Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band: 109 (1986)

Artikel: Histologie et ultrastructure de l'intestin antérieur et des cellules périproventriculaires de l'intestin moyen de femelles Ornithodorus moubata Murray sensu stricto Walton, en relation avec le cycle digestif

Autor: Grandjean, Olivier

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89253

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

INSTITUT DE ZOOLOGIE, UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

HISTOLOGIE ET ULTRASTRUCTURE DE L'INTESTIN ANTÉRIEUR ET DES CELLULES PÉRIPROVENTRICULAIRES DE L'INTESTIN MOYEN DE FEMELLES *ORNITHODORUS MOUBATA* MURRAY *SENSU STRICTO* WALTON, EN RELATION AVEC LE CYCLE DIGESTIF

par

OLIVIER GRANDJEAN*

AVEC 34 FIGURES

1. INTRODUCTION

Dans le cadre d'une étude sur la digestion du sang chez *Ornithodorus moubata* (GRANDJEAN 1983, 1984), l'anatomie de l'intestin a été décrite (GRANDJEAN et AESCHLIMANN 1973). L'intestin antérieur comprend l'œsophage et la valve proventriculaire. Des cellules particulières, nommées ici périproventriculaires, entourent immédiatement la valve; elles appartiennent déjà à l'intestin moyen.

A notre connaissance, l'ultrastructure de l'intestin antérieur n'a pas encore été étudiée chez les Tiques, voire chez les Chélicérates. On n'a pas non plus fait de recherches, au niveau de l'intestin antérieur, sur les modifications cellulaires liées au cycle digestif.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Tiques: Les intestins antérieurs ont été prélevés sur des femelles adultes d'une souche d'*O. moubata* Murray *sensu stricto* Walton 1962 (GRANDJEAN 1983, 1984), à différents intervalles après le repas sanguin (2 Tiques par stade mentionné dans les figures 32, 33 et 34).

* La présente publication fait partie de la thèse de doctorat présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel (Suisse) et a bénéficié du soutien du Fonds national pour la recherche scientifique (FNRS, requête 3.9160/72).

La microscopie électronique à transmission (MET) : Pour les détails de préparation (fixation avec du dialdéhyde glutarique et du tétroxyde d'osmium, inclusion dans une résine époxy: voir GRANDJEAN 1984). Nous remercions Olivier Peter de son matériel, préparé de même et aimablement mis à notre disposition.

L'histologie : Les intestins sont fixés et inclus comme pour la MET; les coupes, épaisses d'un micromètre, sont colorées avec du bleu de toluidine (6 parts à 1% + 3 parts de carbonate de sodium à 2,5% + 1 part d'éthanol à 70%).

3. RÉSULTATS

3.1. *Le pharynx*

Nos observations histologiques du pharynx d'*O. moubata* correspondent aux résultats antérieurs publiés sur *Ornithodorus* (TRUE 1932, SEN 1935, BERTRAM 1939, SONENSHINE et GREGSON 1970; voir aussi SNODGRASS 1948). L'ultrastructure du pharynx n'a pas été étudiée ici.

3.2. *L'œsophage*

Reliant le pharynx à l'intestin moyen, l'œsophage passe à travers la masse du synganglion (EICHENBERGER 1970 et fig. 1, 5, 9: C). A l'extrémité de l'œsophage — qui se termine par la valve proventriculaire — se trouvent les cellules périproventriculaires de l'intestin moyen (voir 3.3.).

a) *Histologie:* L'épithélium de l'œsophage est formé d'une couche simple de cellules épithéliales. Du côté de la lumière de l'œsophage, les cellules sont recouvertes d'une cuticule de chitine (fig. 1: flèche). A la base de l'épithélium se trouvent des cellules musculaires et nerveuses (fig. 5: M et N), le tout étant entouré d'une couche triple (fig. 5: flèche) qui correspond à l'«organ investment layer» décrit dans l'intestin moyen d'insectes hématophages (RICHARDS 1975).

b) *Ultrastructure:* Au niveau du synganglion, l'épithélium forme des replis qui donnent à l'œsophage une forme «en étoile» sur les coupes longitudinales (fig. 10, 31). Les cellules épithéliales, peu épaisses, sont entourées de cellules musculaires et nerveuses (fig. 9). La membrane cellulaire forme de nombreux replis dans la partie basale des cellules (fig. 9, 10: f). Différents types de jonctions cellulaires existent: des *zonulae continuae*, des desmosomes septés (fig. 11: flèches) et, dans la partie apicale, des *zonulae adhaerentes* (fig. 11: za, comme dans les cellules de l'intestin moyen, GRANDJEAN 1984); la présence de «gap junctions» reste à démontrer.

Dans la partie apicale, la membrane cellulaire plissée (fig. 6, 7, 11: af) entoure le cytoplasme qui forme des expansions (fig. 10, 11, 12: e) dans la cuticule (cu). Cette dernière est formée d'une épicuticule externe, fortement opaque aux électrons (fig. 11: ec), et d'une épicuticule interne qui contient des éléments fibrillaires (fig. 2, 4, 6, 11: *; WEIS-FOGH 1970 a trouvé des structures comparables chez des insectes); l'épicuticule interne

n'est pas nettement séparée de la procuticule (cu); on retrouve les éléments fibrillaires dans cette dernière, ainsi que des plages homogènes et faiblement opaques aux électrons (fig. 11: d).

Dans les cellules épithéliales de l'œsophage, on peut observer des inclusions de réserves avec un contenu lipidique (fig. 10: flèche) ou de glycogène (fig. 11: gl). Les organites tels que le réticulum endoplasmique granulé (REG) et les dictyosomes n'apparaissent qu'à certaines phases de l'activité cellulaire (voir plus bas). Les microtubules sont fréquents (fig. 4, 7, 8). A proximité de la valve proventriculaire, les cellules sont plus allongées et plus nombreuses, donnant l'image d'un épithélium pseudostratifié (fig. 12).

c) *Modifications liées au cycle digestif* (fig. 32): 3 à 8 jours après un repas sanguin, la différenciation des cellules de l'œsophage est remarquable; elle touche notamment le développement du réticulum endoplasmique granulé (fig. 7, 8) et des dictyosomes (fig. 4, 7, 8). Ces derniers forment des vésicules lisses (fig. 8: * en bas) qui paraissent identiques aux vésicules apicales; celles-ci sont continues avec la procuticule (* en haut). Les cellules hautement organisées contiennent de nombreux microtubules.

Quelques jours plus tard, on trouve de grandes inclusions de glycogène (fig. 12). La masse du cytoplasme des cellules de l'œsophage augmente, ce qui est particulièrement visible par rapport à la position des replis de la membrane apicale (fig. 4, 6: af). La masse cuticulaire, fortement distendue lors de l'absorption du repas sanguin, s'épaissit fortement dans les jours qui suivent (comparer fig. 3 et 1; fig. 32); plus tard, son épaisseur diminue, alors que la taille des cellules augmente (fig. 5).

Alors que nous n'avons pas d'explication du premier mécanisme, nous pensons pour le second que les vésicules lisses produites par les dictyosomes pourraient participer à la digestion de la cuticule (sans toucher l'épicuticule; ce phénomène est connu chez les insectes, WIGGLESWORTH 1971). 5 à 12 jours après le repas sanguin, la masse cuticulaire est fortement réduite (fig. 5, 11); plus tard, elle augmente à nouveau (fig. 2: Tique à jeun).

3.3. *La valve proventriculaire*

a) *Histologie:* La valve proventriculaire fait saillie dans la lumière intestinale (fig. 13); elle est composée de cellules cylindriques allongées (fig. 14, 31). On trouve des éléments musculaires à leur base, qui semblent servir de sphincter (fig. 14: M). Une triple paroi (fig. 3, 14: SW, 3 flèches) forme la limite avec le sinus sanguin (ROSHDY et *al.* 1973), entre le synganglion et l'œsophage. Les cellules nerveuses trouvées ici (fig. 31: N) correspondent, par leur localisation, à l'organe neurohémal (ROSHDY et *al.* 1973, PETER, communication personnelle).

b) *Ultrastructure:* Les cellules cylindriques de la valve proventriculaire ne paraissent pas fondamentalement différentes des cellules épithéliales de l'œsophage décrites ci-dessus. La membrane cellulaire est fortement plissée dans la partie basale (fig. 21), où les mitochondries sont nombreuses

(fig. 20). Les jonctions intercellulaires correspondent à celles des cellules épithéliales de l'œsophage (fig. 23: sd) et les microtubules se voient fréquemment (mt). Le niveau de développement du réticulum endoplasmique réticulé et la présence de vacuoles claires (fig. 15: v) dépendent du degré d'organisation de la cellule (voir plus bas). On peut voir quelques inclusions lipidiques (fig. 20: Li) et du glycogène (flèches). La plupart des cellules contient encore un autre type d'inclusion, entouré d'une membrane: des grains fortement opaques aux électrons baignent dans une matrice finement granulée et moyennement opaque aux électrons (fig. 19, 20: db). La partie apicale de la membrane cellulaire latérale est généralement fortement plissée (fig. 15-18, 22, 23: cm); la zone des plis apicaux (af) correspond à celle qui a été décrite pour les cellules de l'œsophage.

Des expansions protubérantes de cytoplasme (e) font saillie dans la masse cuticulaire, ce qui se voit même au niveau de l'histologie (fig. 14). La cuticule est plus épaisse qu'au niveau de l'œsophage, mais possède la même structure, y compris les inclusions modérément opaques aux électrons (fig. 24: d, voir plus bas).

c) *Modifications liées au cycle digestif* (fig. 33): Dans les cellules du proventricule, les modifications cellulaires ne sont pas aussi importantes que dans les cellules du reste de l'œsophage. D'autres observations sont pourtant encore nécessaires.

Chez les Tiques à jeun, la masse cuticulaire est épaisse et, seules, quelques rares expansions cytoplasmiques, peu épaisses, dépassent le niveau des replis apicaux de la membrane cellulaire (fig. 15). Des vacuoles subapicales, au contenu clair (v), parfois continues avec la procuticule (cu), sont nombreuses. Après un repas sanguin, d'autres vacuoles claires apparaissent et restent cinq jours environ. Leur nombre diminue ensuite, tandis que les expansions cytoplasmiques pénètrent dans la cuticule, dépassant le niveau des replis apicaux de la membrane cellulaire (fig. 16, 17, 22). Trois semaines après le repas sanguin, les expansions cytoplasmiques diminuent, alors que des vacuoles apicales claires apparaissent (fig. 18). Les plages homogènes de la cuticule (fig. 24: d) sont présentes en grand nombre, entre 5 et 22 jours après le repas sanguin, soit pendant la période qui correspond à la phase rapide de la digestion (GRANDJEAN 1983).

3.4. *Les cellules périproventriculaires*

a) *Histologie:* Autour de la valve proventriculaire, la dizaine de cellules les plus proches diffèrent des autres cellules de l'intestin moyen; comme celles-ci, elles ont un noyau plus grand que celui des cellules de l'intestin antérieur (fig. 25); par contre, elles ne participent pas à la digestion. En outre, elles sont remplies de grains opaques aux électrons, qui ne sont pas de l'hématine (voir GRANDJEAN 1984), et leur lame basale est fine, contrairement à celle des cellules de l'intestin moyen (GRANDJEAN 1984, voir plus bas).

b) *Ultrastructure:* A la limite entre la valve proventriculaire et les cellules périproventriculaires, la couche apicale de chitine disparaît

(fig. 28: flèche). A son extrémité, la cuticule forme de nombreux replis; à ce niveau, elle est essentiellement composée d'épicuticule.

La membrane basale des cellules périproventriculaires est fine (fig. 29: bl), comparable à celle de l'intestin antérieur (fig. 12: bl) et non à celle, plus épaisse, de l'intestin moyen (fig. 29: BL). Cette dernière est reliée directement à la paroi du sinus sanguin (fig. 25, 29: *; fig. 31). Une analyse plus poussée des cellules périproventriculaires est encore nécessaire. Notre étude préliminaire révèle un réticulum endoplasmique granulé fortement développé (fig. 27: R), des dictyosomes avec des vésicules faiblement opaques aux électrons (fig. 30: *) et des corps denses très opaques (fig. 28: db).

c) *Modifications liées au cycle digestif* (fig. 34): Les cellules périproventriculaires sont approximativement cubiques chez les Tiques à jeun et ne changent guère de forme au moment de l'absorption du repas sanguin. Quelques jours après celui-ci, elles commencent à pousser et deviennent cylindriques, en forme de colonnes (fig. 25). Plus tard, leur partie médiane s'étrangle jusqu'à ce que la partie apicale se détache dans la lumière intestinale (fig. 26: flèche).

4. DISCUSSION

4.1. *Intestin antérieur (œsophage et valve proventriculaire)*

Les plis apicaux de la membrane cellulaire en contact avec la procuticule, décrits ici, sont comparables à ceux que l'on trouve dans l'intestin postérieur d'*Aedes aegypti* (TONGU et *al.* 1969). Chez cette dernière espèce, les diverticules de l'intestin antérieur présentent les mêmes types de jonctions intercellulaires que ceux que nous avons observés (HECKER et BLEIKER 1972). Contrairement à ce qui est décrit pour les insectes (SMITH 1970), nous avons trouvé chez *O. moubata* de nombreux replis de la membrane cellulaire basale. Nous ne pouvons toutefois pas déterminer si ces structures remplissent des fonctions de transport ou si elles permettent de répondre à de fortes extensions mécaniques. L'absorption de matériel contenu dans la lumière de l'intestin antérieur (d'ailleurs généralement vide) n'a pas été observée: les cellules ne participent pas à la digestion (contrairement aux insectes: TREHERNE 1967). Néanmoins, les activités des cellules de l'intestin antérieur subissent des modifications bien définies, au cours du cycle digestif. Les causes et les mécanismes de ces changements méritent d'être étudiés plus en détail.

Du point de vue histologique, la valve proventriculaire est semblable à celle des insectes (HOOGSTRAAL 1956, MOLOO et KUTUZA 1970). Son rôle semble être limité à celui d'une barrière qui empêche le contenu de l'intestin moyen de s'échapper à travers l'œsophage. On sait par contre que, chez des insectes, elle sert plutôt à régler l'admission de nourriture dans l'intestin moyen (BERRIDGE 1970). Cette fonction n'existe pas chez les Tiques, car leur intestin antérieur n'a pas de rôle de stockage de la nourriture.

La présente étude a démontré l'existence de muscles de type sphincter, à la base de la valve proventriculaire; ceux-ci n'avaient pas été trouvé par GUIRGUIS (1971) chez *Argas*. La limite de la couche de cuticule apicale de l'intestin antérieur, que SONENSHINE et GREGSON (1970) n'avaient pas pu démontrer, a été mise en évidence.

4.2. *Cellules périproventriculaires*

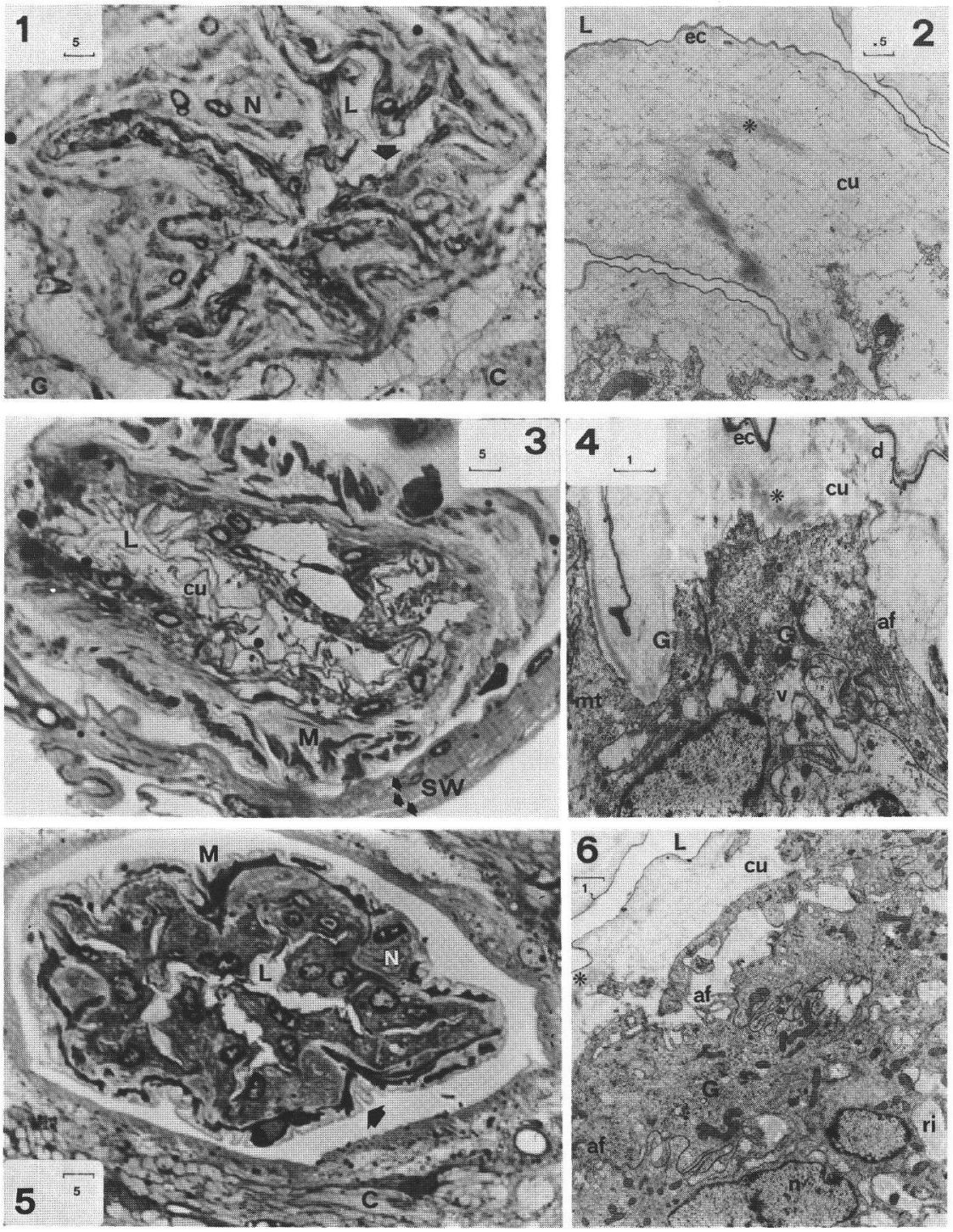
Par leur localisation, les cellules périproventriculaires d'*O. moubata* correspondent aux «cellules sécrétrices» de la «cardia» des Ixodides (ROESLER 1942, SCHULZE 1942) ou des Argasides (BALASHOV 1961). A l'intérieur de telles cellules, on a aussi trouvé des granulations pigmentées chez *Rhipicephalus sanguineus* (STELLA 1942). La fonction exacte de ces cellules reste à déterminer. Quoique non systématique, la présence de vésicules golgiennes faiblement opaques aux électrons (fig. 30) suggérerait une activité cellulaire comparable à celle de cellules intestinales de certaines Tiques, liée à la production de matériel acellulaire (GRANDJEAN 1984).

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES

af («apical folds») = replis apicaux de la membrane cellulaire, bl («basal lamina») = lame basale (intestin antérieur et cellules périproventriculaires), cm («cell membrane») = replis de la membrane cellulaire latérale, cu = procuticule, d («dots») = plages homogènes dans la cuticule, db («dense bodies») = corps denses, e = expansions du cytoplasme dans la cuticule, f («folds») = replis de la membrane cellulaire basale, gl = glycogène, m = mitochondries, mt = microtubules, mv = microvillosités, n = noyau, ri («reserve inclusions») = inclusions de réserves, sd («septate desmosomes») = desmosomes septés, v = vacuoles claires, za = *zonula adhaerens*.

BL («basal lamina») = lame basale (intestin moyen), C = masse cérébrale du synganglion, G = dictyosome (appareil de Golgi), L = lumière (intestin antérieur), Li = inclusions lipidiques, M = cellules musculaires, MC («midgut cells») = cellules de l'intestin moyen, ML («midgut lumen») = lumière de l'intestin moyen, N = cellules nerveuses, OE = œsophage, PC («proventricular cells») = cellules proventriculaires, R = réticulum endoplasmique granulé, SW («sinus wall») = parois du sinus sanguin, T = cellules trachéolaires.

Les chiffres sur les échelles correspondent à des micromètres (1 μm = 10^{-6} m).



Œsophage

Fig. 1, 3, 5. Coupes histologiques: fig. 1 femelle à jeun (flèche = couche cuticulaire), fig. 3 un jour après le repas sanguin (flèches: triple paroi du sinus sanguin), fig. 5 cinq jours après le repas sanguin (flèche = couche de l'«organ investment layer»).

Fig. 2, 4, 6. Micrographies électroniques de la partie apicale des cellules: fig. 2 à jeun, fig. 4 trois jours, fig. 6 cinq jours après le repas sanguin (* = matériel fibrillaire).

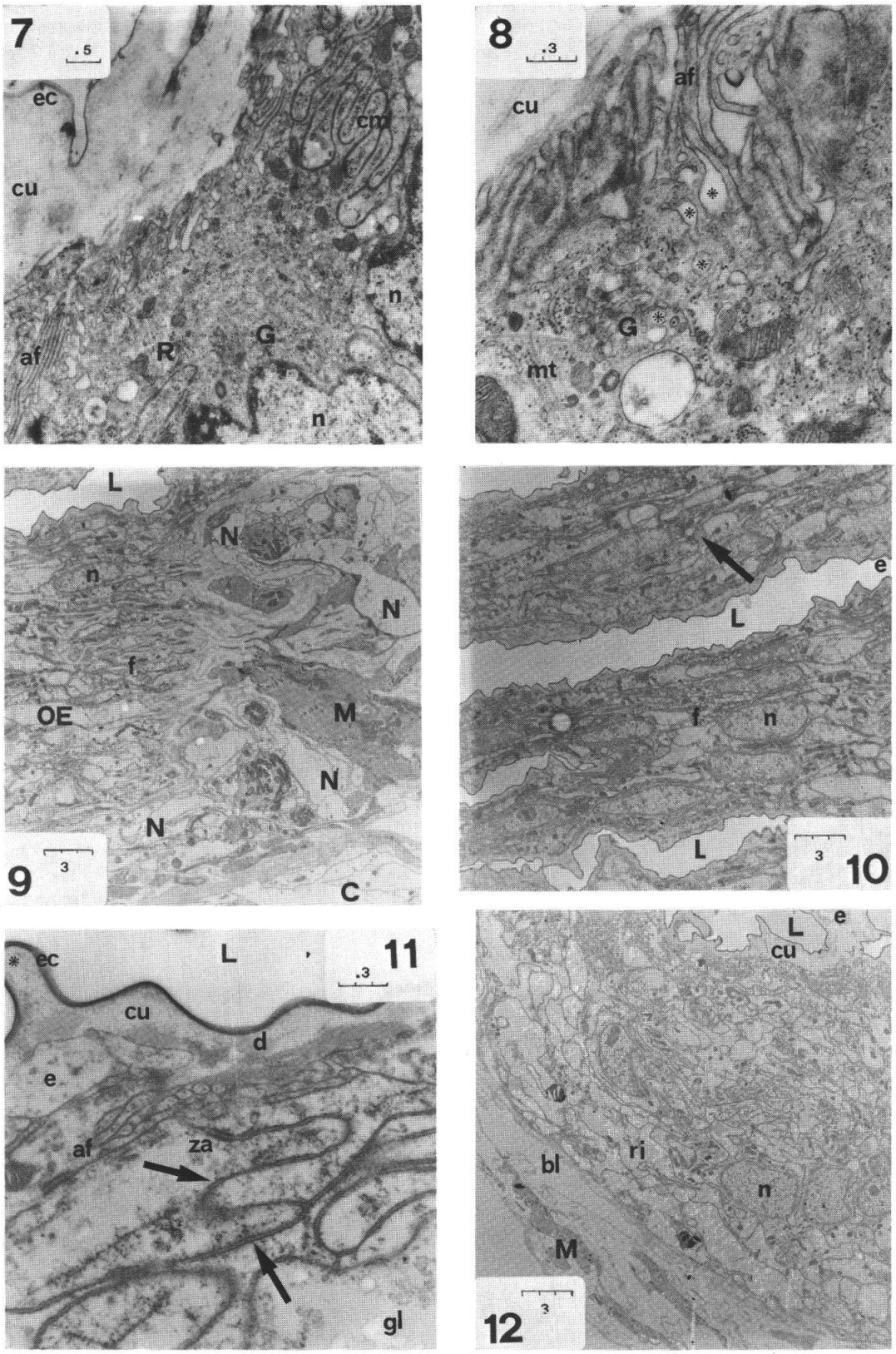
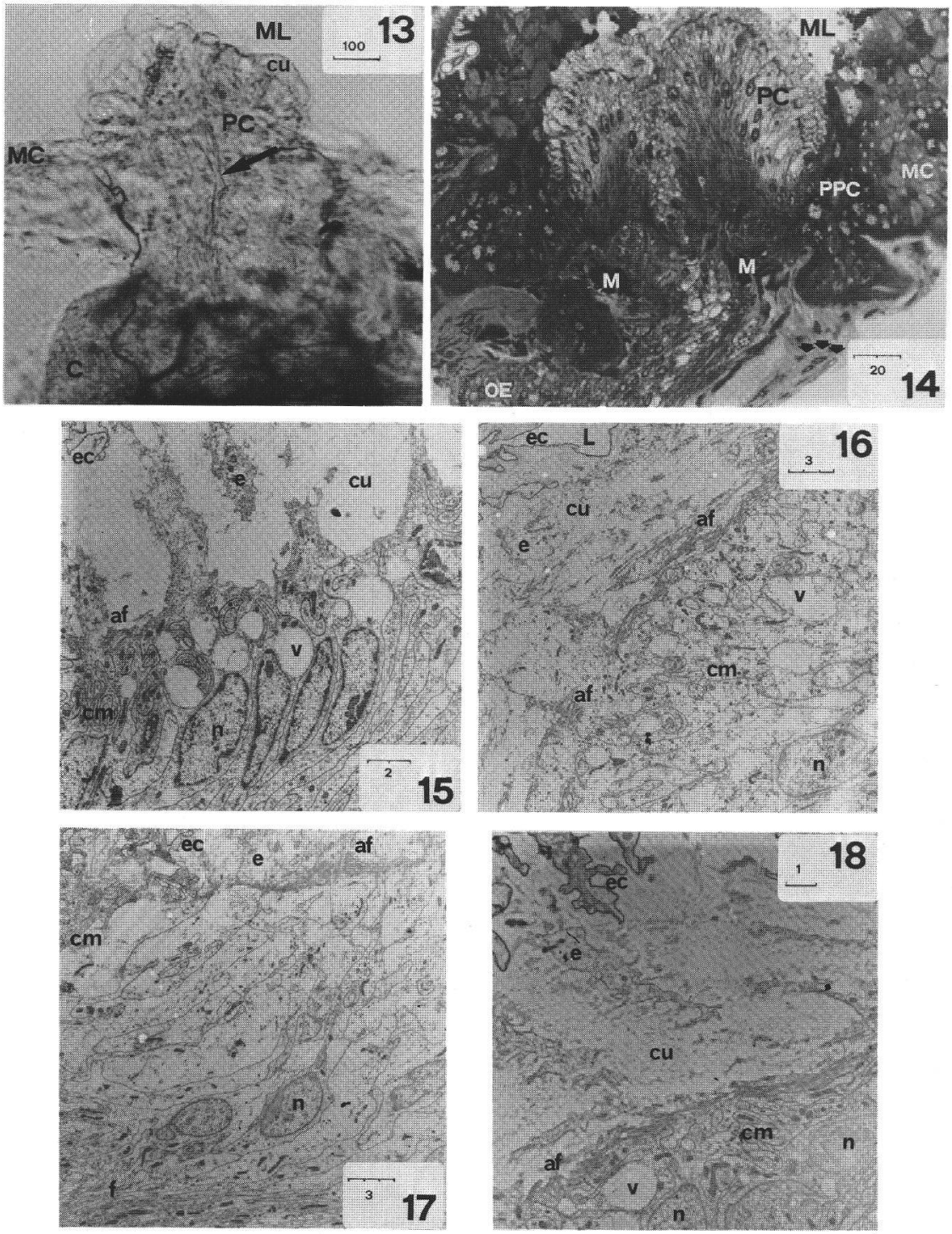


Fig. 7-12. Micrographies électroniques: fig. 7 partie apicale (cinq jours après le repas sanguin), fig. 8 détail (comme en fig. 7; * en haut = vésicules claires en contact avec la procuticule, * en bas = vésicules de Golgi), fig. 9-11 replis «en étoile» de l'œsophage au niveau du synganglion, voir fig. 31, permettant une succion? (flèche de la fig. 10 = vacuole lipidique, flèches de la fig. 11 = desmosomes septés, * (fig. 11) = matériel fibrillaire de l'épicuticule interne), fig. 12 cellules plus allongées, proches de la valve proventriculaire.



Valve proventriculaire

Fig. 13. Préparation «in toto» (flèche = lumière de l'intestin moyen), fig. 14 coupe histologique (flèches = triple couche du sinus sanguin).

Fig. 15-18. Micrographies électroniques de la cuticule et de la partie apicale des cellules proventriculaires: fig. 15 à jeun, fig. 16 douze jours (face à la lumière de l'intestin antérieur), fig. 17 douze jours (face à la lumière de l'intestin moyen), fig. 18 vingt-deux jours après le repas sanguin.

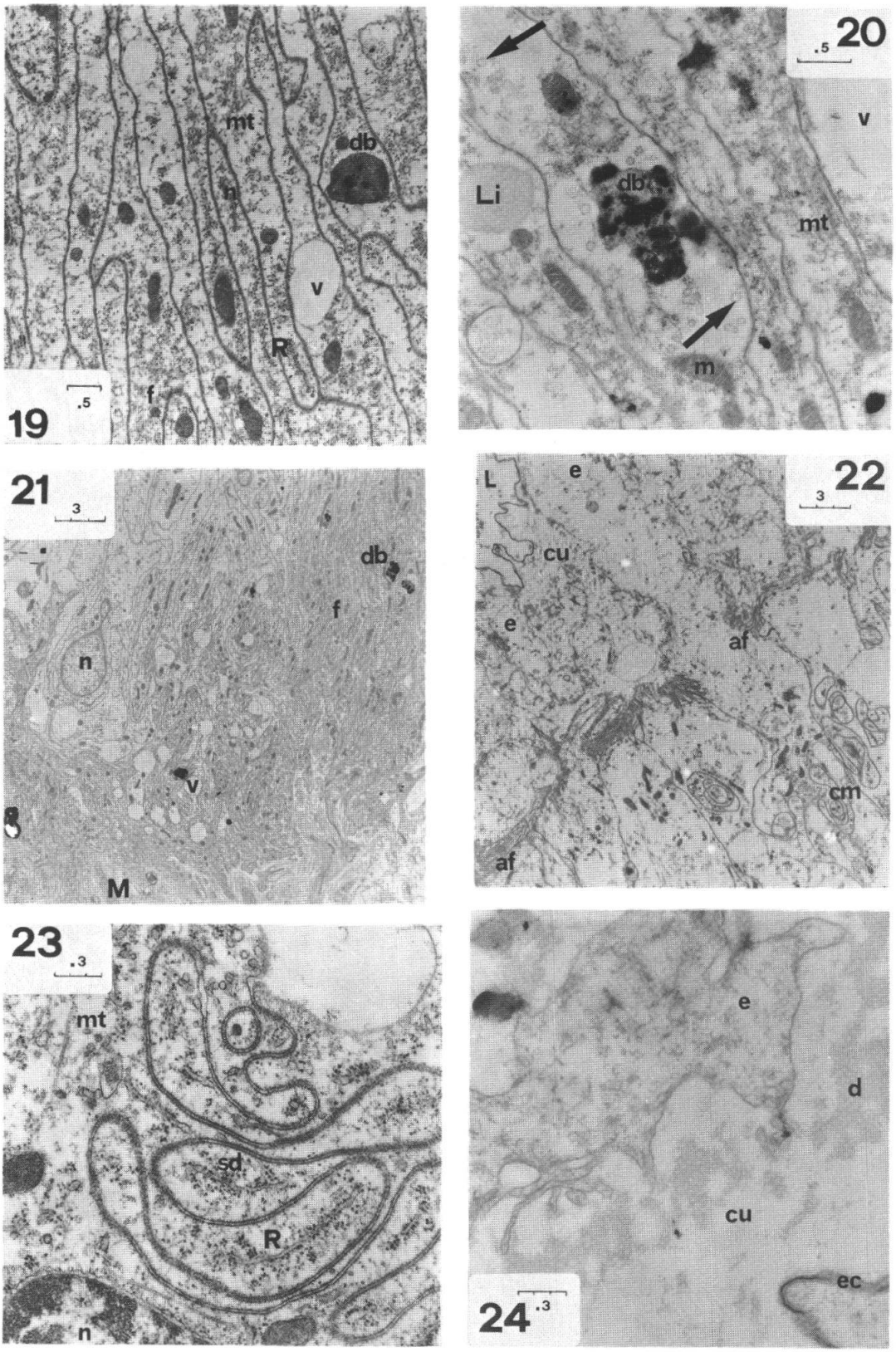
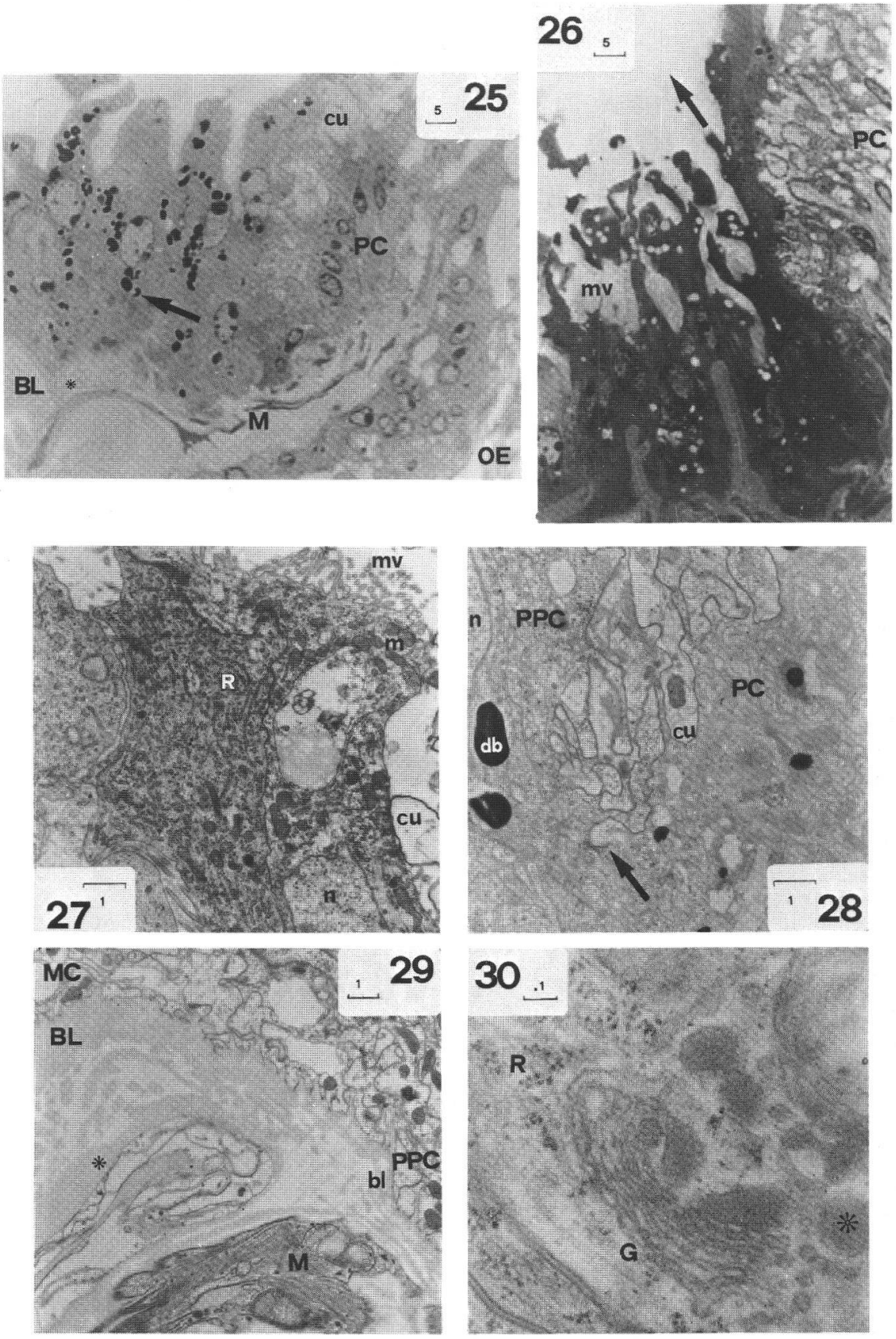


Fig. 19-21. Micrographies électroniques de la partie basale des cellules proventriculaires: fig. 19 à jeun, fig. 20 cinq jours (flèche = probablement des grains de glycogène), fig. 21 douze jours après le repas sanguin.

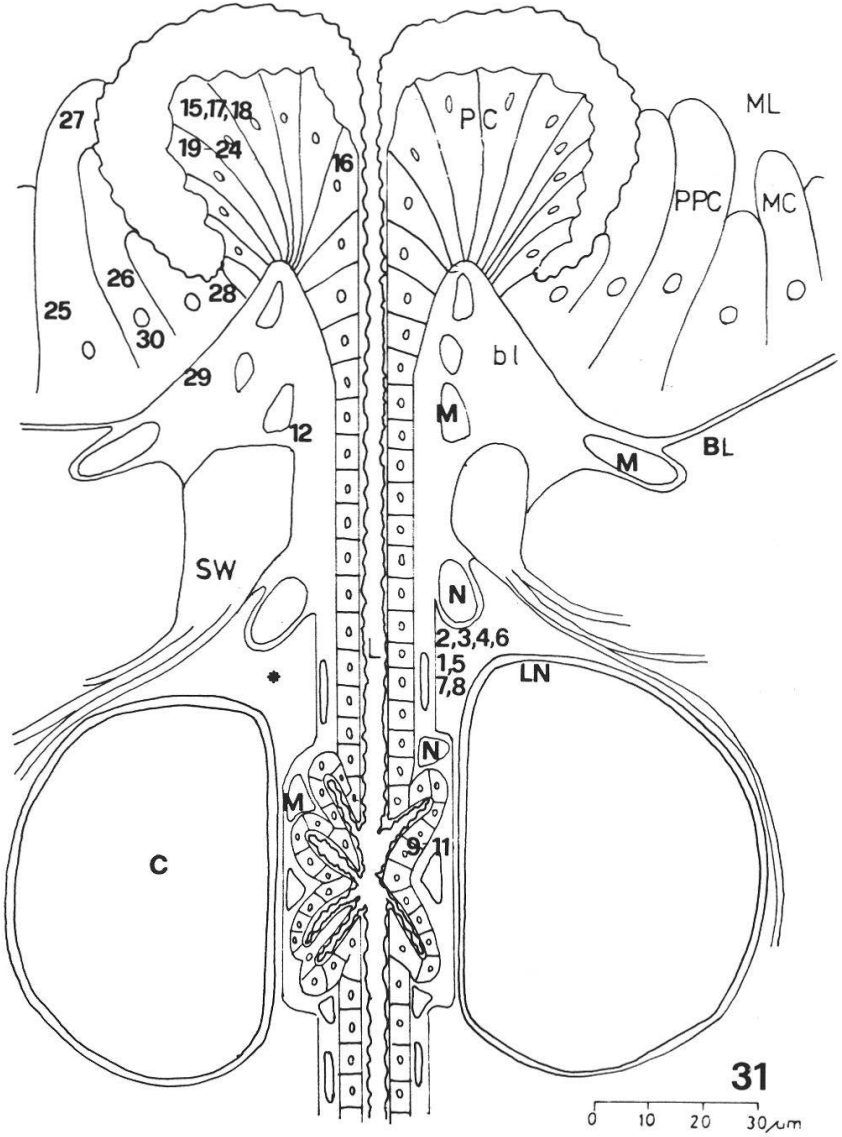
Fig. 22-24. Partie apicale: fig. 22 douze jours, fig. 23 à jeun, fig. 24 vingt-deux jours après le repas sanguin.



Cellules périproventriculaires

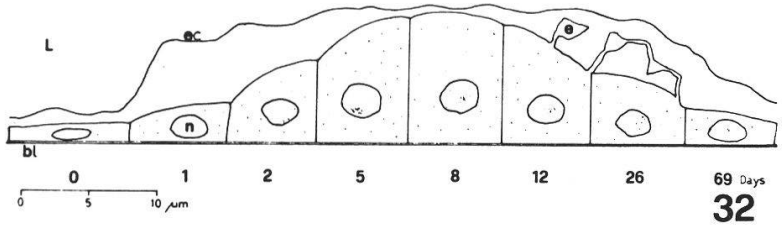
Fig. 25, 26. Coupes histologiques: fig. 25 cinq jours (flèches = corps denses), fig. 26 soixante-neuf jours après le repas sanguin (flèche = reste de la «tige», après détachement de la partie apicale).

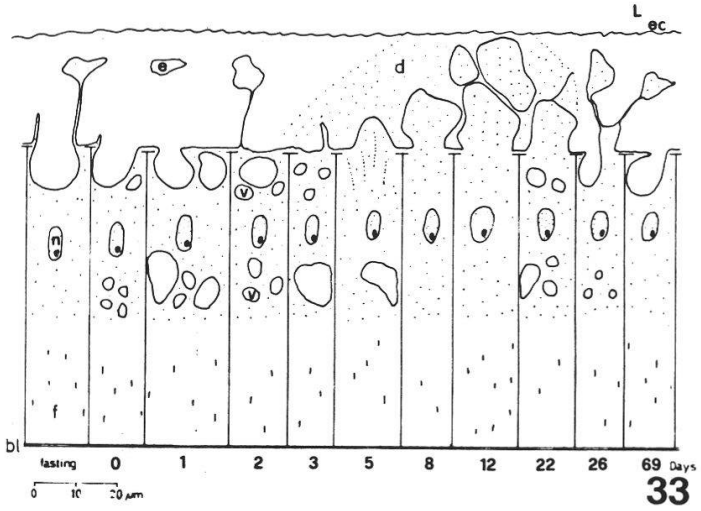
Fig. 27-30. Micrographies électroniques: fig. 27 partie apicale (douze jours), fig. 28 partie centrale (un jour, flèche = terminaison de la cuticule de l'intestin antérieur), fig. 29 partie basale (à jeun), fig. 30 détail avec un dictyosome (un jour après le repas sanguin, * = vésicule golgienne avec un contenu modérément opaque aux électrons).



Schémas synthétiques

Fig. 31. Intestin antérieur (sans le pharynx): les chiffres indiquent le numéro des figures, * = sinus sanguin périganglionaire.





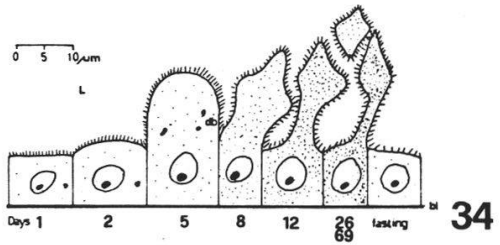


Fig. 32-34. Modifications liées au cycle digestif: fig. 32 cellules épithéliales de l'œsophage, fig. 33 cellules proventriculaires, fig. 34 cellules périproventriculaires.

Résumé

Les structures histologiques et cytologiques, ainsi que leurs modifications cycliques, sont décrites pour l'œsophage, la valve du proventricule et les cellules périproventriculaires de l'intestin moyen de femelles de l'espèce *O. moubata*. Les cellules de l'intestin antérieur ne participent pas à la digestion du sang. Elles sont pourtant soumises à un développement cyclique qui pourrait être lié à un renouvellement cuticulaire. Quant aux cellules périproventriculaires, d'autres études sont nécessaires pour déterminer leurs fonctions exactes.

Zusammenfassung

Oesophagus, Proventrikelöffnung und spezielle Mitteldarmzellen in unmittelbarer Nähe des Proventrikels wurden bei *O. moubata* Weibchen histologisch und zytologisch auf ihre Strukturen und Veränderungen im Verdauungskreislauf untersucht. Die Vorderdarmzellen beteiligen sich nicht an der Blutverdauung, zeigen jedoch eine zyklische Entwicklung, wahrscheinlich in Zusammenhang mit einer Kutikulaerneuerung. Die Funktionen der periproventrikulären Mitteldarmzellen bleiben vorderhand ungeklärt.

Summary

Histology, cytology and modifications linked to life and digestive cycle are described for oesophagus, proventricular valve and periproventricular cells of the midgut of *O. moubata* females. Foregut cells are not involved in actual digestion, but undergo a cyclical development which could be linked with cuticle turn-over. Further investigation is still necessary to elucidate the exact function of periproventricular cells.

BIBLIOGRAPHIE

BALASHOV, Y. S. — (1961). The structure of digestive organs and blood digestion in Argasidae (en russe). *Parasitol. Sbornik* 20: 185-225.

BERRIDGE, M. J. — (1970). A Structural Analysis of Insect Absorption. *In:* NEVILLE, A. C. ed.: Insect Ultrastructure (Symposium V of Royal Entomological Society of London). *Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh*, pp. 135-151.

BERTRAM, D. S. — (1939). The structure of the capitulum in *Ornithodorus*: a contribution to the study of the feeding mechanism in ticks. *Ann. trop. Med. Paras.* 33: 229-258.

EICHENBERGER, G. — (1970). Das Zentralnervensystem von *Ornithodorus moubata* Murray (Ixodoidea: Argasidae) und seine postembryonale Entwicklung. *Acta trop.* 27: 15-53.

GRANDJEAN, O. — (1983). Blood Digestion in *O. moubata* Murray (Ixodoidea, Argasidae) Females: II. Modifications of midgut cells related to the digestive cycle and to the triggering action of mating. *Ann., Parasit. hum. comp.* 58: 493-514.

— (1984). Blood Digestion in *O. moubata* Murray (Ixodoidea, Argasidae) Females: I. Biochemical changes in the midgut lumen and ultrastructure of intracellular digestion in the midgut cells. *Acarologia* 25: 147-165.

GRANDJEAN, O. et AESCHLIMANN, A. — (1973). Contribution to the Study of Digestion in Ticks: Histology and fine Structure of the Midgut Epithelium of *Ornithodorus moubata* Murray (Ixodoidea, Argasidae). *Acta trop.* 30: 193-212.

GUIRGIS, S. S. – (1971). The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea, Argasidae, *Argas*). 13. Histological Studies on *A. (P.) arboreus* Kaiser, Hoogstraal & Kohls. *J. Med. Ent.* 8: 648-667.

HECKER, H. et BLEIKER, S. – (1972). Feinstruktur und Funktion des ventralen Darmdiventrikels bei *Aedes aegypti*-Weibchen (Insecta, Diptera). *Rev. suisse Zool.* 79: 1027-1031.

HOOGSTRAAL, H. – (1956). African Ixodoidea: I. Ticks of the Sudan. *Bur. Med. Surg. US Navy* 1: 1-1101.

MOLOO, S. K. et KUTUZA, S. B. – (1970). Feeding and crop emptying in *Glossina brevipalpis*. *Acta trop.* 27: 356-377.

RICHARDS, A. G. – (1975). The ultrastructure of the midgut of haematophagous insects. *Acta trop.* 32: 83-95.

ROESLER, R. – (1934). Histologische, physiologische und serologische Untersuchung über die Verdauung bei der Zeckengattung *Ixodes* Latr. *Z. Morph. Oekol. Tiere* 28: 297-317.

ROSHDY, M. A., SHOUKREY, N. M. et COONS, L. B. – (1973). The Subgenus *Persicargas* (Ixodoidea: Argasidae, *Argas*). 17. A neurohemal organ in *A. (P.) arboreus* Kaiser, Hoogstraal & Kohls. *J. Parasitol.* 59: 540-544.

SCHULZE, P. – 1942). Die Gestaltung des Mitteldarms bei den Zecken und die Einrichtung für die Körperdehnung bei der Blutaufnahme. *Oekol. Tiere* 39: 320-368.

SEN, S. K. – (1935). The Mechanism of Feeding in Ticks. *Parasitology* 27: 355-368.

SMITH, D. S. – (1970). Insect Cells. Their Structure and Function. *Edinburgh* (Oliver & Boyd).

SNODGRASS, R. E. – (1948). The feeding organs of Arachnida including mites and ticks. *Smithsonian miscellaneous collections* 110 (10): 1-93.

SONENSHINE, D. E. et GREGSON, J. D. – (1970). A contribution to the internal anatomy and histology of the bat tick *Ornithodoros kelleyi* Cooley & Kohls 1941. 1. The alimentary system, with notes on the food channel in *Ornithodoros denmarki* Kohls, Sonenshine & Clifford 1965. *J. med. Ent.* 7 (1): 46-64.

STELLA, E. – (1942). Anatomia e istologia di *Rhipicephalus sanguineus*. *Arch. Zool. (ital.) Torino* 30: 155-180.

TONGU, Y., SUGURI, S., SAKUMOTO, D., ITANO, K. et INATOMI, S. – (1969). The ultrastructure of Mosquitoes: III. Hindgut of *Aedes aegypti* (en japonais, résumé et légende des figures en anglais). *Jap. J. Sanit. Zool.* 20 (3): 168-176.

TREHERNE, J. E. – (1967). Gut absorption. *Ann. Rev. Entomol.* 12: 43-58.

TRUE, G. H. Jr. – (1932). Studies of the Anatomy of the Pajaroello Tick, *Ornithodorus coriaceus* Koch. I. The alimentary canal. *Univ. Calif. Publ. Entomol.* 6: 21-48.

WEIS-FOGH, T. – (1970). Structure and Formation of Insect Cuticle. *In:* NEVILLE, A. C. (ed.). Insect Ultrastructure. Symposium V of Royal Entomological Society of London. *Blackwell Scientific Publications, Oxford & Edinburgh*, pp. 165-185.

WIGGLESWORTH, V. B. – (1971). Insect Physiology. *Science Paperbacks,* 134 pp., *London* (Chapman & Hall).

Adresse de l'auteur: Olivier Grandjean, Maigroge 13, CH-2072 Saint-Blaise.