

CLASSE DES OLIGOTRICHEA Bütschli, 1887

ORDRE DES TINTINNIDA Kofoid et Campbell, 1929

par

Michèle LAVAL-PEUTO

Maître de conférences à l'université de Nice-Sophia Antipolis

Diagnose : Ciliés Strobilia nageurs, caractérisés par la possession d'une logette, la lorica, montrant une très grande diversité de structures et d'ornementations. Corps cylindrique ou conique, souvent très allongé, très contractile. Frange fermée de paramembranelles adorales extrêmement développées, formant une spire senestre apicale; présence entre les membranelles d'évaginacions cytoplasmiques contenant des capsules-torquées (extrusomes). Ciliature somatique généralement réduite à un anneau antérieur plus ou moins dense de cinéties longitudinales spécialisées. Présence d'un périlemme recouvrant tout le corps et sa ciliature. Morphogenèse du type Oligotrichea, Strobilia. Macronucléus à bande de réplication et structure réticulée.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Marins pour la plupart et largement répandus, les Tintinnides constituent avec les Oligotriches une part importante du microplancton; quelques-uns vivent dans les eaux douces ou saumâtres. Grâce à leur lorica fossilisable, ce sont les principaux représentants des ciliés, sinon les seuls, parmi les protozoaires fossiles; ils sont présents depuis le Primaire, et abondants surtout au Secondaire (Jurassique et Crétacé). Remarquables par la diversité de leurs formes et de leurs ornementations, les loricas des tintinnides ont été beaucoup plus étudiées que leurs caractéristiques cytologiques. C'est pourquoi la classification en usage actuellement (Kofoid et Campbell, 1929, 1939) est établie uniquement sur les variations de forme et de taille des loricas : elle comprend 13 familles, 66 genres et environ 1 000 espèces, soit 1/6 du nombre total des ciliés ce qui est probablement excessif. Ce critère unique de classification a longtemps empêché toute comparaison avec les autres ciliés dont la taxinomie est fondée sur des caractéristiques cytologiques. Une révision de la systématique s'impose, qui tiendrait compte simultanément des variations phénotypiques des loricas, de la cytologie et d'autres caractéristiques. Mais actuellement, on ne dispose que d'informations éparses sur la cytologie, la biologie ou la physiologie des Tintinnides, et pour une trentaine d'espèces seulement.

LA LORICA

Morphologie et ultrastructure

Les tintinnides construisent autour de leur corps une logette, qui les protège même en extension. Parfois très ornementées, ces loricas sont de formes très variées — cloche, coupe, vase, gland, clou, corne droite ou torsadée, trompe, tube, etc. — et de tailles diverses — la plus petite espèce actuelle *Undella (Micrundella) skurochii* mesure 10 μm sur 6 μm , la plus grande *Leprotintinnus neriticus* 500 μm sur 175 μm —. De nature organique non déterminée, mais différente de la chitine (Bussers et Jeuniaux, 1974), leur consistance est rigide, sauf chez le genre *Tintinnidium* (fig. 64a, 69a) à lorica molle et gélatineuse. La paroi généralement mince et délicate peut être volumineuse et comme spumeuse (ex. *Climacocylis*, fig. 64c); elle est soit hyaline, soit non transparente par agglutination de particules étrangères organiques ou minérales

Les loricas montrent une grande variabilité phénotypique de leur taille, morphologie et structure, dépendant autant du comportement des tintinnides que des conditions environnantes pendant leur construction (voir p. 198). Laval-Peuto (1983) distingue 3 types principaux de loricas (fig. 73, 74) : (1) la *protolorica* (proto = premier), première lorica construite par un proter, juste après la division, (2) la *paralorica* (para = à côté), lorica de remplacement construite par un trophonte nu pendant la vie trophique, qui peut être coxlielliforme c'est-à-dire entièrement spiralee, (3) l'*épilorica* (épi = au-dessus), partie ajoutée secondairement par le trophonte à la partie antérieure d'une proto- ou d'une paralorica; très souvent spiralee, c'est une sorte de col et plusieurs épiloricas successives sont possibles.

Morphologie de la lorica. — Elle a une symétrie axiale et comprend trois parties : l'extrémité antérieure ou orale éventuellement différenciée en un col, le ventre, et l'extrémité postérieure ou aborale. La loge peut être courte à très allongée : globulaire (fig. 65a,b), tubulaire, cylindrique (fig. 69e), ou cylindro-conique (fig. 64a, 68a,c). En général, le ventre plus ou moins renflé postérieurement est nettement distinct du col (fig. 65c,d, 66a), et séparé de lui par une constriction nucale plus ou moins marquée, formant un bourrelet nucale interne ou un opercule (fig. 65d), ou un anneau suboral (fig. 76n) qui fait paraître le col plus interne.

L'extrémité orale des loricas est la partie la moins variable, probablement contrôlée par un comportement génétique. La morphologie du bord oral est caractéristique de l'espèce : p. ex. gouttière (fig. 77a), col court avec de grandes fenêtres (fig. 65a) ou de petites fenêtres cachées par les particules (fig. 64b), col droit spiralee (fig. 68c), col spiralee évasé (fig. 68a), col en entonnoir (fig. 76h,o). Ces types de cols, correspondant à des différenciations constantes de la partie antérieure des protoloricas, ne doivent pas être confondus avec les épiloricas spiralees rajoutées secondairement (fig. 74). Le bord oral des protoloricas présente parfois des denticulations caractéristiques (fig. 77g) dont le nombre peut varier; certaines denticulations, cependant, résultent d'un dépôt hélicoïdal irrégulier et variable.

L'extrémité aborale est le plus souvent fermée : arrondie, acuminée ou pointue, elle peut se prolonger par une corne aborale plus ou moins longue et ornementée, soit pleine (fig. 65b, 67), soit creuse (fig. 65d) et dans ce cas, souvent obturée par une cloison mince. Plusieurs genres ont une lorica ouverte aboralement, largement ou par un pore (fig. 69e,g). Tout en étant caractéristiques de l'espèce, les cornes et

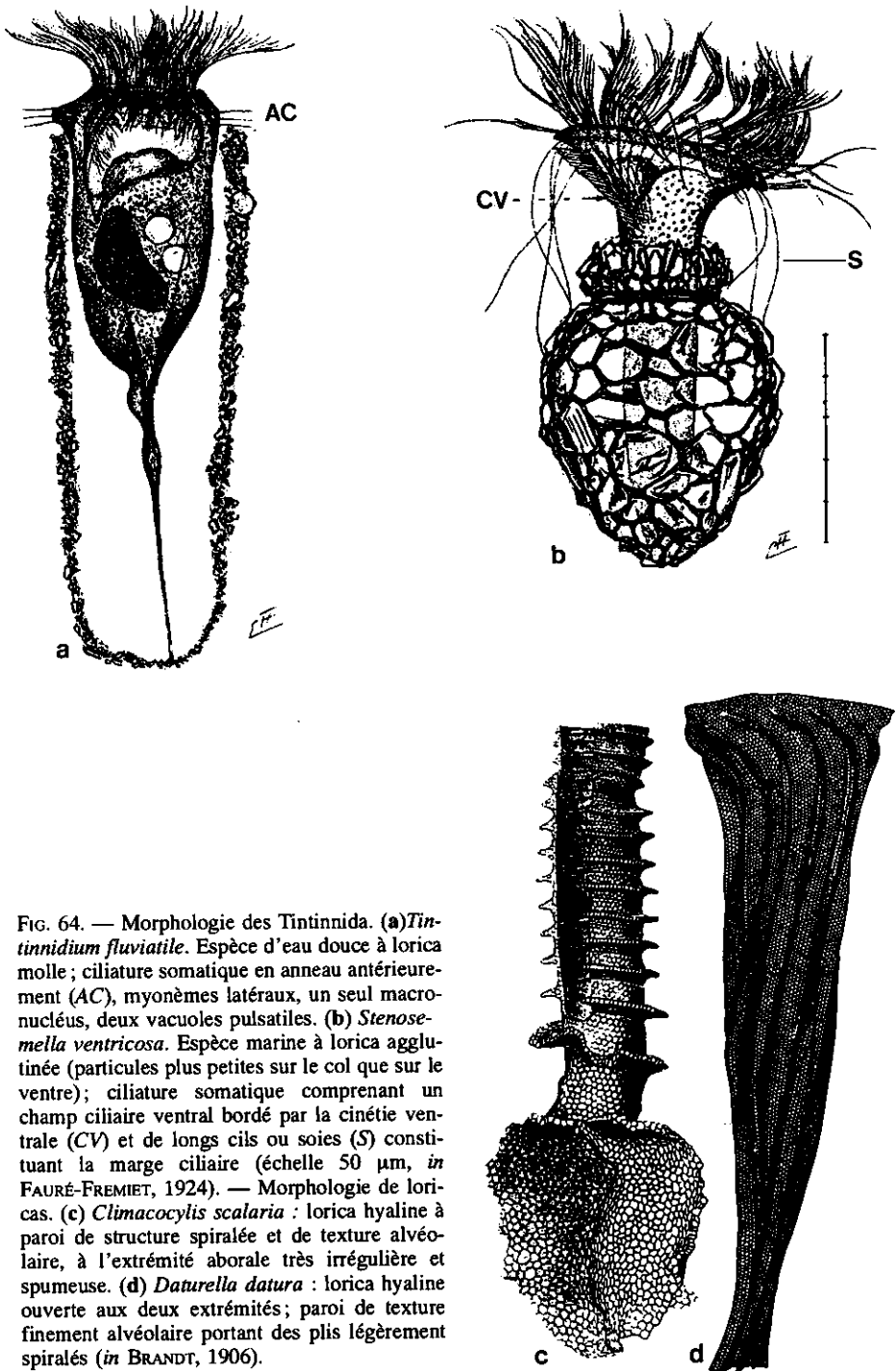
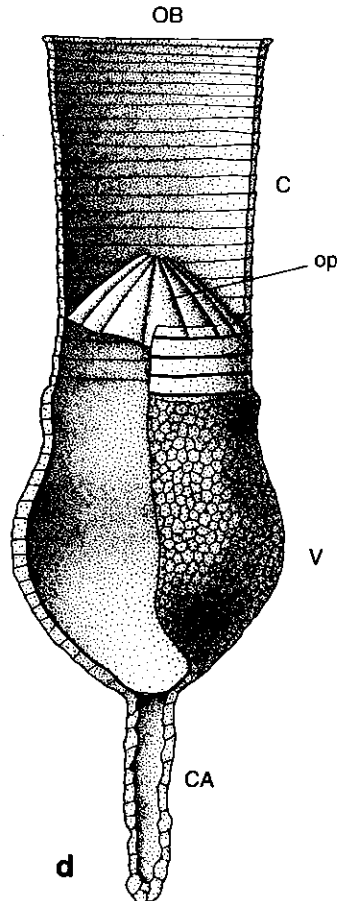
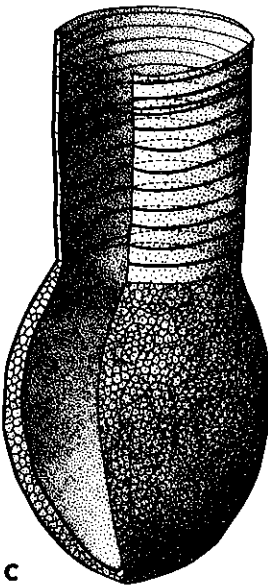
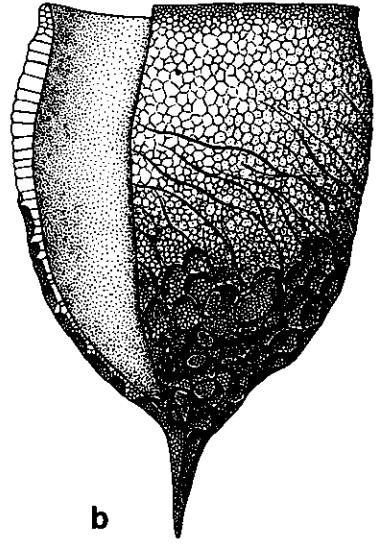
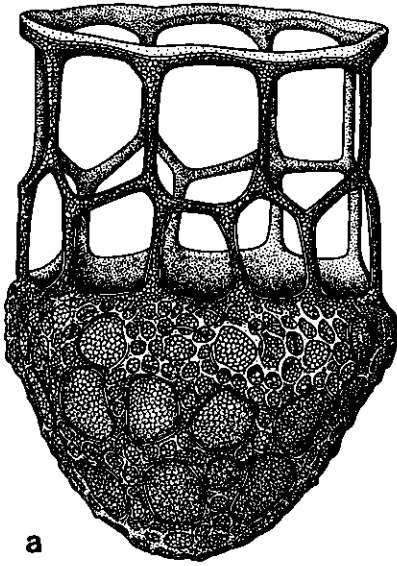


FIG. 64. — Morphologie des Tintinnida. (a) *Tintinnidium fluviatile*. Espèce d'eau douce à lorica molle; ciliature somatique en anneau antérieurement (AC), myonèmes latéraux, un seul macronucléus, deux vacuoles pulsatiles. (b) *Stenosemella ventricosa*. Espèce marine à lorica agglutinée (particules plus petites sur le col que sur le ventre); ciliature somatique comprenant un champ ciliaire ventral bordé par la cinétie ventrale (CV) et de longs cils ou soies (S) constituant la marge ciliaire (échelle 50 μ m, in FAURÉ-FREMIET, 1924). — Morphologie de loricas. (c) *Climacocylis scalaria*: lorica hyaline à paroi de structure spiralée et de texture alvéolaire, à l'extrémité aborale très irrégulière et spumeuse. (d) *Daturella datura*: lorica hyaline ouverte aux deux extrémités; paroi de texture finement alvéolaire portant des plis légèrement spiralés (in BRANDT, 1906).



les structures aborales sont très variables en forme et en longueur, car leur construction rapide pendant la formation de la lorica (voir p. 198) les rend sensibles au moindre traumatisme ; elle peuvent être absentes chez certains individus d'une même population.

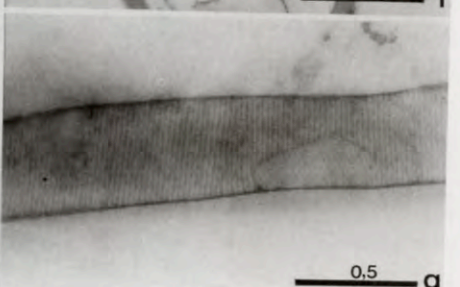
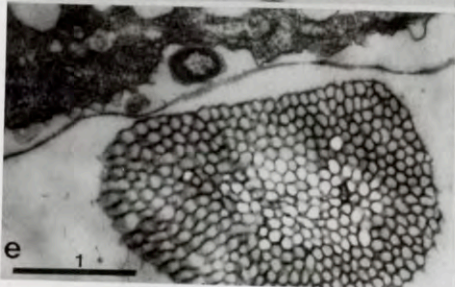
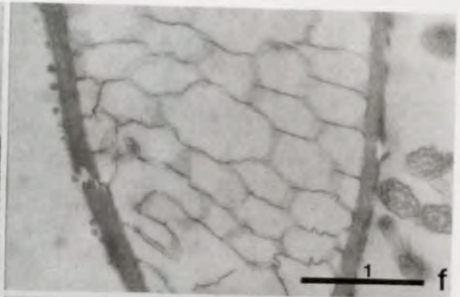
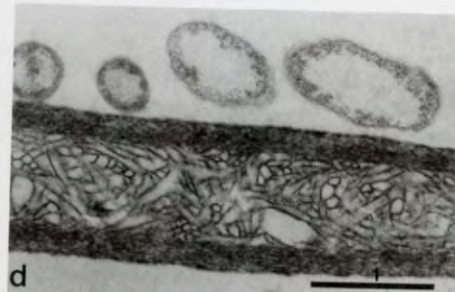
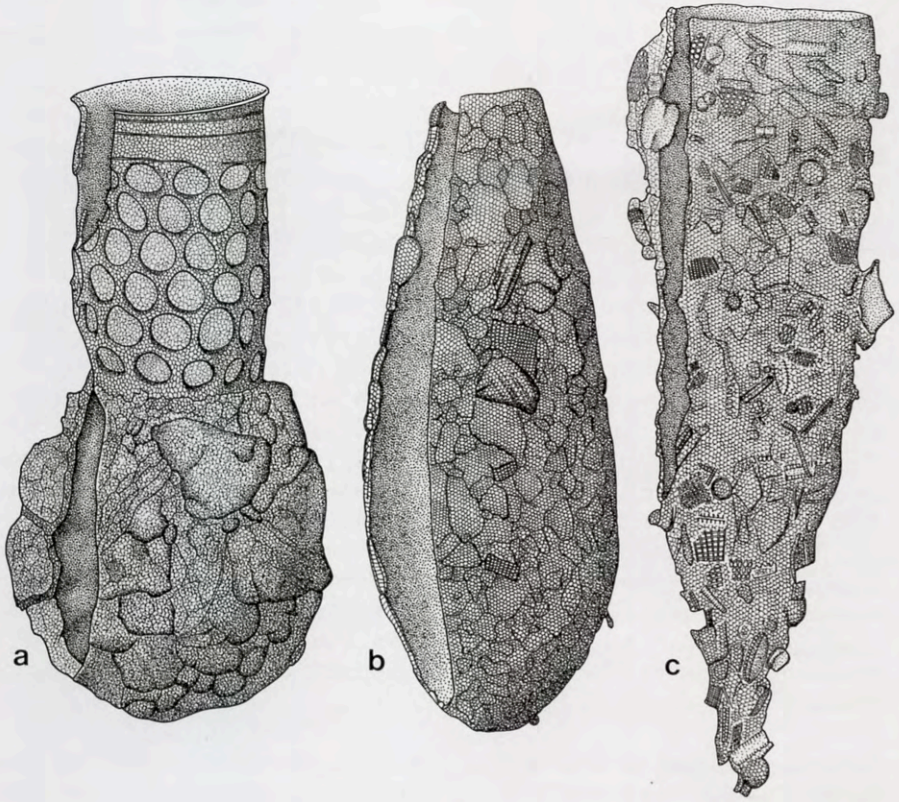
Dimensions de la lorica. — La longueur est très variable. Elle dépend de variations individuelles, journalières ou saisonnières des protoloricas, concernant la longueur du ventre, la présence d'une corne ou son absence, l'addition d'épilorica(s). Au contraire, le diamètre antérieur est la moins variable des dimensions et l'une des caractéristiques de l'espèce (Laval-Peuto, 1981, 1983). Le rapport longueur totale / diamètre oral, recommandé par Kofoid et Campbell (1929, 1939) pour séparer les espèces, est par conséquent peu fiable.

Agglutination. — Des particules minérales ou organiques peuvent adhérer à la lorica sur toute la surface externe (fig. 64a ; 66b,c), ou seulement sur le ventre (fig. 66a), plus rarement par-dessus un col hyalin (fig. 64b). La capacité d'agglutination paraît restreinte à certains genres de familles considérées comme plus primitives, les autres ayant des loricas hyalines. L'incorporation des particules semble avoir lieu au moment de la construction de la lorica, leur quantité et leur nature dépendant de l'environnement et de la saison (Bernatzky *et al.*, 1981). Ainsi, certains tintinnides agglutinent les frustules de diverses diatomées en fonction de leur abondance dans le milieu naturel (Biernacka, 1952) ; les particules peuvent être plus grandes que celles ingérées, et en quantité différente de celles du milieu chez *Stenosemella* (Rassoulzadegan, 1980).

Texture et structure de la paroi, deux caractéristiques confondues dans les travaux antérieurs, doivent être différenciées. La *texture* dépend de la composition chimique et du durcissement du matériel formateur de la lorica : d'aspect alvéolaire ou prismatique (fig. 64c,d ; 65a ; 67), elle peut être d'après la microscopie électronique vacuolaire, tubulaire, lacunaire ou compacte (fig. 66d-g) et former une paroi continue ou réticulée. C'est un caractère générique peu variable. La *structure*, qui dépend du processus de construction de la lorica, présente une importante variabilité intraspécifique (Laval-Peuto, 1981). Elle est continue dans la plupart des protoloricas (fig. 64b,d ; 65b ; 68b), mais aussi spiralée ou suturée, en partie ou totalement, dans les proto-, para- ou épiloricarica des tintinnides hélicoïdaux (fig. 64c ; 65c,d ; 73 ; 74).

Les termes anciens de « structures primaire, secondaire et tertiaire » de la paroi, décrite en microscopie photonique, n'ont pas de fondements ultrastructuraux précis. La « structure primaire » composée de petits alvéoles prismatiques (fig. 64c ; 67) correspond à la texture alvéolaire, et ce n'est pas une caractéristique constante des loricas. Les « structures secondaires » auraient été des cordons de renforcement ou « poutres », apparemment astructurés, isolant des groupes d'alvéoles primaires en

FIG. 65. — Morphologie de loricas. (a) *Dictyocysta elegans* : lorica hyaline à paroi réticulée de texture alvéolaire, comportant des fenêtres sur le col et sur le ventre. (b) *Epiplocyclus deflexa* : lorica hyaline de texture alvéolaire ; ornementations aborales sous forme de plis irréguliers et d'anneaux en relief. (c) *Codonellopsis ecaudata*. (d) *C. pacifica* : noter la texture différente du ventre (V) et du col (C) ; corne aborale creuse (CA), opercule (op), ouverture orale de la lorica (OB) (échelle 50 µm, in BRANDT, 1906).



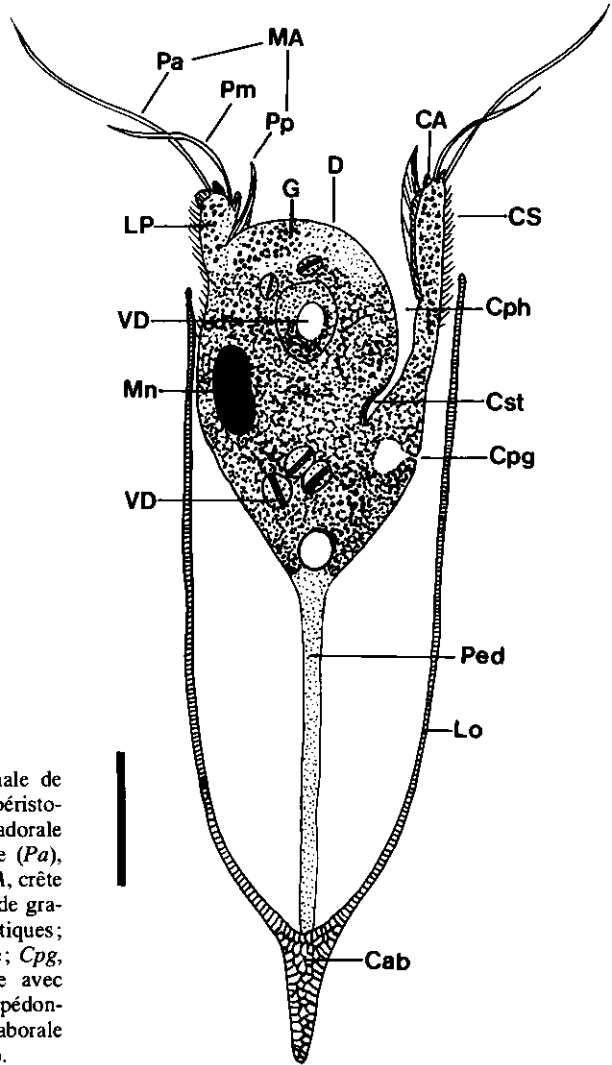


FIG. 67. — a. Section longitudinale de *Favella ehrenbergii*. LP, lèvres péristomienne; MA, membranelle adorale comprenant les pectinelles adorale (Pa), mésorale (Pm) et parorale (Pp); CA, crête adorale; D, dôme oral; G, masse de granules colorables; Cs, cils somatiques; Cph, cytopharynx; Cst, cytostome; Cpg, cytopyge; VD, vacuole digestive avec proie; Mn : macronucléus; Ped, pédoncule; Lo, lorica; Cab, corne aborale (échelle 50 μ m, in ENTZ Jr., 1909).

formant un réseau plus ou moins régulier de cases assez grandes ou de fenêtres; en réalité, chez *Cyttarocyclus* (fig. 76n) il s'agit d'une paroi réticulée de texture tubulaire, entourant de grandes cavités vides, et chez *Dictyocysta* (fig. 65a) les fenêtres du col n'ont pas de texture alvéolaire. Quant à la « structure tertiaire », qui serait un réseau grossier très irrégulier de petites cases secondaires encloses dans des cases tertiaires

FIG. 66. — Morphologie de loricas agglutinées montrant la diversité des particules biogéniques chez (a) *Codonellopsis ostefeldi*, (b) *Tintinnopsis amphora* et (c) *T. cylindrica*. d-g. Ultrastructure de la paroi des loricas : (d) trilaminaire et tubulaire (*Petalotricha*), (e) réticulée (*Dictyocysta*), (f) trilaminaire et vacuolaire (*Undella*), (g) unilaminaire et compacte (*Eutintinnus*) (échelles : 1 μ m et 0,5 μ m).

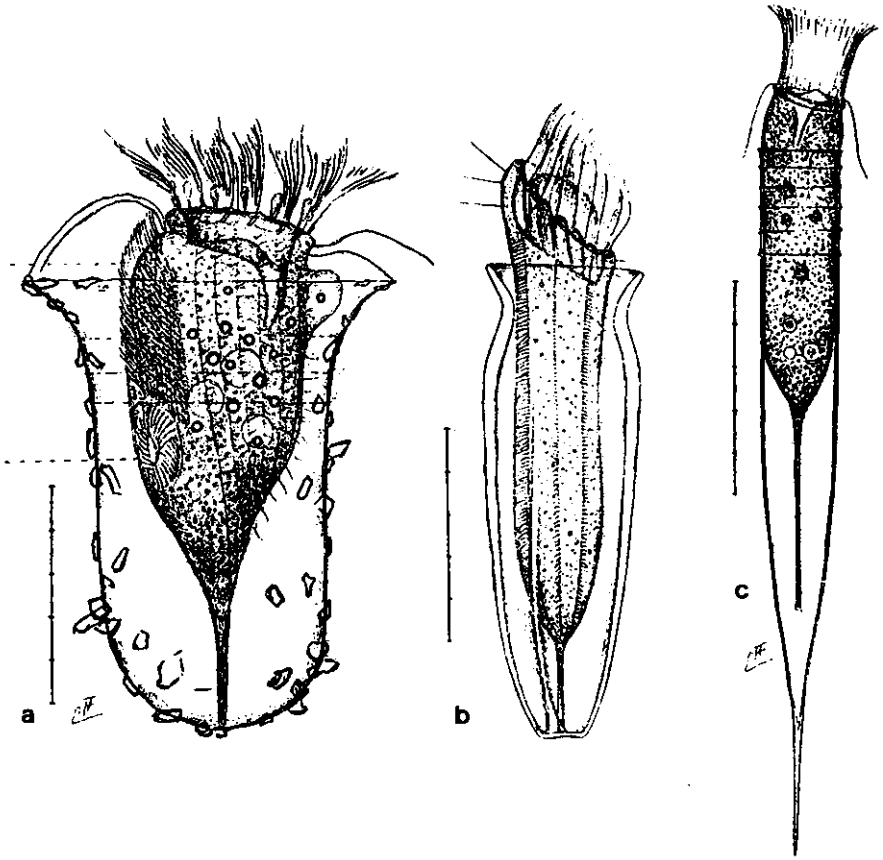


FIG. 68. — (a) *Tintinnopsis campanula*. Noter les tentaculoïdes (*T*) entre les membranelles adorales, la marge ciliaire développée, le péristome en formation (*P*) sous le champ ciliaire ventral, un lobe protoplasmique proéminent. (b) *Amphorides quadrilineata* : lorica hyaline à paroi trilaminaire, péristome oblique et longues cinéties somatiques espacées. (c) *Helicostomella subulata* : un col de structure spiralée termine la protolorica, ce n'est pas une épilorica. (échelle 50 μ m, in FAURÉ-FREMIET, 1924).

limitées par des cloisons épaisses astructurées, elle concerne les espèces à lorica agglutinée dont la paroi très irrégulière autour des particules est de texture et de structure très variées (fig. 64b; 66a,b,c; 68a).

Les loricas hyalines ont des parois de textures diverses et unilaminaires (fig. 66g; 71) ou trilaminaires (fig. 66d,e,f; 75j) selon le nombre des couches de densité différente qui les constituent. Certaines parois d'apparence trilaminaire en microscopie photonique en raison d'une forte réfringence (*Favella*, fig. 75a) sont, en réalité, unilaminaires et de texture alvéolaire d'après la microscopie électronique. Ces termes doivent donc être employés avec prudence et précision.

Ornements. — Outre les constriction, renflements et évasements permettant de définir sa forme générale, la lorica peut présenter diverses ornementations superficielles (replis, renflements, épaississements verticaux, obliques ou horizontaux) : exemple, les

côtes transversales d'*Undellopsis* (fig. 77h), les stries, ailettes verticales, lignes non orientées, rubans verticaux ou légèrement spiralés des Rhabdonellidae (fig. 77a-d) et Tintinnidae (fig. 64d, 77j-u), les réseaux d'alvéoles postérieurs des Epiplocyclididae (fig. 65b, 76j,k), les cornes aborales complexes de *Xystonellopsis*. Les structures spiralées qui résultent de la construction ne sont pas incluses ici dans les ornementations.

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU CYTOSOME

Le corps des tintinnides, (cytosome), contenu dans la lorica, n'y adhère que par son extrémité postérieure. Très contractile, il peut s'y rétracter. En extension sur le vivant, il a la forme d'un cône renversé de section circulaire, montrant d'avant en arrière trois parties : l'aire péristomienne, le tronc et le pédoncule aboral. Sa ciliature a les caractéristiques de celles des Oligotrichea Strobilia.

L'aire péristomienne non ciliée, située antérieurement, est le plus souvent perpendiculaire à l'axe du tronc (fig. 64a,b; 69a-f), parfois plus oblique, ventralisée (fig. 69g,h). Elle est entourée par le col péristomien ou lèvres péristomienne, bourrelet mince, subcirculaire, très contractile, qui porte la frange des membranelles adorales ; du côté interne, un sillon de largeur inégale délimite le dôme ou bouchon oral, disque excentrique proéminent (fig. 67) ; les extrémités du col sont séparées ventralement par une fente mince, au niveau de l'infundibulum étroit, peu profond et de position excentrée, se terminant par le cytostome et le cytopharynx.

La frange adorale (AZM) est constituée de 12 à 24 membranelles (fig. 69) courbées vers l'extérieur comme la lame d'une faucille, numérotées conventionnellement dans le sens inverse des aiguilles d'une montre (quand le cilié est vu de dessus). Elles commencent dans l'infundibulum et s'insèrent ensuite en oblique sur le bord externe du col péristomien en une spire senestre fermée ; la dernière membranelle recouvre partiellement l'extrémité des premières membranelles. Grandes (jusqu'à la moitié de la hauteur du tronc) et puissantes, elles assurent la nage et la filtration des proies. Les longs cils de la « membrane » parorale, s'étendent sur près de la moitié de l'aire péristomienne ; leurs battements peuvent faire vibrer le dôme oral, alors nommé improprement piston.

Les termes employés par Entz Jr. (1909b, 1929), « grandes pectinelles », « pectinelles adorales, mésorales et parorales », « petites pectinelles », « lamelles dentelées » (fig. 67), n'ont pas de fondements ultrastructuraux.

Crêtes, tentaculoïdes et stries. Ce sont des évaginations cytoplasmiques situées entre les membranelles et de formes très diverses selon les espèces. Les crêtes accessoires (ou crêtes adorales, cirres intercalaires, « Begleitkämme » de Entz Jr.) sont de simples bourrelets, parallèles aux membranelles et se prolongeant jusque dans la cavité pré-orale (fig. 67) ; certaines seraient ciliées. Renflées, elles forment les tentaculoïdes, petits organes caractéristiques en massue, capables de se rétracter (ex. *Tintinnopsis*, *Eutintinnus*, fig. 68a ; 71). Les stries, évaginations filiformes des crêtes accessoires, associées aux membranelles, sont plus communes. Ces trois structures contiennent des corpuscules réfringents plus ou moins gros et nombreux, très colorables, les capsules torquées (organes sensoriels ou de capture des proies?).

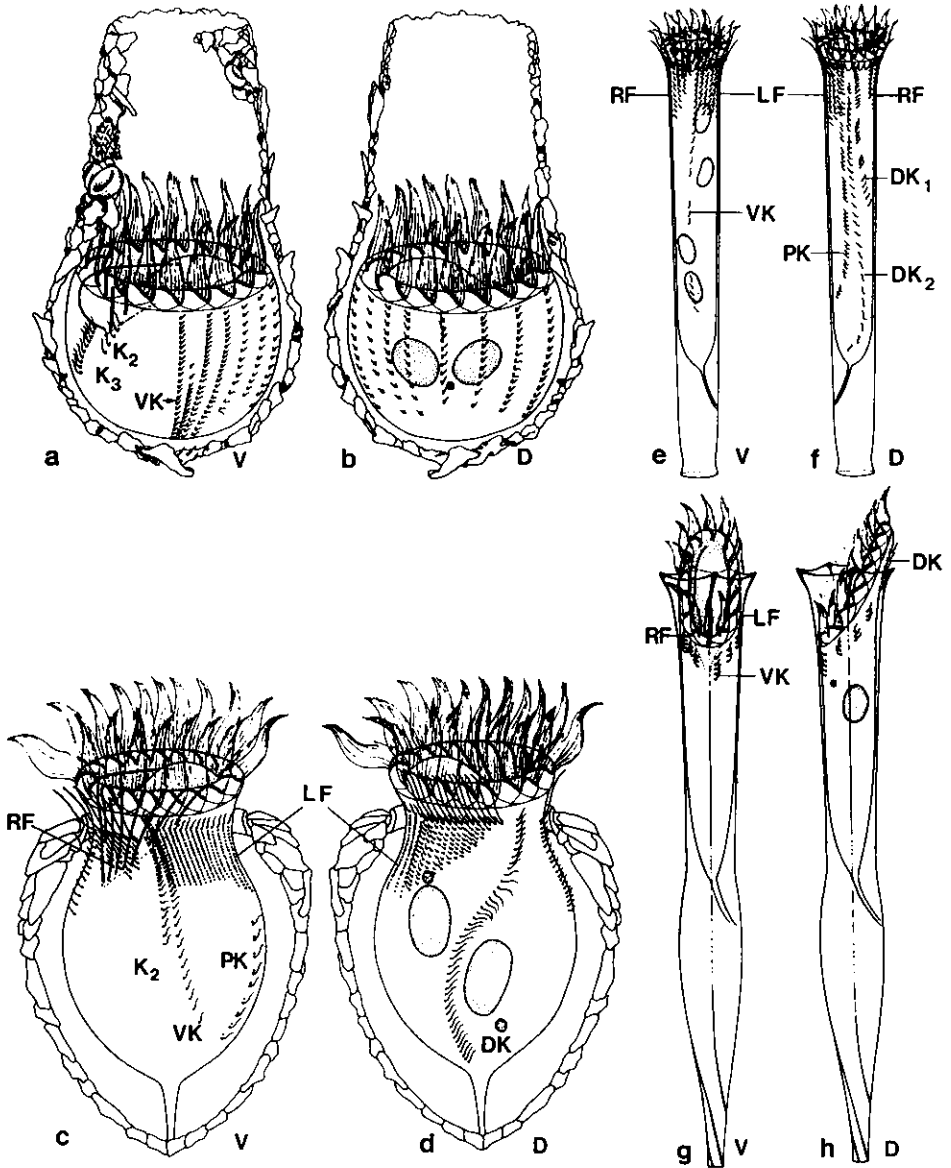


FIG. 69. — Organisation des ciliatures somatique et adorale chez (a, b) *Tintinnidium mucicola* Groupe I, (c, d) *Stenosemella steini* Groupe II, (e, f) *Eutintinnus pectinis* Groupe III, (g, h) *Salpingantha* sp. Groupe IV, en vue ventrale (V) et dorsale (D). La ciliature somatique comprend les champs ciliaires droit (RF) et gauche (LF), et les cinéties ventrale (VK = K1), dorsale (DK) et postérieure (PK) (in BROWNLEE, 1982).

Tronc et ciliature somatique. Le tronc de section circulaire peut être renflé légèrement, antérieurement ou postérieurement; il se rétrécit brutalement au niveau du pédoncule aboral. Sa surface n'est pas ornementée. La ciliature somatique ne couvre qu'exceptionnellement toute la surface du corps (fig. 68b ; 69a). En général, elle est

réduite à un anneau cilié antérieur, situé sous la frange adorale et constitué de cinéties longitudinales courtes, aux cils petits et plus ou moins serrés (fig. 69c-h). La marge antérieure des cinéties forme souvent un rang de cils plus longs qui s'appuient sur le bord de la lorica (fig. 64b; 68a,c ; 71). Quand elles sont nombreuses les cinéties se regroupent en un champ ventral dense aux cils très courts, visible *in vivo* (fig. 64b, 68a). Elles sont parfois rares et éparses (fig. 69g,h), mais jamais aussi réduites que chez les Oligotrichia. Le « lobe protoplasmique latéral », considéré comme participant au façonnage de la lorica chez *Tintinnopsis campanula* (fig. 68a), n'est pas constant, peut-être une déformation précédant la mort. Un cytophyge proéminent, précédé d'un cæcum tubulaire, s'ouvre ventralement par une fente à la limite du tronc et du pédoncule (fig. 67).

Pédoncule aboral. — Généralement mince et cylindrique, il peut être long (fig. 67 ; 68c) ou court (fig. 64b ; 68b) même pendant l'extension du cilié. Il s'attache au fond de la lorica dans le prolongement de l'axe du corps, avec parfois des ramifications latérales très fines, quand elle est fermée aboralement, et latéralement quand elle est ouverte aux deux extrémités (fig. 69e-h). Un myonème dense, très contractile et très réfringent, occupe tout le pédoncule et se ramifie sous le cortex le long du tronc (fig. 64a).

STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE DU CYTOSOME

Le cytoplasme du corps des tintinnides est très vésiculeux et occupé par de nombreuses vacuoles digestives ; il est limité par une pellicule simple doublée d'un périlemme. Le cortex (pellicule, ciliature et infraciliature), les macronoyaux, le système contractile présentent des caractères intéressants assez différents de ceux des autres ciliés. Enfin, deux structures originales paraissent caractériser exclusivement les tintinnides : les capsules torquées et les formations en morula. Les principaux travaux de cytologie sont dus à Entz Jr. (1909), Schweyer (1910), Fauré-Fremiet (1924), Campbell (1926, 1927) et Hofker (1931b). L'ultrastructure a été étudiée par Laval (1971, 1972), Laval-Peuto (1975), Hedin (1975b, 1976), Laval-Peuto *et al.* (1979). L'analyse de la ciliature après imprégnation argentique a été réalisée par Hedin (1976a), Brownlee (1977, 1982), Foissner et Wilbert (1979).

Pellicule à périlemme. — Sous la membrane cellulaire une couche d'alvéoles, peu nombreux et très aplatis, surmonte une couche de microtubules parallèles à la surface cellulaire ; pas d'épiplasmе. Les microtubules sont rares, parfois même absents. Chez toutes les espèces étudiées, un périlemme revêt la ciliature et tous les replis du corps (fig. 70) ; il tirerait son origine du réticulum vésiculeux (Laval-Peuto, 1975) (voir fasc. I, p. 21). Rempli de microvésicules, dont le nombre et la densité le rendent difficile à distinguer du cytoplasme environnant, ce réticulum forme à la périphérie de la cellule des strates superposées de cavités dilatées communiquant entre elles et avec l'espace péricellulaire ; il entoure étroitement les faisceaux de microtubules de l'infraciliature adorale et les macronoyaux.

La ciliature somatique se compose de cinéties longitudinales, plus ou moins longues et plus ou moins nombreuses, qui entourent au moins la partie antérieure du tronc — de 9 chez *Salpingacantha sp.* (fig. 69g) à 84 chez *Favella panamensis* —

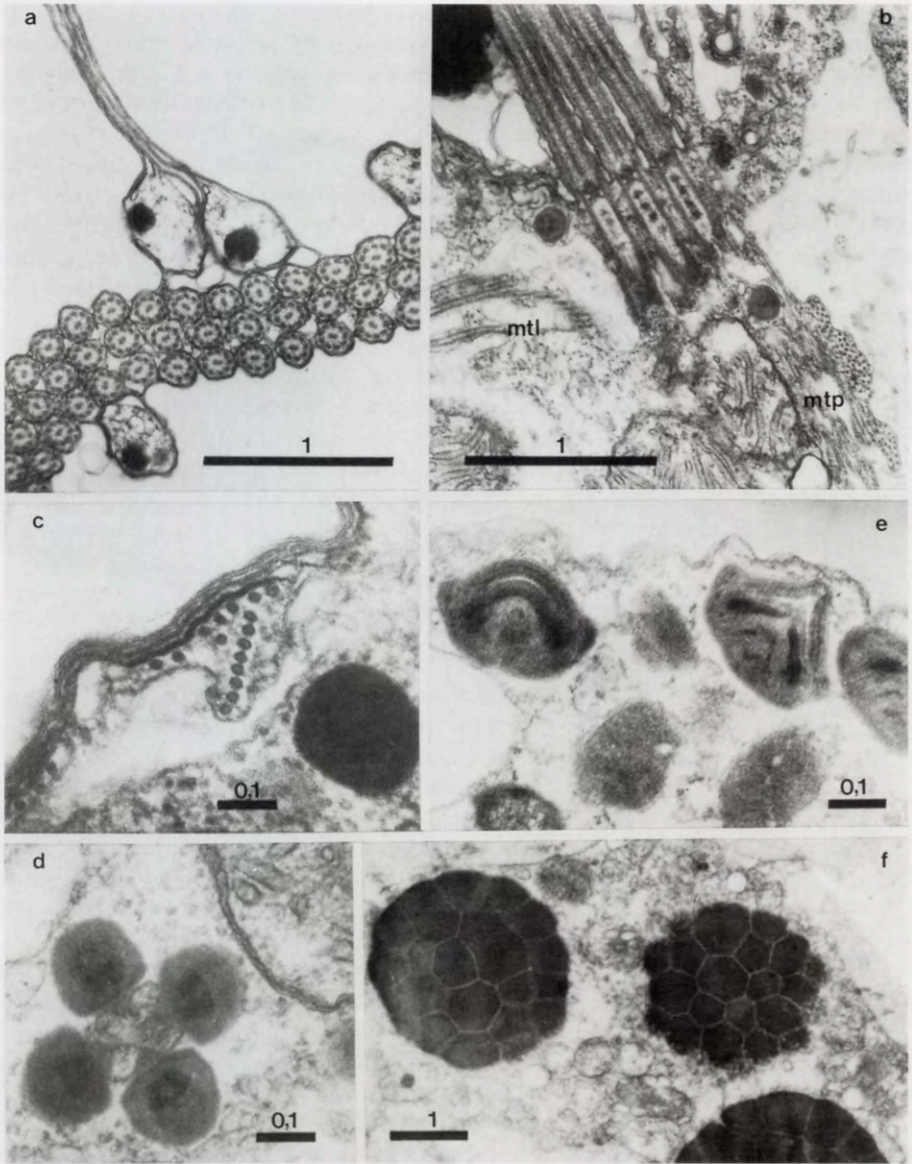


FIG. 70. — Ultrastructure de Tintinnida. (a) Paramembranelles adorales de *Petalotricha ampulla* en coupe transversale et stries associées, enveloppées ensemble par le périllemme. (b) Coupe longitudinale de l'infaciliature adonale montrant les microtubules profonds (*mtp*) et latéraux (*mtl*). (c-d) Cortex et Capsules torquées de *Cytarocyclus brandti*. (e) Capsule d'*Undella attenuata*. (f) Formations en morula de *Petalotricha ampulla*. (Échelle *a,b,f* : 1 μm ; *c,d,e* : 0,1 μm).

l'indice de densité des cinéties (KDI) variant de 2-3 cinéties/10 μm à 4,4-5,4 cinéties/10 μm . Elle comprend trois cinéties remarquables, ventrale, dorsale et postérieure, et deux champs ciliaires (fig. 69). Selon la terminologie et le classement proposés par Brownlee (1977), la *cinétie ventrale* (VK) sépare les champs ciliaires

droit (RF) et gauche (LF). C'est la cinétie N° 1, toujours présente, en général la plus longue des cinéties ventrales, (« frange bordante » de Fauré-Fremiet, 1924 ou « ciliary membrane » de Campbell, 1926), toujours constituée de dicinétides à un seul cinétosome cilifère, parfois discontinue (fig. 69e,f) ou très courte (fig. 69g,h). A sa gauche se différencie le *primordium*, lors de la stomatogenèse (fig. 72) mais ce n'est probablement pas la cinétie stomatogène. La *cinétie dorsale* (DK), volumineuse, presque toujours présente (fig. 69), parfois discontinue, exceptionnellement double (fig. 69f) s'étend de la lèvre péristomienne à l'extrémité postérieure du corps; ses dicinétides ont quelquefois un seul cinétosome cilifère. La *cinétie postérieure* (PK) sous le champ ciliaire gauche, plus ou moins longue, parfois absente, est composée de cinétides simples ou doubles à un seul cinétosome cilifère. Le *champ ciliaire droit* (RF) comprend les cinéties 2 à x et s'étend jusqu'à la cinétie dorsale ($DK = x + 1$); ses cinéties sont éparses et leurs cinétosomes régulièrement espacés. Le *champ ciliaire gauche* (LF) comprend les cinéties $(x + 2)$ à n , le plus souvent très rapprochées, en particulier dans la partie ventrale où elles peuvent constituer un champ très dense, observable sans imprégnation. Les cinétides antérieures des champs droit et gauche sont généralement pourvues de 2 cinétosomes cilifères, dont un cil est très long : ce sont les « soies », observées par Fauré-Fremiet, constituant la marge ciliaire (fig. 64b, 71). La ciliature somatique spécialisée n'intervient pas dans la locomotion, mais paraît s'être différenciée pour s'adapter aux fonctions dues à la présence de la lorica : construction, positionnement du cilié dans sa loge par la marge ciliaire, agglutination éventuelle et entretien, nettoyage par rejet des déchets.

Il y a des variations phénotypiques du nombre des cinéties et de celui des cinétosomes par cinétie (Brownlee, 1977; Foissner et Wilbert, 1979), mais le modèle de construction constant permet, comme chez les autres ciliés, la détermination de l'espèce ainsi qu'une classification supragénérique. Brownlee distingue 4 groupes selon la valeur du KDI, la longueur et la spécialisation des cinéties, la position et l'organisation de l'appareil buccal. Le groupe I, qui a de longues cinéties peu spécialisées, semblables à celles des Hétérotriches et un appareil buccal antérieur, serait le plus primitif malgré un faible KDI : il comprend plusieurs espèces de *Tintinnidium* (fig. 69a,b). Le groupe II à KDI élevé, ciliature très spécialisée et appareil buccal faiblement ventralisé comprend plusieurs espèces de *Tintinnopsis*, *Stenosemella steini* (fig. 69c,d), *Climacocylis scalaroides* et *Favella panamensis*. Le groupe III à KDI faible, cinéties courtes apparemment peu spécialisées et appareil buccal peu ventralisé comprend *Protorhabdonella simplex* et *Eutintinnus pectinis* (fig. 69e,f). Le groupe IV serait le plus évolué avec très peu de cinéties très courtes, un faible KDI et une bouche très ventrale : il comprend *Amphorellopsis acuta* et *Salpingacantha sp.* (fig. 69g,h).

Les cinétides, d'après une observation ultrastructurale (non publiée) de *Cyttarocylis brandii*, comportent une courte fibre cinétodesmale aux triplets 6-7 et des microtubules post-ciliaires divergents dirigés antérieurement, mais pas de microtubules transverses, ni de sac parasomal. Les fibres post-ciliaires forment des desmosomes : 6 à 8 microtubules s'étendent vers l'arrière en longeant deux cinétides et recouvrent seulement ceux de la première cinétide. Chaque cil est entouré isolément par 2 « membranes » : le plasmalemme et le périlemme.

La ciliature buccale. — Les « paramembranelles » *adorales* (cf. de Puytorac et Grain, 1976) ou « square packed polykinetids » (cf. Lynn, 1981) sont composées de 3 rangées longitudinales, dont une plus longue, de cinétosomes reliés par un matériel

filamenteux médian et proximal (fig. 70a,b); les membranelles infundibulaires ont le plus souvent 2 rangées de cinétosomes. Elles n'ont pas de fibre cinétodesmale ni de microtubules post-ciliaires et transverses, ce qui est inhabituel. Elles possèdent des rubans droit et gauche de 8 à 14 microtubules issus d'une baguette dense verticale, le long de chacun des cinétosomes périphériques; situés près des triplets 7-8 et 2-3, ces microtubules latéraux unissent les paramembranelles voisines. Des némadosomes prennent naissance sur un matériel dense à l'extrémité proximale des cinétosomes des rangées médiane et gauche. La plupart d'entre eux s'enfoncent verticalement dans le cytoplasme puis se courbent pour s'associer à d'autres némadosomes, formant comme chez d'autres Tubulicortica une « fibre basale profonde » parallèle à la surface (nommée « adoral fiber » par Campbell, (1926a) qui observait un « neuromotorium » à l'une de ses extrémités). Le reste des némadosomes (des groupes de 2 ou 3 microtubules), orientés vers l'avant et la droite, passe horizontalement entre les némadosomes verticaux pour rejoindre les némadosomes verticaux de la membranelle voisine.

La *membrane parorale* est composée d'une seule rangée de cinétosomes, sans microtubules transverses ni postciliaires, mais avec des microtubules latéraux droits et gauches et des némadosomes verticaux, qui s'étendent sous le cortex du dôme oral.

Les capsules torquées caractéristiques des tintinnides sont vraisemblablement des extrusomes, mais l'extrusion n'a pas été observée. Positionnés à la surface des stries et des crêtes adorales, ces petits organites très osmiophiles limités par une membrane, sub-globulaires et polarisés, sont souvent pourvus d'un bourrelet saillant médian, d'où leur nom. Différents types construits sur le même modèle se distinguent par leur taille et la forme de leur partie antérieure. Le premier type (fig. 70d), observé chez *Petalotricha*, *Cyttarocytilis* et *Ptychocytilis*, est ovoïde (250 nm / 220 nm) avec une partie antérieure convexe, coiffée d'un capuchon plat et renforcée par une mince lame dense; son contenu est granuleux à la partie postérieure et différencié en un petit cône tronqué central, surmonté par une très petite cavité antérieure. Le deuxième type, plus complexe et plus gros (fig. 70e), a une partie antérieure concave sous un capuchon, et un bourrelet médian très marqué, au centre deux cônes tronqués superposés séparés par une cavité étroite; en forme de pyramide aplatie, il mesure 300 nm / 360 nm chez *Undella* et 480 nm / 600 nm chez *Parafavella*. Le troisième type est le plus petit (210 nm / 220 nm) chez *Tintinnopsis*, avec une partie antérieure droite et un seul cône tronqué dense au centre.

Les capsules sont alignées dans les diverses évaginations adorales, leur capuchon antérieur s'appliquant sous le plasmalemme entre les alvéoles corticaux aplatis à côté de grands mucocystes allongés moins nombreux (« corps bactérioides » de Entz Jr. ou « trichocystes » de Campbell). Les capsules se différencient au sein du cytoplasme par groupes de 4 à 10 (fig. 70d); on en ignore les premières étapes. Leur mode de fonctionnement n'est pas connu.

Parmi les évaginations adorales **les stries** (fig. 70a) sont remarquables. Toujours présentes mais surtout visibles en microscopie électronique, elles n'avaient pas été remarquées comme les tentaculoïdes, plus volumineux mais moins fréquents. Longues et minces, avec des renflements où capsules et mucocystes tendent à se regrouper, elles semblent maintenues le long des membranelles par le périlemme qui les entoure en même temps que l'ensemble des cils adoraux. *Tintinnopsis parva*, petite espèce, possède une strie interne et une strie externe en opposition de chaque côté des membranelles; *Petalotricha ampulla*, grande espèce, a un grand nombre de stries externes disposées à intervalles réguliers sur chaque membranelle.

Appareil nucléaire. — Le nombre des macronoyaux semble constant pour une espèce donnée. Il y a, le plus souvent deux macronucléus, parfois quatre (fig. 69e, 71), huit (*Amphorellopsis*), seize et même plus de 50 (*Petalotricha*, *Cyttarocylys*) et un ou deux micronucléus (fig. 69b,d). A certaines étapes du cycle (voir Reproduction asexuée), les macronucléus montrent une bande de répliation (fig. 55, 71), comparable à celle des Oligotrichida et Hypotricha. Ils fusionnent ensuite et se divisent peu avant la cellule. Cependant le gros noyau unique, décrit chez certains tintinnides est en réalité un Péridinien parasite (voir plus loin).

Matériel à l'origine de la lorica. — Élaboré au cours du cycle (voir Reproduction asexuée) il s'agit de granules très colorables en microscopie photonique (fig. 71) et d'aspects divers en microscopie électronique. Soit des granules nombreux et petits

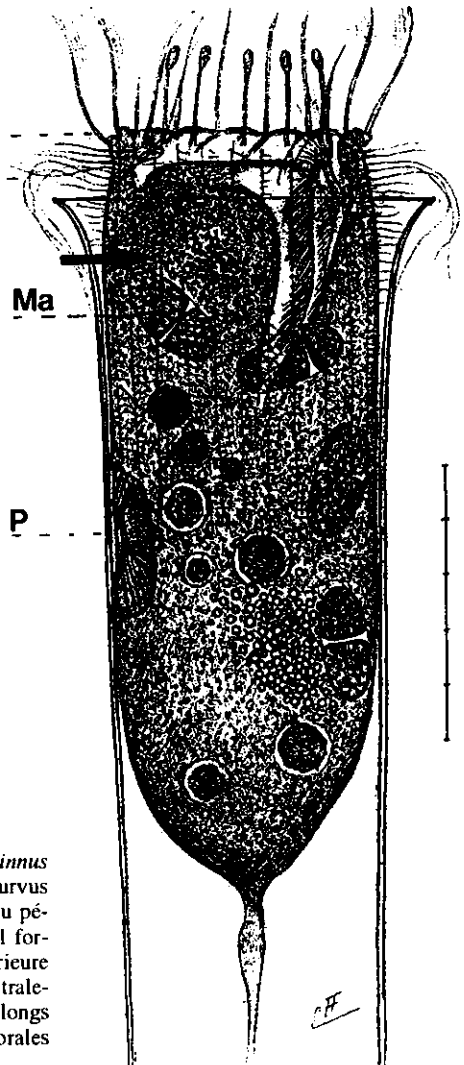


FIG. 71. — Préparatifs de la division chez *Eutintinnus fraknoi*. Noter les quatre macronucléus (Ma) pourvus d'une bande de répliation, le primordium (P) ou péristome en formation et les granules de matériel formateur de la lorica formés dans la partie postérieure du cytosome et migrant pour s'accumuler ventralement sous l'ancien péristome (flèche). Noter les longs tentaculoïdes entre les paramembranelles adoraes (échelle 50 μ m, in FAURÉ-FREMIET, 1924).

(1 à 1,5 μm chez *Favella ehrenbergii*), soit des formations en morula, ou « Stechapfel » de Entz Jr., plus volumineuses (3,5 μm chez *Petalotricha ampulla*, fig. 70f) composées de globules denses de 0,5 μm , et pouvant constituer une masse unique chez certaines petites espèces (*Dictyocysta*). Ce matériel sans membrane limitante semble se différencier dans le réticulum vésiculeux.

Appareil contractile. — Remarquablement contractiles, les tintinnides peuvent se rétracter brutalement et totalement au fond de leur loge, puis s'épanouir assez lentement. De même, le col péristomien se contracte ou s'épanouit en entraînant la frange adorale. *Stenosemella nivalis* a des bandelettes longitudinales à la périphérie du tronc, fusionnées postérieurement dans le pédoncule. *Tintinnidium fluviatile* (fig. 64a), dont les bandelettes ne sont que d'un côté, a une contraction asymétrique. L'ultrastructure est inhabituelle : un réseau dense de vésicules ou de tubules de même diamètre, autour d'invaginations profondes de la surface cellulaire (avec plasmalemme et périlemme), non associé à des mitochondries et sans microfilaments évidents. Le mode de fonctionnement reste à démontrer.

Autres organites. — Les mitochondries sont remarquables par la régularité de leurs tubules fusionnés à intervalles réguliers dans un même plan (fig. 70b). Des *microbodies* de structure caractéristique mais de fonction inconnue, peut-être des peroxy-somes, sont présents chez tous les tintinnides étudiés. Les *vacuoles digestives* sont nombreuses au centre du cytosome. Les espèces d'eau douce ont une ou deux *vacuoles pulsatiles*, mais pas les espèces marines.

MORPHOGENÈSE

La reproduction asexuée du trophonte comprend la morphogenèse du péristome et celle des granules formateurs de la lorica (fig. 71), qui ont été vues très tôt quoiqu'imparfaitement, ainsi que les modifications nucléaires et la morphogenèse de la ciliature somatique observées plus récemment (Biernacka, 1952; Coats et Heinbockel, 1982; Brownlee, 1982). Brownlee distingue quatre stades interphasiques chez *Tintinnopsis subacuta*, *Favella serrata* et *Favella sp.* (fig. 72).

Stade I : Dans le tomonte de taille moyenne, le primordium apparaît ventralement à mi-hauteur du tronc à gauche de la VK; la cinétie stomatogène serait la dernière cinétie du champ gauche (Kn). Les macronucléus grossissent et s'allongent. A la fin de ce stade, la cinétie parorale se forme à droite du primordium.

Stade II : Le primordium est bien développé, les polycinéties formées s'enfoncent dans une dépression superficielle. La ciliature somatique commence à se différencier à partir des dernières cinéties du champ gauche (LF), dont les cinétosomes se multiplient d'avant en arrière. Début de rupture de la VK. Une bande de réplication (BR) apparaît dans chaque macronucléus et en parcourt la première moitié.

Stade III : Les membranelles sont complètes et le primordium en général circulaire. VK est scindée de part et d'autre du primordium en deux parties qui s'accroissent par multiplication des cinétosomes. La ciliature somatique de l'opisthe est presque achevée. Les bandes de réplication parcourent la deuxième moitié des macronucléus, qui s'arrondissent ensuite. Apparition des granules formateurs de la lo-

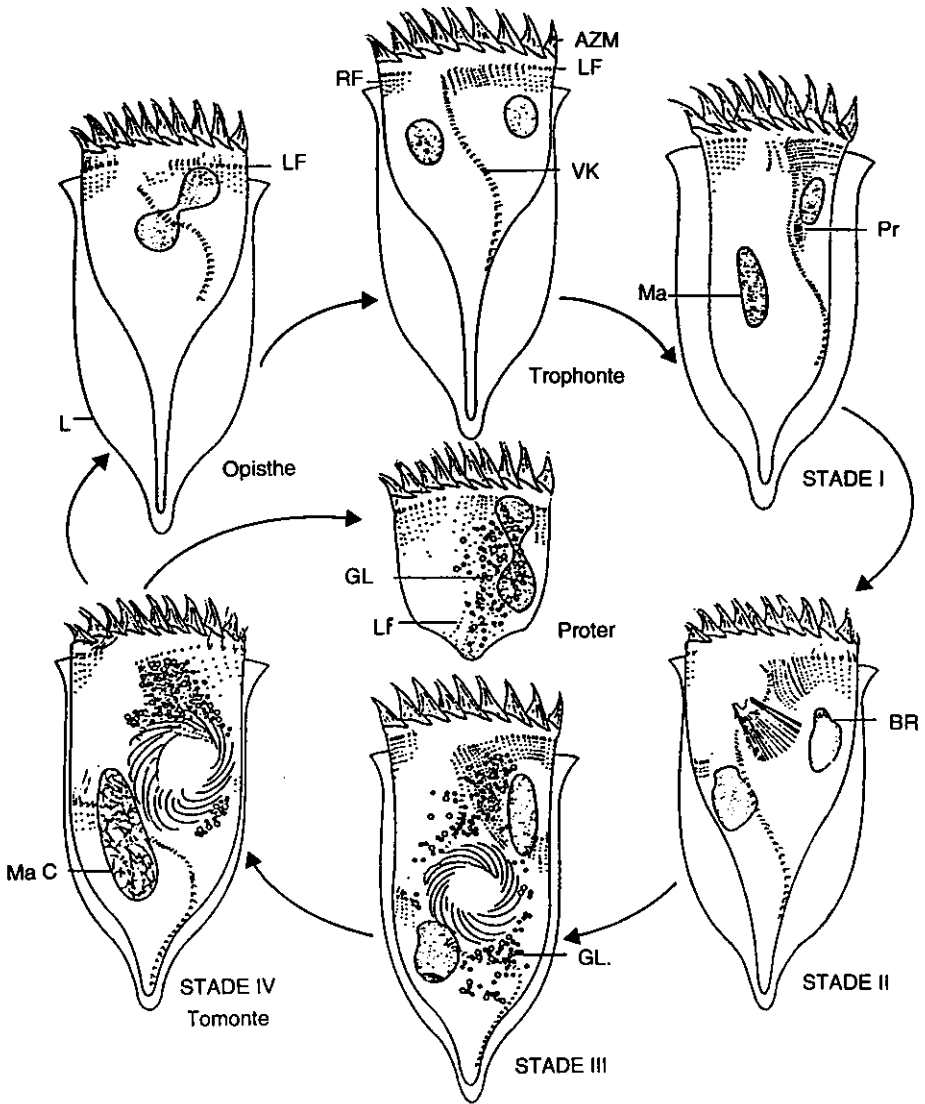


FIG. 72. — Morphogenèse de *Favella* sp. en vue ventrale (in BROWNLEE 1982). Légendes cf. fig. 69. Voir le texte.

rica (GL) à la partie postérieure du tomonte et début de leur migration vers la partie antérieure (cf. *Eutintinnus* fig. 71).

Stade IV : Le primordium totalement développé ressemble définitivement à une AZM. Les cinéties somatiques du futur opisthe terminent leur allongement ; DK est divisée en deux comme VK ; PK n'est présente que dans l'opisthe. Les macronucléus ont fusionné et sont condensés, la caryocinèse commence. Les GL sont rassemblés

dans le futur proter, au dessus de l'AZM de l'opisthe, sous les cinéties ventrales les plus denses du champ gauche (comprises entre VK et PK).

Ce type de morphogenèse est très comparable à celui des Strobilidiidae (cf. Deroux, 1974) mais pas à celui des Halteriidae et Strombidiidae (cf. Fauré-Fremiet), ce qui justifie la séparation des Strobilia et Oligotrichia. L'origine du primordium n'étant pas clairement établie, la stomatogenèse peut correspondre à deux des modèles définis par Corliss (1979) : stomatogenèse apocinétique où le primordium se développe sans association avec des structures parentales orales ou somatiques, ou stomatogenèse paracinétique, modifiée, où les cinétosomes du primordium sont issus de l'extrémité postérieure (et non du côté) d'une seule cinétie.

Bipartition et évolution des tomites. — Quand les membranelles du futur opisthe commencent à battre, la division cellulaire s'accomplit. La croissance des dernières aires corticales redresse l'axe antéro-postérieur de l'opisthe et amène son péristome en position apicale par rapport à l'axe de la lorica, rejetant le proter latéralement hors de la lorica. La direction de la nage est essentiellement commandée par l'AZM de l'opisthe. La disposition des tomites explique que cette division ait été comparée au bourgeonnement des Suctoria, mais elle en diffère totalement. Le plan de division est légèrement oblique. Le *proter* quitte la lorica du tomente et nage nu. Il emporte l'AZM parentale, le stock de GL rassemblés ventralement sous le champ gauche et un macronucléus résultant de la division du macronucléus condensé. Dans sa ciliature somatique, VK est incomplète. LF allongé couvre l'extrémité postérieure du tomité nu, mais sera rapidement perdu. PK doit se développer, peut-être *de novo* ou bien à partir de DK qui s'allonge (non prouvé). L'*opisthe* garde la lorica parentale, mais il possède l'AZM nouvelle. Il contient très peu de GL, et un macronucléus comme le proter. Sa VK est incomplète ; LF est très réduit, différence significative avec le proter, mais il est aussitôt et rapidement augmenté jusqu'à la taille normale chez le trophonte. Le nombre normal des noyaux sera rétabli chez les deux tomites par une à trois divisions successives, selon le cas (fig. 72).

CONSTRUCTION DE LA LORICA

Construction de la protolorica après la division. — Le proter construit sa loge, seul, en général très rapidement (quelques minutes chez la plupart des tintinnides). Il utilise la réserve de matériel accumulé ventralement (granules ou formations en morula). L'écoulement de cette substance semble se faire soit par une sorte de pore ventral en bordure du péristome chez *F. ehrenbergii* (Laval-Peuto, 1981) ou bien entre les cinétosomes ventraux (Brownlee, 1982), soit par toute la surface du corps (Entz Jr., 1909b ; Hofker, 1930a). Seule la ciliature somatique intervient dans la construction, la ciliature adorale assurant la nage pendant ce temps : le rôle du champ ventral aux cils courts et denses est probablement essentiel. La construction progresse toujours de l'arrière vers l'avant et se termine par le bord oral souvent très élaboré. La substance formatrice se moule sur le cytosome et la forme de l'extrémité aborale résulte de son écoulement initial. La corne aborale est ainsi formée par le proter seul, sans intervention spécialisée de l'opisthe contrairement à l'opinion de Kofoid et Campbell, même si les deux tomites restent unis tandis que le proter commence sa construction (fig. 73, 74).

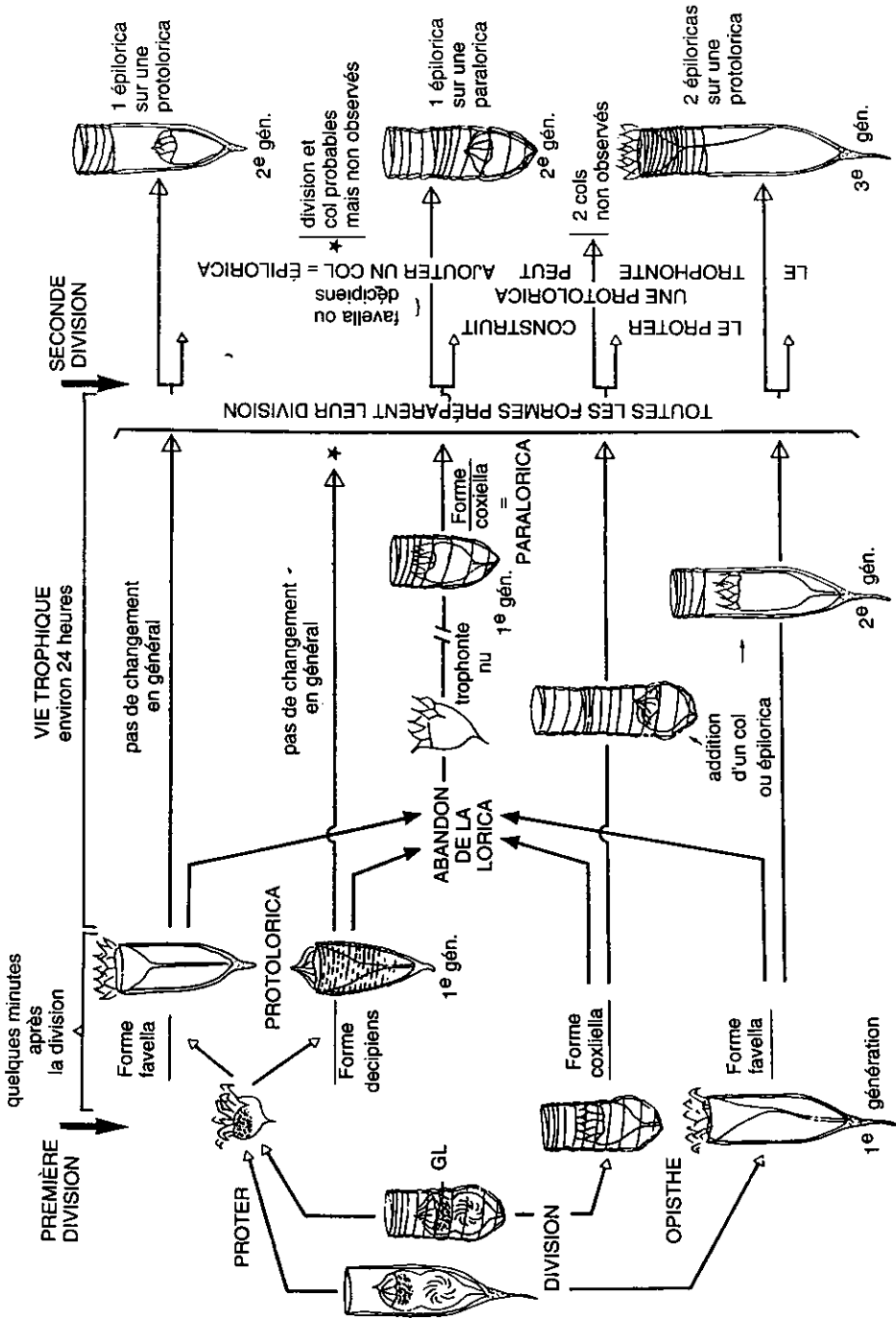


Fig. 73. — Principaux phénotypes de loricas construits par *Favella ehrenbergii* au cours de deux cycles successifs. Formes *favella* et *decipiens* : protoloricas construites par le proter. Forme *coxiella* : paralorica spiralée construite par le trophonte. Un ou plusieurs cols spiralés peuvent être ajoutés à ces formes (in LAVAL-PEUTO, 1981).

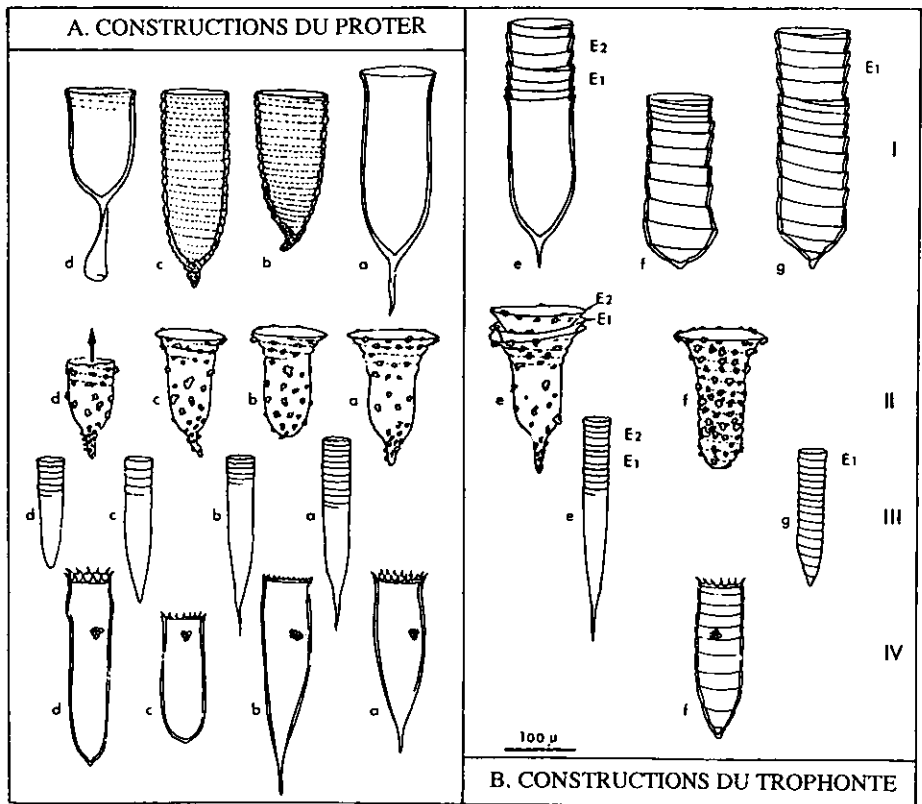


FIG. 74. — Phénotypes de loricas de *Favella ehrenbergii* (I), *Tintinnopsis campanula* (II), *Helicostomella subulata* (III), *Parafavella denticulata* (IV). A : protoloricas (a, b, c) et diverses anomalies (d) construites après la division. B : paraloricas coxlielliformes (f, g) construites pendant la vie trophique et épiloricas (E1, E2) ou cols surnuméraires ajoutés aux protoloricas (e) et paraloricas (g) (in LAVAL-PEUTO et BROWNLEE, 1986).

Les phénotypes de protoloricas d'une même espèce sont très diversifiés en taille, en forme, et en structure. Leur construction dépend de la quantité de matériel formateur disponible, de l'état de l'environnement (température, salinité, particules, etc.) et des traumatismes subis pendant l'élaboration (perte de matériel, chocs); c'est pourquoi la longueur des loricas et la forme de leur extrémité aborale sont très variables. Par contre, la morphologie du bord oral, son diamètre et la texture de la paroi varient peu, car ceux-ci dépendent de caractéristiques probablement constantes chez l'espèce : composition chimique du matériel formateur, diamètre du cytosome, organisation et activité de la ciliature somatique. La structure, enfin, est variable : continue, suturée-spiralée, ou spiralée partiellement, elle résulte du mode de construction de la lorica, de sa vitesse, de la quantité de matériel formateur et de la rapidité de son durcissement.

La plupart des tintinnides ont une protolorica de structure continue. Ainsi chez *F. ehrenbergii* (Laval-Peuto, 1981), le dépôt du matériel formateur sur le cytosome est hélicoïdal et très rapide (moins de 10 min) avant tout durcissement, ce qui engendre

le phénotype « *favella* » de structure continue, dominant dans les populations naturelles; le phénotype « *decipiens* » plus rare, de structure suturée-spiralée, garde la trace du dépôt hélicoïdal. Ce processus de construction est probablement celui de beaucoup d'autres genres, mais il n'explique pas la formation des loricas réticulées comme *Dictyocysta* (fig. 65a). Chez certains tintinnides comme *Codonellopsis*, *Tintinnopsis*, *Helicostomella* (fig. 65c,d ; 68a,c) la protolorica a une structure spiralée antérieurement (ex. *T. subacuta*, Biernacka, 1952), due à une croissance lente, progressive, ralentie à la fin. Des variations phénotypiques sont alors fréquentes et tous les intermédiaires peuvent exister entre les formes peu à totalement spiralées (Ba-lech, 1959).

Constructions d'épiloricas et paraloricas au cours de la vie trophique. — L'émission du matériel formateur est possible en dehors des périodes de division. Elle permet peut-être la réparation des loricas endommagées mais aussi la construction de cols emboîtés (ex. *Tintinnopsis campanula*, Biernacka, 1965). « Epiloricas » désigne ces cols surnuméraires (Laval-Peuto, 1981), dont la forme, la structure, la hauteur et le nombre varient selon les espèces et les individus. Chez *F. ehrenbergii*, l'épilorica de structure spiralée, construite lentement, le plus souvent par l'opisthe, s'ajoute en se superposant aux protoloricas comme aux paraloricas (fig. 74e,g).

Les « paraloricas » sont des loricas complètes, construites au cours de la vie trophique, par des tintinnides ayant abandonné ou perdu leur loge (Laval-Peuto, 1981) : chez *F. ehrenbergii*, c'est la forme « coxliella », phénotype peu abondant dans les populations naturelles, de structure totalement spiralée, et de ce fait considéré autrefois comme d'un genre et d'une famille différents. Sa construction résulte d'une émission lente de matériel formateur (plusieurs heures) au fur et à mesure de son élaboration. On connaît actuellement les paraloricas coxlielliformes de plusieurs espèces de tintinnides des genres *Parafavella*, *Acanthostomella* et *Helicostomella* (fig. 74f). Mais il est possible que certains tintinnides construisent plus rapidement des paraloricas, qui ne diffèrent pas sensiblement des protoloricas. Ou bien qu'ils n'aient pas le temps d'en reconstruire une, les tintinnides nus étant exposés à un plus grand nombre de prédateurs.

CYCLE

La reproduction sexuée isogame est la plus courante. Chez *Favella ehrenbergii* (Laval-Peuto, 1983) les conjuguants de même taille sont unis au niveau du péristome et la conjugaison dure 10 heures en culture. Certains couples montrent des loricas de phénotypes différents (fig. 75a), mais comme la fréquence des associations est liée à celle des phénotypes dans la population, ce sont bien des isogamètes. En outre cela prouve que la variabilité des loricas peut être très grande au sein d'une même espèce biologique de tintinnides.

Un seul cas de **reproduction anisogame** a été observé en culture chez *Tintinnopsis beroidea* (Gold et Pollinger, 1971) : les microgamètes nageaient librement sans loricas et fusionnaient avec les macrogamètes (individus de taille normale) dans leur partie antérieure. Le déroulement complet de l'anisogamie et sa signification biologique mériteraient une étude approfondie. Les modifications nucléaires et l'évolution des ex-conjuguants, isogames ou anisogames, restent à étudier.

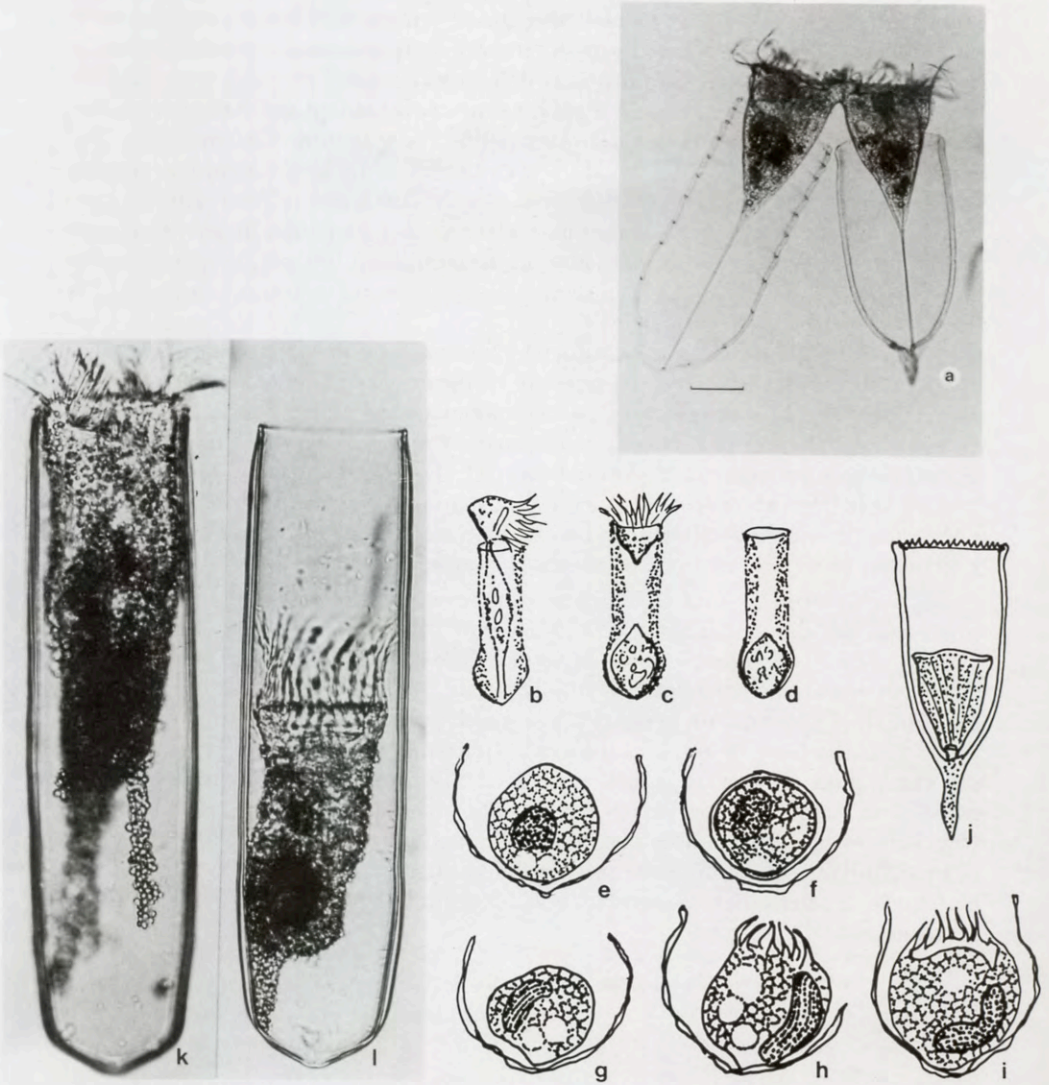


FIG. 75. — a. Reproduction sexuée de *Favella ehrenbergii* : les deux partenaires ont des loricas de phénotypes différents (échelle 50 μ m, in LAVAL-PEUTO, 1983). — Enkystement de *Tintinnopsis subacuta* après une division (b, c, d). Évolution nucléaire pendant l'enkystement (e, f) et le dékystement (g, h, i) (in BIERNACKA, 1952). Kyste de *Favella serrata* (j) (in MARGALEF, 1953). — *Undella attenuata*, en extension (k) et rétractée au fond de sa lorica tubulaire (l) ; de petits flagellés épibiotés sphériques couvrent la surface du corps et le pédoncule ramifié.

Les kystes des tintinnides de formes variées (Reid et John, 1978) sont assez faciles à identifier car ils restent souvent fixés dans les loricas (fig. 75j). L'enkystement de *Tintinnopsis* (Biernacka, 1952) résulte d'une division particulière sans formation d'un péristome, et sans réorganisation nucléaire, ni fusion ni division des macro-noyaux. Chaque tomite reçoit un macro- et un micronucléus (la moitié du lot nor-

mal). L'opisthe dépourvu de ciliature s'entoure d'une paroi transparente, fixée à la lorica. Quand le kyste s'ouvre, un nouveau péristome se forme, les noyaux se divisent, deviennent ovales et le cilié grandit (fig. 75b-i).

Les kystes de *Helicostomella subulata* apparaissent en culture (Paranjape, 1985) dans des conditions stables de nourriture, de température et d'éclairement, au moment où les populations sont en déclin. Conservés à la même température (12-14 °C), ces kystes éclosent après 8 à 9 semaines; conservés à 4 °C pendant 7 mois, puis remis à 12-14 °C, ils se dékystent en 10 à 12 jours. L'enkystement aurait donc un double rôle : conserver l'espèce dans des conditions défavorables, mais aussi constituer une étape normale du cycle, permettant peut-être de rajeunir la population par une réorganisation nucléaire.

PHYSIOLOGIE

Nutrition et excrétion. — Les membranelles constituent un appareil de filtration permettant de retenir de très petites particules en suspension (cf. Fenchel, 1980). Les petits ciliés de 12 à 15 μm retiennent les particules de 1 à 2,5 μm (bactéries, cyanobactéries et nanoflagellés). Les ciliés plus grands, jusqu'à 200 μm , capturent des proies allant jusqu'à 40 ou 50 μm , essentiellement des protistes autotrophes ou hétérotrophes (dinoflagellés, diatomées, coccolithophorides, silicoflagellés, petits flagellés nus, petits ciliés) ainsi que des microdétritus. Les capsules torquées semblent intervenir dans la capture des proies (Capriulo *et al.*, 1986). Le dôme oral favoriserait par ses contractions l'ingestion ou le rejet des plus grosses proies. La digestion est un processus assez lent dont les étapes n'ont jamais été étudiées. L'abondance des vacuoles digestives détermine parfois une coloration rougeâtre ou jaunâtre du cytoplasme par ailleurs incolore.

Rassoulzadegan (1982) a pu montrer que le taux d'ingestion varie de 0,7 à 8,5.10³ $\mu\text{g N}$ par cellule et que 60 à 70 % de la nourriture ingérée est assimilée. L'excrétion ammoniacale liquide est très forte aussitôt après une période de nutrition puis diminue rapidement au bout de 30 min. Mais 40 % de l'excrétion azotée se fait sous forme d'urée. Les résidus de la digestion sont excrétés par le cytophyge, sous forme de fines particules de 0,5 à 2 μm comprenant les plaques des dinoflagellés, les frustules des diatomées et les coccolithes. Ces résidus pourraient participer à la formation des phaeopigments se trouvant à la base des thermoclines; chez les espèces agglutinantes, ils pourraient être incorporés à la lorica. Des vacuoles contractiles assurent l'osmorégulation, des espèces d'eau douce.

Comportement, motilité. Les tintinnides vivent fixés dans la lorica. Très contractiles, ils peuvent s'y rétracter entièrement ou s'étendre hors d'elle (fig. 75k,l). Seule la ciliature péristomienne dépasse de la lorica pour assurer la locomotion et la filtration des particules alimentaires. Les espèces agglutinantes peuvent étirer leur corps hors de la lorica pour l'entretenir. La lorica n'étant jamais fixée à un substrat, les tintinnides sont mobiles et nagent activement; seul *Tintinnus inquilinus* peut coller temporairement sa lorica molle à des algues. La locomotion n'est pas entravée par la lorica dont la texture souvent alvéolaire la rend légère et la surface très supérieure à celle du cytosome assure une bonne flottaison; sa forme fuselée, ses ornementations longitudinales et hélicoidales jouent probablement un rôle hydrody-

namique. Les battements puissants des membranelles adorales provoquent un déplacement hélicoïdal vers l'avant relativement lent, pour chercher la nourriture. Le déplacement brusque vers l'arrière en ligne droite, plus rare, correspond à une contraction brutale du cilié pour réagir à un choc ou changer de direction. De courtes périodes de repos peuvent interrompre la nage, la lorica flotte alors en s'enfonçant plus ou moins lentement selon son degré d'agglutination. Les tintinnides abandonnent parfois leur lorica, après avoir pivoté longuement sur l'axe de leur pédoncule. Contrairement à ce qui a été suggéré, ils ne réintègrent jamais une lorica vide. Ils nagent nus, continuant à se nourrir activement : certains ont pu être décrits comme Oligotriches. S'ils échappent à leurs prédateurs, ils peuvent reconstruire une paralorica (voir Construction de la lorica p. 201).

Des bactéries endosymbiotes, abondantes chez divers genres de tintinnides, sont visibles en microscopie électronique dans les cavités du réticulum vésiculeux ou dans le hyaloplasme, où elles se divisent. **Des épibiotes divers**, diatomées (Rampi, 1952) ou bactéries, sont fixés sur la lorica des Tintinnidae en particulier : ex. les petites colonies de *Chaetoceros dadayi* sur *Eutintinnus apertus* s'accroissent puis se scindent en deux, une moitié restant sur le tintinnide, l'autre le quittant. La diatomée *Gramatophora* a été trouvée sur 60 % des loricas de *Salpingella acuminata* en Californie (Kofoid et Campbell, 1939). D'autres épibiotes sont fixés sur le cilié lui-même, comme les petits phytoflagellés couvrant le cytosome de *Undella attenuata* (fig. 75k).

Des Péridiniens parasites sont fréquents. Autrefois pris pour des embryons, des kystes ou même des sporocystes de tintinnides, ils ont été rattachés aux péridiniens par Lohmann (1908) d'après la morphologie de leurs spores : 7 espèces des genres *Dubosquella*, *Dubosquodinium* et *Amaeobophrya*, chez *Favella*, *Eutintinnus*, *Tintinnopsis*, *Rhabdonella*, *Xystonella*. Cachon (1964) a étudié leur cytologie et leur cycle. *Dubosquella aspida*, par exemple, infeste *F. ehrenbergii* probablement passivement au cours de la phagocytose des proies. Les tintinnides restent actifs et peuvent héberger plusieurs parasites à différents stades de développement. Le parasite adulte est une grosse enclave jaunâtre à noyau sphérique volumineux et cytoplasme dense. D'abord osmotrophe, il devient finalement phagotrophe (ce qui entraîne généralement la mort du tintinnide) puis entre en sporogénèse, formant par palintomie soit des macrospores infestantes, soit des microspores de rôle inconnu.

Karyoclastis tintinni, parasite de très petite taille (3-4 μm) d'affinité systématique et de cycle inconnus, s'accumule dans le cytoplasme après désagrégation du macro-nucléus et entraîne généralement la mort du tintinnide *Stenosemella nivalis* d'après Campbell (1926).

HABITAT ET ÉCOLOGIE

Présents dans les eaux marines, douces ou saumâtres, les tintinnides sont tous des ciliés libres. La plupart sont marins ; ils vivent dans toutes les mers, et beaucoup sont cosmopolites. La majorité habite les mers tropicales où genres et espèces sont très diversifiés : ainsi la famille des Tintinnidae, qui serait la plus évoluée selon Kofoid

et Campbell (1939), comprend 23 des 72 genres et environ le cinquième des espèces. Quelques genres sont localisés strictement dans les régions froides de l'Arctique et de l'Antarctique (*Ptychocylis*, *Cymatocylis*, *Protocymatocylis*, *Parafavella*). Dans les lacs d'eau douce, le plancton contient une espèce cosmopolite, très abondante, *Tintinnopsis* (*Codonella*) *cratera* ainsi que quelques autres *Tintinnopsis* et *Tintinnidium* moins nombreux. Ces deux derniers genres et un *Eutintinnus* ont été signalés dans les eaux saumâtres.

En mer, les Tintinnida font partie du microzooplancton (taille comprise entre 20 et 200 μm); mais ils y sont généralement moins nombreux (5 à 10 %) que les ciliés Oligotrichida Strombidiidae (70 %) et les nauplius (20 à 30 %), bien qu'ils puissent produire des fleurs d'eaux. Ils vivent surtout dans la zone euphotique, où prolifèrent les nanoflagellés (de 2 à 20 μm) et le bactérioplancton (0,2 à 2 μm) dont ils se nourrissent, 80 % d'entre eux étant présents dans les 5 premiers mètres. Ils peuvent former des essaims de 100 m environ. Leur multiplication est liée essentiellement à la température de l'eau et à la quantité de nourriture disponible, assez peu à la salinité ou à la teneur en oxygène dissous. Certaines espèces semblent inféodées à des masses d'eaux de caractéristiques hydrologiques définies (température, salinité) ce qui en ferait des « espèces indicatrices » (Zeitzschel, 1960, 1982).

Les tintinnides constituent l'un des premiers maillons de la chaîne alimentaire (Zeitzschel, 1960). Prédateurs du nano- et du picoséston, ils servent de proies à divers omnivores et carnivores (copépodes, chaetognathes, tuniciers, larves de poissons etc.). Dans les écosystèmes néritiques et côtiers, turbides, riches en microdétritus et en bactéries, ils jouent le rôle d'agents épurateurs, plus efficaces que les copépodes vis-à-vis des très petites particules. Leur ration journalière par rapport au volume du corps est environ 6 fois plus grande que celle des copépodes et de même, en raison de leur métabolisme élevé, leur taux de recyclage de matière par unité de poids est supérieur à celui des copépodes, d'après Rassoulzadegan (1982b). Leur rôle dans la boucle microbienne au sein de l'écosystème marin apparaît tout à fait important.

SYSTÉMATIQUE DES TINTINNIDA

Dans la classification suivante seuls sont considérés les genres actuels. Les genres fossiles sont signalés (voir Loeblich et Tappan, 1968; Corliss, 1979). Les treize familles et la plupart des genres de la classification de Kofoid et Campbell (1929, 1939) ont été conservés mais réordonnés selon les révisions systématiques plus récentes, et augmentés des derniers acquis cytologiques en particulier.

Famille des Tintinnidiidae Kofoid et Campbell, 1929

Lorica tubulaire, parfois renflée, pouvant présenter une structure suborale spiralée mais exceptionnellement un col. Extrémité aborale fermée (*Tintinnidium*) ou ouverte (*Leprotintinnus*). Paroi molle et gélatineuse (ce qui la différencie des autres familles), constituée de globules à peu près égaux soudés en une couche, et pouvant agglutiner des particules étrangères ou de même composition que la loge. 1 ou 2 macronucléus. 12-17 membranelles. Ciliature somatique assez abondante du groupe I considérée comme primitive. Eaux douces, saumâtres ou marines. Pas de fossiles.

2 genres actuels : *Tintinnidium* Kent, 1881 (fig. 64a, 69a), *Leprotintinnus* Jörgensen, 1900 (fig. 76a).

Ex. : *T. mucicola* a 2 macronucléus, 1 micronucléus, 17 membranelles et 17 cinéties, et *T. fluviatile* 1 macronucléus, 13 membranelles et 12 cinéties ; appareil buccal localisé très antérieurement ciliature du groupe I, avec des cinéties somatiques longues, couvrant presque tout le corps, mais peu nombreuses (faible KDI) et peu spécialisées. *L. neriticus* est le plus grand tintinnide connu.

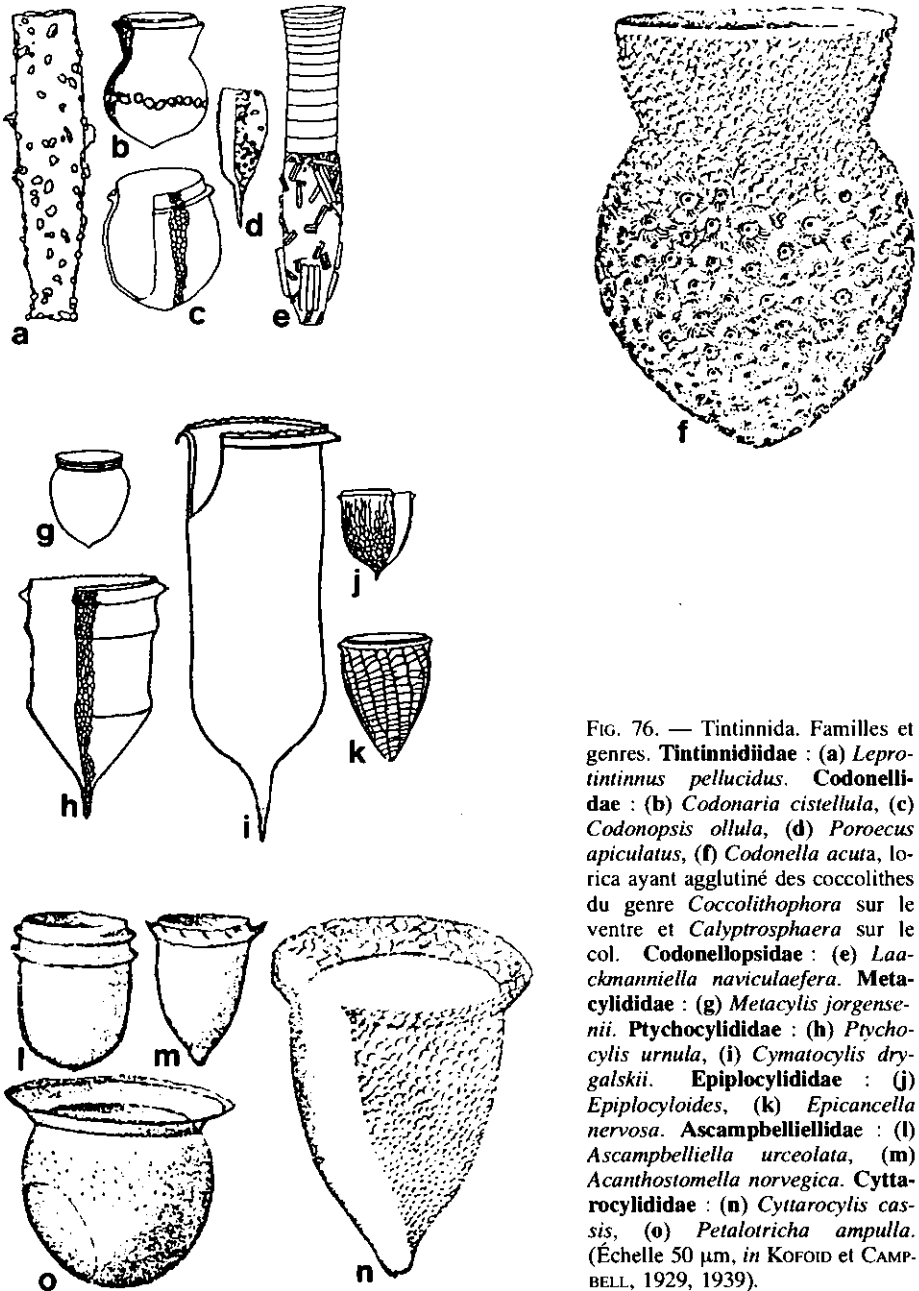


FIG. 76. — Tintinnida. Familles et genres. **Tintinnidiidae** : (a) *Leprotintinnus pellucidus*. **Codonelliidae** : (b) *Codonaria cystellula*, (c) *Codonopsis ollula*, (d) *Poreocus apiculatus*, (f) *Codonella acuta*, lorica ayant agglutiné des coccolithes du genre *Coccolithophora* sur le ventre et *Calyptosphaera* sur le col. **Codonellopsidae** : (e) *Laackmanniella naviculaefera*. **Metacyclidiidae** : (g) *Metacyclis jorgensenii*. **Ptychocylidiidae** : (h) *Ptychocylis urnula*, (i) *Cymatocylis drygalskii*. **Epiplocyloides** : (j) *Epiplocyloides*, (k) *Epicancellella nervosa*. **Ascampbelliellidae** : (l) *Ascampbelliella urceolata*, (m) *Acanthostomella norvegica*. **Cyttarocylidiidae** : (n) *Cyttarocylis casis*, (o) *Petalotricha ampulla*. (Échelle 50 μ m, in KOFOID et CAMPBELL, 1929, 1939).

Famille des *Codonellidae* Kent, 1881

Famille assez hétérogène. Lorica en forme d'urne, de gobelet, de boule, avec une constriction nucale et un col ni spiralé ni hyalin (*Codonella*, *Codonaria*, *Codonopsis*) ou bien tubulaire et pouvant présenter un col spiralé (*Tintinnopsis*). Extrémité aborale fermée, quelquefois pointue ou formant une petite corne. Paroi généralement unilaminaire, présentant souvent une ornementation de surface définie (par ex. réticulée) et parfois des particules agglutinées, irrégulières de même substance. 2-8 macronucléus, rarement 16. Généralement marins (néritique ou pélagique); quelques uns abondants en eaux saumâtres ou douces. Nombreux genres fossiles (21), autrefois classés en partie dans la famille des Calpionellidae, synonyme des Codonellidae.

5 genres actuels : *Codonella* Haeckel, 1873 (fig. 76f); *Codonaria* Kofoid et Campbell, 1939 (fig. 76b); *Codonopsis* Kofoid et Campbell, 1939 (fig. 76c); *Tintinnopsis* Stein, 1867 (fig. 66c, 68a); *Poroecus* Cleve, 1902 (fig. 76d).

Chez *Codonella* la lorica massive en forme d'urne a un petit col et un ventre nettement distincts; chez *Codonaria*, très semblable, un cône suboral rétrécit le col évasé et un opercule équatorial de plus de 24 lames ferme la lorica. Ces deux genres ont une paroi parfois fenestrée dans la zone équatoriale et agglutinant souvent des coccolithes (*C. acuta*, fig. 76f). *Codonopsis ollula* (fig. 76c), unique espèce de ce genre marin tropical a une lorica massive, non agglutinée, caractérisée par un cône suboral court et un rebord suboral externe horizontal.

Le genre *Tintinnopsis* a de très nombreuses espèces (130) presque toutes marines, largement répandues. Ce genre polymorphe, où des paraloricas coxlielliformes ont été reconnues chez plusieurs espèces (fig. 74), mériterait une révision attentive. Ses différences marquées avec les autres genres de la famille pourraient justifier la création d'une famille des Tintinnopsidae, comprenant le genre tropical *Poroecus* (fig. 76d), à petite lorica cylindrique agglutinée, classé provisoirement ici. Des formes simples comme *T. rotundata* (16-20 membranelles, 2-8 macronucléus) peuvent représenter un terme de passage avec le genre *Tintinnidium*.

Ex. : *Tintinnopsis baltica* (2 macronucléus, 2 micronucléus, 17 membranelles, 29 cinéties) et *T. subacuta* (8 macronucléus, 2 micronucléus, 16 membranelles, 35 cinéties) sont du groupe II : nombreuses cinéties (KDI élevé) groupées en champs ciliaires très denses, probablement spécialisés, avec parfois une frange bordante (VK); appareil buccal faiblement ventralisé. *Codonella cratera*, espèce d'eau douce très commune, est considérée comme une espèce de *Tintinnopsis* par Brownlee (1977) à cause des caractéristiques similaires de sa ciliature.

Famille des *Codonellopsidae* Kofoid et Campbell, 1929

Lorica en forme de toupie avec un col cylindrique hyalin et un ventre arrondi très agglutiné. Col de texture finement alvéolaire spiralé ou non avec une fenestration discrète. Ventre de texture très grossière, généralement court et globulaire dont l'extrémité fermée (sauf chez *Laackmanniella*) est arrondie ou pointue ou terminée par une corne. 2-8 macronucléus. 18-20 membranelles. Ciliature somatique dense formant des champs ciliaires. Tous marins. 2 sous-familles. 8 genres fossiles provenant des familles Calpionellidae et Colomiellidae y sont rattachés.

3 genres actuels : *Codonellopsis* Jörgensen, 1924 (56 espèces, fig. 65c,d ; 66a); *Laackmanniella* Kofoid et Campbell, 1929 (fig. 76e); *Stenosemella* Jörgensen, 1924 (20 espèces, fig. 64b, 69c).

Sous-famille des *Codonellopsinae* Campbell, 1954

Col hyalin de texture finement alvéolaire, élevé et nettement spiralé; ventre pouvant être sphérique ou ovoïde et à paroi épaisse, couverte de particules volumineuses

(*Codonellopsis*) ou bien allongé et peu renflé avec parfois des diatomées épibiotés (*Laackmanniella*). Mers tempérées et nordiques.

Ex. : *Laackmanniella prolongata* a 4 macronucléus, 2 micronucléus; la forme nommée jusqu'ici *Coxiella minor* est probablement sa paralarica coxlielliforme. *Micropoculum* Dons, 1922 serait un synonyme de *Codonellopsis* (fide Kahl, 1935), ce qui pose le problème de la conservation du nom de genre le plus connu.

***Sous-famille des Stenosemellinae* Campbell, 1954**

Lorica courte en forme d'olive à col hyalin très court, jamais annelé ni spiralé, et généralement dépourvu de particules adhérentes. Ventre large et sans corne aborale, à paroi rigide, dense, couverte de particules étrangères au sein d'un réseau grossier irrégulier. Base du col montrant (au microscope à balayage, non publié) de petites fenêtres ovales en partie ou totalement cachées par les particules du ventre. Mers tempérées et nordiques.

Ex. : *Stenosemella steini* (fig. 69c) a 2 macronucléus, 2 micronucléus, et une ciliature du groupe II : nombreuses cinéties somatiques courtes (42), probablement spécialisées, appareil buccal nettement ventralisé avec 6 des 19 membranelles commençant dans l'infundibulum. *Wangiella* Nie, 1934 et *Luminella* Kofoid et Campbell, 1939, qui toutes deux ont une lorica semblable à *Stenosemella*, avec un petit col montrant 8 à 10 fenêtres carrées, étaient classées jusqu'ici chez les Dictyocystidae; ce sont des synonymes probables de *Stenosemella*.

***Famille des Dictyocystidae* Kent, 1881**

Lorica caractérisée par l'absence de structure spiralée et les nombreuses fenêtres présentes dans le col et parfois le ventre. Col hyalin comportant une ou deux rangées de fenêtres assez régulières (semi-circulaires, carrées ou rectangulaires) le plus souvent obturées par une membrane transparente. Ventre en général ovoïde, arrondi ou pointu mais dépourvu de corne aborale, souvent percé d'un ou plusieurs cercles de petites fenêtres, agglutinant parfois des coccolithes. Opercule fréquent. Dans toutes les mers. Pas de fossiles.

1 genre actuel : *Dictyocysta* Ehrenberg, 1854 (fig. 65a).

Ex. : La lorica réticulée et transparente de *D. mitra* présente en microscopie électronique des cordons de texture tubulaire, reliés par un sac interne continu, très mince (fig. 66e).

***Famille des Metacyclididae* Kofoid et Campbell, 1929 (pour Coxliellidae Kofoid et Campbell, 1929)**

Lorica tubulaire ou en gobelet, de structure spiralée au moins dans la partie antérieure, alors comparable à un col. Jamais de dents sur le bord oral. Paroi hyaline de texture délicate finement prismatique, agglutinant parfois des coccolithes. Paralaricas coxlielliformes et épiloricas possibles. 2 macronucléus en général. Des mers tropicales aux mers arctiques, et une espèce d'eau douce. 3 genres fossiles issus de la famille des Calpionellidae.

4 genres actuels : *Metacylis* Jörgensen, 1924 (19 espèces, fig. 76g); *Pseudometacylis* Balech, 1968 (1 espèce); *Helicostomella* Jörgensen, 1924 (mers tempérées, 8 espèces, fig. 68c); *Climacocylis* Jörgensen, 1924 (2 sous-genres, 7 espèces, fig. 64c).

Ex. : *Helicostomella subulata* (fig. 68c) à 2 macronucléus, construit une protolorica longue avec une région suborale cylindrique toujours spiralée, de même diamètre que la région aborale, et une corne pointue, allongée ou aciculaire; la paroi mince a une texture prismatique très fine; elle fabrique aussi des paraloricas coxlielliformes (fig. 74) et des épiloricas (col atteignant 60 spires). *Climacocylis scalaroides* a 2 macronucléus, 2 micronucléus et une ciliature du groupe II : 37 cinéties somatiques courtes (KDI élevé) rassemblées en un champ ciliaire ventral probablement spécialisé, appareil buccal de 19 membranelles légèrement ventralisé.

Le genre *Coxliella*, qui donnait son nom à la famille, n'a pas de réalité. Il a été composé des phénotypes coxlielliformes ou « paraloricas » entièrement spiralées de différentes espèces. Construites au cours de la vie trophique, les loricas regroupées dans le genre *Coxliella* proviennent de plusieurs genres de familles différentes et devront être réattribuées à leurs espèces d'origine. De même, les genres *Stylicauda* Strelkow et Virketis, 1950 et *Rhizodomus* Balech, 1951 correspondent à des loricas tubulaires entièrement spiralées et plus ou moins agglutinées, se terminant respectivement par une longue corne mince non spiralée (*S. platensis*) et par des excroissances radiciformes massives de directions variées (*R. tagatzi*). Ces espèces pourraient être les phénotypes coxlielliformes de *Tintinnopsis platensis* et *Tintinnopsis corniger* à lorica peu spiralée et généralement très agglutinée. Si un nouvel examen des populations de ces deux espèces confirme la variété de leurs phénotypes, les genres *incertae sedis Stylicauda* et *Rhizodomus* devront être supprimés.

Famille des *Ptychocylididae* Kofoid et Campbell, 1929

Famille assez hétérogène. Lorica en forme de cloche renversée à ventre allongé; bord oral souvent denticulé, parfois doublé d'une lèvre et d'un sillon (*Cymatocylis*), mais jamais de collerette large et évasée. Région suborale montrant un ou deux replis mais pas d'anneaux véritables chez *Ptychocylis*, et spiralée dans certains phénotypes (ex. chez *Favella*). Ventre cylindrique brusquement rétréci postérieurement avec souvent une corne aborale creuse, pointue ou arrondie. Paroi apparemment trilaminnaire par réfringence mais faite d'une seule couche finement alvéolaire; irrégularités de surface longitudinales fréquentes. Paraloricas coxlielliformes et épiloricas spiralées possibles. 2 macronucléus et 2 micronucléus en général. Mers tropicales et mers polaires. Pas de fossiles.

4 genres actuels : *Ptychocylis* Brandt, 1896 (13 espèces, fig. 76h), *Cymatocylis* Laackmann, 1909 (fig. 76i), *Protocymatocylis* Kofoid et Campbell, 1929, tous trois de l'Antarctique; *Favella* Jörgensen, 1924 dans les mers tempérées (fig. 67, 73, 74); *Incertae sedis* : *Waillesia* Kofoid et Campbell, 1939 (*W. apiculata*) pourrait être une forme anormale de protolorica de *Ptychocylis urnula*. Les 4 espèces de *Protocymatocylis* pourraient être des phénotypes de protoloricas du genre *Cymatocylis*, très polymorphe (46 espèces) qui mérite révision.

Ex. : *Favella* comprend 37 espèces des mers tempérées, nombre à réduire probablement après examen de leurs divers phénotypes de loricas. *F. ehrenbergii* (fig. 73) a 2 macronucléus et 2 micronucléus, 20-26 membranelles très hautes; elle construit une protolorica grande, légèrement campanulée ou subconique, généralement pourvue d'une corne ou d'une pointe aborale; paroi hyaline alvéolaire et bord oral lisse ou finement denticulé, jamais évasé; parfois région suborale spiralée (phénotype *Coxliella decipiens*); épiloricas pouvant être ajoutées au cours de la vie trophique et formant ainsi un col généralement spiralé distinct du ventre; paraloricas coxlielliformes autrefois nommées *Coxliella annulata*. *F. panamensis*, 2 macronucléus, 2 micronucléus, appartient par sa ciliature au groupe II : cinéties somatiques courtes, très nombreuses (84) et très denses (KDI élevé, caractère primitif); appareil buccal de 17 membranelles légèrement ventralisé.

Famille des *Epiplocylididae* Kofoid et Campbell, 1939

Lorica courte, massive, en forme de gland. Bord oral lisse, parfois élargi par une petite collerette et un épaississement suboral. Ventre cylindrique antérieurement,

conique postérieurement et prolongé par une pointe ou une corne aborale. Paroi hyaline ornementée en surface, partiellement ou entièrement, par de profondes réticulations polygonales, bordées de crêtes élevées et pouvant se prolonger sur la région orale en lignes verticales ou spiralées. 2 macronucléus et 2 micronucléus. Mers tempérées chaudes et tropicales. Pas de fossiles.

3 genres actuels : *Epirocylis* Jörgensen, 1924 (26 espèces, fig. 65b); *Epirocylis* Hada, 1938 (9 espèces, fig. 76j); *Epicanella* Kofoid et Campbell, 1929 (1 espèce, fig. 76k)

Famille des Ascampbelliellidae Corliss, 1960

Petite lorica en forme de coupe ou de gobelet, pointue ou arrondie aboralement. Différenciation circumorale, jamais spiralée, formant un col interne vertical et un rebord externe plus ou moins évasé, séparés par une gouttière ou un plan oblique. Bord oral lisse à denticulé. Paroi trilaminaire à couche intermédiaire hyaline ou faiblement prismatique, agglutinant parfois des coccolithes. Mers polaires, tempérées et tropicales. Pas de fossiles.

2 genres actuels : *Ascampbelliella* Corliss, 1960 (10 espèces, fig. 76l) [syn. *Craterella* Kofoid et Campbell, 1929]; *Acanthostomella* Jörgensen, 1927 (7 espèces, fig. 76m). 2 *Incertae sedis* : *Niemarkalia* Corliss, 1960 et *Luxiella* Lecal, 1953 pourraient être les phénotypes de protoloricas de *Ascampbelliella* et *Acanthostomella*, respectivement.

Famille des Cyttarocylididae Kofoid et Campbell, 1929

Lorica en forme de cloche retournée, ou de cône plus ou moins allongé, avec une collerette évasée bien marquée par une constriction nucale et un rebord nucale interne, parfois au-dessus d'un cône suboral. Jamais de structure spiralée. Paroi de texture tubulaire et trilaminaire (*Petalotricha*), parfois réticulée (*Cyttarocylis*). Macronucléus très nombreux (plus de 50). Mers tropicales et Méditerranée. Pas de fossiles.

2 genres actuels : *Cyttarocylis* Fol, 1881 (11 espèces, fig. 76n); *Petalotricha* Kent, 1881 (9 espèces, fig. 76o) [syn. *Parapetalotricha* Hada, 1970].

Famille des Rhabdonellidae Kofoid et Campbell, 1929

Lorica conique ou caliciforme souvent très longue, à bord oral non denticulé pouvant être aminci en crête (*Epirhabdonella*) ou creusé d'une gouttière (*Rhabdonella*, *Rhabdonellopsis*); chez certains une corne aborale grêle et creuse (*Rhabdonella*) parfois pourvue d'un renflement subterminal et d'une lancette (*Rhabdonellopsis*). Paroi hyaline trilaminaire, de texture alvéolaire. Des ornements de surface : nervures ou stries longitudinales séparées parfois par des pores. Cilié souvent très petit par rapport à la lorica (moins de 1/5), 16-20 membranelles, 2 macronucléus et 2 micronucléus. Mers tempérées et tropicales. Pas de fossiles.

4 genres actuels : *Rhabdonella* Brandt, 1906 (27 espèces dont 3 aberrantes, fig. 77a), *Rhabdonellopsis* Kofoid et Campbell, 1929 (7 espèces, fig. 77b); *Protorhabdonella* Jörgensen, 1924 (2 sous-genres, 6 espèces, fig. 77c), *Epirhabdonella* Kofoid et Campbell, 1929 (3 espèces, fig. 77d).

Ex. : *P. simplex* a 2 macronucléus, 1 micronucléus, 16 membranelles et une ciliature somatique du groupe III à 19 cinéties très courtes, peu spécialisées, bouche faiblement ventralisée.

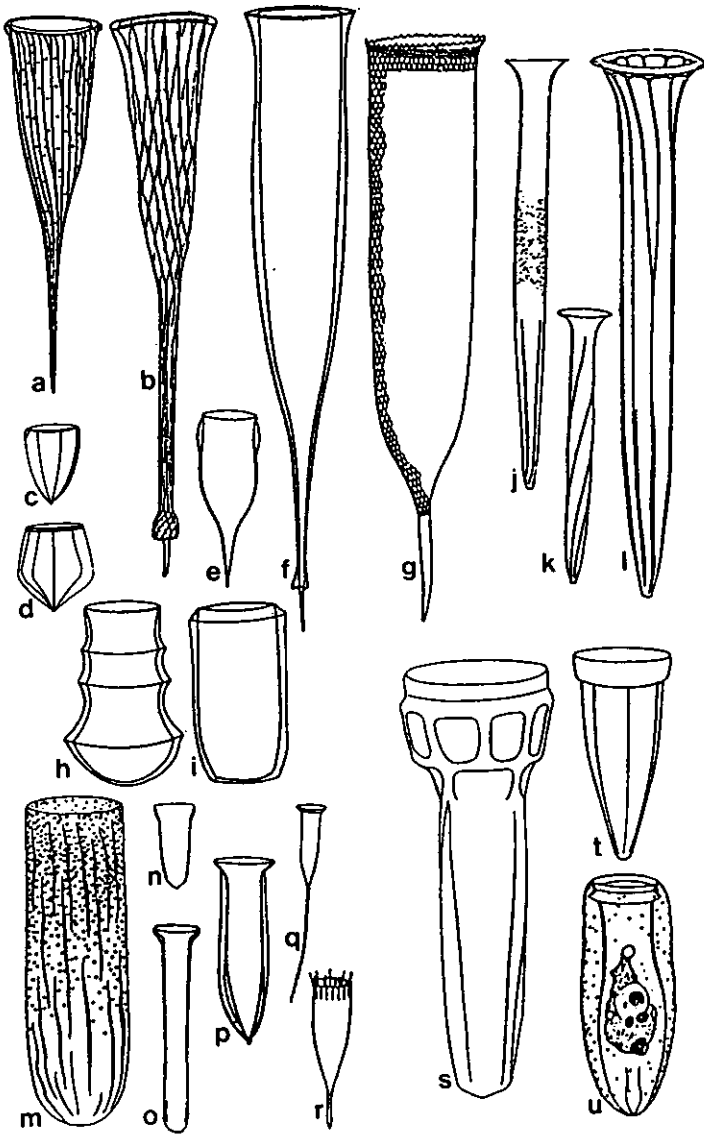


FIG. 77. — Tintinnida. Familles et genres. **Rhabdonellidae** : (a) *Rhabdonella spiralis*, (b) *Rhabdonellopsis apophysata*, (c) *Protorhabdonella simplex*, (d) *Epirhabdonella ventricosa*, **Xystonellidae** (e) *Parundella humerosa*, (f) *Xystonella treforti*, (g) *Parafavella denticulata*. **Undellidae** : (h) *Undellopsis subangulata*, (i) *Amplectella collaria*. **Tintinnidae**. **Salpingellinae** : (j) *Salpingella acuminata*, (k) *Salpingelloides altiplicata*, (l) *Epicranella prismatica*. **Tintinninae** : (m) *Bursaopsis punctostriata*, (n) *Canthariella truncata*, (o) *Steenstrupiella steenstrupii*, (p) *Amphorellopsis acuta*, (q) *Albatrossiella filigera*, (r) *Dadayiella ganymedes*. **Stellidiellinae** : (s) *Stellidiella fenestrata*, (t) *Ormosella cornucopia*, (u) *Brandtiella palliata*. (Échelle 50 μ m, in KOFOID et CAMPBELL, 1929).

Famille des Xystonellidae Kofoid et Campbell, 1929

Lorica allongée en forme de calice. Bord oral parfois denticulé ; soit aminci à la base en une crête, soit épaissi et creusé d'un sillon formant un rebord circumoral. Quelquefois 1, 2 ou 3 épaississements annulaires déterminant une ornementation suborale. Ventre allongé pourvu d'une corne aborale simple ou composée (pédicelle s'élargissant en un bourrelet pourvu d'apophyses anguleuses et se prolongeant par une lancette). Paroi hyaline trilaminaire de texture prismatique fine ou formant de gros alvéoles. Mers tempérées et tropicales, sauf *Parafavella* des régions arctiques et subarctiques. Quelques formes fossiles connues.

4 genres actuels : *Parundella* Jörgensen, 1924 (25 espèces, fig. 77e) ; *Xystonella* Brandt, 1906 (3 sous-genres, 11 espèces, fig. 77f) dont *Spiroxystonella* qui pourrait être la paralorica coxielliforme d'une des espèces ; *Xystonellopsis* Jörgensen, 1924 (8 sous-genres, 33 espèces) ; *Parafavella* Kofoid et Campbell, 1929 (33 espèces, fig. 74, 77g).

Ex. : *Parafavella denticulata*, espèce polymorphe, construit des paraloricas coxielliformes.

Famille des Undellidae Kofoid et Campbell, 1929

Lorica généralement courte, en forme de gobelet ou d'urne, mais parfois allongée et tubulaire ; bord oral lisse généralement aminci, mais pouvant présenter un épaississement circumoral. Pas de distinction nette entre un col et un ventre ; extrémité aborale fermée arrondie, pointue ou mamelonnée, mais pas de vraie corne aborale. Surface de la lorica soit entièrement lisse soit pourvue d'une ou plusieurs côtes annulaires, mais jamais de structure spiralée ni d'ornementation longitudinale. Paroi hyaline épaisse, nettement trilaminaire de texture alvéolaire. Un opercule parfois. 2-4 macronucléus, 18-22 membranelles. Mers tempérées chaudes et tropicales. Kofoid et Campbell distinguaient 6 genres que Balech (1975) a révisés et regroupés en 3. Pas de fossiles.

3 genres actuels : *Undella* Daday, 1887 (31 espèces dont 7 douteuses, fig. 75k) [syn. *Proplectella* Kofoid et Campbell, 1929, *Rotundocylis* Kufferath, 1952 (1 seule espèce) et *Micrundella* Busch, 1948 (3 espèces inférieures à 20 µm)] ; *Undellopsis* Kofoid et Campbell, 1929 (2 espèces, fig. 77h) ; *Amplectella* Kofoid et Campbell, 1929 (15 espèces dont 2 douteuses, fig. 77i) [syn. *Amplectellopsis* Kofoid et Campbell, 1929, *Cricundella* Kofoid et Campbell, 1929].

Famille des Tintinnidae Claus, 1876

Famille aux genres très nombreux et diversifiés. Lorica surtout caractérisée par l'absence de structure spiralée ou annelée, en général rigide (sauf *Daturella*) et très transparente, de forme variable, généralement allongée tubulaire, en forme de fuseau, d'amphore, de trompette ; bord oral lisse ou denticulé ; région suborale souvent évasée ; fût, ou ventre cylindrique, subconique ou pyramidal à l'extrémité aborale ouverte ou fermée. Paroi mince probablement unilaminaire et de texture rarement prismatique. Ornementation superficielle fréquente de stries, d'arêtes, d'ailettes, longitudinales ou présentant une torsion dextre ou senestre. Mers chaudes et, pour quelques-uns, polaires ; une seule espèce d'eaux saumâtres. Les 23 genres de la famille sont répartis dans 3 sous-familles très différentes, qui devront être révisées et peut-être érigées au rang de familles distinctes quand l'infraclasse (classée actuellement dans les groupes III et IV) sera connue chez un plus grand nombre d'espèces. Pas de fossiles.

Sous-famille des Salpingellinae Kofoid et Campbell, 1939

Lorica tubulaire, très allongée, souvent en forme de trompette; bord oral évasé, droit ou rétréci, parfois denticulé ou entouré d'un mince rebord circumoral; ventre étroit, cylindrique ou subconique, avec ou sans renflement médian et toujours ouvert aboralement mais plus ou moins largement. Quelques espèces non ornementées mais en général présence de plis minces longitudinaux sur toute la longueur de la lorica, ou de la région suborale à la région aborale, ou seulement dans la région aborale; plis quelquefois transformés en ailettes ou arqués sous le rebord circumoral; paroi généralement astructurée, rarement prismatique. Dans toutes les mers, mais essentiellement tropicales.

8 genres actuels : *Eutintinnus* Kofoid et Campbell, 1939 (30 espèces, fig. 69e, 71); *Clelea* Balech, 1948 (1 espèce); *Salpingella* Jörgensen, 1924 (22 espèces, fig. 77j); *Salpingelloides* Campbell, 1942 (3 espèces, fig. 77k); *Salpingacantha* Kofoid et Campbell, 1929 (7 espèces, fig. 69g); *Rhabdosella* Kofoid et Campbell, 1929 (2 espèces); *Epicranella* Kofoid et Campbell, 1929 (5 espèces, fig. 77l); *Daturella* Kofoid et Campbell, 1929 (12 espèces, fig. 64d).

Ex. : *Eutintinnus pectinis* (fig. 69e) a 4 macronucléus et 15 membranelles; il appartient au groupe III avec 20 cinéties courtes, moyennement spécialisées, KDI faible, bouche faiblement ventralisée. *Salpingacantha* sp. (fig. 69g) a 1 macronucléus, 1 micronucléus, 14 membranelles, 9 cinéties extrêmement courtes peu spécialisées, une bouche très ventralisée (groupe IV).

Sous-famille des Tintinninae Kofoid et Campbell, 1939

Lorica petite et courte, avec éventuellement un col en entonnoir, mais ni constriction nucale, ni bande suborale; bord oral lisse le plus souvent; extrémité aborale fermée pouvant porter un pédicelle parfois très effilé; peu ou pas d'ornementations longitudinales sauf des ailettes chez *Amphorides* et *Amphorellopsis*.

10 genres actuels : *Tintinnus* Schrank, 1803 (5 espèces); *Bursaopsis* Kofoid et Campbell, 1929 (2 espèces, fig. 77m); *Canthariella* Kofoid et Campbell, 1929 (4 espèces, fig. 77n); *Steenstrupiella* Kofoid et Campbell, 1929 (6 espèces, fig. 77o); *Amphorides* Strand, 1926 (7 espèces, fig. 68b); *Odontophorella* Kofoid et Campbell, 1929; *Amphorellopsis* Kofoid et Campbell, 1929 (8 espèces, fig. 77p); *Albatrossiella* Kofoid et Campbell, 1929 (3 espèces, fig. 77q); *Dadayiella* Kofoid et Campbell, 1929 (9 espèces, fig. 77r); *Buschiella* Corliss, 1960. *Incertae sedis* : *Proamphorella* Kofoid et Campbell, 1939 (1 espèce) à lorica comparable à *Amphorides* mais sans col, pourrait en être un phénotype.

Exemples : *T. inquilinus* a 1 macronucléus et 21 membranelles. *Amphorides quadrilineata* (fig. 68b) a 8 macronucléus et 18 membranelles. *Amphorellopsis acuta* a 8 macronucléus, 1 micronucléus, 15 membranelles; 14 cinéties très courtes peu spécialisées, KDI faible, péristome oblique et bouche ventrale (groupe IV). *Buschiella subantarcticum* possède 1 macronucléus, 14 membranelles, 12 tentaculoïdes.

Sous-famille des Stelidiellinae Kofoid et Campbell, 1929

Lorica grande et large (ex. : *Stelidiella* 300 μm sur 80 μm). Col développé constitué par une large bande saillante circumorale ou suborale (parfois fenestrée); bord oral toujours lisse. Ventre conique ou cylindrique, à extrémité aborale toujours fermée, le plus souvent à facettes limitées par des arêtes longitudinales. Mers tropicales et subtropicales.

3 genres actuels : *Stelidiella* Kofoid et Campbell, 1939 (3 espèces, fig. 77s); *Ormosella* Kofoid et Campbell, 1929 (7 espèces, fig. 77i); *Brandtiella* Kofoid et Campbell, 1929 (1 espèce *B. palliata*, fig. 77u). *Incertae sedis* : *Prostelidiella* Kofoid et Campbell, 1929 (1 espèce).

BIBLIOGRAPHIE DE LA CLASSE DES OLIGOTRICHEA

Les titres des ouvrages contenant une bibliographie étendue sont précédés d'un astérisque.

Références générales et Oligotrichia (Oligotrichida)

1990. BERNARD C. et RASSOULZADEGAN F. — Bacteria or microflagellates as a major food source for marine ciliates, possible implications for the microzooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **64**, 147-155.
1924. BUSCH W. — *Strombidium mucotectum* sp. nov. *Arch. Protistenk.*, **50**, 135-138. — 1930. Über marine *Strombidium* Arten aus der antarktischen allgemein Ostströmung. *Abh. Mus. Nat. Heimatk. Magdeburg*, **6**, 83-87.
- 1887-1889. BÜTSCHLI O. — Protozoa. Abt. III. Infusoria und System der Radiolaria. In, *Klassen und Ordnung des Thiersreichs*. Vol I. Bronn, H.G., Ed. C.F. Winter, Leipzig. 1098-2035.
1858. CLAPARÈDE E. et LACHMANN J. — Étude sur les Infusoires et les Rhizopodes. *Mém. Inst. Générois*, **5**, 1-260. — 1859. **6**, 261-482. — 1861. **7**, 1-291.
1979. CORLISS J.O. — *The Ciliated Protozoa, characterization, classification and guide to the literature*, 2nd ed., Pergamon Press Inc., 455 p. — 1984. The kingdom Protista and its 45 phyla. *BioSystems*, **17**, 87-126.
1987. DALE T. et DAHL E. — Mass occurrence of planktonic oligotrichous ciliates in a bay in southern Norway. *J. Plankton Res.*, **9**, 871-879.
1960. DRAGESCO J. — Ciliés mésopsammiques littoraux. Systématique, morphologie, écologie. *Trav. Sta. biol. Roscoff*, **12**, 1-356.
1842. DUJARDIN F. — *Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires*. 1841. Roret, Paris, 684 p.
1911. FAURÉ-FREMIET E. — Sur le mode de division du *Strombidium sulcatum* Clap. et Lachm. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **36**, 207-208. — 1924. Contribution à la connaissance des infusoires planktoniques. *Bull. biol. France Belgique*, **6S**, 1-171. — 1932. *Strombidium callansi*, a new thigmotactic species. *Biol. Bull.*, **62**, 201-204. — 1948. Le rythme de marée du *Strombidium oculatum* Grüber. *Bull. biol. France Belgique*, **82**, 3-23. — 1950. Ecologie des ciliés psammophiles littoraux. *Bull. biol. France Belgique*, **84**, 35-75. — 1953. La bipartition énantiotrope chez les Ciliés Oligotriches. *Arch. Anat. microsc.*, **42**, 209-225. — 1969. Remarques sur la systématique des ciliés Oligotrichida. *Protistologica*, **5**, 345-352.
1970. FAURÉ-FREMIET E. et GANIER M.-C. — Structure fine du *Strombidium sulcatum* Cl. et L. Ciliata Oligotrichida. *Protistologica*, **6**, 207-223.
1986. *FENCHEL T. — Protozoan filter feeding. In, *Progress in Protistology* Corliss (J.O.) et Patterson (D.J.) Eds. Biopress Ltd., Bristol, **1**, 65-113.
1988. FINLAY B.J., CLARKE K.J., COWLING A.J., HINDLE R.M., ROGERSON A. et BERNINGER U.-G. — On the abundance and distribution of protozoa and their food in a productive freshwater pond. *Europ. J. Protistol.*, **23**, 205-217.
1985. GIFFORD D.J. — Laboratory culture of marine planktonic oligotrichs Ciliophora, Oligotrichida. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **23**, 257-267.
1972. GRAIN J. — Etude ultrastructurale d'*Halteria grandinella* O. F. M. Cilié oligotriche et considérations phylogénétiques. *Protistologica*, **8**, 179-198.
1974. GRIM J.N. — A protargol study of the fiber system of the ciliate *Halteria*. *Trans. amer. micr. Soc.*, **93**, 421-425.
1977. IBANEZ F. et RASSOULZADEGAN F. — A study of the relationships between pelagic Ciliates *Oligotrichina* and planktonic nanoflagellates of the neritic ecosystem of the Bay of Villefranche-sur-Mer. Analysis of chronological series. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **53**, 17-30.

1986. JONSSON P.R. — Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine planktonic oligotrichous ciliates Ciliophora, Oligotrichina. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **33**, 265-277. — 1987. Photosynthetic assimilation of inorganic carbon in marine oligotrich ciliates Ciliophora, Oligotrichina. *Mar. microb. Food Webs*, **2**, 55-68. — 1989. Vertical distribution of planktonic ciliates — an experimental analysis of swimming behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **52**, 39-53.
1991. *LAVAL-PEUTO M. — Symbiose plastidiale et mixotrophie des ciliés planctoniques marins Oligotrichina Ciliophora. *Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Nice-Sophia Antipolis*, Fasc. 1, mémoire, 176 p., Fasc. 2, 13 articles, 191 p. — *1992. Plastidic protozoa. In, *Algae and symbioses* Reisser (W.) Ed. Biopress Ltd., London, 471-499.
1986. *LAVAL-PEUTO M. et FEBVRE M. — On plastid symbiosis in *Tontonia appendiculariformis* Ciliophora, Oligotrichina. *BioSystems*, **19**, 137-158.
1988. LAVAL-PEUTO M. et RASSOULZADEGAN F. — Autofluorescence of marine planktonic Oligotrichina and other ciliates. *Hydrobiologia*, **159**, 99-110.
1986. LAVAL-PEUTO M., SALVANO P., GAYOL P. et GREUET C. — Mixotrophy in marine planktonic ciliates, ultrastructural study of *Tontonia appendiculariformis* Ciliophora, Oligotrichina. *Mar. microb. Food Webs*, **1**, 81-104.
1915. LEEGAARD C. — Untersuchungen über einige Planktonciliaten des Meeres. *Nytt. Mag. Naturvidensk.*, **53**, 1-37.
1915. LEVANDER K.M. — Materialen zur Kenntniss der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors, mit besonderer Berücksichtigung der Meeresfauna. I. Protozoa. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.*, **12**, 116 p.
1908. LOHMANN H. — Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters.*, N.F., *Abt. Kiel*, **10**, 129-370.
1988. LYNN D.H., MONTAGNES D.J.S. et SMALL E.B. — Taxonomic descriptions of some conspicuous species in the family Strombidiidae Ciliophora, Oligotrichida from the isles of Shoals, Gulf of Maine. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **68**, 259-276.
1988. *LYNN D.H. et SMALL E.B. — An update on the systematics of the phylum Ciliophora Doflein, 1901, the implications of kinetid diversity. *BioSystems*, **21**, 317-322. — 1990. Phylum Ciliophora. In, *Handbook of Protozoista* Margulis (L.), Corliss (J.O.), Melkonian (M.) et Chapman (D.J.), Eds. Jones et Barlett, Boston, 498-523.
1986. *MAEDA M. — An illustrated guide to the species of the families Halteriidae and Strobilidiidae Oligotrichida, Ciliophora, free swimming protozoa common in the aquatic environment. *Bull. Ocean Res. Inst., Univ. Tokyo*, **21**, 1-67.
1985. *MAEDA M. et CAREY P.G. — An illustrated guide to the species of the family Strombidiidae Oligotrichida, Ciliophora, free swimming protozoa common in the aquatic environment. *Bull. Ocean Res. Inst., Univ. Tokyo*, **19**, 1-68.
1986. McMANUS G.B. et FUHRMAN J.A. — Photosynthetic pigments in the ciliate *Laboea strobila* from Long Island Sound, USA. *J. Plankton Res.*, **8**, 317-327.
1910. MEUNIER A. — Microplankton des mers de Barents et de Kara. In, Duc d'Orléans, *Campagne Arctique de 1907*. Bulen, Bruxelles, 355 p.
1991. *MONTAGNES D.J.S. et LYNN D.H. — Taxonomy of Choreotrichs, the major marine planktonic ciliates with emphasize on the aloricate forms. *Mar. microb. Food Webs*, **5**, 59-74.
1988. MONTAGNES D.J.S., LYNN D.H., STOECKER D.K. et SMALL E.B. — Taxonomic descriptions of one new species and redescription of four species in the family Strombidiidae Ciliophora, Oligotrichida. *J. Protozool.*, **35**, 189-197.
1915. PENARD E. — Le *Strombidium mirabile*. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **38**, 227-251. — 1920. Observations sur le *Strombidium viride* Stein. *Rev. Suisse Zool.*, **28**, 1-9.
1985. PORTER K.G., SHERR E.B., SHERR B.F., PACE M. et SANDERS R.W. — Protozoa in planktonic food webs. *J. Protozool.*, **32**, 409-415.
1977. RASSOULZADEGAN F. — Evolution annuelle des ciliés pélagiques en Méditerranée nord-occidentale. I. Ciliés Oligotriches « non-Tintinnides » Oligotrichina. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, **53**, 125-134. — 1982a. Feeding in marine planktonic protozoa. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, **58S**, 191-206. — 1982b. Le rôle fonctionnel du microzooplankton dans un écosystème méditerranéen. *Thèse Univ. P. et M. Curie, Paris France*, 138 p. — 1982c. Dependence of grazing rate, gross growth efficiency and food size range on temperature in a pelagic oligotrichous ciliate *Lohmanniella spiralis* Leeg., fed on naturally occurring particulate matter.

- Ann. Inst. océanogr., Paris*, **58 S**, 177-184. — 1990. Marine protozooplankton and food webs. *Zool. Sci.*, **7S**, 189-196.
1987. REID P.C. — Mass encystment of a planktonic oligotrich ciliate. *Mar. Biol.*, **95**, 221-230.
1985. RIVIER A., BROWNLEE D.C., SHELDON R.W. et RASSOULZADEGAN F. — Growth of microzooplankton, a comparative study of bacterivorous zooflagellates and ciliates. *Mar. microb. Food Webs*, **1**, 51-60.
1989. ROGERSON A., FINLAY B.J. et BERNINGER U.-G. — Sequestered chloroplasts in the freshwater ciliate *Strombidium viride* Ciliophora, Oligotrichida. *Trans. amer. micr. Soc.*, **108**, 117-126.
1899. ROUX J. — Observations sur quelques infusoires ciliés des environs de Genève avec la description de nouvelles espèces. *Rev. Suisse Zool.*, **6**, 557-636. — 1901. Faune infusorienne des eaux stagnantes des environs de Genève. *Mém. Inst. genevois*, 148 p.
1974. SALVANO P. — Analyse microspectrographique dans l'ultraviolet du macronoyau de *Strombidium sulcatum* Clap. et L., 1859 Cilié Oligotriche, pendant l'intercénèse. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **278**, 2445-2447. — 1975. Comparaison du fonctionnement des bandes de réorganisation d'*Euplotes crassus* Dujardin et de *Strombidium sulcatum* Claparède et Linné après analyse microspectrographique en UV. *J. Protozool.*, **22**, 230-232.
1893. SCHEWIAKOFF W. — Ueber die Geographische Verbreitung der Süßwasser Protozoen. *Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, série 7*, **41**, 1-201.
1989. SHERR E.B., RASSOULZADEGAN F. et SHERR B.F. — Bacterivory by pelagic choreotrichous ciliates in coastal waters of the NW Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **55**, 235-240.
1989. SHERR E.B. et SHERR B.F. — High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature*, **325**, 710-711.
1986. SHERR E.B., SHERR B.F., FALLON R.D. et NEWELL S.Y. — Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 177-183.
1985. *SMALL E.B. et LYNN D.H. — Phylum Ciliophora. In, *An illustrated guide to the protozoa*. Lee (J.J.), Hutner (S.H.) et Bovee (E.C.) Eds. Society Protozoologists, Lawrence, 393-575.
1988. STOECKER D.K. — Are marine planktonic ciliates suspension-feeders? *J. Protozool.*, **35**, 252-255. — *1991. Mixotrophy in marine planktonic ciliates, physiological and ecological aspects of plastid-retention by oligotrichs. In, *Protozoa and their role in marine processes* Reid (P.C.), Turley (C.M.) et Burkill (P.H.) Eds. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, **G 25**, 161-179.
1987. STOECKER D.K. et EGLOFF D.A. — Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **110**, 53-68.
1985. STOECKER D.K. et EVANS G.T. — Effect of protozoan herbivory and carnivory in a microplankton food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25**, 159-167.
- 1987a. STOECKER D.K., MICHAELS A.E. et DAVIS L.H. — Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature*, **326**, 790-792. — 1987b. Grazing by the jellyfish *Aurelia aurita*, on microzooplankton. *J. Plankton Res.*, **9**, 901-915.
1988. STOECKER D.K., SILVER M.W., MICHAELS A.E. et DAVIS L.H. — Obligate mixotrophy in *Laboea strobila*, a ciliate which retains chloroplasts. *Mar. Biol.*, **99**, 415-423. — 1989. Enslavement of algal chloroplasts by four *Strombidium* spp. Ciliophora, Oligotrichida. *Mar. microb. Food Webs*, **3**, 79-100.
1988. STOECKER D.K., TANIGUCHI A. et MICHAELS A.E. — Abundance of autotrophic, mixotrophic and heterotrophic planktonic ciliates in shelf and slope waters. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **50**, 241-254.
1987. STOECKER D.K., VERITY P.G., MICHAELS A.E. et DAVIS L.H. — Feeding by larval and post-larval ctenophores on microzooplankton. *J. Plankton Res.*, **9**, 667-683.
1887. STOKES A.C. — Notices of new fresh-water infusoria. III. *Proc. amer. phil. Soc.*, **24**, 244-255. — 1888. A preliminary contribution towards a history of the fresh-water infusoria of the United States. *J. Trenton Nat. Hist. Soc.*, **1**, 71-344.
1935. SZABO M. — Neuere Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Halteria* Protozoa, Ciliata. *Arch. Protistenk.*, **86**, 307-317.
1967. TAMAR H. — The movements and responses of *Halteria grandinella*. *Acta Protozool.*, **4**, 365-381. — 1968. Observations on *Halteria bifurcata* sp.n. and *Halteria grandinella*. *Acta Protozool.*, **6**, 175-183. — 1974. Further studies on *Halteria*. *Acta Protozool.*, **13**, 177-192.

1974. TUFFRAU M., LOM J. et HALLER G. DE — La stomatogenèse chez les Ciliés. In, *Actualités Protozoologiques I*, Puytorac (P.) de et Grain (J.) Eds., Université de Clermont, 279-292.
1989. WIADNYANA N.N. et RASSOULZADEGAN F. — Selective feeding of *Acartia clausi* and *Centropages typicus* on microzooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **53**, 37-45.
- 1919a. WULFF A. — Über das Kleinplankton der Barentssee. *Wiss. Meeresunters.*, **13**, 95-124.
- 1919b. Nannoplankton. Untersuchungen in der Nordsee. *Wiss. Meeresunters.*, **15**.

Strobilia : Choreotrichida et Tintinnida

1959. BALECH E. — Tintinnoinea del Mediterraneo. *Trab. Inst. esp. Oceanogr.*, **28**, 1-88. — *1962. Tintinnoinea y Dinoflagellata del Pacifico, segun material de las expediciones Norpac y Downwind del Instituto Scripps de Oceanografia. *Rev. Inst. Invest. Mus. argent. Cienc. nat. (Zool.)*, **7**, 1-253. — 1975. La familia Undellidae (Protozoa, Ciliophora, Tintinnina.) *Physis*, **34**, 377-398.
1981. BERNATZKY G., FOISSNER W. et SCHUBERT G. — Rasterelektronen mikroskopische und biome-trische Untersuchungen über die Variabilität der Form, Struktur und Grösse des Gehäuses einiger limnischer Tintinnina (Protozoa, Ciliophora). *Zoologica scripta*, **10**, 81-90.
1893. BIEDERMANN R. — Ueber die Struktur der Tintinnen-Gehäuse. *Inaug. Diss., Kiel*, 1-38.
1952. BIERNACKA I. — Etude de la reproduction de quelques espèces du genre *Tintinnopsis* Stein. (en polonais, rés. anglais). *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska*, **6**, 211-247. — 1965. Auscheidung gehäusebildender Substanzen durch reife Formengewisser Arten der Gattung *Tintinnopsis* Stein. *Acta Protozool.*, **3**, 265-268.
1906. BRANDT K. — Die Tintinnodeen der Plankton-Expedition. Tafelerklärungen nebst kurzer Diagnose der neuen Arten. *Ergebn. Atlant. Plankton-Exped.*, **3**, L. a., 33 p. — 1907. Die Tintinnodeen der Plankton-Expedition. Systematischer Teil. *Ergebn. Atlant. Plankton-Exped.*, **3**, L. a., 499 p.
1977. BROWNEE D.C. — The significance of cytological characteristics as revealed by protargol silver staining in evaluating the systematics of the suborder Tintinnina. *Master Thesis, Depart. Zool., Univ. Maryland*, 146 p. — 1982. Measuring the secondary production of marine planktonic tintinnine ciliates. *Ph. D. Thesis, Depart. Zool., Univ. Maryland*, 202 p.
1973. BURKOVSKY I.V. — Variability of *Parafavella denticulata* in the White Sea. *Zool. Zh.*, **52**, 1277-1285.
1974. BUSSERS J.C. et JEUNIAUX Ch. — Recherche de la chitine dans les productions métaplasmatiques de quelques ciliés. *Protistologica*, **10**, 43-46.
1964. CACHON J. — Contribution à l'étude des Péridiniens parasites. Cytologie. Cycles évolutifs. *Ann. Sci. nat., Zool., Paris, 12^e sér.*, **6**, 1-158.
1926. CAMPBELL A.S. — The cytology of *Tintinnopsis nucla* (Fol) Laackmann with an account on its neuromotor apparatus, division, and with a description of a new intranuclear parasite. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **29**, 179-236. — 1927. Studies on the marine ciliate *Favella* (Jørgensen), with special regard to the neuromotor apparatus and its role in the formation of the lorica. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **29**, 429-452. — 1942. The Oceanic Tintinnina of the plankton gathered during the last cruise of the Carnegie. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, **537**, 1-163.
1982. COATS D.W. et HEINBOEL J.F. — A study of reproduction and other life cycle phenomena in planktonic protists using an acridine orange fluorescence technique. *Mar. Biol.*, **67**, 71-79.
1887. DADAY E. VON — Monographie der Familie der Tintinnodeen. *Mitt. Zool., Sta. Neapel*, **7**, 473-591.
1978. DAVIS C.C. — Variations of the lorica in the genus *Parafavella* (Protozoa, Tintinnida) in northern Norway waters. *Can. J. Zool.*, **56**, 1822-1827. — 1981. Variations of lorica shape in the genus *Ptychocylis* (Protozoa, Tintinnina) in relation to species identification. *J. Plankton Res.*, **3**, 433-443.
1974. DEROUX G. — Quelques précisions sur *Strobilidium gyrans* Schewiakoff. *Cah. Biol. mar.*, **15**, 571-588.
1884. ENTZ G. Sr. — Ueber Infusorien des Golfes von Neapel. *Mitt. Zool., Sta. Neapel*, **5**, 289-444. — 1885. Zur näheren Kenntnis der Tintinnoden. *Mitt. Zool., Sta. Neapel*, **6**, 185-216.
- 1909a. ENTZ G. Jr — Die Süßwasser Tintinniden. *Math. Nat. Ber. Ungarn*, **25**, 197-225. — 1909b. Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. *Arch. Protistenk.*, **15**, 93-226. —

1929. Über Struktur und Funktion der Membranulae der Tintinniden, speziell von *Petalotricha ampulla*. *C. R. Congr. int. Zool.*, **10**, 887-895. — 1935. Über das Problem der Kerne und kernähnlichen Einschlüsse bei *Petalotricha ampulla* *Fol. Biol. gen.*, **11**, 15-26.
1908. FAURÉ-FREMIET E. — Sur le *Strobilidium gyrans*. *C.R. Assoc. Anat.*, Marseille, 32-35. — 1924. Contribution à la connaissance des infusoires planktoniques. *Bull. biol. France et Belgique*, **S. 6**, 82-119.
1881. FOL H. — Contribution à la connaissance de la famille des Tintinnodea. *Arch. Sci. Phys. et Nat.*, **5**, 5-24. — 1884. Sur la famille des Tintinnodea. *Recueil Zool. Suisse*, **1**, 27-64.
1979. FOISSNER W. et WILBERT N. — Morphologie, infraciliatur und ökologie der limnischen Tintinnina : *Tintinnidium fluviatile* Stein, *Tintinnidium pusillum* Entz, *Tintinnopsis cylindrata* Daday und *Codonella cratera* (Leidy) (Ciliophora, Polyhymenophora). *J. Protozool.*, **26**, 90-103.
1946. GAARDER K.R. — Tintinninea from the « Michael Sars » North Atlantic deepsea expedition. *Rep. Sars, N. Atl. Deep Sea Exped.*, **2**, 1-37.
1968. GOLD K. — Some observations on the biology of *Tintinnopsis* sp. *J. Protozool.*, **15**, 193-194. — 1969. Tintinnida : Feeding experiments and lorica development. *J. Protozool.*, **16**, 507-509. — 1970. Cultivation of marine ciliates (Tintinnida and heterotrophic flagellates). *Helgolander Wiss. Meeresunters.*, **20**, 264-271. — 1971. Growth characteristics of the mass-reared tintinnid *Tintinnopsis beroidea*. *Marine Biol.*, **8**, 105-108. — 1973. Methods for growing Tintinnida in continuous culture. *Amer. Zool.*, **13**, 203-208. — 1979. Scanning electron microscopy of *Tintinnopsis parva* : studies on particle accumulation and the striae. *J. Protozool.*, **26**, 415-419.
- 1975a. GOLD K. et MORALES E.A. — Tintinnida of the New York Bight : Loricae of *Parafavella gigantea*, *Parafavella parumdentata* and *Ptychocylis obtusa*. *Trans. amer. micr. Soc.*, **94**, 142-145. — 1975b. Seasonal changes in lorica size and the species of Tintinnida in the New York Bight. *J. Protozool.*, **22**, 520-528. — 1976a. Observations of the nature and significance of the particles used by Tintinnida during lorica-building. *Trans. amer. micr. Soc.*, **95**, 69-72. — 1976b. Studies on the sizes, shapes and the development of the lorica of agglutinated Tintinnida. *Biol. Bull.*, **150**, 377-392. — 1976c. Studies on Tintinnida using scanning electron microscopy. *Trans. amer. micr. Soc.*, **95**, 707-711. — 1977. Studies on the Tintinnida of Enewetak Atoll. *J. Protozool.*, **24**, 580-587.
1971. GOLD K. et POLLINGHER U. — Microgamete formation and the growth rate of *Tintinnopsis beroidea*. *Marine Biol.*, **11**, 324-329.
1987. GRIM J.N. — The kinetid structures of the Choreotrichous Ciliate *Strobilidium velox* and an assessment of its evolutionary lineage. *J. Protozool.*, **34**, 117-123.
1979. GRIM J.N. et HALCROW K.R. — The Oligotrich ciliate *Strobilidium gyrans*, its fresh-water environment, laboratory culture conditions and stalking behavior. *Trans. amer. micr. Soc.*, **98**, 529-536.
1960. HALME E. et LUKKARINEN T. — Planktologische Untersuchungen in der Pojo-Bucht und Angrenzenden Gewässern. V. Die ziliaten *Tintinnopsis tubulosa* Levander und *T. brandti* (Nordqv). *Levander. Ann. zool. Soc. zool. Bot. Vanamo*, **22**, 1-24.
1974. HEDIN H. — On the ultrastructure of *Favella ehrenbergii* (Claparède et Lachmann) and *Parafavella gigantea* (Brandt) (Protozoa, Ciliata, Tintinnida). *Zoon*, **3**, 11-18. — 1976a. Examination of the tintinnid ciliate *Parafavella denticulata* (Ehrenberg) by scanning electron microscopy and the Bodian Protargol technique. *Acta Zool., Stockholm*, **57**, 113-118. — 1976b. Microtubules and microfilaments in the tintinnid Ciliate *Ptychocylis minor* Jörgensen. *Zoon*, **4**, 3-10.
- 1978a. HEINBOKEL J.F. — Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. *Mar. Biol.*, **47**, 177-189. — 1978b. *Idem*. II. Grazing rates of field populations. *Mar. Biol.*, **47**, 191-197.
- 1931a. HOFKER J. — Die Bildung der Tintinnengehäuse. *Tijdschr. ned. dierk. Ver.* (3) **2**, 144-149. — 1931b. Studien über Tintinnodea. *Arch. Protistenk.*, **75**, 315-402.
1924. JÖRGENSEN E. — Mediterranean Tintinnidae. *Rept. Danish Oceanograph. Exped. 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent seas*, **2 (Biol.)**, 1-110. — 1927. « Ciliata-Tintinnidae » in, *Die Tierwelt der Nord und Ostsee*, Grimpe (G.) et Wagler (E.), Lieferung, Teil II, C., 1-26.
1929. *KOFROID C.A. et CAMPBELL A.S. — A conspectus of the marine and freshwater Ciliata belonging to the suborder Tintinninea, with descriptions of new species principally from the

- Agassiz Expedition to the Eastern Tropical Pacific, 1904-1905. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **34**, 403 p. — *1939. Reports on the scientific results of the expedition to the Eastern Tropical Pacific « Albatross » (1904-1905). 37. The Ciliata : The Tintinnoinea. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **84**, 473 p.
1906. LAACKMANN H. — Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Tintinnen. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel*, **10**, 15-38.
1972. *LAVAL M. — Ultrastructure de *Petalotricha ampulla* (Fol). Comparaison avec d'autres Tintinnides et avec les autres ordres de Ciliés. *Protistologica*, **8**, 369-386.
1975. LAVAL-PEUTO M. — Cortex, périlemme et réticulum vésiculeux de *Cyttarocyclus brandti* (Cilié, Tintinnide). Les Ciliés à périlemme. *Protistologica*, **11**, 83-98. — 1981. Construction of the lorica in Ciliata Tintinnina. *In vivo* study of *Favella ehrenbergii* : Variability of the phenotypes during the cycle, biology, statistics, biometry. *Protistologica*, **17**, 242-272. — 1983. Sexual reproduction in *Favella ehrenbergii* (Ciliophora, Tintinnina). Taxonomical implications. *Protistologica*, **29**, 503-512.
1986. *LAVAL-PEUTO M. et BROWNLEE D.C. — Identification and systematics of the Tintinnina (Ciliophora) : evaluation and suggestions for improvement. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, **62**, 69-84.
1979. LAVAL-PEUTO M., GOLD K. et STORM E.R. — The ultrastructure of *Tintinnopsis parva*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, **98**, 204-212.
1968. *LOEBLICH A.R. Jr. et TAPPAN H. — Annotated Index to Genera, Subgenera and Suprageneric Taxa of the Ciliate order Tintinnida. *J. Protozool.*, **15**, 185-192.
1974. LOEBLICH A.R. Jr — Protistan phylogeny as indicated by the fossil record. *Taxon*, **23**, 277-290.
1989. LYNN D.H. et MONTAGNES D.J.S. — Taxonomic descriptions of some conspicuous species of Strobilidiine ciliates (Ciliophora, Choreotrichida) from the isles of Shoals, Gulf of Maine. *J. mar. Biol. Ass. UK*, **68**, 639-658.
1953. MARGALEF R. et DURAN M. — Microplankton de Vigo, de octubre de 1951 a septiembre de 1952. *Publ. Inst. Biol. apl. Barcelona*, **13**, 5-78.
1980. PARANJAFE M.A. — Occurrence and significance of resting cysts in a hyaline tintinnid, *Helicostomella subulata* (Ehr.) Jörgensen. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **48**, 23-33.
1978. RASSOULZADEGAN F. — Dimensions et taux d'ingestion des particules consommées par un tintinnide : *Favella ehrenbergii* (Clap. et Lachm.) Jörg., Cilié pélagique marin. *Ann. Inst. Océanogr., Paris*, **54**, 17-24. — 1980. Granulometric analysis of the particles used by a Tintinnid *Stenosemella ventricosa* (Clap. et Lachm.) Jörg., during lorica building. *Protistologica*, **4**, 507-510.
1988. RASSOULZADEGAN F., LAVAL-PEUTO M. et SHELDON R.W. — Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton. *Hydrobiologia*, **159**, 75-88.
1981. RASSOULZADEGAN F. et ETIENNE M. — Grazing rate of the tintinnid *Stenosemella ventricosa* (Clap. et Lachm.) Jörg. On the spectrum of the naturally occurring particulate matter from a Mediterranean neritic area. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 258-270.
1978. *REID P.C. et JOHN A.W.G. — Tintinnid cysts. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **58**, 551-557. — 1983. Resting cysts in the ciliate class Polyhymenophorea : phylogenetic implications. *J. Protozool.*, **30**, 710-713.
1910. SCHWEYER A.W. — Zur Kenntnis des Tintinnodeenweichkörpers, nebst einleitenden Worten über die Hülsenstruktur und die Hülsenbildung. *Arch. Protistenk.*, **18**, 134-189.
1981. STOECKER D., GUILLARD R.R.L. et KAVEE R.M. — Selective predation by *Favella ehrenbergii* (Tintinnina) on and among dinoflagellates. *Biol. Bull.*, **160**, 136-145.
1985. TANIGUCHI A. et KAWAKAMI R. — Feeding activity of a tintinnid ciliate *Favella taraikaensis* and its variability observed in laboratory cultures. *Mar. microb. Food Webs*, **1**, 17-34.
1991. VERITY P.G. — Aggregation patterns of ciliates from natural assemblages in response to different prey. *Mar. microb. Food Webs*, **5**, 115-128.
1967. ZEITZSCHEL B. — Die Bedeutung der Tintinnen als Glied der Nahrungskette. *Helgoland. Wiss. Meeresunters.*, **15**, 589-601. — *1969. Tintinnen des westlichen Arabischen Meeres, ihre Bedeutung als Indikatoren für Wasserkörper und Glied der Nahrungskette. « Meteor » *Forsch. Ergebn.*, **4**, 47-101.