

ANNALES DE PARASITOLOGIE

HUMAINE ET COMPARÉE

Tome 56

1981

N° 3

© Masson, Paris, 1981.

Annales de Parasitologie (Paris)
1981, t. 56, n° 3, pp. 247-259.

MÉMOIRES ORIGINAUX

ULTRASTRUCTURE COMPARÉE DU SPERMATOZOÏDE DES CESTODES. RELATIONS AVEC LA PHYLOGÉNÈSE

par L. EUZET*, Z. SWIDERSKI** et F. MOKHTAR-MAAMOURI***

RÉSUMÉ. La comparaison des ultrastructures du spermatozoïde de sept ordres de Cestodes prouve qu'il est bâti sur le même schéma d'ensemble. Ces spermatozoïdes se caractérisent par un long corps filiforme, un noyau très allongé, l'absence de mitochondrie et d'acroosome typique. Leur mode de formation prouve qu'il y a une inversion de la polarité. Cependant, par le nombre d'axonèmes, toujours bâtis sur le plan $9 + « 1 »$, on peut distinguer deux types de spermatozoïdes :

— *Le type à deux axonèmes*, considéré comme primitif car il se trouve chez les Plathelminthes libres, est décrit chez les Tetrarhynchidea, Pseudophyllidea, Tetraphyllaidea (*Onchobothriidae*) et Proteocephalidea.

— *Le type à un axonème* se rencontre chez les Caryophyllaidea, Tetraphyllaidea (*Phyllobothriidae*) et Cyclophyllidea (5 familles).

On a prouvé que le type à un axonème des Tetraphyllidea, *Phyllobothriidae*, dérive du type à deux axonèmes par avortement précoce de l'un d'entre eux. En outre, chez tous les Tetraphyllidea étudiés, il existe un corps hélicoïdal en crête à l'extrémité proximale du spermatozoïde, région opposée au noyau et considérée comme postérieure.

Cette séparation des Cestodes en deux groupes en fonction du nombre d'axonèmes de leur spermatozoïdes est comparée au schéma de la phylogénèse proposé par Freeman (1973) et Euzet (1974). Deux hypothèses sont émises pour interpréter les relations entre Tetraphyllidea, Proteocephalidea et Cyclophyllidea. On pose le problème de la valeur des critères basés sur les ultrastructures du spermatozoïde dans la phylogénèse des Cestodes.

* Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Laboratoire de Parasitologie Comparée, Place E. Bataillon, F 34060 Montpellier Cedex.

** Université de Genève. Laboratoire d'Anatomie et Physiologie Comparées. CH 1211 Genève 4.

*** Université de Tunis. Faculté des Sciences. Laboratoire de Zoologie et Biologie. Campus Universitaire Belvédère. Tunis.

Accepté le 16 octobre 1980.

The spermatozoon of Cestodes. Comparative fine structure and relationships to phylogenesis.

SYMMARY. The comparison of the ultrastructure of spermatozoa in Cestodes from seven different orders shows that they have the same general pattern of organization. The main common features are following: (a) a long thread-like body; (b) an elongated nucleus; (c) cortical microtubules underlying plasma membrane; (d) the absence of mitochondria and of a typical acrosome. The mode of spermatozoon differentiation indicates an inversion of the polarity. The number of axonemes of the $9 + 1$ pattern, characteristic of the plathyhelminthes, allow us to distinguish two types of spermatozoa among cestodes:

— The "two-axonemes"-type is considered as primitive as it has also been found in the free-living plathyhelminths. This type has been observed in the Pseudophyllidea, Proteocephalidea, Tetrarhynchidea and Tetraphyllidea (*Onchobothriidae*).

— The "one-axoneme"-type has been found in the Cyclophyllidea, Caryophyllaeidea, Diphyllidea and Tetraphyllidea (*Phyllobothriidae*). It has been proved that the one axoneme type of the spermatozoon, observed in Tetraphyllidea, *Phyllobothriidae* arises from the two axoneme type by early abortion of the second axoneme. In all the tetraphyllidean species studied so far, we found an helicoidal body forming so-called "crested body" or "spiral crest" at the proximal end of the spermatozoon, which is opposite to the nuclear part.

This division of the cestodes into two groups, according to the number of axonemes in the spermatozoon is compared with the phylogenetic diagrammes of *Cestoda* proposed by Freeman (1973) and Euzet (1974). As result, two hypothesis can be forwarded to explain the relationships between the Tetraphyllidea, Proteocephalidea and Cyclophyllidea. The importance of data on the cestode spermatozoa as a criterion in analysis of cestode phylogenesis is drawn and discussed.

Introduction

Le spermatozoïde des Cestodes a été peu étudié en microscopie photonique. Les quelques observations connues et résumées par Rybicka (1966) montrent qu'il est d'un type particulier mince et filiforme (200 à 300 μm) avec un noyau très allongé.

La microscopie électronique a apporté des détails importants sur les ultrastructures de ce spermatozoïde. Mais ces études, se rapportant à un petit nombre d'espèces, ne permettent que des comparaisons limitées. Elles ont cependant montré que le spermatozoïde des Cestodes est construit sur un type particulier caractéristique de la classe. S'il est du type Plathelminthe à orientation inversée, il est dépourvu de mitochondrie.

Le spermatozoïde des Cestodes ne présente pas la subdivision typique en tête, pièce intermédiaire et queue. C'est un long filament contenant, dans un cytoplasme souvent riche en glycogène, un noyau allongé, des microtubules corticaux et un ou deux axonèmes. Ces axonèmes sont bâtis sur le type $9 + 1$ décrit chez tous les Plathelminthes.

Ultrastructures comparées

Le spermatozoïde est limité par une membrane plasmique unitaire généralement lisse.

Le cytoplasme, peu abondant, de faible opacité, contient, à des niveaux divers, une concentration plus ou moins importante de granules de glycogène.

Chez les Cyclophyllidea la répartition du glycogène est variable suivant les espèces (Swiderski, 1970). Chez le Caryophyllaeidea *Glaridacris catostomi* (Swiderski et Mackiewicz, 1976) et le Tetrarhynchidea *Lacistorhynchus tenuis* (Swiderski, 1976) il est localisé uniquement dans la région contenant le noyau (*fig. 7 et fig. 2*). Chez le Pseudophyllidea *Bothriocephalus clavibothrium* (Swiderski et Mokhtar-Maamouri, sous presse), les Tetraphyllidea Onchobothriidae (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975 ; Mokhtar-Maamouri, 1976) et Phyllobothriidae (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1976 ; Mokhtar-Maamouri, 1979) le glycogène est assez uniformément réparti sur toute la longueur du spermatozoïde sauf aux deux extrémités effilées (*fig. 1, 13, 9, 10, 11.*)

Le glycogène représente sans doute la source d'énergie du spermatozoïde mais jusqu'à présent on ignore le mécanisme de son utilisation d'autant plus que le spermatozoïde de tous les Cestodes étudiés est dépourvu de mitochondrie. L'absence de mitochondrie implique une physiologie différente de ce gamète par rapport à celui des autres Plathelminthes.

Robinson et Bogitsh (1978) ont mis en évidence une activité ATPasique dans l'axonème du spermatozoïde de *Hymenolepis diminuta*. La fonction de cet enzyme n'est pas démontrée mais sa localisation implique un rôle dans le mouvement du type fragellaire des spermatozoïdes. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse émise par Baccetti et Dallai (1976) selon laquelle la mobilité du sperme des Arthropodes est en relation avec la présence de phosphatase dans l'axonème.

Le noyau est entouré d'une double membrane. Il contient une chromatine filamenteuse en faisceaux plus ou moins spiralés.

Chez toutes les espèces étudiées on peut distinguer dans le spermatozoïde deux régions : la région considérée comme antérieure contient le noyau, la postérieure comprend tout le reste du spermatozoïde. Cependant les deux parties ne sont séparées par aucune discontinuité morphologique.

Cette anatomie résulte d'une migration du noyau au cours de la spermiogénèse. Ce mode de différenciation prouvé chez les Tetraphyllidea (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975 ; Mokhtar-Maamouri, 1976, 1979) a été retrouvé chez le Pseudophyllidea *Bothriocephalus clavibothrium* (Swiderski et Mokhtar-Maamouri, sous presse). Il rappelle celui décrit chez les Digenea (Hendelberg, 1962 ; Burton, 1972 ; Rees, 1979), les Monogenea (Tuzet et Ktari, 1971a, 1971b ; Halton et Hardcastle, 1976) et que Hendelberg (1974) a considéré comme un caractère général des Plathelminthes.

Il résulte de cette migration nucléaire une inversion de la polarité du spermatozoïde. Le noyau, après migration, se retrouve à l'extrémité distale à l'opposé de la zone de différenciation, alors que chez la plupart des Métazoaires il reste à l'extrémité proximale près de la zone de différenciation.

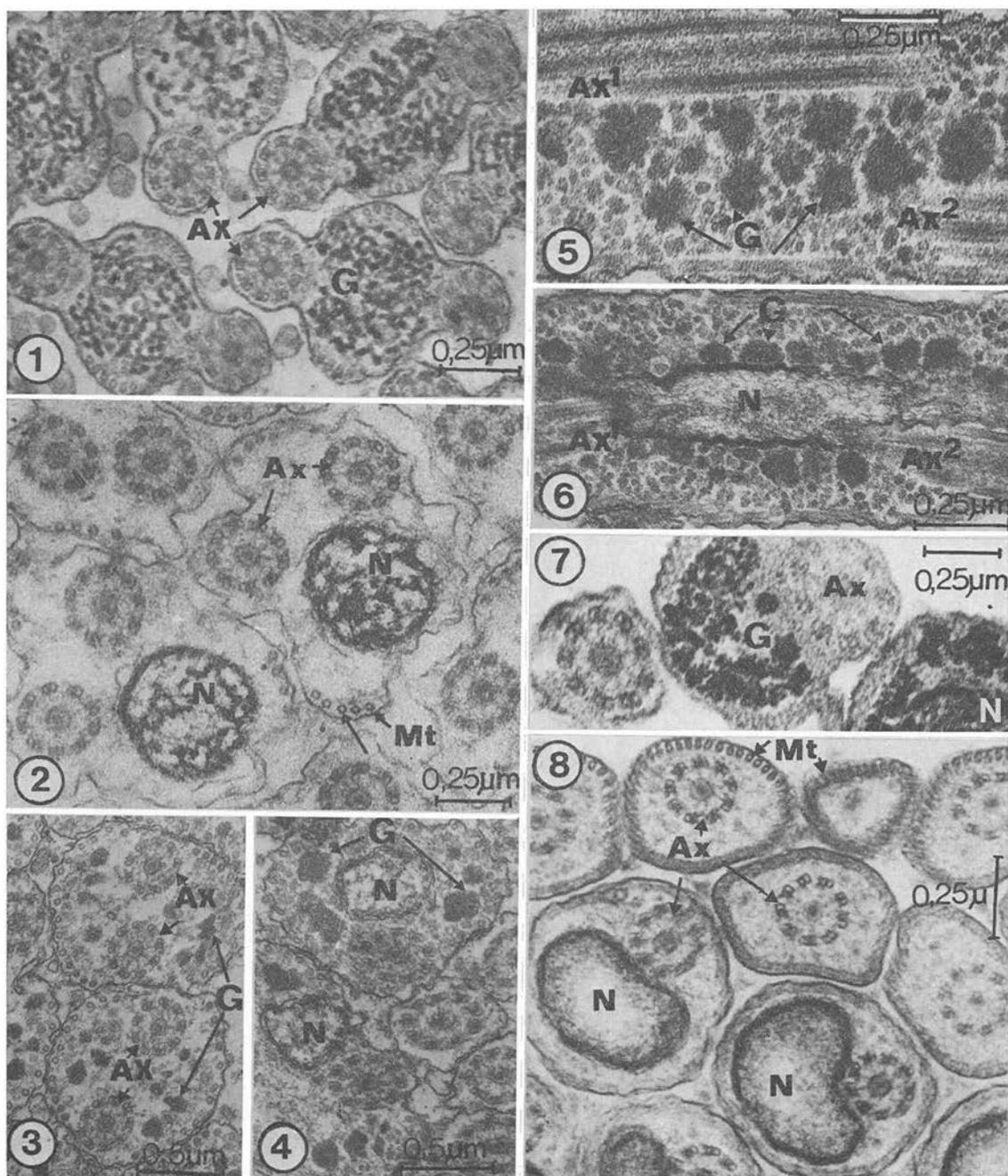


FIG. 1 à 8

Les microtubules sont répartis, en général, sous la membrane plasmique à laquelle ils sont parfois attachés par une courte lamelle. Leur nombre et leur position varient selon les espèces (fig. 1-15) mais ils parcourent toute la longueur du spermatozoïde en décrivant une hélice plus ou moins serrée. Aux extrémités, antérieure et postérieure, tous les microtubules ne terminent pas leur course au même niveau.

Ces microtubules peuvent avoir deux fonctions : constituer un support pour maintenir la forme du spermatozoïde et jouer un rôle dans la motilité.

Chez les Cyclophyllidea (Lumsden, 1965 ; Swiderski, 1968, 1970 ; Morseth, 1969 ; Featherston, 1971 ; Kelsoe et al. 1977 ; Robinson et Bogitsh, 1978) les microtubules entourent complètement le corps spermatique (fig. 8). Chez les Caryophyllaeidea (Swiderski et Mackiewicz, 1976) le manchon de microtubules est interrompu au niveau de l'axonème (fig. 7). Chez les Pseudophyllidea (Bonsdorff et Telkka, 1965 ; Swiderski et Mokhtar-Maamouri, sous presse) ; les Tetrarhynchidea (Swiderski, 1975 ; Mokhtar-Maamouri, 1976) ils forment deux rangées situées de part et d'autre d'un plan de symétrie passant par l'axe des deux axonèmes (fig. 1, 2, 13).

Dans le spermatozoïde du Tetracyllidea Phyllobothriidae *Echeneibothrium beauchampi*, Mokhtar-Maamouri et Swiderski (1976) ont signalé la présence de deux types de microtubules. Les corticaux, peu denses se rencontrent sur toute la longueur du corps spermatique, les internes, à paroi plus épaisse, rangés en gouttière autour de l'axonème, sont limités à la partie postérieure (fig. 10).

Chez un autre Phyllobothriidae *Phyllobothrium gracile* (Mokhtar-Maamouri, 1979) il existe seulement des microtubules corticaux, à paroi mince moyennement opaque, alignés de part et d'autre du plan médian longitudinal déterminé par le noyau et l'axonème (fig. 9). À l'extrémité de la partie postérieure, à l'opposé du noyau, ces microtubules (10 à 11 unités) se rangent en gouttière autour de l'axonème (fig. 11). Cette disposition se retrouve à l'extrémité postérieure de tous les spermatozoïdes des Tetracyllidea étudiés (fig. 10).

FIG. 1. — *Bothriocephalus clavibothrium* (Pseudophyllidea) : Spermatozoïde à 2 axonèmes. Coupes transversales de la région postérieure riche en glycogène.

FIG. 2. — *Lacistorhynchus tenuis* (Tetrarhynchidea) : Spermatozoïde à 2 axonèmes. Coupes transversales de la région antérieure avec le noyau et de la région postérieure.

FIG. 3 à 6. — *Proteocephalus longicollis* (Proteocephalidea) : Spermatozoïde à 2 axonèmes. Coupes transversales dans la région postérieure (fig. 3) et dans la région antérieure (fig. 4). Coupes longitudinales dans la région postérieure (fig. 5) et dans la région antérieure (fig. 6) montrant l'importance et la localisation du glycogène.

FIG. 7. — *Glavidacris catostomi* (Caryophyllaeidea) : Spermatozoïde à 1 axonème. Distribution du glycogène α et β dans les régions antérieure et postérieure. Coloration au PA-TSC-SP d'après Thiery (1967).

FIG. 8. — *Hymenolepis microstoma* (Cyclophyllidea, Hymenolepididae). Spermatozoïde à 1 axonème. Coupes transversales à différents niveaux.

Abréviations : AX : Axonème — AX₁ : axonème 1 — AX₂ : Axonème 2 — G : Glycogène — Mt : microtubules — N : Noyau.

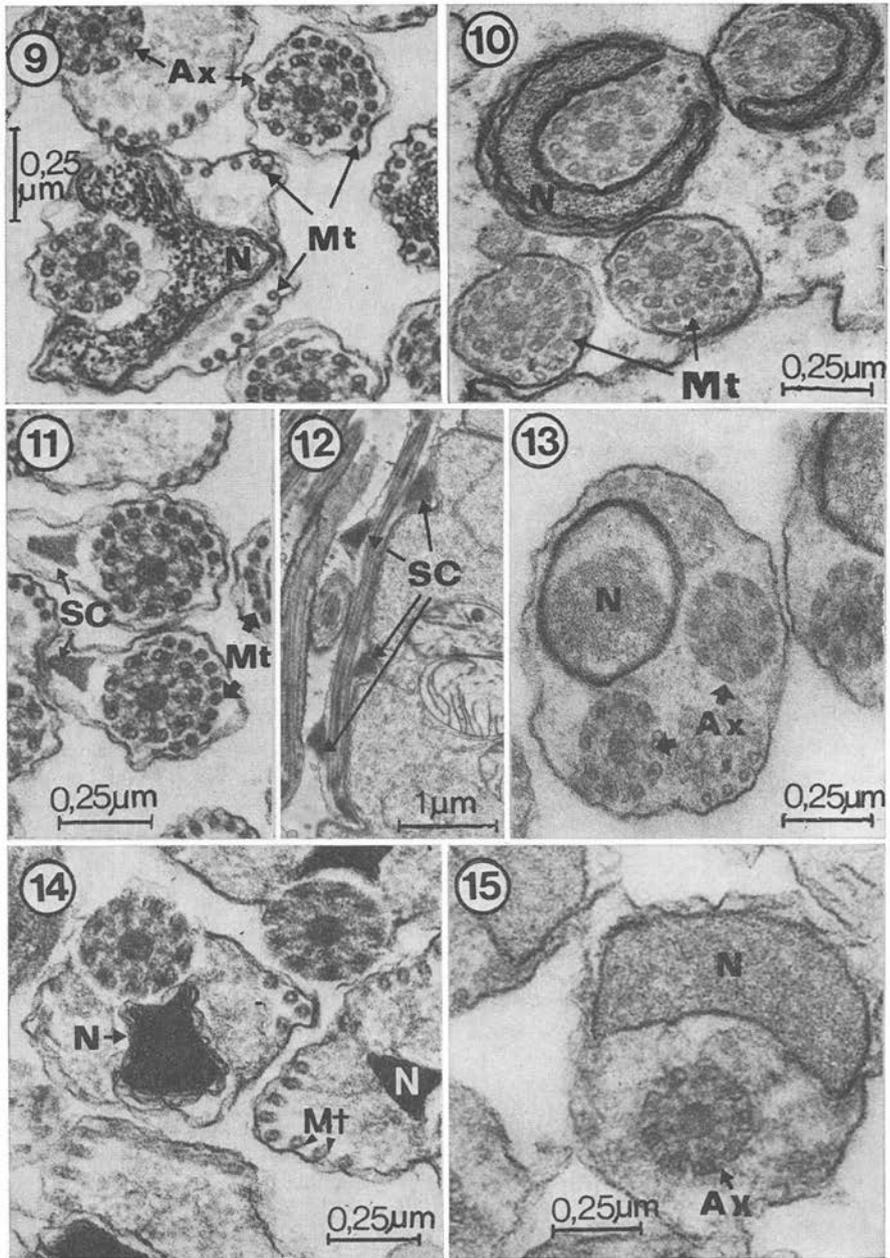


FIG. 9 à 15

Chez les Cestodes de cet ordre, le spermatozoïde est pourvu, à l'extrémité postérieure, d'un corps hélicoïdal formant une crête latérale (fig. 11, 12, 14). Ce corps signalé pour la première fois chez les Onchobothriidae (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975) est aussi présent chez les Phyllobothriidae (Mokhtar-Maamouri, 1979). Cette structure, à pas régulier plus ou moins serré, est enroulée autour de l'axonème et des microtubules à l'extrémité opposée au noyau (fig. 11 et 12).

L'axonème, chez tous les Cestodes étudiés est du type Plathelminthe 9 + « 1 ». Les 9 doublets périphériques sont attachés par des rayons à un cylindre central contenant un élément axial dense. Le cylindre central est formé par deux fibres à course hélicoïdale à pas serré et régulier.

Distinction des 2 types de spermatozoïdes et répartition chez les Cestodes

D'après le nombre d'axonèmes on peut distinguer chez les Cestodes, deux types de spermatozoïdes (fig. 16), l'un à deux axonèmes, l'autre à un axonème.

Le type à deux axonèmes est signalé (fig. 16A) :

— Chez deux Pseudophyllidea *Diphyllobothrium latum* (Bonsdorff et Telkkä, 1965) et *Bothriocephalus clavibothrium* (Swiderski et Mokhtar-Maamouri, sous presse).

— Chez le Tetrarhynchidea *Lacistorhynchus tenuis* (Swiderski, 1976).

— Chez trois Tetraphyllidea Onchobothriidae : *Onchobothrium uncinatum*, *Acanthobothrium filicollis benedenii* (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1975) et *A. filicollis filicollis* (Mokhtar-Maamouri, 1976).

FIG. 9. — *Phyllobothrium gracile* (Tetraphyllidea, Phyllobothriidae) : Spermatozoïde à 1 axonème. Coupes transversales des régions antérieure et postérieure subterminale avec l'axonème et les microtubules rangés en gouttière.

FIG. 10. — *Echeneibothrium beauchampi* (Tetraphyllidea, Phyllobothriidae). Spermatozoïde à 1 axonème. Coupes transversales des régions antérieure et postérieure subterminale.

FIG. 11. — *Phyllobothrium gracile* (Tetraphyllidea, Phyllobothriidae). Spermatozoïde à 1 axonème. Coupes transversales de l'extrémité postérieure avec le corps en crête (SC).

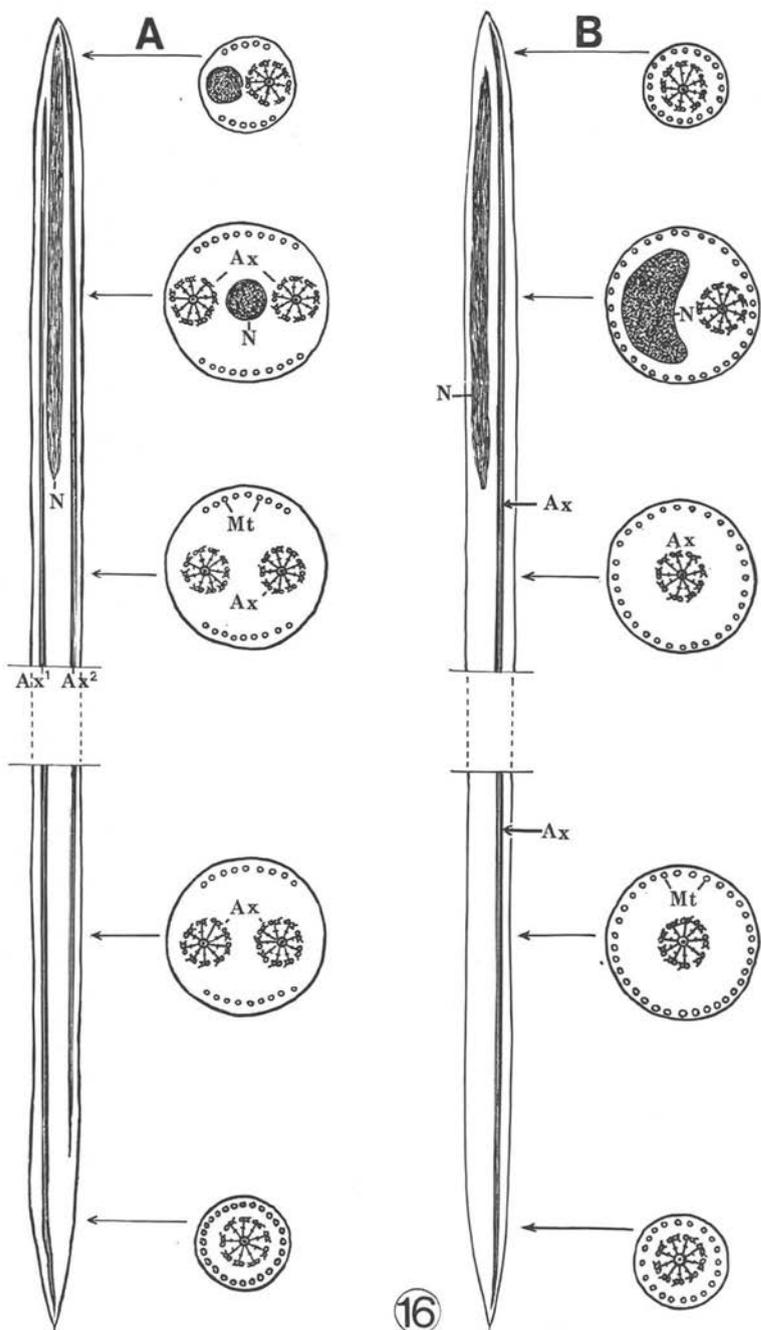
FIG. 12. — *Echeneibothrium beauchampi* (Tetraphyllidea, Phyllobothriidae). Spermatozoïde à 1 axonème. Coupes longitudinales de l'extrémité postérieure avec le corps en crête enroulé en spirale autour de l'axonème.

FIG. 13. — *Acanthobothrium filicollis benedenii* (Tetraphyllidea, Onchobothriidae). Spermatozoïde à 2 axonèmes. Coupes transversales dans la région antérieure.

FIG. 14. — *Echinobothrium affine* (Diphylleidea). Spermatozoïde à 1 axonème. Coupes transversales dans la région antérieure avec le noyau l'axonème et les deux groupes de microtubules corticaux.

FIG. 15. — *Echinobothrium typus* (Diphylleidea). Spermatozoïde à 1 axonème. Coupes transversales dans la région antérieure.

Abréviations : Ax : Axonème — G : Glycogène — Mt : Microtubules — N : Noyau — SC : corps en crête.



16

FIG. 16. — Représentation schématique des deux types de spermatozoïde décrits chez les Cestodes.

Abréviations : A : type Pseudophyllide à 2 axonèmes — B : type Cyclophyllide à 1 axonème.

Abréviations : Ax : Axonème — Mt : Microtubules — N : Noyau.

— Chez un Proteocephalidea : *Proteocephalus longicollis* (Swiderski et Eklun-Natey, 1978).

Le type à un axonème est observé (fig. 16 B) :

— Chez un Caryophyllaeida *Glaridacris catostomi* (Swiderski et Mackiewicz, 1976).

— Chez deux Tetrphyllidea Phyllobothriidae, *Echeneibothrium beauchampi* et *Phyllobothrium gracile* (Mokhtar-Maamouri et Swiderski, 1976 ; Mokhtar-Maamouri, 1979).

— Chez deux Diphyllidea *Echinobothrium affine* et *E. typus* (présent travail, fig. 14 et 15).

— Chez les Cyclophyllidea, il est décrit par divers auteurs dans les 5 familles suivantes :

Hymenolepididae

<i>Hymenolepi nana</i>	Rosario, 1964
<i>Hymenolepis diminuta</i>	Rosario, 1964
	Lumsden, 1965
	Kelsoe, Ubelaker et Allison, 1977
	Robinson et Bogitsh, 1978
<i>Hymenolepis microstoma</i>	Swiderski, 1970

Catenotaeniidae

<i>Catenotaenia pusilla</i>	Swiderski, 1970
-----------------------------	-----------------

Taeniidae

<i>Taenia hydatigena</i>	Fatherston, 1971
<i>Echinococcus granulosus</i>	Morseth, 1969

Anoplocephalidae

<i>Moniezia expansa</i>	Swiderski, 1968
-------------------------	-----------------

Davaineidae

<i>Inermicapsifer madagascariensis</i>	Swiderski, 1970
--	-----------------

Mokhtar-Maamouri (1979) a prouvé que chez les Tetrephyllidea Phyllobothriidae il se forme, lors de la spermiogénèse, deux corps basaux initiaux des axonèmes, mais un seul se développe. Le type ancestral à 2 axonèmes apparaît donc très brièvement au début de la différenciation. Le type à 1 axonème résulte, chez ces cestodes, de l'avortement précoce de l'un d'entre eux.

Il serait intéressant de savoir si le type à un axonème décrit chez les Caryophyllaeidea, Diphyllidea et surtout Cyclophyllidea dérive d'un processus identique. Nos recherches actuelles essayent d'élucider cette question.

Relations phylétiques

Euzet en 1974 a proposé une évolution diphylétique des Cestodes basée sur l'anatomie du complexe génital, l'embryologie et le déroulement du cycle évolutif. Ce schéma ressemble dans ses grandes lignes à celui établi en 1973 par Freeman d'après le développement post-embryonnaire.

Chez les Cestodes, il existerait, à partir d'une souche hypothétique commune, deux lignées évolutives distinctes :

— Une branche (A) regroupe les Tetrarhynchidea, les Haplobothriidea et les Pseudophyllidea. Chez ces Cestodes, un nombre assez élevé de cellules vitellines entourent le zygote dans l'ootype, la coque épaisse est le plus souvent operculée, l'oncosphère est entourée par un embryophore cilié. Les œufs terminent leur développement dans le milieu extérieur.

— Une autre branche (B) comprend les Tetrephyllidea, les Proteocephalidea, les Cyclophyllidea et à laquelle on rattache les Diphyllidea et les Tetrabothriidea. Les représentants de cet ordre sont caractérisés par un petit nombre de cellules vitellines qui accompagnent le zygote dans l'ootype, par une coque mince, une oncosphère entourée par un embryophore non cilié, des œufs en général pondus embryonnés.

La répartition des ordres de Cestodes d'après le type de spermatozoïde ne correspond pas exactement à ce schéma. Cependant, on peut voir que dans la branche A (*fig. 17 A et 18 A*) les Tetrarhynchidea et les Pseudophyllidea ont un spermatozoïde à 2 axonèmes.

La présence d'un spermatozoïde à 1 axonème chez les Caryophyllaeidea confirme la position très particulière que Mackiewicz (1972) attribue à cet ordre parmi les Cestodes.

La question des Haplobothriidea reste posée car le type de spermatozoïde n'est pas encore connu.

La branche B est hétérogène car selon l'ordre et même la famille on y rencontre des spermatozoïdes à deux ou à un axonème. En considérant ce critère on peut envisager 2 possibilités :

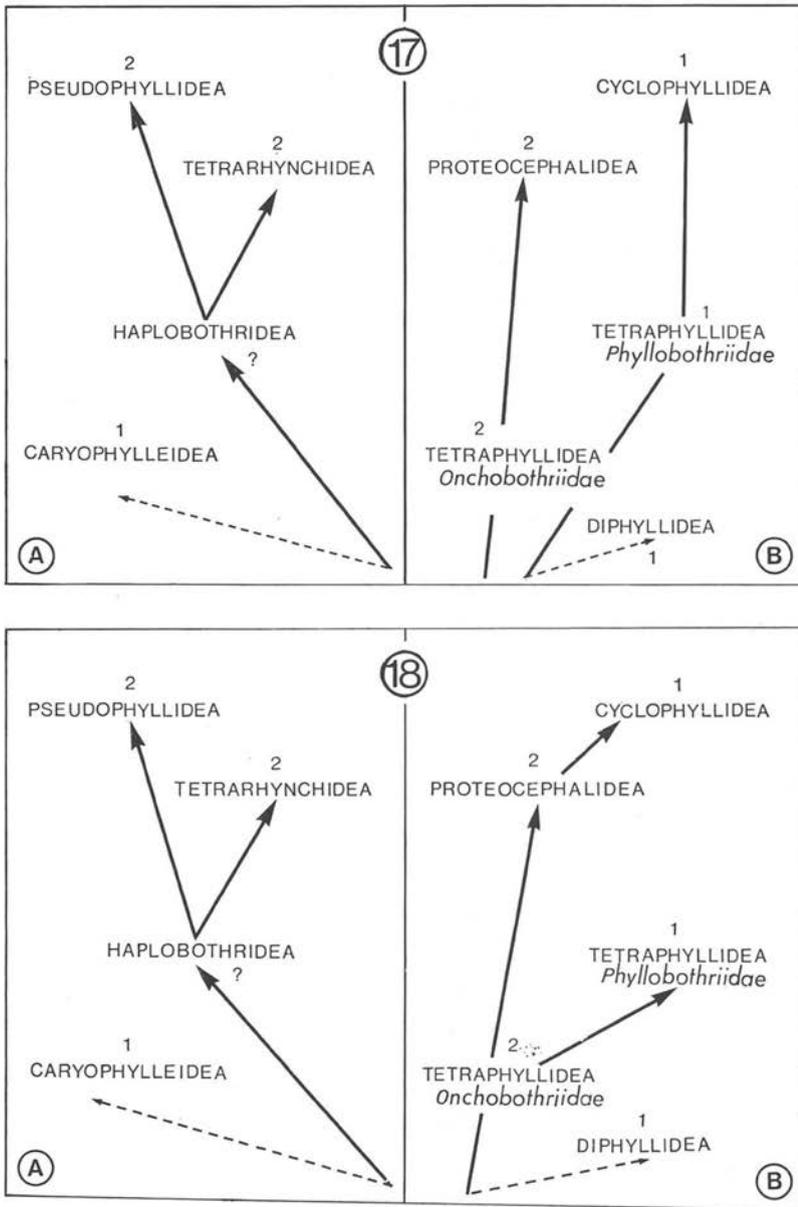


Fig. 17 et 18 — Relations phylogénétiques entre les différents ordres de Cestodes (branche A et B). Nouvelles hypothèses basées sur l'ultrastructure du spermatozoïde.

1) Il existe dans la branche B, dès le départ, 2 rameaux (*fig. 17 B*). L'un comprend les Tetrphyllidea Onchobothriidae de Sélaciens et les Proteocephalidea de Poissons et de Reptiles qui ont un spermatozoïde à 2 axonèmes. Sur l'autre, se placent les Tetrphyllidea Phyllobothriidae de Sélaciens et les Cyclophyllidea de Vertébrés terrestres, à spermatozoïde à 1 axonème.

Les Diphylleidea de Sélaciens seraient dans ce rameau sans que l'on puisse leur assigner une place précise.

2) Il n'existe qu'une branche B (*fig. 18 B*) où l'on place les Cestodes qui ont un spermatozoïde à deux axonèmes : Tetrphyllidea Onchobothriidae et Proteocephalidea.

A partir de cette branche seraient sortis, à diverses périodes, des rameaux où les espèces ont un spermatozoïde à 1 axonème : Diphylleidea, Tetrphyllidea Phyllobothriidae et enfin Cyclophyllidea.

Conclusion

Les résultats des recherches sur la spermatogénèse et en particulier sur l'ultrastructure du spermatozoïde, que nous avons tenté de résumer dans ce travail, ne permettent pas encore d'avoir une idée plus précise de la phylogénèse de la classe. L'ultrastructure du spermatozoïde de nombreux ordres et même de familles, reste à découvrir.

Dans ces conditions, l'incidence de ces études sur nos conceptions de la phylogénèse des Cestodes, ne peut être considérée que comme une hypothèse en particulier dans les rapports possibles entre Tetrphyllidea, Proteocephalidea et Cyclophyllidea. Nous espérons que les recherches en cours permettront de préciser les idées que nous venons de présenter.

BIBLIOGRAPHIE

- BACCETTI B., DALLAI R. : The spermatozoon of arthropoda. XXVII. Uncommon axoneme patterns in different species of cecidomyid flies. *J. Ultrastruct. Res.*, 1976, 55, 50-69.
- BONSDORFF C. H. VON, TELKKA A. : The spermatozoon flagella in *Diphyllobothrium latum* (fish tapeworm). *Z. Zellforsch.* 1965, 66, 643-648.
- BURTON P. R. : Fine structure of the reproductive system of a frog lung fluke. The spermatozoon and its differentiation. *J. Parasitol.*, 1972, 58, 68-83.
- EUZET L. : Essai sur la phylogénèse des Cestodes à la lumière de faits nouveaux. *Proc. 3rd Int. Congr. Parasitol.*, Munich, 1974, 1, sect. B., 378-379.
- FEATHERSTON D. W. : *Taenia hydatigena* : III. Light and electron microscope study of spermatogenesis. *Z. Parasitkde*, 1971, 37, 148-168.
- FREEMAN R. S. : Ontogeny of Cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics. *Adv Parasitol.*, 1973, 11, 481-557.
- HALTON D. W., HARDCASTLE A. : Spermatogenesis in monogenean *Diclidophora merlangi*. *Int. J. Parasitol.*, 1976, 6, 43-53.

- HENDELBERG J. : Paired flagella and nucleus migration in the spermiogenesis of *Dicrocoelium* and *Fasciola* (Digenea, Trematoda). *Zoll. Bidr. Uppsala*, 1962, 35, 569-587.
- HENDELBERG J. : Functional aspects of flatworm sperm morphology. In Afzelius, B (edit.) : The functional anatomy of the spermatozoon. Wenner-Gren Center Internat. Symposium Series, Pergamon Press Ltd, Oxford, 1974, pp. 299-309.
- KELSOE G. H., UBELAKER J. E., ALLISON V. F. : The fine structure of spermatogenesis in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) with a description of the mature spermatozoon. *Z. Parasitkde.*, 1977, 54, 175-187.
- LUMSDEN R. D. : Microtubules in the peripheral cytoplasm of cestode spermatozoa. *J. Parasitol.*, 1965, 51, 929-931.
- MACKIEWICZ J. S. : Caryophyllidea (Cestoidea) : A review. *Expl. Parasitol.*, 1972, 31, 417-512.
- MOKHTAR-MAAMOURI F. : Étude ultrastructurale de la gamétogénèse et des premiers stades du développement de deux Cestodes Tetracyphylleida. *Thèse. U.S.T.L. Montpellier*, 1976, 224 p.
- MOKHTAR-MAAMOURI F. : Étude en microscopie électronique de la spermiogénèse et du spermatozoïde de *Phyllobothrium gracile* Weld, 1955 (Cestoda, Tetracyphylleida, Phyllobothriidae). *Z. Parasitenk.*, 1979, 59, 245-258.
- MOKHTAR-MAAMOURI F., SWIDERSKI Z. : Étude en microscopie électronique de la spermatogénèse de deux Cestodes *Acanthobothrium filicollis benedenii* Loennberg, 1889 et *Onchobothrium uncinatum* (Rud., 1819) (Tetracyphylleida, Onchobothriidae). *Z. Parasitkde.*, 1975, 47, 269-281.
- MOKHTAR-MAAMOURI F., SWIDERSKI Z. : Ultrastructure du spermatozoïde d'un Cestode Tetracyphylleida Phyllobothriidae, *Echeneibothrium beauchampi*, 1959. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1976, 51, 673-674.
- MORSETH D. J. : Sperm tail fine structure of *Echinococcus granulosus* and *Dicrocoelium dentriticum*. *Expl. Parasitol.*, 1969, 24, 47-53.
- REES F. G. : The ultrastructure of the spermatozoon and spermiogenesis in *Cryptocotyle lingua* (Digenea : Heterophyidae). *Int. J. Parasitol.*, 1979, 9, 405-419.
- ROBINSON J. M., BOGITSH B. J. : A morphological and cytochemical study of sperm development in *Hymenolepis diminuta*. *Z. Parasitkde.*, 1978, 56, 81-92.
- ROSARIO B. : An electron microscope study of spermatogenesis in Cestodes. *J. Ultrastruct. Res.*, 1964, 11, 412-427.
- RYBICKA K. : Embryogenesis in cestodes. *Adv. Parasitol.*, 1966, 4, 107-186.
- SWIDERSKI Z. : The fine structure of the spermatozoon of sheep tapeworm, *Moniezia expansa* (Rud., 1810) (Cyclophylleida, Anoplocephalidae). *Zool. Polon.*, 1968, 18, 475-486.
- SWIDERSKI Z. : An electron microscope study of spermatogenesis in cyclophylleidean cestodes with emphasis on the comparison of fine structure of mature spermatozoa. *J. Parasitol.*, 1970, 56, 337-338.
- SWIDERSKI Z. : Fine structure of the spermatozoon of *Lacistorhynchus tenuis* (Cestoda, Trypanorhyncha). *Proc. 6th Europ. Congr. Electr. Microsc.*, Jerusalem, 1976, 2, 309-310.
- SWIDERSKI Z., EKLUNATEY R. D. : Fine structure of the spermatozoon of *Proteocephalus longicollis* (Cestoda, Proteocephalidae). *Proc. 9th Int. Congr. Electr. Microsc.*, Toronto, 1978, 2, 572-573.
- SWIDERSKI Z., MACKIEWICZ J. S. : Fine structure of the spermatozoon of *Glaridacris catostomi* (Cestoidea, Caryophyllleida). *Proc. 6th Europ. Congr. Electr. Microsc.*, Jerusalem, 1976, 2, 307-308.
- SWIDERSKI Z., MOKHTAR-MAAMOURI F. : Étude de la spermatogénèse de *Bothriocephalus clavibothrium* Ariola, 1899 (Cestoda : Pseudophyllleida). *Arch. Inst. Pasteur, Tunis* (sous presse).
- TUZET O., KTARI M. H. : La spermiogénèse et la structure du spermatozoïde de *Microcotyle mormyri* Lorenz, 1878 (Monogenea). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1971a, 272, 2702-2705.
- TUZET O., KTARI M. H. : Recherches sur l'ultrastructure du spermatozoïde de quelques Monogènes. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 1971b, 96, 535-540.