moyenne à relativement grande, avec argyrome platyophrydien. Parorale en « C ». Quelques (2-4) organelles adoraux s'étendent au-delà de la bordure de la parorale. E. type : *Woodruffides terricola* Foissner, 1987.

**G. *Woodruffia*** Kahl, 1931. Taille moyenne avec argyrome colpodien. Parorale en « C ». Quelques (2-4) organelles adoraux s'étendent au-delà de la bordure distale de la parorale. E. type : *Woodruffia rostrata* Kahl, 1931.

**G. *Rhyposophrya*** Kahl, 1933. Petit Cyrtolophosidida (?) à appareil oral subapical et mucocystes distincts. Face ventrale aplatie, face dorsale bombée. Mal connu. E. type : *Rhyposophrya aplanata* Kahl, 1933.

### ***Famille Sagittariidae* Grandori et Grandori, 1935**

Cyrtolophosidida petit à relativement petit, avec une ouverture buccale elliptique à la partie antérieure de la cellule. L'organelle paroral, composé d'une rangée ininterrompue de dicinétides, dessine une figure elliptique avec les organelles adoraux. Pas de pseudomembrane postorale le long du bord buccal gauche. Argyrome colpodien. Division libre. G. type : *Sagittaria* Grandori et Grandori, 1934.

**G. *Sagittaria*** Grandori et Grandori, 1934 (fig. 80i). Appareil buccal apical. Argyrome colpodien. La ciliature buccale forme une couronne apicale. E. type : *Sagittaria polygonalis* Grandori et Grandori, 1934.

### ***Famille Reticulowoodruffidae* Foissner, 1993**

Cyrtolophosidida de taille petite à moyenne, avec une ouverture orale elliptique en un croissant, près de l'extrémité antérieure ventrale, parallèle à l'axe du corps. Organelle paroral constitué d'une rangée ininterrompue de dicinétides, dessinant une figure elliptique avec les organelles adoraux. Pas de pseudo-membrane postorale sur la marge buccale gauche. Argyrome mixte (colpodien/platyophrydien ou platyophrydien/kreyellidien). G. type : *Reticulowoodruffia* Foissner, 1993.

**G. *Reticulowoodruffia*** Foissner, 1993 (fig. 89c). Taille moyenne avec ouverture buccale en croissant. Argyrome platyophrydien dans le 1/3 antérieur de la cellule, kreyellidien dans le 1/3 postérieur. E. type : *Reticulowoodruffia terricola* Foissner, 1993.

*G. Semiplatyophrya* Wilbert et Kahan, 1986. Petit à assez petit, avec ouverture buccale elliptique. Argyrome des faces droite et dorsale colpodien, du côté gauche platyophrydien. E. type : *Semiplatyophrya foissneri* Wilbert et Kahan, 1986.

### **Famille Pseudochlamydonellidae** Buitkamp, Song et Wilbert, 1989

Très petit Cyrtolophosidida, à ouverture buccale dans le tiers moyen de la cellule. Organelle paroral d'une rangée ininterrompue de cils. Pas de pseudo-membrane postorale le long de la marge buccale gauche. Côté droit entièrement cilié, côté gauche incomplètement. Division libre. G. type : *Pseudochlamydonella* Buitkamp, Song et Wilbert, 1989.

*G. Pseudochlamydonella* Buitkamp, Song et Wilbert, 1989 (fig. 80k, 89g, 90d). Très petit, avec ouverture buccale dans le tiers moyen du côté, gauche. Côté droit avec plusieurs cinéties arquées. Cytopharynx bien visible superficiel s'étendant sur la face dorsale. E. type : *Pseudochlamydonella rheophila* Buitkamp, Song et Wilbert, 1989.

### **Ordre des Sorogenida** Foissner, 1985

Petits Colpodia avec argyrome colpodien. Vestibule apical étroit. Organelle paroral formé d'une seule rangée de dicinétides sur le flanc droit du vestibule. Organelles adoraux en « pavés » sur le flanc gauche du vestibule. Macronoyau et micronoyau avec leurs enveloppes nucléaires distinctes. Division à l'état libre. Stomatogenèse pleurotélocinétienne. Ne vit qu'en biotopes terrestres. Famille type : Sorogenidae Bradbury et Olive, 1980.

La seule espèce connue *Sorogena stoianovitchae* fut d'abord considérée comme Haptorida par Bradbury et Olive (1980). Puis Bardele *et al.* (1991) montrèrent que l'ultrastructure rappelle celle des *Platyophrya* (fig. 80l, 89a,b, 90b, 91a,b) et des sorocarpes aériens comme chez les myxomycètes sont formés sous certaines conditions (fig. 79c). Les travaux les plus importants sont ceux de Bradbury et Olive (1980), Blanton et Olive (1983) et Bardele *et al.* (1991).

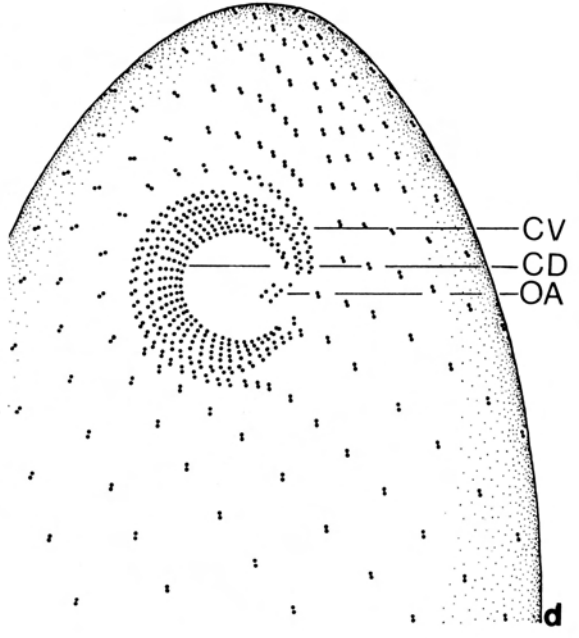
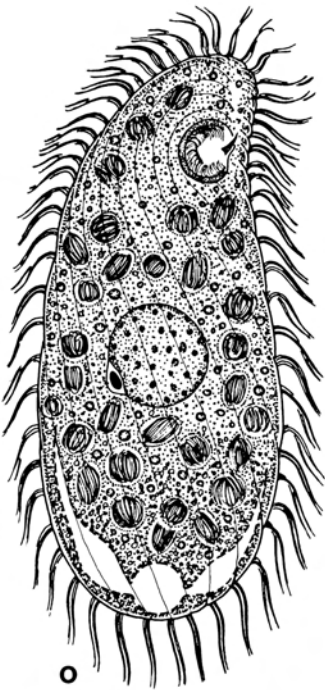
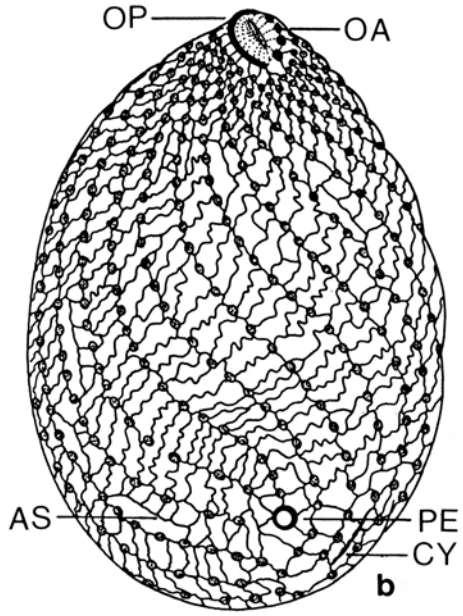
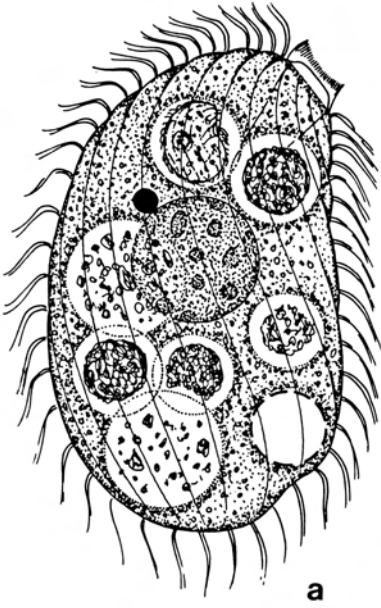
### **Famille Sorogenidae** Bradbury et Olive, 1980

Peut s'agrèger et former des sorocarpes. Les structures orales parentales sont maintenues pendant la morphogenèse de bipartition. G. type : *Sorogena* Bradbury et Olive, 1980.

*G. Sorogena* Bradbury et Olive, 1980. Appareil oral légèrement subapical. Ciliature complète. Sorocarpe aérien formé d'un pédoncule avec sorocystes apicaux. E. type : *Sorogena stoianovitchae* Bradbury et Olive, 1980.

### **Ordre des Bryophryida** de Puytorac, Perez-Paniagua et Perez-Silva, 1979

Colpodida de taille petite à grande, entièrement ciliés, avec argyrome platyophrydien. L'appareil oral est nettement subapical, le vestibule superficiel ou en gouttière. L'organelle paroral est constitué d'une seule rangée de dicinétides (*Notoxoma*) ou de



nombreuses cinéties régulièrement espacées sur le rebord droit du vestibule (caractère le plus important de l'ordre ; fig. 80*m*, 91*d*). Des organelles adoraux en pavés plus ou moins nombreux s'étendent hors de l'aire orale sur le côté dorsal gauche du vestibule. Macronoyau et micronoyau ont chacun leur enveloppe nucléaire distincte. Division sous kystes. Stomatogenèse inconnue. Généralement dans les biotopes terrestres. Famille type : Bryophryidae de Puytorac, Perez-Paniagua et Perez-Silva, 1979.

4 genres et 10 espèces sont reconnus par Foissner (1993). Les travaux les plus importants sont ceux de Kahl (1931), Grain *et al.* (1979) et Foissner (1985, 1993).

### *Famille Bryophryidae* de Puytorac, Perez-Paniagua et Perez-Silva, 1979

Caractères de l'ordre. G. type : *Bryophrya* Wenzel, 1953.

**G. *Notoxoma*** Foissner, 1993. Taille petite, à relativement petite avec des structures buccales circulaires et 1 organelle adoral inséré entre les extrémités du champ ciliaire droit. E. type : *Notoxoma parabryophryides* Foissner, 1993.

**G. *Parabryophrya*** Foissner, 1985 (fig. 91*c,d*). Taille petite, à moyenne. Structures buccales circulaires et 1 organelle adoral placé entre les extrémités du champ ciliaire droit. Plusieurs cinéties vestibulaires entourent le bord supérieur droit de l'ouverture orale. E. type : *Colpoda penardi* Kahl, 1931.

**G. *Bryophrya*** Wenzel, 1953 (fig. 80*m*). Taille petite à moyenne avec structures orales sigmoïdes et plusieurs organelles adoraux insérés sur le bord gauche du vestibule et dans une suture préorale. Vestibule en fosse. Quelques cinéties vestibulaires semi-circulaires dont les extrémités se prolongent obliquement vers la gauche. E. type : *Bryophrya bavariensis* Kahl, 1931.

**G. *Puytoraciella*** Njine, 1975 (fig. 94*b*). Grand. Structures orales sigmoïdes avec de nombreux organelles adoraux insérés le long du bord vestibulaire gauche et dans une suture préorale. Le vestibule tubulaire est densément cilié. Une cinétie vestibulaire en « U ». E. type : *Puytoraciella dibryophryis* Njine, 1979.

**G. *Telostomatella*** Foissner, 1985. Bryophryidae (?) plutôt petit avec un appareil oral ventral, à rangées ciliaires radiaires, et un champ postoral, triangulaire, densément cilié. E. type : *Telostoma ferroi* Grandori, 1935.

### SOUS-CLASSE DES BRYOMETOPIA Foissner, 1985

**Diagnose** : Colpodea très petits à grands avec un argyrome de type kreyellidien (caractéristique différentielle de celle des autres ordres de Colpodes) à légèrement platyophryidien et, généralement, des cinéties somatiques légèrement spiralées. Division libre ou sous kyste. Stomatogenèse pleurotélocrinétienne. Ordre type : Bryometopida Foissner, 1985.

FIG. 91. — **a,b.** *Sorogena stoianovitchae* *in vivo* (70 µm) et après imprégnation argentique de CHATTON-LWOFF (60 µm). D'après BARDELE *et al.* (1991); **c, d** : *Parabryophrya penardi* *in vivo* (75 µm) et après imprégnation au carbonate d'argent (d'après FOISSNER, 1993). OA : organelles adoraux ; CY : cytophyge ; PE : pore excréteur de la vacuole contractile ; OP : organelle paroral ; CD : champ ciliaire droit ; AS : argyrome semi-médian ; CV : cinéties vestibulaires.

### Ordre des Bryometopida Foissner, 1985

Caractères types de la sous-classe. Famille type : Bryometopidae Jankowski, 1980. Foissner (1993) reconnaît 5 familles, 9 genres, 21 espèces. La distinction des familles repose sur les structures orales et à un degré moindre sur la ciliature somatique gauche complètement ou partiellement réduite. Les travaux les plus importants sont ceux de Foissner (1979, 1985, 1993) et Wirnsberger *et al.* (1985).

#### Famille Bryometopidae Jankowski, 1980

Taille petite à grande. Entièrement ciliés. Les cinéties somatiques dessinent une figure postorale en « V » formant une suture plus ou moins nette. L'appareil oral est formé d'un simple organelle paroral et d'au moins 10 organelles adoraux rectangulaires, équidistants formant une « zone adorale d'organelles ». L'organelle paroral constitué de dicinétides, courbé, peu distinct de la cinétie 1, s'étend le long de toute la paroi vestibulaire droite et chez *Thylakidium* il est recouvert par la paroi vestibulaire. Division libre. G. type : *Bryometopus* Kahl, 1932.

**G. *Bryometopus*** Kahl, 1932 (fig. 80g, 93a,b,e). Vestibule superficiel, parallèle ou oblique à l'axe longitudinal de la cellule portant sur toute la marge droite l'organelle paroral. E. type : *Bryometopus pseudochilodon* Kahl, 1932.

**G. *Thylakidium*** Schewiakoff, 1892. Taille petite à moyenne. Vestibule superficiel s'étendant du pôle antérieur au milieu de la cellule. Organelle paroral sur la paroi profonde vestibulaire droite. E. type : *Thylakidium truncatum* Schewiakoff, 1892.

#### Famille Kreyellidae Foissner, 1979

Très petit Bryometopida à ciliature partiellement ou totalement réduite sur le côté gauche. Suture postorale peu distincte. Appareil oral formé d'un simple organelle paroral et de 4-10 organelles adoraux rectangulaires, régulièrement espacés. L'organelle paroral, courbé, nettement séparé de la cinétie 1, ne s'étend que sur la 1/2 antérieure droite de la paroi vestibulaire, sans être recouvert par cette dernière. Division libre. G. type : *Kreyella* Kahl, 1931.

**G. *Microdiaphanosoma*** Wenzel, 1953 (fig. 92c). Petits Kreyellidae à cinéties somatiques droites légèrement spiralées et ciliature gauche fort réduite. Appareil buccal localisé dans la 1/2 antéroventrale de la cellule. Organelles adoraux de deux rangées de cinétosomes chacun, formant un ruban orienté verticalement à obliquement. E. type : *Diaphanosoma arcuatum* Grandori et Grandori, 1934.

**G. *Kreyella*** Kahl, 1931 (fig. 80o). Très petit, avec cinéties latérales droites presque semi-circulaires et ciliature latérale gauche très réduite. Appareil buccal dans la moitié postérieure de la cellule, nettement déplacé vers la droite. Organelles adoraux de 2 rangées de cinétosomes chacun, formant un ruban obliquement orienté. E. type : *Kreyella muscicola* Kahl, 1931.

**G. *Orthokreyella*** Foissner, 1984 (fig. 94a). Très petit. Cinéties latérales droites presque semi-circulaires et côté gauche sans cil. Appareil oral médian, nettement déplacé sur la droite. Organelles adoraux constitué d'une seule rangée de cinétosomes chacun et formant un ensemble orienté horizontalement. E. type : *Orthokreyella schiffmanni* Foissner, 1984.

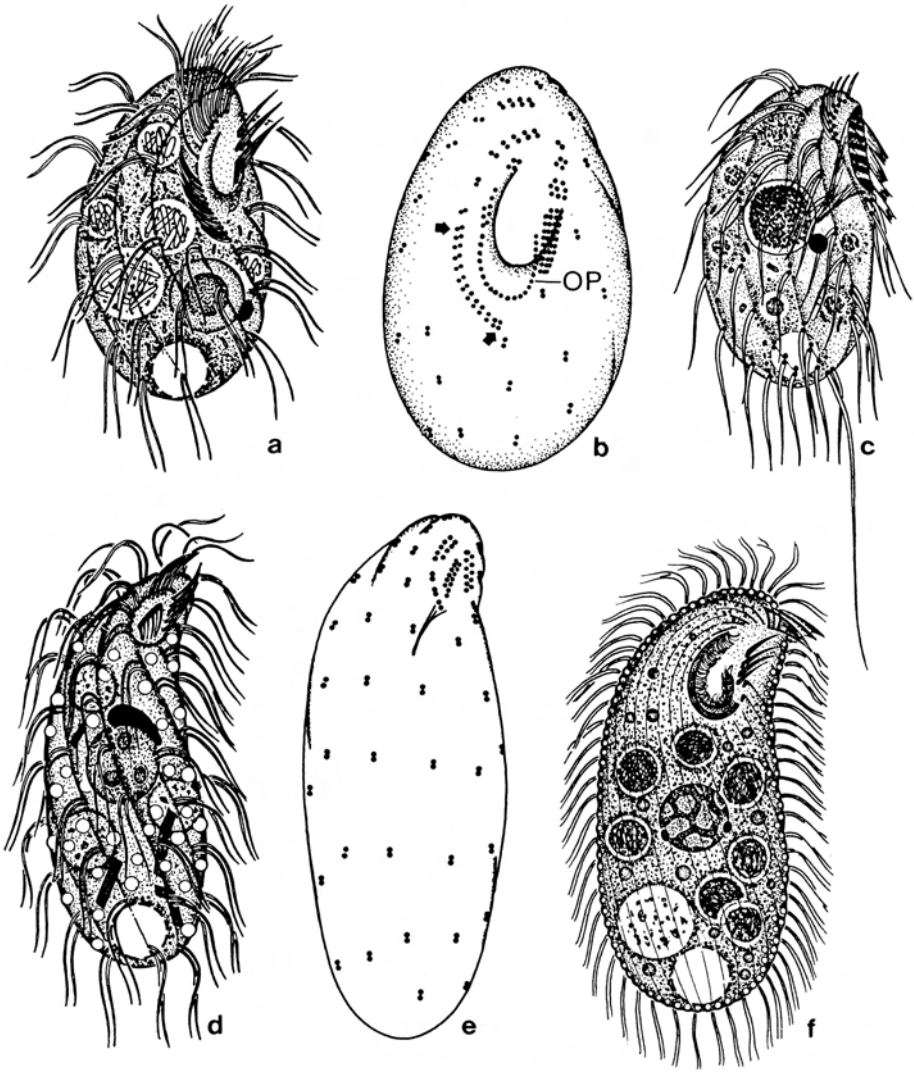
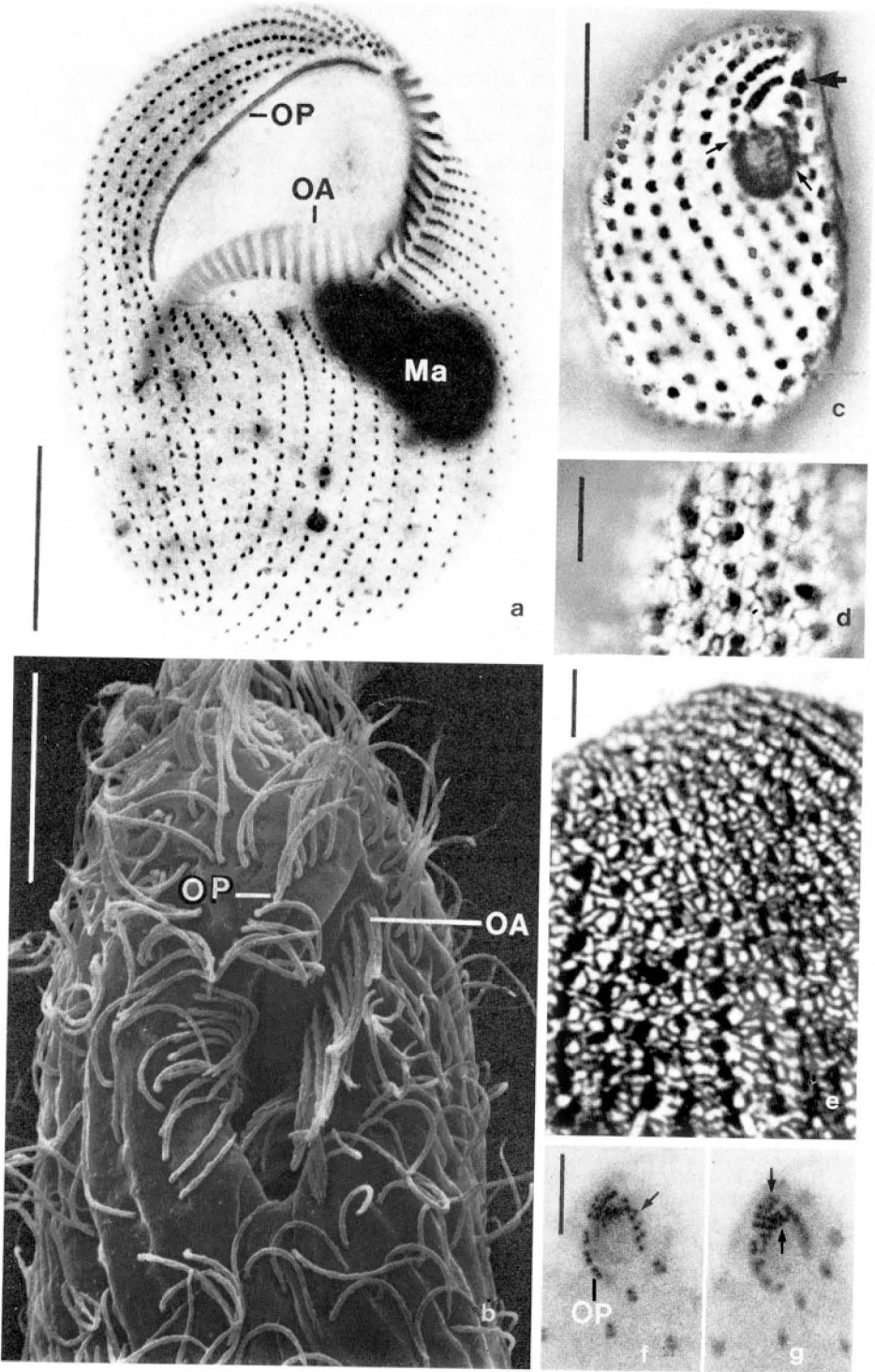


FIG. 92. — a-f. Représentants de l'ordre des Bryometopida (d'après FOISSNER, 1993). a, b : *Pseudokreyella australis* in vivo (25  $\mu\text{m}$ ) et après imprégnation au carbonate d'argent. Les flèches indiquent la portion polymérisée dans le 1/3 moyen de la cinétie somatique 1. OP : organelle paroral; c : *Microdiaphanosoma arcuatum* in vivo (19  $\mu\text{m}$ ); d, e : *Trihymena terricola* in vivo (30  $\mu\text{m}$ ) et d'après imprégnation argentique de CHATTON-LWOFF, 25  $\mu\text{m}$  (cf. fig. 93f,g); f : *Jaroschia sumptuosa* in vivo, 80  $\mu\text{m}$ .

### Famille Tectohymenidae Foissner, 1993

Petits à très petits Bryometopida, totalement ciliés. Cinétie somatique 2 interrompue. Pas de suture postorale. L'appareil oral est formé d'un organelle paroral simple ou composé et d'environ 5 organelles adoraux, en « pavés ». L'organelle paroral en





« U », nettement séparé de la cinétie somatique 1, s'étendant le long de la marge proximale du vestibule est complètement recouvert par cette dernière. Les cinéties vestibulaires indistinctes sont présentes. Argyrome à mailles irrégulières, serrées. Division sous kystes. G. type : *Tectohymena* Foissner, 1993.

G. *Pseudokreyella* Foissner, 1985 (fig. 80p, 92a,b). Très petits. Parorale d'une seule rangée de dicinétides ou monocinétides. E. type : *Pseudokreyella terricola* Foissner, 1985.

G. *Tectohymena* Foissner, 1993 (fig. 93c,d). Petit. Parorale formée de nombreuses cinéties courtes, constituant un champ ciliaire dense, en « U ». E. type : *Tectohymena terricola* Foissner, 1993.

### Famille *Trihymenidae* Foissner, 1988

Bryometopida petits à très petits, totalement ciliés, sans suture postorale, avec un organelle paroral non nettement séparé de la cinétie 1, incurvé, courant tout le long de la paroi vestibulaire droite qui ne le recouvre pas et 2 organelles adoraux rectangulaires disposés en «  $\Lambda$  ». Pas de cinéties vestibulaires. Argyrome à mailles serrées, irrégulières. G. type : *Trihymena* Foissner, 1988.

G. *Trihymena* Foissner, 1988 (fig. 80n; 92d,e; 93f,g). Caractères types de la famille. E. type : *Trihymena terricola* Foissner, 1988.

### Famille *Jaroschiidae* Foissner, 1993

Bryometopida de taille plutôt petite à moyenne, complètement ciliés, sans suture postorale. L'appareil buccal, très évolué, est formé de plus de 3 organelles de structures différentes : au bord proximal droit du vestibule, plusieurs cinéties vestibulaires et une structure de type membrane parorale faite de nombreuses rangées ciliaires courtes ; au bord gauche du vestibule, plusieurs organelles adoraux en pavés. Argyrome à mailles serrées. G. type : *Jaroschia* Foissner, 1993.

G. *Jaroschia* Foissner, 1993 (fig. 80p, 92f). Taille petite à moyenne, appareil buccal formé de 6 organelles différenciés. E. type : *Jaroschia sumptuosa* Foissner, 1993.

FIG. 93. — a-g. Représentants de l'ordre des Bryometopida (d'après FOISSNER, 1993). a, e : *Bryometopus sphagni*, cinétome et argyrome d'après imprégnations au carbonate d'argent et argentique à sec. Échelles : 40  $\mu$ m, 10  $\mu$ m ; b : *Bryometopus atypicus*. Vue ventrale de la moitié antérieure de la cellule, en microscopie à balayage. Échelle : 10  $\mu$ m ; c, d : *Tectohymena terricola*, d'après imprégnation argentique de CHATTON-LWOFF. Grande flèche : zone adorale d'organelles ; petites flèches : formation parorale en « U » faite de nombreuses rangées ciliaires localisées au fond du vestibule. Portion d'argyrome kreyellidien dans la fig. c. Échelles : 10  $\mu$ m, 5  $\mu$ m ; f-g : Infraciliature buccale de *Trihymena terricola*, après au carbonate d'argent. Les flèches indiquent les 3 organelles adoraux. Échelle : 5  $\mu$ m. Ma : macronucléus ; OA : organelles adoraux ; OP : organelle paroral.

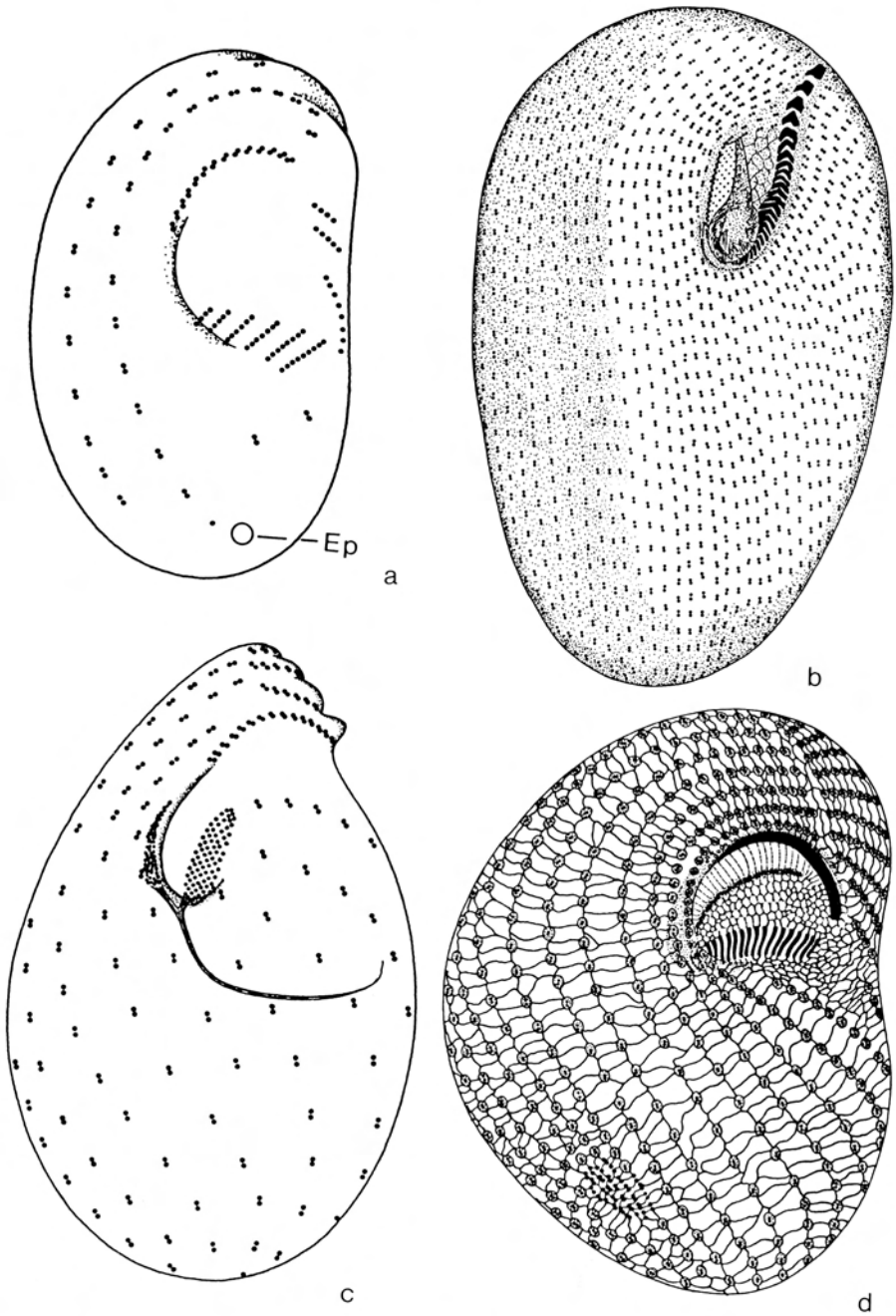


FIG. 94. — **a-d.** Représentants de diverses familles de Colpodes (d'après FOISSNER, 1993). **a** : *Orthokreyella schiffmanni*. Infraciliature du côté droit après imprégnation au protargol, 11  $\mu$ m. *Ep* : pore excréteur de la vacuole contractile; **b** : *Puytoraciella dibryophryis*. Infraciliature ventrale d'après imprégnation argentique de CHATTON-LWOFF, 260  $\mu$ m; **c** : *Apocolpoda africana*. Infraciliature ventrale d'après imprégnation au protargol, 32  $\mu$ m; **d** : *Hausmanniella discoidea*, cinétome et argyrome du côté droit d'après imprégnation argentique de CHATTON-LWOFF, 55  $\mu$ m.

## BIBLIOGRAPHIE

1990. AESCHT E. & FOISSNER W. — Systematic position of the genus *Avestina* (Ciliophora, Colpodida) and morphology and ecology of *Avestina ludwigi* nov. spec. Zool. Anz., **225**, 101-111.
1991. AESCHT E., FOISSNER W. & MULISCH M. — Ultrastructure of the mycophagous ciliate *Grossglockneria acuta* (Ciliophora, Colpodea) and phylogenetic affinities of colpodid ciliates. Europ. J. Protistol., **26**, 350-364.
1991. BARDELE C.F., FOISSNER W. & BLANTON R.L. — Morphology, morphogenesis and systematic position of the sorocarp forming ciliate *Sorogena stoianovitchae* BRADBURY & OLIVE, 1980. J. Protozool., **38**, 7-17.
1983. BLANTON R.L. & OLIVE L.S. — Ultrastructure of aerial stalk formation by the ciliated protozoan *Sorogena stoianovitchae*. Protoplasma, **116**, 125-135.
1980. BRADBURY P.C. & OLIVE L.S. — Fine structure of the feeding stage of a sorogenic ciliate, *Sorogena stoianovitchae* gen. n., sp. n. J. Protozool., **27**, 267-277.
1989. BUITKAMP U., SONG W. & WILBERT N. — Ein neuer hypostomer Ciliat, *Pseudochlamydonella rheophila* sp. n. (Pseudochlamydonellidae fam. nov., *Pseudochlamydonella* gen. n.) im Aufwuchs eines Baches. Acta Protozool., **28**, 69-75.
1979. CORLISS J.O. — The ciliated protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. 2nd ed. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 455 pp.
1980. DIDIER P., PUYTORAC P. DE, WILBERT N. & DETCHEVA R.B. — A propos d'observations sur l'ultrastructure du cilié *Cyrtolophosis mucicola* STOKES, 1885. J. Protozool., **27**, 72-79.
1971. ERDOS G.W. & OLIVE L.S. — *Endemosarca* : a new genus with proteomyxid affinities. Mycologia, **63**, 877-883.
1978. FERNÁNDEZ-GALLIANO D. — La position systématique de *Bursaria truncatella*. Un nouveau ordre des ciliés. J. Protozool., **25**, 54A (abstr. 166).
1979. FERNÁNDEZ-GALLIANO D. — 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.
1978. FOISSNER W. — 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.
1979. FOISSNER W. — Ökologische und systematische Studien über das Neuston alpiner Kleingewässer, mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. Int. Rev. ges. Hydrobiol., **64**, 99-140.
1980. FOISSNER W. — Colpodide Ciliaten (Protozoa : Ciliophora) aus alpinen Böden. Zool. Jb. Syst., **107**, 391-432.
1985. FOISSNER W. — Klassifikation und Phylogenie der Colpodea (Protozoa : Ciliophora). Arch. Protistenk., **129**, 239-290.
1987. FOISSNER W. — Soil protozoa : fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. Progr. Protistol., **2**, 69-212.
1993. FOISSNER W. — Colpodea (Ciliophora). G. FISCHER, Stuttgart X + 798 pp.
1984. FOISSNER W. & FOISSNER I. — First record of an ectoparasitic flagellate on ciliates : an ultrastructural investigation of the morphology and the mode of attachment of *Spiromonas gonderi* nov. spec. (Zoomastigophora, Spiromonadidae) invading the pellicle of ciliates of the genus *Colpoda* (Ciliophora, Colpodidae). Protistologica, **20**, 635-648.
1988. FOISSNER W. & FOISSNER I. — The fine structure of *Fuscheria terricola* BERGER *et al.*, 1983 and a proposed new classification of the subclass *Haptoria* CORLISS, 1974 (Ciliophora, Litostomatea). Arch. Protistenk., **135**, 213-235.
1976. GOLDER T.K. — The macro-micronuclear complex of *Woodruffia metabolica*. J. Ultrastr. Res., **54**, 169-175.
1980. GOLDER T.K. & LYNN D.H. — *Woodruffia metabolica* : the systematic implications of its somatic and oral ultrastructure. J. Protozool., **27**, 160-169.
1979. GRAIN J., IFTODE F. & FRYD-VERSAVEL G. — Étude des infraciliatures somatique et buccale de *Bryophrya bavariensis* et considérations systématiques. Protistologica, **15**, 581-595.

1931. KAHL A. — Urtiere oder Protozoa I : Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) 2. Holotricha außer den im 1. Teil behandelten Prostomata. Tierwelt Dtl., **21**, 181-398.
1932. KAHL A. — Urtiere oder Protozoa I : Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) 3. Spirotricha. Tierwelt Dtl., **25**, 399-650.
1968. LOM J. & KOZLOFF E.N. — Observations on the ultrastructure of the suctorial tube of aniscotrocomid ciliates. Folia Parasit., **15**, 291-308.
1976. LYNN D.H. — Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. Structural conservatism hypothesis and a description of *Colpoda steinii* MAUPAS. J. Protozool., **23**, 302-314.
1980. LYNN D.H. — The somatic cortical ultrastructure of *Bursaria truncatella* (Ciliophora, Colpodida). Trans. Am. microsc. Soc., **99**, 349-359.
1988. MATTHES D. — Suctoria (Sauginfusorien). Protozoenfauna, **7/1**, 1-226.
1980. PEREZ-PANIAGUA F., PUYTORAC P. DE & SAVOIE A. — Caractéristiques de la stomatogenèse et des ultrastructures corticale et buccale du cilié colpodide *Bursaria truncatella* O.F. MÜLLER, 1773. J. Protozool., **27**, 300-308.
1985. PETZ W., FOISSNER W. & ADAM H. — Culture, food selection and growth rate in the mycophagous ciliate *Grossglockneria acuta* FOISSNER, 1980 : first evidence of autochthonous soil ciliates. Soil Biol. Biochem., **17**, 871-875.
1979. PUYTORAC P. DE & PEREZ-PANIAGUA F. — Une application de l'hypothèse du conservatisme structural du cortex chez les ciliés : les Colpodidea de PUYTORAC et coll., 1979, avec inclusion du genre *Bursaria* O.F.M., 1786. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, **289**, 1163-1165.
1979. PUYTORAC P. DE, PEREZ-PANIAGUA F. & PEREZ-SILVA J. — A propos d'observations sur la stomatogenèse et l'ultrastructure du cilié *Woodruffia metabolica* (JOHNSON & LARSON, 1938). Protistologica, **15**, 231-243.
1987. PUYTORAC P. DE, GRAIN J. & MIGNOT J.-P. — Précis de protistologie. Société nouvelle des éditions Boubée, Paris, 581 pp.
1983. PUYTORAC P. DE, DIDIER P., DETCHEVA R. & FOISSNER W. — Sur l'ultrastructure du cilié Colpodida *Pseudoplatyophrya nana* (KAHL, 1926). Protistologica, **19**, 423-434.
1974. PUYTORAC P. DE, BATISSE A., BOHATIER J., CORLISS J.O., DEROUX G., DIDIER P., DRAGESCO J., FRYD-VERSANEL G., GRAIN J., GROLIÈRE C., HOVASSE R., IFTODE F., LAVAL M., ROQUE M., SAVOIE A. & TUFFRAU M. — Proposition d'une classification du phylum Ciliophora DOFLEIN, 1901 (réunion de systématique, Clermont-Ferrand). C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, **278**, 2799-2802.
1981. SMALL E.B. & LYNN D.H. — A new macrosystem for the phylum Ciliophora DOFLEIN, 1901. BioSystems, **14**, 387-401.
1937. TAYLOR C.V. & FURGASON W.H. — Structural analysis of *Colpoda duodenaria* sp. nov. Arch. Protistenk., **90**, 320-339.
1985. WIRNSBERGER E., FOISSNER W. & ADAM H. — Morphogenesis, fine structure, and phylogenetic relationships of the « heterotrich » ciliate *Bryometopus atypicus* (Protozoa, Colpodea). Annals Sci. nat. (Zool.), **7**, 113-128.