

CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON

Année 2021 - Thèse n° 063

**DESCRIPTION D'ESPECES DE COCCIDIES
CHEZ LA MARMOTTE ALPINE**

THESE

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 15 octobre 2021
Pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

Par

FROMENT Lise

CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON

Année 2021 - Thèse n° 063

**DESCRIPTION D'ESPECES DE COCCIDIES
CHEZ LA MARMOTTE ALPINE**

THESE

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 15 octobre 2021
Pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

Par

FROMENT Lise

Liste des enseignants

ABITBOL Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
ALVES-DE-OLIVEIRA Laurent	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
ARCANGIOLI Marie-Anne	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
AYRAL Florence	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BECKER Claire	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BELLUCO Sara	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENAMOU-SMITH Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENOIT Etienne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BERNY Philippe	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BONNET-GARIN Jeanne-Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BOULOCHER Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BOURDOISEAU Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur émérite
BOURGOIN Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BRUYERE Pierre	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BUFF Samuel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BURONFOSSE Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
CACHON Thibaut	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CADORÉ Jean-Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CALLAIT-CARDINAL Marie-Pierre	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
CHABANNE Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CHALVET-MONFRAY Karine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DE BOYER DES ROCHES Alice	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
DELIGNETTE-MULLER Marie-Laure	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DJELOUADJI Zorée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ESCRIOU Catherine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
FRIKHA Mohamed-Ridha	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GALIA Wessam	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GILOT-FROMONT Emmanuelle	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
GONTHIER Alain	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GRANCHER Denis	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
GREZEL Delphine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
HUGONNARD Marine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
JUNOT Stéphane	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
KODJO Angeli	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
KRAFFT Emilie	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
LAABERKI Maria-Halima	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LAMBERT Véronique	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LE GRAND Dominique	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
LEBLOND Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LEDoux Dorothée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEFEBVRE Sébastien	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEFRANC-POHL Anne-Cécile	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEGROS Vincent	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEPAGE Olivier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LOUZIER Vanessa	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
MARCHAL Thierry	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOISSONNIER Pierre	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOSCA Marion	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
MOUNIER Luc	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
PEPIN Michel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
PIN Didier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PONCE Frédérique	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PORTIER Karine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
POUZOT-NEVORET Céline	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
PROUILLAC Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
REMY Denise	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
RENE MARTELLET Magalie	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ROGER Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
SAWAYA Serge	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
SCHRAMME Michael	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
SERGEANT Delphine	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
THIEBAULT Jean-Jacques	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
TORTEREAU Antonin	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
VIGUIER Eric	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
ZENNER Lionel	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur

Remerciements

A Madame le Professeur Martine WALLON

Des Hospices Civils de Lyon, Université Lyon 1,
Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse,
Avec gentillesse et grande disponibilité,
Qu'elle trouve ici l'expression de mes hommages très respectueux.

A Monsieur le Docteur Lionel ZENNER

De Vetagro Sup, campus vétérinaire de Lyon,
Pour m'avoir fait l'honneur de m'encadrer tout au long de ces années de travail,
Qu'il trouve ici l'expression de mon profond respect.

A Madame le Docteur Marie-Pierre CALLAIT-CARDINAL

De Vetagro Sup, campus vétérinaire de Lyon,
Pour avoir fait l'honneur d'accepter de juger ce travail et pour son aide précieuse,
Qu'elle trouve ici l'expression de mes sincères remerciements.

Remerciements

A Monsieur Jean Michel REPERANT,

De l'ANSES Ploufragan,

Pour son aide précieuse concernant la bibliographie sur les coccidies et la partie expérimentale.

A Mesdames Slimania BENABED et Marie-Thérèse POIREL,

Qu'elles soient remerciées pour leur aide et leur savoir-faire durant la partie expérimentale.

A ma famille,

A mes amis,

A Siméon

Table des matières

Table des annexes	11
Table des figures.....	13
Table des tableaux.....	15
Tables des abréviations et des sigles.....	17
Introduction.....	19
Partie 1 : La marmotte alpine <i>Marmota marmota</i>	21
I. Le genre <i>Marmota</i>	21
1. Classification et espèces.....	21
2. Caractéristiques communes.....	23
3. Histoire et phylogénie	24
II. <i>Marmota marmota</i>	26
1. Caractéristiques morphologiques de la marmotte	27
2. Habitat et structures spatiales	27
3. Régime alimentaire	28
4. Anatomie du système digestif.....	29
5. Organisation sociale	30
6. Hibernation.....	31
a) Préparation à l'hibernation	31
b) Lieu d'hibernation	31
c) Durée d'hibernation	32
d) Déroulé de l'hibernation	32
e) Impact de l'hibernation	33
7. Impact du changement climatique sur les marmottes	33
8. Agents infectieux et parasites	34
Partie 2 : Le genre <i>Eimeria</i>	37
I. Les coccidies et le genre <i>Eimeria</i>	37
II. Morphologie de l'oocyste.....	38
1. La taille et la forme.....	39
2. La paroi.....	39
a) Structure et nombre de couches.....	39
b) Coloration	40
c) Texture	40
d) Micropyle et capsule du micropyle	40
e) Caractéristiques physico-chimiques de la paroi.....	41

3.	Sporonte	41
4.	Cytoplasme	41
5.	Résiduum oocystal	41
6.	Granules polaires.....	42
7.	Sporocyste	42
	a) Résiduum sporocystal	43
	b) Corps de Stieda, substieda et parastieda	43
8.	Sporozoïte	44
III.	Cycle	45
	1. Développement exogène	46
	2. Développement endogène.....	47
	a) L'excystation	47
	b) L'invasion cellulaire	48
	c) La réplication asexuée.....	48
	d) La reproduction sexuée.....	49
	e) La fécondation.....	49
IV.	Epidémiologie et immunité.....	50
V.	Diagnostic	51
VI.	Pathogénie.....	52
VII.	Spécificité des <i>Eimeria</i> spp.	53
	1. Origine de la spécificité	53
	2. Spécificité chez les rongeurs	54
	a) Transmissions croisées et spectre d'hôtes.....	54
	b) Phylogénie et spécificité.....	56
VIII.	<i>Eimeria</i> spp. dans le genre <i>Marmota</i>	58
	1. Présentation et définitions.....	58
	2. Espèces valides d' <i>Eimeria</i> chez le genre <i>Marmota</i>	59
	3. Espèces synonymes d' <i>Eimeria</i> chez le genre <i>Marmota</i>	76
	4. Espèces <i>inquirendae</i> et <i>nomen nudum</i> d' <i>Eimeria</i> chez le genre <i>Marmota</i>	76
	a) Espèces <i>inquirendae</i>	76
	b) <i>Nomen nudum</i>	77
	5. Récapitulatif des espèces valides	77
IX.	<i>Eimeria</i> spp. chez <i>Marmota marmota</i>	79
	1. Espèces décrites	79
	2. Evolution de la prévalence, de l'abondance et de l'intensité des <i>Eimeria</i> spp.	81
	a) Définitions	81

b) Pendant la saison active	82
c) Pendant l'hibernation.....	84
3. Pathogénie des <i>Eimeria</i> spp. chez <i>Marmota marmota</i>	84
4. Interactions avec les autres parasites de <i>Marmota marmota</i>	85
Partie 3 : Etude expérimentale.....	87
I. Objectifs de l'étude	87
II. Matériel et méthode	87
1. Prélèvements.....	87
2. Sporulation des oocystes.....	89
3. Examen des oocystes	90
4. Mesures et observation.....	91
5. Extraction des sporozoïtes	93
III. Résultats	95
1. Résultats généraux	95
2. Grandes <i>Eimeria</i>	96
a) Description	96
b) Comparaison.....	99
3. Petite <i>Eimeria</i>	102
a) Description	102
b) Comparaison.....	105
IV. Discussion	121
1. Objectif du travail.....	121
2. Caractérisation morphologique d'une espèce du genre <i>Eimeria</i>	121
3. Description d'une nouvelle espèce du genre <i>Eimeria</i>	121
4. Méthodologie et limites	122
5. Caractérisation de la grande <i>Eimeria</i>	123
6. Caractérisation de la petite <i>Eimeria</i>	124
7. Conclusion sur les espèces d' <i>Eimeria</i> chez <i>Marmota marmota</i>	125
Conclusion.....	127
Bibliographie	129

Table des annexes

Annexe I : Procédure de sporulation des oocystes	143
Annexe II : Procédure d'observation des oocystes	144
Annexe III : Fiche de description des oocystes.....	145
Annexe IV : Procédure de sporulation.....	146

Table des figures

Figure 1: Classification phylogénétique du genre <i>Marmota</i> (Barash, 1989).....	21
Figure 2: Phylogénie de la tribu des Marmotini avec une échelle temporelle (Sinitza, 2018)	22
Figure 3: Vue polaire montrant la distribution des 15 espèces du genre <i>Marmota</i> dans l'Hémisphère Nord, d'après Steppan et al. (2011)	23
Figure 4: Arbre phylogénétique du genre <i>Marmota</i> , d'après Armitage (2014).....	24
Figure 5: Carte de distribution de <i>Marmota marmota</i> en France et dans l'Ouest de l'Europe (Cassola, 2016).....	26
Figure 6: Photographie d'une marmotte alpine adulte dans la réserve de la Grande Sassièrè.....	27
Figure 7 : Evolution de la masse corporelle de la marmotte alpine au cours d'un cycle annuel (Cochet et al., 1999).....	29
Figure 8: Formule dentaire de la marmotte alpine	29
Figure 9: Evolution de la température corporelle (Tc) de la marmotte alpine en fonction du temps durant toute la saison de l'hibernation (Ortmann et Heldmaier, 2000)	33
Figure 10: Classification des <i>Eimeria</i> spp. d'après Duszynski (2011) et Adl et al. (2012).....	37
Figure 11: Dessin d'oocyste sporulé hypothétique d' <i>Eimeria</i> (Duszynski, 2011).....	38
Figure 12: Dessin de sporocyste hypothétique d' <i>Eimeria</i> (Duszynski, 2011).....	42
Figure 13: Schéma d'un sporozoïte d'après Roberts et Hammond (1970) et Scholtyseck (1973).....	44
Figure 14: Schéma représentant les étapes majeures de développement endogène et exogène d'un cycle « typique » d' <i>Eimeria</i> (Duszynski, 2011)	45
Figure 15: Frise des espèces d' <i>Eimeria</i> décrites chez les membres du genre <i>Marmota</i> , d'après Wilber et al. (1998)	59
Figure 16: Dessin d' <i>Eimeria beecheyi</i> (Hill et Duszynski, 1986)	61
Figure 17: Dessin d' <i>Eimeria callospermophili</i> (Levine et al., 1957a)	62
Figure 18: Frise des synonymes et photographies similaires à <i>Eimeria callospermophili</i> , d'après Wilber et al. (1998)	63
Figure 19: Dessin d' <i>Eimeria giganteos</i> (Vetterling, 1964).....	64
Figure 20: Frise des synonymes de <i>Eimeria giganteos</i> , d'après Wilber et al. (1998).....	65
Figure 21: Dessin d' <i>Eimeria lateralis</i> (Vetterling, 1964).....	66
Figure 22: Frise des synonymes et photographies similaires à <i>Eimeria lateralis</i> , d'après Wilber et al. (1998)	67
Figure 23: Dessin d' <i>Eimeria menzbieri</i> (Svanbaev, 1963 rapporté par Wilber et al., 1998)	68
Figure 24: Dessin d' <i>Eimeria monacis</i> par Wilber et al. (1998) à partir de Crouch et Becker (1931).....	69
Figure 25: Dessin d' <i>Eimeria morainensis</i> par Wilber et al. (1998) à partir de Torbett et al. (1982)	70
Figure 26: Dessin d' <i>Eimeria os</i> par Wilber et al. (1998) à partir de Crouch et Becker (1931).....	71
Figure 27: Dessin d' <i>Eimeria spermophili</i> (Hilton et Mahrt, 1971).....	72
Figure 28: Dessin d' <i>Eimeria surki</i> par Wilber et al. (1998) à partir de Nukerbaeva et Abenov (1979) .	73
Figure 29: Dessin d' <i>Eimeria vilasi</i> (Wilber et al., 1994)	74
Figure 30: Frise des synonymes d' <i>Eimeria vilasi</i> d'après Wilber et al. (1998)	75
Figure 31: Photographies des morphotypes 1 et 2 (Bassano et al., 1992).....	80
Figure 32: Evolution de la prévalence coproscopique d' <i>Eimeria</i> spp. à la Grande Sassièrè en fonction du mois sur 4 ans (Callait, 1999)	82
Figure 33: Carte de France localisant le parc National de la Vanoise (Callait-Cardinal, données personnelles)	87
Figure 34: Situation géographique du site de la Grande Sassièrè (Callait, 1999)	88
Figure 35: Distribution des territoires des différents groupes étudiés sur le site de la Grande Sassièrè (Rézouki, 2018).....	89

Figure 36: Schéma du montage en pont	90
Figure 37: Schémas de parties d'oocystes sporulés d' <i>Eimeria</i> spp. (Duszynski et Wilber, 1997).....	92
Figure 38: Histogrammes des longueurs (a), des largeurs (b) et des ratios Longueur/Largeur (c) des <i>Eimeria</i> mesurées	95
Figure 39: Photographies et schéma de la grande <i>Eimeria</i>	97
Figure 40: Histogramme des longueurs (a), des largeurs (b) et des ratios Lo/La (c) des oocystes de la grande <i>Eimeria</i>	98
Figure 41: Courbe de régression linéaire de la longueur en fonction de la largeur des oocystes de la grande <i>Eimeria</i>	99
Figure 42: Graphiques comparant des longueurs et largeurs des oocystes (a) et des sporocystes (b) d' <i>Eimeria</i> par rapport à ceux de la grande <i>Eimeria</i>	100
Figure 43: Photomicrographies et schéma de la petite <i>Eimeria</i>	103
Figure 44: Histogrammes des longueurs (a), largeurs (b) et le ratio Lo/La (c) des oocystes des petites <i>Eimeria</i>	104
Figure 45: Courbe de régression linéaire de la longueur en fonction de la largeur des oocystes de la petite <i>Eimeria</i>	105
Figure 46: Graphiques de comparaison des longueurs (a) et largeurs (b) des oocystes d' <i>Eimeria</i> spp. et de ceux de la petite <i>Eimeria</i>	107
Figure 47: Graphiques de comparaison des longueurs (a) et largeurs (b) des sporocystes d' <i>Eimeria</i> spp. et de ceux des petites <i>Eimeria</i>	108
Figure 48: Graphiques de comparaison des longueurs (a) et largeurs (b) des oocystes des 6 <i>Eimeria</i> spp. et de ceux de la petite <i>Eimeria</i>	110
Figure 49: Graphiques de comparaison des longueurs (a) et largeurs (b) des sporocystes des 6 <i>Eimeria</i> spp. et de ceux de la petite <i>Eimeria</i>	111

Table des tableaux

Tableau I: Ensemble des espèces du genre <i>Marmota</i> et leur localisation, d'après Steppan et al. (2011)	22
Tableau II: Critères pour la description valide d'une espèce d' <i>Eimeria</i> d'après le Code International de Nomenclature Zoologique (Ride et al., 1985 ; Wilber et al., 1998).....	58
Tableau III: Espèces d' <i>Eimeria</i> synonymes chez le genre <i>Marmota</i> , d'après Wilber et al. (1998).....	76
Tableau IV : Caractéristiques des espèces d' <i>Eimeria</i> observées dans le genre <i>Marmota</i> , d'après Wilber et al. (1998)	78
Tableau V: Caractéristiques des 3 morphotypes d' <i>Eimeria</i> (Bassano et al., 1992)	81
Tableau VI: Comparaison des caractéristiques d' <i>Eimeria lateralis</i> et la grande <i>Eimeria</i>	101
Tableau VII: Comparaison des caractéristiques d' <i>E. spermophili</i> et de l' <i>Eimeria</i> observée.....	112
Tableau VIII: Comparaison des caractéristiques d' <i>E. deserticola</i> et de l' <i>Eimeria</i> observée.....	113
Tableau IX: Comparaison des caractéristiques d' <i>E. franklinii</i> et de l' <i>Eimeria</i> observée.....	114
Tableau X: Comparaison des caractéristiques d' <i>E. ludoviciani</i> et de l' <i>Eimeria</i> observée	115
Tableau XI: Comparaison des caractéristiques d' <i>E. callospermophili</i> selon tous les auteurs la décrivant et de l' <i>Eimeria</i> observée - partie 1	117
Tableau XII: Comparaison des caractéristiques d' <i>E. callospermophili</i> selon tous les auteurs la décrivant et de l' <i>Eimeria</i> observée - partie 2	118
Tableau XIII: Comparaison des caractéristiques d' <i>E. monacis</i> selon tous les auteurs la décrivant et de l' <i>Eimeria</i> observée	120

Tables des abréviations et des sigles

CINZ : Code International de Nomenclature Zoologique

CM : capsule du micropyle

CMH : complexe majeur d'histocompatibilité

CMLa : largeur de la capsule du micropyle

CMp : profondeur de la capsule du micropyle

CMR : captures - marquages - recaptures

CPS : corps de parastieda

CS : corps de Stieda

CSS : corps de subtieda

Fil : filaments

GP : granule polaire

IUCN : International Union for Conservation of Nature soit union internationale pour la conservation de la nature en français

La : largeur de l'oocyste

Lo : longueur de l'oocyste

M : micropyle

MLa : largeur du micropyle

N : noyau

PCR : Polymerase Chain Reaction

RO : résiduum oocystal

RS : résiduum sporocystal

Sp : sporocyste

SpCR : corps réfringent du sporocyste

SpLa : largeur du sporocyste

SpLo : longueur du sporocyste

Spop : sporopodia

SZ : sporozoïte

Introduction

La marmotte alpine est un rongeur vivant dans des conditions climatiques rudes. Malgré ce climat difficile, elle est touchée par un parasitisme à la fois externe et interne. Si la plupart des parasites de la marmotte alpine sont connus et bien identifiés, ce n'est pas vraiment le cas des protozoaires, et notamment des parasites du genre *Eimeria*. En effet, les seules descriptions disponibles de ces parasites, pour la marmotte alpine, ne sont pas vraiment cohérentes avec les *Eimeria* observées sur le terrain.

Ce manque de description des espèces de parasite est assez fréquent pour les animaux sauvages, les échantillons étant moins accessibles que pour les animaux domestiques. De plus, dans ce genre *Eimeria*, il est estimé qu'une grande majorité des espèces existantes n'a pas encore été découverte. Il est donc important d'identifier les espèces d'*Eimeria* parasitant ces animaux afin de pouvoir étudier toutes ces espèces.

Le but de notre étude est de proposer une meilleure caractérisation des espèces d'*Eimeria* présentes chez la marmotte alpine *Marmota marmota* Linnaeus 1758, grâce à une analyse coproscopique des selles de marmottes provenant d'une réserve naturelle située dans les Alpes françaises.

Cette thèse est tout d'abord constituée d'une synthèse bibliographique sur les marmottes et notamment sur la marmotte alpine. La seconde partie bibliographique concerne le genre *Eimeria* et son lien avec le genre *Marmota*, puis plus précisément avec la marmotte alpine. Ensuite, la partie expérimentale est exposée, avec dans l'ordre le matériel et les méthodes utilisés, les résultats et enfin la discussion.

Partie 1 : La marmotte alpine *Marmota marmota*

I. Le genre *Marmota*

1. Classification et espèces

Les marmottes sont des rongeurs de la famille des sciuridés qui appartiennent à la tribu des Marmotini comme présenté sur la figure 1 (Barash, 1989 ; Duszynski, 2011).

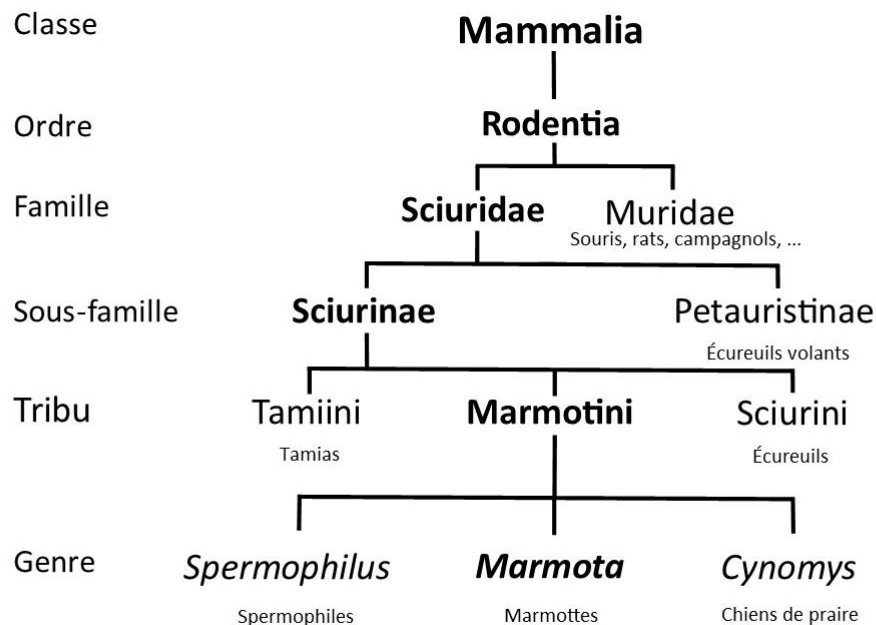


Figure 1: Classification phylogénétique du genre *Marmota* (Barash, 1989)

Les éléments en gras sont les différents taxons contenant le genre *Marmota*, tous les taxons ne sont pas indiqués sur le schéma.

Cette tribu est composée actuellement de 13 genres, notamment le genre *Marmota* qui comprend toutes les espèces de marmottes. Ces genres se sont principalement différenciés en Amérique du Nord (Sinitsa, 2018). Les différenciations des genres de la tribu en fonction du temps et leur période d'existence sont reportées sur la figure 2.

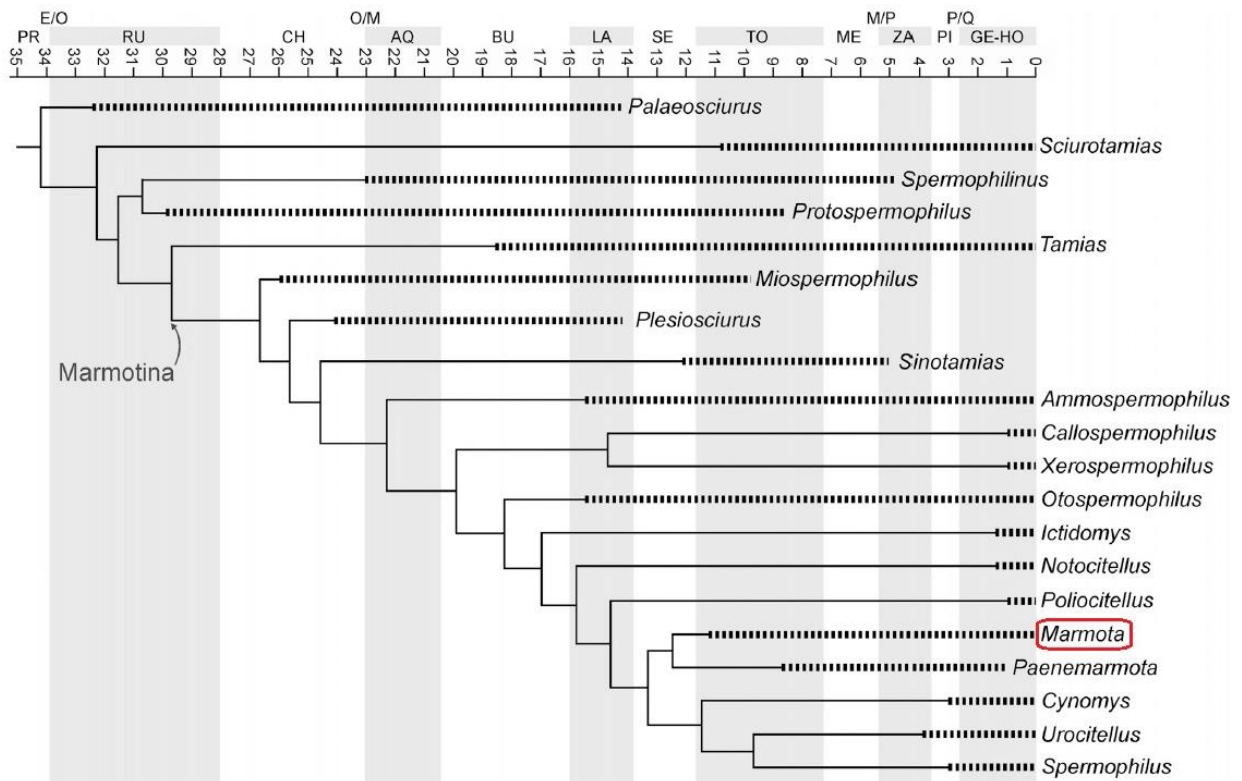


Figure 2: Phylogénie de la tribu des Marmotini avec une échelle temporelle, d'après Sinitza (2018)

Le genre *Marmota* est encadré en rouge.

Abéviations : AQ, Aquitanién ; BU, Burdigalien ; CH, Chattien ; E, Eocène ; GE-HO, Gélasien-Holocène ; LA, Langhien ; M, Miocène ; ME, Messinien ; O, Oligocène ; P, Pliocène ; PI, Piacenzien ; PR, Priabonien ; Q, Quaternaire ; RU, Rupélien ; SE, Serravallien ; TO, Tortonien ; ZA, Zancéen.

Il existe 15 espèces dans le genre *Marmota*, comme indiqué sur le tableau I (Brandler et Lyapunova, 2009 ; Steppan et al., 2011).

Tableau I: Ensemble des espèces du genre *Marmota* et leur localisation, d'après Steppan et al. (2011)

Localisation	Eurasie : lignée paléarctique	Amérique du Nord : lignée néarctique
Espèces	<i>Marmota baibacina</i> Kastschenko 1899 <i>Marmota bobak</i> Müller 1776 <i>Marmota camtschatica</i> Pallas 1811 <i>Marmota caudata</i> Geoffroy 1844 <i>Marmota himalayana</i> Hodgson 1841 <i>Marmota kastschenkoi</i> Stroganov et Yudin, 1956 <i>Marmota marmota</i> Linnaeus 1758 <i>Marmota menzbieri</i> Kashkarov 1925 <i>Marmota sibirica</i> Radde 1862	<i>Marmota broweri</i> Hall et Gilmore 1934 <i>Marmota caligata</i> Eschscholtz 1829 <i>Marmota flaviventris</i> Audubon et Bachman 1841 <i>Marmota monax</i> Linnaeus 1758 <i>Marmota olympus</i> Merriam 1898 <i>Marmota vancouverensis</i> Swarth 1911

L'ensemble des espèces de marmottes est localisé dans l'Hémisphère Nord avec une répartition holarctique, s'étendant à toute l'Amérique du Nord, à la Sibérie et à l'Asie jusqu'à l'ouest de l'Europe (fig 3).



Figure 3: Vue polaire montrant la distribution des 15 espèces du genre *Marmota* dans l'Hémisphère Nord, d'après Steppan et al. (2011)

Les 15 espèces actuelles du genre *Marmota* sont représentées et les points représentent la localisation des échantillons séquencés dans l'étude de Steppan et al. (2011). La localisation de *Marmota marmota* est représentée en rouge et son nom est encadré.

2. Caractéristiques communes

Ces 15 espèces de marmottes présentent de nombreuses similarités écologiques : ce sont des animaux diurnes, herbivores, territoriaux, qui creusent des terriers et qui ont une morphologie comparable (un grand corps par exemple, le genre *Marmota* étant le plus grand de la tribu des Marmotini). Comme elles vivent dans des environnements avec une forte saisonnalité, elles hibernent et ont une stratégie de conservation de l'énergie (Armitage, 2014). Le succès de leur hibernation dépend fortement de la quantité d'énergie accumulée dans leurs tissus adipeux, qui leur permet entre autres de gérer le jeûne, et du coût énergétique de la thermorégulation (Humphries et al., 2003). La durée d'hibernation varie selon l'espèce de marmotte. Elle est liée à son milieu de vie car dépend de la durée de la période de pousse de la végétation (Armitage, 2014).

Davis (2005) a montré que les espèces de marmottes les plus proches génétiquement tendent à rester dans des environnements avec des conditions climatiques similaires. Actuellement, elles vivent dans des environnements ouverts comme les steppes en Eurasie ou les prairies de montagne dans les régions subalpines et alpines. En général, les marmottes évoluent à des altitudes plutôt élevées, à l'exception de la marmotte d'Amérique (*Marmota monax*) qui se cantonne à de basses altitudes et à la fois aux prairies et aux régions boisées (Armitage, 2014).

3. Histoire et phylogénie

Le genre *Marmota* est apparu en Amérique durant le Miocène (Mann et al., 1993). Le fossile le plus ancien est celui de *Marmota minor* qui date d'il y a 10,3 millions d'années (Brandler et Lyapunova, 2009 ; Stepan et al., 2011). Les individus de ce genre ont ensuite migré par le détroit de Behring vers l'Eurasie, à la faveur des glaciations durant le Pliocène, il y a environ 4,6 millions d'années (Stepan et al., 2011). Cette séparation a entraîné deux spéciations importantes. La première s'est réalisée en Amérique du Nord. Elle a donné la lignée néarctique regroupant les espèces du sous genre *Petromarmota* (*M. flaviventris*, *M. caligata*, *M. olympus*, et *M. vancouverensis*), qui est monophylétique, et deux espèces du sous genre *Marmota* (*M. monax* et *M. broweri*). La seconde a eu lieu en Asie centrale et a donné la clade néarctique, qui regroupe la plupart des espèces du sous genre *Marmota* (Armitage, 2014).

Les relations entre les espèces *M. monax*, *M. marmota* et *M. broweri* à la base du sous-genre *Marmota* ne sont pas encore résolues avec certitude. Il semble toutefois que la lignée paléarctique se soit séparée de *M. monax* il y a entre 3,7 et 6 millions d'années (Stepan et al., 2011). La phylogénie de ces différentes espèces est représentée sur la figure 4.

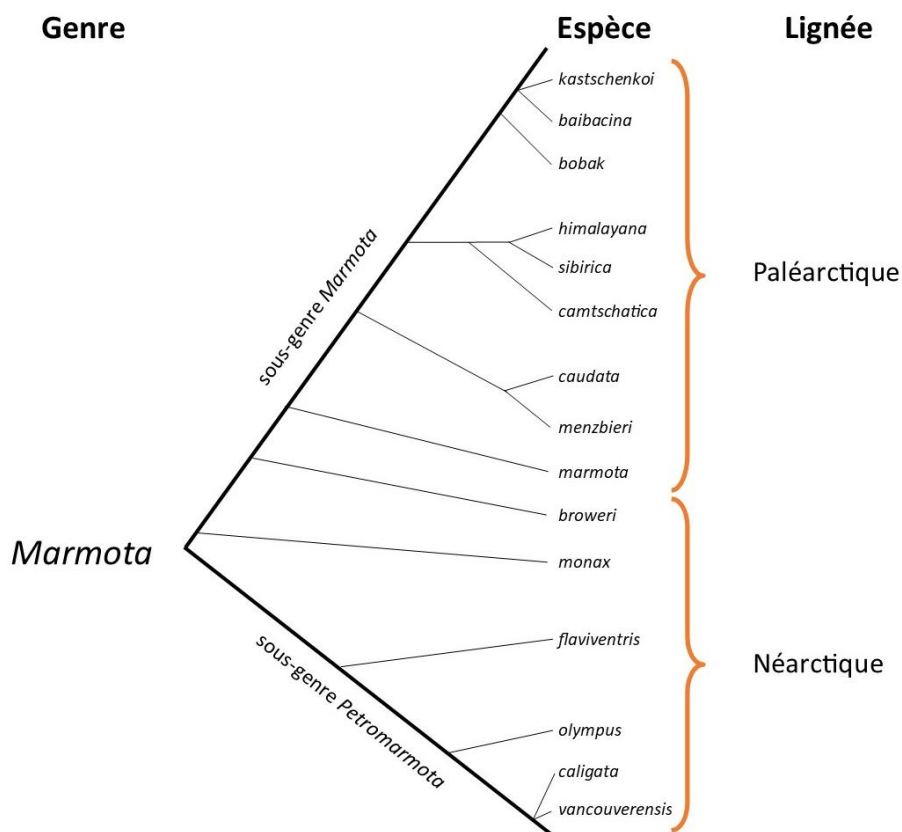


Figure 4: Arbre phylogénétique du genre *Marmota*, d'après Armitage (2014)

Les deux lignes principales correspondent aux deux sous-genres et les lignes plus fines correspondent aux espèces. La position de ces dernières sur l'axe principal indique leur temps relatif de spéciation.

Les marmottes ont évolué dans un environnement humide et frais en Amérique du Nord ou dans des environnements périglaciaires en Eurasie. Leur distribution a souffert d'importants changements dus à un réchauffement global et à la progression de la forêt à la fin de la dernière glaciation, ce qui les a restreints à des hautes altitudes et latitudes (Armitage, 2014).

Les marmottes ont atteint l'Europe il y a environ 250 000 ans (Mann et al., 1993). Toutes les espèces actuelles ont évolué durant le Pléistocène (2,5-0,01 Ma). Entre autres, durant la glaciation de Riss, l'ancêtre de *Marmota marmota* vivait en France et en Espagne, puis son aire de répartition s'est étendue en Europe au cours du Würm (Ramousse et al., 1999).

A la fin du Pléistocène, un réchauffement du climat a entraîné une colonisation des Alpes, des Carpates et des Tatras par les marmottes ainsi que la différenciation de l'espèce *Marmota marmota* : il s'agit de l'espèce paléarctique la plus ancienne (Steppan et al., 2011). Il n'y a cependant pas assez d'éléments permettant de situer le moment de la différenciation des deux sous-espèces actuelles : *M. m. marmota* Linné 1758 retrouvée principalement dans les Alpes et *M. m. latirostris* Kratochvil 1961, dans les Tatras (Ramousse et al., 1999).

La marmotte alpine a disparu des Pyrénées dès la fin de la période glaciaire, son aire de répartition n'a cessé de se réduire jusqu'au début du XXème siècle, probablement du fait de l'homme. Dès le XIXème siècle, des opérations de réintroduction ont été organisées et des zones protégées ont été mises en place. Ces mesures ont permis une augmentation de l'aire de distribution de la marmotte alpine (Ramousse et al., 1999).

II. Marmota marmota

La marmotte alpine *Marmota marmota* est décrite par Linnaeus en 1758. Il s'agit du plus gros rongeur qui est retrouvé dans les Alpes, les Pyrénées, les Carpates et les Tatras (Mann et al., 1993). Elle possède plusieurs noms vernaculaires : marmotte, marmotte alpine ou encore marmotte des Alpes.

Elle est considérée comme une espèce de préoccupation mineure (Least Concern) par l'IUCN (Cassola, 2016), avec une population relativement stable. Au niveau européen la marmotte alpine est considérée comme une espèce protégée (Annexe III de la convention de Berne ; Annexe III Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe, 82/72/CEE). En France, elle fait partie de la liste des espèces de gibier que l'on peut chasser sur le territoire, selon l'article R242-8 du Code de l'environnement.

Il existe deux sous-espèces de marmotte alpine. La première sous-espèce *M. m. marmota* est relativement abondante et sa population est stable. Sa densité varie de 24-36 individus pour 100 hectares, comme dans le parc de Gran Paradiso en Italie, à 40-80 individus pour 100 hectares à Tessin en Suisse (Cassola, 2016). A contrario, la sous-espèce *M. m. latirostris* a une répartition beaucoup plus étroite dans les Tatras, elle est considérée comme rare et menacée (Cassola, 2016). La figure 5 permet de mettre en évidence les zones de distribution de la marmotte alpine sans distinction de sous-espèce.

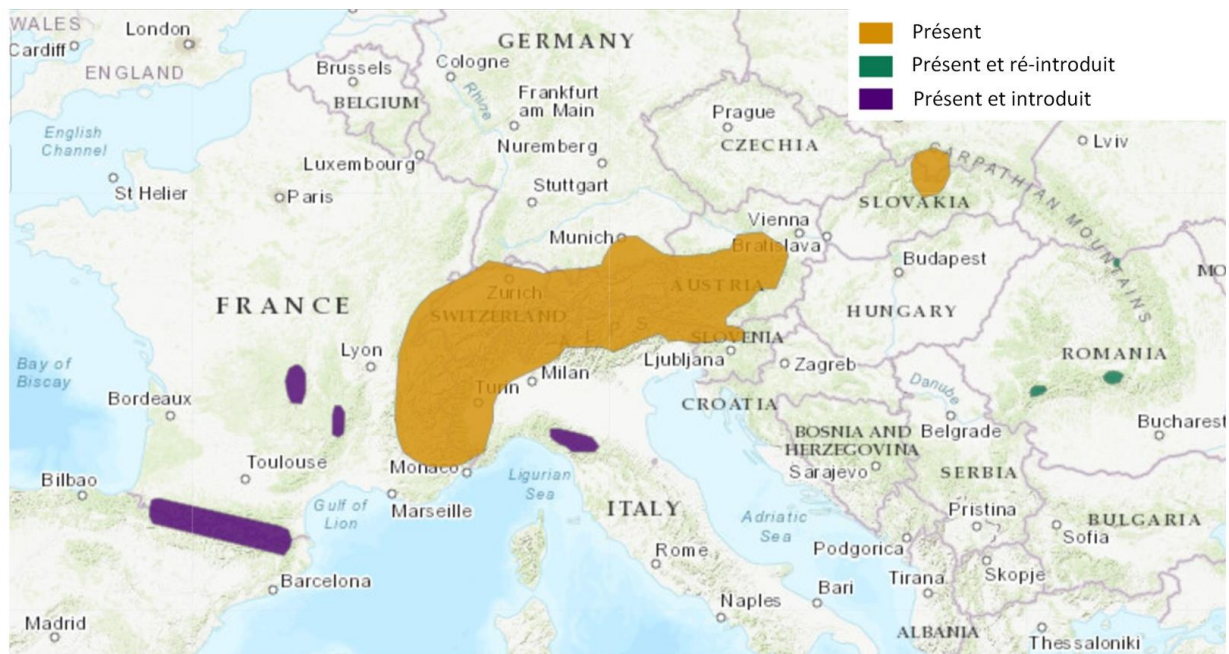


Figure 5: Carte de distribution de *Marmota marmota* en France et dans l'Ouest de l'Europe (Cassola, 2016)

1. Caractéristiques morphologiques de la marmotte

La marmotte alpine possède un corps robuste, des petites oreilles et une queue courte et touffue (fig 6). Elle mesure en moyenne entre 60 et 80 centimètres (queue comprise) et pèse entre 4 et 7 kg selon la saison (Ramousse et al., 1999). Aucun dimorphisme sexuel n'est observé (Boero, 2001).



Figure 6: Photographie d'une marmotte alpine adulte dans la réserve de la Grande Sassièrè.

Source : Marie-Pierre Callait-Cardinal

L'espérance de vie des marmottes alpines est en moyenne de 7 ans, et elles atteignent leur maturité sexuelle vers l'âge de 2 ans (Rézouki, 2018).

2. Habitat et structures spatiales

Les marmottes alpines vivent dans des prairies alpines et subalpines, entre 1 000 et 3 000 mètres d'altitude. Elles ont une préférence pour les grands terrains pierreux avec une pente, un taux de recouvrement végétal moyen et une exposition au sud ou à l'est (Allainé et al., 1994 ; López et al., 2010).

Les limites de leurs territoires sont en général peu variables d'une année sur l'autre et font en moyenne de 1 à 3 hectares (Perrin et Berre, 1993). Ces territoires sont constitués de trois types de terriers. Le centre du territoire est composé des terriers principaux, avec de nombreuses entrées et galeries, qui offrent un espace de repos aux animaux, une protection contre le froid ou la chaleur ainsi qu'un lieu de mise-bas et d'allaitement des petits. Les terriers d'été et l'hibernaculum (chambre souterraine située dans le terrier d'hiver, souvent unique, à l'intérieur de laquelle les marmottes hibernent) sont souvent utilisés pendant plusieurs années consécutives (Boero, 2001). En périphérie du territoire se trouvent les terriers secondaires, qui servent principalement de refuges en cas de danger. Enfin, les latrines sont des trous peu profonds, parfois situées sous un bloc rocheux, où les marmottes font leurs fèces (Mann et al., 1993). Ces latrines sont des sites de contamination parasitaire préférentiels, puisqu'elles sont communes à l'ensemble du groupe.

3. Régime alimentaire

Comme les autres espèces du genre *Marmota*, la marmotte alpine est herbivore (Mann et al., 1993). *Marmota marmota* est hautement sélective sur les plantes qu'elle consomme, puisqu'une à deux espèces végétales vont couvrir une partie importante de ses besoins nutritionnels, malgré la diversité des espèces végétales disponibles dans leur environnement (Massemin et al., 1996). Les plantes consommées font partie des végétaux à faible taux de recouvrement du territoire et sont irrégulièrement réparties, mais les espèces concernées diffèrent selon les groupes de marmottes et le mois (Massemin et al., 1996).

La marmotte alpine consomme occasionnellement des insectes et d'autres invertébrés, majoritairement au début de la saison d'activité (Garin et al., 2008). Plusieurs cas d'ingestion de carcasses de vertébrés ont été rapportées, surtout en captivité. Ces événements restent toutefois anecdotiques, et sont observés lorsque les végétaux ne sont pas accessibles car recouverts par un manteau neigeux (Böhm et Landmann, 2021). Un cas de cannibalisme a également été rapporté dans le milieu naturel (Ferrari et al., 2012).

Les marmottes ingèrent une quantité relativement importante de gravier et de sable que l'on retrouve dans leurs fèces. Ce comportement pourrait permettre de couvrir les besoins en minéraux important de la marmotte ou encore avoir un rôle mécanique dans la digestion (Massemin et al., 1996).

Leur régime alimentaire dépend des besoins nutritionnels de l'individu et des plantes disponibles dans son environnement (Hume et al., 2002). En effet durant la saison active, les choix alimentaires des marmottes évoluent. Ainsi, à la sortie de l'hibernation, les marmottes ingèrent surtout les parties végétatives des monocotylédones (principalement des graminées) (Bassano et al., 1996 ; Massemin et al., 1996). Puis, à partir juin jusqu'à l'entrée en hibernation, la majorité des végétaux consommés devient des dicotylédones, et les marmottes privilégient les parties les plus riches en protéine comme les fleurs lors de la floraison (Massemin et al., 1996 ; Böhm et Landmann, 2021). La consommation des parties végétatives augmente ensuite lors de la préparation à l'hibernation (Massemin et al., 1996). Les fleurs et les graines (consommées en août) sont plus riches en acides gras poly-insaturés à longue chaîne que les parties végétatives. Ces acides gras, stockés par les marmottes sous forme de graisses, vont permettre de réduire les dépenses énergétiques lors de l'hibernation (Hume et al., 2002). En effet, comme les marmottes ne conservent pas de nourriture dans leur terrier durant l'hibernation, elles doivent accumuler du gras durant la saison active (Armitage, 2014).

Ainsi, leur poids varie fortement selon la saison, comme on peut le voir sur la figure 7. En effet, tout au long de la période active, elles accumulent des réserves graisseuses, qui constituent leur seule source d'énergie dans laquelle elles puisent durant toute l'hibernation (Cochet et al., 1999).

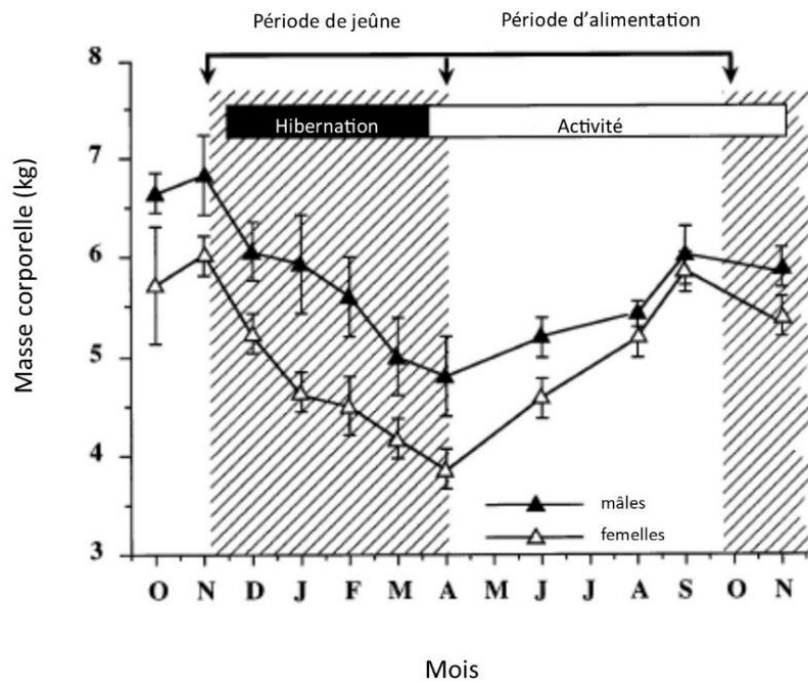


Figure 7 : Evolution de la masse corporelle de la marmotte alpine au cours d'un cycle annuel (Cochet et al., 1999)

Les triangles noirs correspondent à la masse des mâles et les blancs à la masse des femelles mesurées dans l'étude. Les zones hachurées correspondent au moment où les marmottes jeunent spontanément.

4. Anatomie du système digestif

La dentition des marmottes alpines, et même plus globalement des rongeurs, est adaptée à leur régime alimentaire herbivore, voire granivore. Leur formule dentaire est commune à l'ensemble des marmottes et est présentée sur la figure 8 (Winer et al., 2017).

I 1/1, C 0/0, PM 2/1, M 3/3

Figure 8: Formule dentaire de la marmotte alpine

Les incisives sont à croissance continue et permettent la section de l'herbe au ras du sol. Elles sont également utilisées pour extraire les racines du sol. Les prémolaires et molaires, regroupées sous le nom de dents jugales, ne sont pas, quant à elles, à croissance continue, et permettent de broyer les végétaux (Callait, 1999 ; Winer et al., 2017). Il y a donc un contact direct entre le sol et la cavité buccale de l'animale, ce qui pourrait augmenter le risque d'ingestions de formes infectantes ou infestantes de parasites.

La marmotte est un monogastrique, elle possède donc un estomac simple pouvant contenir jusqu'à 400 g de végétaux, avec une incisive angulaire qui est souvent marquée (Callait, 1999). L'ensemble des intestins fait environ 5 m, dont l'intestin grêle qui mesure en moyenne 3,3 m chez l'adulte, avec un diamètre d'environ 1 cm (Callait, 1999). Il est difficile de délimiter macroscopiquement le duodénum, le jéjunum et l'iléon. Le cæcum de la marmotte est développé et possède une paroi interne avec de nombreuses logettes. Le contenu digestif y est finement haché. Le reste du gros intestin fait en moyenne 1,6 m de long

et 2 cm de diamètre (Callait, 1999). Il est replié en deux anses majeures : le côlon ascendant et le côlon descendant, qui sont plutôt situés ventralement par rapport au reste du tube digestif. Le pH du contenu digestif augmente au fur et à mesure de son avancée dans le tube digestif, passant d'un pH de 5,4 dans l'estomac à 6,9 dans la dernière partie du gros intestin (Callait, 1999).

La morphologie et l'activité du tractus gastro-intestinal changent en fonction de la saison. En effet, l'activité du système digestif diminue, ainsi que ses capacités, lors de la préparation à l'hibernation, durant laquelle une atrophie de ce dernier est observée (Hume et al., 2002). Le maintien d'une activité du tube digestif équivalente à celle de la saison active aurait en effet un coût énergétique trop important. Cependant, un niveau basal de fermentation continue tout au long de l'hibernation dans le cæcum, ce qui permettrait de maximiser la digestion de l'herbe à la sortie de l'hibernation (Hume et al., 2002). Il est possible que les marmottes ingèrent une petite quantité de la litière qui tapisse l'hibernaculum lors de leurs phases de réveil, ce qui permettrait la poursuite de cette fermentation (Hume et al., 2002). Il faut également noter que durant les premiers mois d'hibernation, les marmottes alpines continuent à faire des fèces, bien qu'elles ne s'alimentent plus du tout (Callait, 1999). A la sortie d'hibernation, un développement important de l'ensemble du tube digestif est noté, et plus particulièrement de l'estomac et de l'intestin grêle, suite à l'ingestion de nourriture (Hume et al., 2002).

5. Organisation sociale

La marmotte alpine possède une organisation sociale complexe, en groupes familiaux, avec un système d'appariement plutôt monogame (Perrin et al., 1993). C'est l'une des espèces les plus sociables du genre *Marmota* puisqu'elle forme des familles, de 2 à 15 membres, constituées des parents, de leurs jeunes nés les deux années précédentes et des adultes subordonnés (Barash, 1989 ; Armitage, 1996). Chaque famille défend son territoire contre tout intrus de son espèce et y creuse de nombreux terriers.

Le couple dominant, constitué des deux parents, se reproduit peu après la sortie d'hibernation (environ deux semaines). Les adultes subordonnés peuvent également s'accoupler, mais les gestations des femelles subordonnées arrivent très rarement à terme, du fait de l'inhibition de leur reproduction par la femelle dominante (Hackländer et al., 2003). La gestation dure 34 jours, puis l'allaitement des marmottons dure quatre semaines (Hackländer et al., 2003). On observe alors un élevage coopératif des jeunes par les adultes subordonnés, dont la présence lors de l'hibernation améliore le taux de survie des jeunes de l'année (Ramousse et al., 1999 ; Hackländer et al., 2003). Ces familles peuvent avoir des territoires séparés des autres familles, ou bien constituer une « colonie » sur un même site regroupant plusieurs familles (Mann et al., 1993).

Lors de sa période active, le groupe de marmottes peut subir les attaques de quelques prédateurs : le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus 1758), l'aigle royal (*Aquila chrysaetos* Linnaeus 1758), qui est son principal prédateur, ou encore l'autour des palombes (*Accipiter gentilis* Linnaeus 1758), qui a plutôt tendance à chasser les petits. De plus, il ne faut pas oublier l'impact des chiens domestiques, ainsi que celui de l'Homme, qui peuvent chasser la marmotte (Mann et al., 1993). Lorsqu'une marmotte repère un prédateur, elle émet un cri d'alarme caractéristique. Ce cri peut être influencé par de nombreux facteurs dont le parasitisme, comme démontré chez *Marmota flaviventris* (Nouri et Blumstein, 2019).

Cette organisation en communauté leur permet de lutter plus efficacement contre les prédateurs, de mieux exploiter les ressources et d'optimiser la thermorégulation lors de l'hibernation. A contrario, ce mode de vie présente plusieurs inconvénients, dont une compétition pour les ressources mais également une inhibition de la reproduction pour les individus subordonnés, ce qui entraîne une faible diversité génétique dans le groupe. De plus, le regroupement d'individus a tendance à attirer les prédateurs (Armitage, 1996). Enfin, cette proximité entre les individus augmente la probabilité de transmissions de parasites ou d'infections (Bordes et al., 2007).

6. Hibernation

L'hibernation est une des réponses adaptatives majeures de conservation de l'énergie face à des conditions climatiques saisonnières difficiles, et à la faible disponibilité des ressources alimentaires (Ortmann et Heldmaier, 2000). Les marmottes font ainsi partie des mammifères qui hibernent (Armitage, 2014).

a) Préparation à l'hibernation

Les marmottes accumulent des réserves graisseuses tout au long de la saison active. C'est à partir de ces réserves qu'elles vont puiser toute l'énergie nécessaire à leur hibernation (Ortmann et Heldmaier, 2000). A l'automne leur activité diminue, puis vers mi-octobre elles se regroupent dans leur terrier d'hiver et ferment les entrées de leur terrier avec de la terre, de l'herbe et des pierres (Ramousse et al., 1999 ; Boero, 2001).

b) Lieu d'hibernation

Tous les individus du groupe se roulent en boule avec la tête entre les pattes et se blottissent les uns contre les autres, à l'intérieur de la chambre souterraine du terrier d'hiver : l'hibernaculum (Ortmann et Heldmaier, 2000). L'entrée de ce terrier a un diamètre plus petit par rapport aux terriers d'été, ce qui permettrait de réduire les pertes énergétiques (Boero, 2001). La température de l'hibernaculum passe de 12-15°C en automne à 0 au printemps (Ortmann et Heldmaier, 2000). La thermorégulation sociale au cours de l'hibernation favorise la survie des jeunes marmottes, en limitant leurs pertes énergétiques (Arnold, 1988).

c) Durée d'hibernation

Les marmottes alpines entrent en hibernation entre début septembre et fin octobre, elles en sortent entre début avril et fin mai. Par conséquent, elles passent entre cinq et huit mois dans ce terrier. Les marmottes situées à des altitudes plus élevées sortent plus tard et entrent plus tôt en hibernation que celles aux altitudes plus basses (Ortmann et Heldmaier, 2000 ; Boero, 2001). La date de fin d'hibernation dépend surtout de la température ambiante et de celle du sol (Humphries et al., 2003). Les membres du groupe se synchronisent, ils rentrent en hibernation et se réveillent à peu près en même temps (Arnold, 1988).

d) Déroulé de l'hibernation

L'hibernation des marmottes se caractérise par une succession de torpeur se traduisant par trois phases (Armitage, 2014) :

- Passage de l'euthermie à la torpeur par diminution de la consommation d'oxygène (corrélée à une diminution du métabolisme allant jusqu'à 95 %) et de la température corporelle (Ortmann et Heldmaier, 2000)
- Torpeur avec une température corporelle inférieure à 30°C, elle peut chuter jusqu'à 6°C, les marmottes ont alors un rythme cardiaque et respiratoire très faibles (Ramousse et al., 1999). Les marmottes maintiennent leur température corporelle à une valeur proche de la température ambiante, mais toujours au-dessus de 3-5 °C (Ortmann et Heldmaier, 2000). Ainsi, lorsque la température ambiante passe en dessous de 5 °C, une augmentation du métabolisme est observée afin de maintenir la température corporelle au-dessus de cette valeur.
- Eveil avec une augmentation rapide de la consommation en oxygène et de la température corporelle vers l'euthermie. Les marmottes se nettoient entre elles et se couvrent de foin (Arnold, 1988). Ces périodes d'euthermie, qui durent en moyenne de 24 à 50 heures sont nécessaires durant l'hibernation pour la survie des marmottes mais sont très coûteuses en énergie (Arnold 1988).

Ces différentes phases sont visibles sur la figure 9. La fréquence et la durée de ces périodes d'euthermie résultent d'un équilibre entre des phases de torpeur courtes et peu profondes qui sont bénéfiques pour le métabolisme et des phases longues et profondes qui sont plus économes en énergie (Humphries et al., 2003).

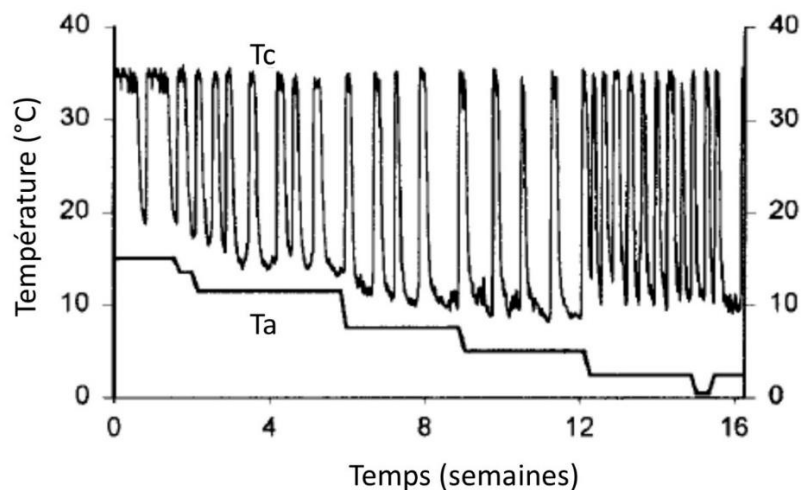


Figure 9: Evolution de la température corporelle (Tc) de la marmotte alpine en fonction du temps durant toute la saison de l'hibernation (Ortmann et Heldmaier, 2000)

La température ambiante (Ta) de la chambre d'hibernation descend de 15 °C à l'automne à environ 0 au printemps.

e) Impact de l'hibernation

Les phases de torpeurs permettent ainsi de sauver de l'énergie mais ont un coût non négligeable. En effet, elles induisent une diminution de l'immunocompétence (par diminution de la production lymphocytaire), une augmentation du stress oxydatif et pourrait entraîner des dommages neurologiques (Humphries et al., 2003). Les réveils durant l'hibernation sont donc nécessaires pour rétablir certains aspects de l'homéostasie, et empêcher que la torpeur ait des conséquences irréversibles et trop importantes (Humphries et al., 2003). Ainsi, les individus qui ont le plus de réserves énergétiques sont ceux qui ont le moins de phases de torpeur (Humphries et al., 2003).

7. Impact du changement climatique sur les marmottes

Le changement climatique a un effet négatif sur les populations de marmottes alpines, notamment en entraînant une diminution de la survie des jeunes durant l'hibernation. Cela explique la diminution du taux de croissance des populations de marmottes qui est observée depuis plusieurs années (Rézouki et al., 2016).

En effet, la fonte plus précoce du manteau neigeux entraîne une moins bonne protection thermique de l'hibernaculum en fin d'hibernation. Or il s'agit de la période où les marmottes sont le plus sensibles au froid, car dans de moins bonnes conditions notamment au niveau des réserves énergétiques. L'augmentation de la mortalité des marmottons entraîne donc une diminution du nombre de jeunes, puis d'adultes subordonnés. Or, la diminution de la présence de mâles subordonnés diminue la thermorégulation sociale lors de l'hibernation, ce qui amplifie cette mortalité des juvéniles (Rézouki et al., 2016).

Le changement climatique a également un effet sur les adultes dominants, dont la survie est diminuée par des étés chauds et secs. En effet, une réduction du temps de recherche de nourriture est observée (Rézouki, 2018).

8. Agents infectieux et parasites

Il existe plusieurs agents infectieux décrits chez les espèces du genre *Marmota*. Ainsi, certaines espèces comme *Marmota monax* sont vectrices d'infections bactériennes et virales telles que la leptospirose (Mann et al., 1993), la rage (Wang et al., 2009) ou encore l'hépatite virale de la marmotte (Cullen et al., 2008). Cependant, aucune infection virale ou bactérienne n'est pour l'instant décrite chez la marmotte alpine (Ramousse et al., 1999).

Une étude sur la présence de maladies à transmission vectorielle a été réalisée chez la marmotte alpine par Fuehrer et al. (2021). En effet, le changement climatique exerce une influence sur la répartition de ces maladies et de leurs vecteurs, à des altitudes et des latitudes auxquels ils ne sont habituellement pas présents. Ainsi, certains pathogènes comme *Anaplasma phagocytophilum* Foggie 1949 et plusieurs espèces de *Babesia* ont été retrouvés chez des animaux sauvages (renards roux, cerfs, chamois) en région alpine. Il faut toutefois noter que ces animaux migrent parfois à des altitudes plus basses, où ils peuvent potentiellement se contaminer. Ces agents sont fréquemment retrouvés chez d'autres espèces de marmottes vivant à de plus basses altitudes, telle que *Marmota monax*. En revanche, aucune PCR n'est revenue positive pour l'ensemble des marmottes alpine testées. Cela montre que les vecteurs de ces maladies sont peu ou pas présents aux altitudes de vie des marmottes. Cependant, selon l'évolution du climat à ces altitudes, il est possible que ces maladies à transmission vectorielle se développent chez les marmottes alpines.

La faune parasitaire de la marmotte alpine semble se restreindre à des helminthes intestinaux, des protozoaires et à certains ectoparasites (Preleuthner et al., 1999).

En effet, il y a trois principaux helminthes chez la marmotte alpine (Callait et Gauthier, 2000) qui sont les plus prévalents et abondants: les nématodes *Ascaris laevis* Leidy 1856 et *Citellina alpina* Jettmar et Anschau 1951, et le cestode *Ctenotaenia marmotae* Froelich 1802. Preleuthner et al. (1999) ont rapporté un quatrième helminthe qu'ils n'ont observés que dans une population de marmottes alpines : *Paranoplocephala transversaria* Krabbe 1879. D'autres parasites ont été rapportés dans de rares cas, comme *Ostertagia* sp., *Nematodirus* sp., *Dicrocoelium lanceolatum* Stiles et Hassall 1898, ou encore *Trichurus* spp. (Bassano et al., 1992 ; Preleuthner et al., 1999). La présence des trois principaux helminthes semble n'avoir aucun impact lésionnel visible (Ortega, 2011). Si l'altitude de vie des marmottes ne prévient pas de l'infestation parasitaire, il faut toutefois noter que le risque d'infestation par *Ascaris laevis* et *Ctenotaenia marmotae* augmente lorsque l'altitude baisse (Zanet et al., 2017).

Durant la période d'hibernation, la charge parasitaire des intestins est grandement réduite grâce à l'atrophie de la muqueuse et la réduction de la lumière (Bassano et al., 1992 ; Callait et Gauthier, 2000). Ainsi, *Ctenotaenia marmotae*, dont l'hôte définitif est la marmotte alpine, va sortir de l'intestin grêle de cette dernière pour passer l'hiver dans son hôte intermédiaire, un oribate (acarien coprophage). *Ascaris laevis* est également expulsé de l'intestin sous sa forme adulte et va pondre ses œufs sur le sol. Les œufs larvés permettent la persistance du parasite dans le milieu extérieur (Zanet et al., 2017). Il est toutefois possible que le parasite persiste sous sa forme larvaire, qui va migrer dans les tissus hépatiques et effectuer une diapause (Callait et Gauthier, 2000). *Citellina alpina* peut quant à lui rester dans le tube digestif de la marmotte durant l'hibernation, notamment grâce à sa petite taille. Callait et Gauthier (2000) ont nommé cette relation une « co-hibernation hôte/parasite ».

Il existe plusieurs protozoaires qui ont été retrouvés chez la marmotte alpine. Ainsi, des coccidies du genre *Eimeria* sont fréquemment retrouvées dans les fèces sans qu'une distinction d'espèce ne soit forcément réalisée (Preleuthner et al., 1999). Ces parasites seront étudiés plus en détail dans la partie suivante. La marmotte alpine peut également être hôte intermédiaire d'autres protozoaires comme les *Sarcocystis* spp., *Toxoplasma gondii* Nicolle et Manceaux 1908, ou possiblement *Hammondia hammondi* Frenkel et Dubey 1975, qui vont former des kystes tissulaires dans les muscles des marmottes (Preleuthner et al., 1999 ; Richter et al., 2007).

Quelques ectoparasites ont été rapportés chez *Marmota marmota*, comme *Echinonyssus blanchardi* Trouessart 1904 qui est l'ectoparasite le plus important, *Neotrombicula autumnalis* Shaw 1790 et, plus rarement, *Ixodes ricinus* Linnaeus 1758 (Preleuthner et al., 1999). La marmotte alpine peut être un réservoir asymptomatique de dermatophytes dont certains sont zoonotiques, comme *Trichophyton mentagrophytes* Blanchard 1896 ou encore *Microsporum canis* Bodin 1902, qui n'a jamais été décrit chez aucun autre rongeur d'Europe (Gallo et al., 2005).

Partie 2 : Le genre *Eimeria*

I. Les coccidies et le genre *Eimeria*

Les coccidies sont des parasites unicellulaires eucaryotes appartenant à la classe des Conoidasida Levine 1988 et à la sous classe Coccidia Leuckart 1879. Elles font partie des parasites protozoaires les plus communs et les plus importants chez les vertébrés (Levine et Ivens, 1965).

Le genre *Eimeria* Schneider 1875 appartient à cette sous-classe des Coccidia, à l'ordre des Eucoccidiida Lèger et Duboscq 1910, au sous ordre des Eimeriorina Léger 1911 et à la famille des Eimeriidae Minchin 1903, comme indiqué sur le figure 10 (Duszynski, 2011 ; Adl et al., 2012). Il s'agit du genre le plus large du phylum des Apicomplexa, puisqu'il contient plus de 2 000 espèces d'*Eimeira* spp. décrites chez les vertébrés et invertébrés (Megía-Palma et al., 2015). De plus, il est estimé qu'une grande majorité des espèces de ce genre (plus de 98%) n'est pas encore découverte (Duszynski, 2011). La classification se base sur les différences morphologiques entre les genres de cet embranchement, mais des analyses phylogénétiques montrent que les *Eimeria* spp. ne forment pas un groupe monophylétique (Kvičerová et Hypša, 2013).

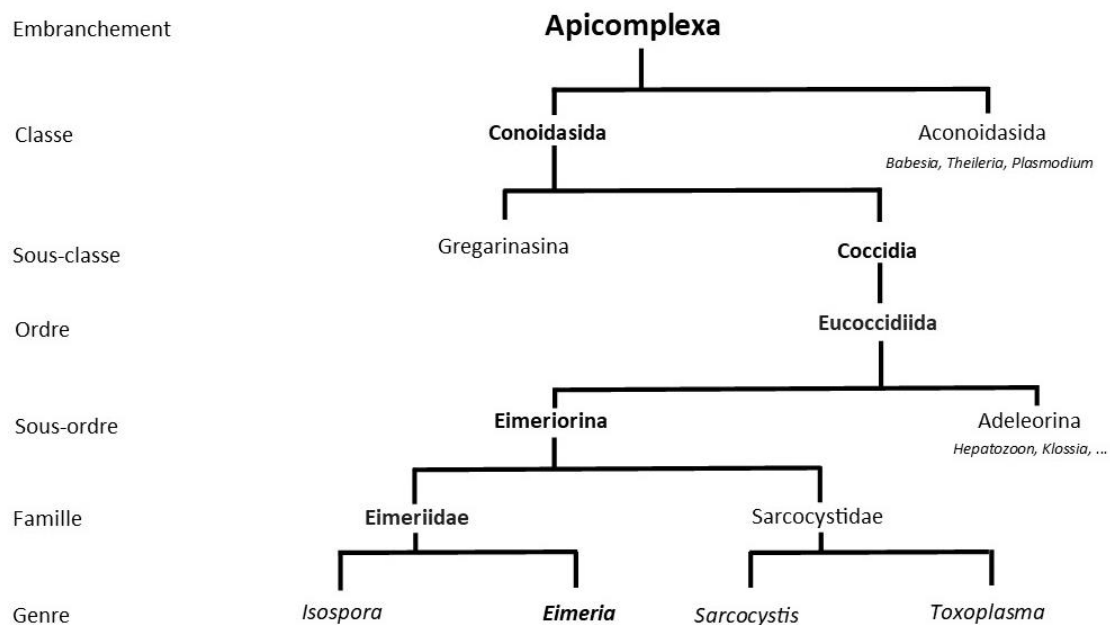


Figure 10: Classification des *Eimeria* spp., d'après Duszynski (2011) et Adl et al. (2012)

Tous les membres de chaque taxon ne sont pas indiqués sur le schéma, les taxons en gras sont ceux du genre *Eimeria*.

Les espèces du genre *Eimeria* ont généralement une spécificité stricte d'hôte avec un cycle monoxène, c'est-à-dire un cycle de développement qui se déroule dans un seul hôte (Joyner, 1982), et sont retrouvées principalement chez les mammifères et les oiseaux. Les *Eimeria* spp. sont des parasites strictement intracellulaires (Adl et al., 2012). En effet, une partie de leur développement se fait à l'intérieur de l'hôte, le plus souvent dans l'épithélium digestif et notamment celui des intestins (Duszynski, 2011). Ces parasites sont ensuite excrétés dans le milieu extérieur sous la forme d'oocystes qui vont sporuler et donner des sporozoïtes. Ces derniers vont ensuite pouvoir infecter un nouvel hôte (Bangoura et Dauschies, 2018). Ce genre se distingue, dans le sous ordre des Eimeriorina, par un oocyste sporulé contenant quatre sporocystes, qui contiennent deux sporozoïtes chacun (Duszynski, 2011).

II. Morphologie de l'oocyste

L'oocyste est un des éléments qui permet la protection des sporozoïtes dans le milieu extérieur. C'est une structure robuste qui est excrétée dans les matières fécales. La structure des oocystes est globalement similaire dans tout le genre *Eimeria* (Euzéby, 1987 ; Bangoura et Dauschies, 2018). Plusieurs auteurs rapportent que les oocystes (non sporulés et sporulés) présentent parfois un caractère polymorphe intraspécifique, qui peut empêcher une diagnose d'espèce basée uniquement sur leur simple observation (Euzéby, 1987 ; Joyner, 1982 ; Upton et al., 1992). Cependant, il est possible que ce caractère soit en réalité dû à l'observation de plusieurs isolats d'une même espèce, ou encore de plusieurs espèces différentes mais morphologiquement assez similaires (Upton et al., 1992). Ce polymorphisme est surtout observé lorsque les *Eimeria* étudiées proviennent d'hôtes évoluant dans leur milieu naturel (Parker et Duszynski, 1986).

La majorité des caractéristiques morphologiques des oocystes est représentée sur la figure 11.

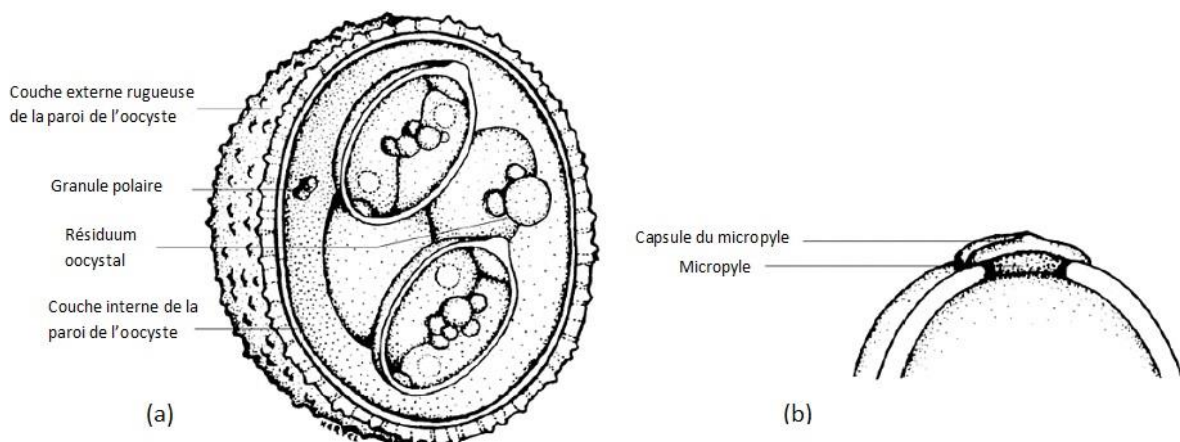


Figure 11: Dessin d'oocyste sporulé hypothétique d'*Eimeria* (Duszynski, 2011)

(a) oocyste complètement sporulé montrant les caractéristiques structurales majeures, avec quatre sporocystes contenant chacun deux sporozoïtes

(b) extrémité d'un oocyste montrant un micropyle et une capsule du micropyle au niveau de sa paroi

1. La taille et la forme

Les oocystes ont une forme et des dimensions variables selon l'espèce étudiée, allant de globuleux à ellipsoïdes et de 10 à plus de 50 μm (Euzéby, 1987). De plus, la taille des oocystes n'est pas nécessairement constante pour une même espèce et peut varier durant leur développement. En effet, Joyner et Long (1974) ont listé différentes études qui montrent que la taille et même parfois la forme des oocystes varient selon la dose infectante initiale, le stade de développement et l'individu infecté. Par exemple, les oocystes excrétés semblent devenir de plus en plus grands au cours de la période patente (Marquardt 1973).

La forme des oocystes est moins variable que leur taille au sein d'une même espèce (Long et Joyner, 1984). Cependant, sa qualification est subjective, puisqu'elle dépend de l'auteur qui la décrit (Berto et al., 2014). Il est donc intéressant de calculer le ratio Longueur/Largeur (Lo/La) pour pouvoir avoir une description la plus objective possible (Long et Joyner, 1984).

Le ratio Lo/La est utilisé pour décrire la forme des oocystes, mais également des sporocystes : les structures sphéroïdes ont généralement un ratio égal à 1,0, les subsphéroïdes ont un ratio entre 1,0 et 1,1. Les oocystes avec un ratio supérieur à 1,1 font partie du complexe ellipsoïde, qui comprend les formes ellipsoïdes, ovoïdes, oblongues, en forme de poire et en forme de bouteille (Berto et al., 2014).

2. La paroi

a) Structure et nombre de couches

La paroi des oocystes de l'ensemble des coccidies présente une structure de base similaire, selon les publications de Belli et al. (2006) et Mai et al. (2009). Ainsi, cette paroi est généralement composée de deux couches distinctes (Oocyste (a) fig 11), qui sont entourées par une membrane externe, appelée le voile externe. Ce voile est normalement absent chez les oocystes mûrs qui sont excrétés dans les fèces.

Cependant, de nombreuses espèces du genre *Eimeria* sont décrites comme ayant une paroi à une seule couche (Levine et al., 1957a ; Hilton et Mahrt, 1971 ; Hill et Duszynski, 1986). Il est probable que cette paroi soit en réalité une paroi à deux couches dont une couche est très fine ou dont les deux couches sont fusionnées, ce qui empêche d'observer correctement la structure de la paroi au microscope optique (Belli et al., 2006 ; Mai et al., 2009).

La paroi externe est formée par les corps granuleux (appelés wall forming bodies en anglais) de type I du macrogamonte, et sa composition est similaire à celle de la kératine, puisque de nature protéique. Elle peut être lisse ou rugueuse et est parfois interrompue au niveau du micropyle. La paroi interne est formée par les corps granuleux de type II et est de nature nucléo-protéique et lipidique. Elle est souvent fine (Euzéby, 1987).

Certains oocystes présentent une paroi à trois couches, comme *Eimeria citelli* Kartchner et Becker 1930. La couche externe est alors dense et fine, la couche du milieu est plus épaisse et composée d'un réseau tubulaire de protéines riches en tyrosine et en cystéine, et enfin, la couche interne est homogène et osmiophile (Fernandez et al., 1988).

b) Coloration

La paroi des oocystes peut contenir des pigments. C'est pourquoi des oocystes colorés peuvent être observés, allant du jaune au marron en passant parfois par de l'orange ou du vert (Henry, 1932 ; Levine et al., 1957b ; Vetterling, 1964). Ainsi, plus la couche externe est épaisse, plus l'oocyste est coloré. La couleur de la couche interne, quant à elle, dépend de ses propriétés optiques. Elle est généralement transparente ou sombre (Kheysin, 1972).

La couleur de la paroi est utilisée par beaucoup d'auteurs pour différencier les espèces d'*Eimeria*. Il ne faut cependant pas oublier que ces couleurs peuvent être artéfactuelles et pourraient, par exemple, être la conséquence de l'exposition des oocystes aux agents de conservation. Ainsi, Nowell et Higgs (1989) ont supposé que le dichromate de potassium a coloré en jaune la couche la plus épaisse de la paroi de *Eimeria hungaryensis* Levine et Ivens 1965 qu'ils observent. Cette couleur pourrait également dépendre de l'intensité lumineuse, ou du choix du filtre utilisé pour le microscope optique (Berto et al., 2014). En revanche, certaines espèces présentent une différence entre la tonalité des deux couches de leur paroi (plus sombre ou plus claire). Cette différence peut donc être une caractéristique importante pour identifier une espèce (Berto et al., 2014).

c) Texture

La texture de la surface externe peut varier de très lisse (oocyste (b) fig 11) à rugueuse (oocyste (a) fig 11) (Berto et al., 2014). Il s'agit d'une caractéristique importante, qui permet, dans certains cas, de faire la différence entre deux espèces très proches (exemple : *Eimeria trinidadensis* Casas et al. 1995 et *Eimeria ichiloensis* Casas et al. 1995 chez le capybara [Albuquerque et al., 2008]).

Parfois, des structures protrusives comme des projections coniques ou des épines sont décrites sur la surface externe de certaines espèces (ex : *Eimeria spinosa* Henry 1931 chez le porc domestique [Koudela et Vítovec, 1992]).

d) Micropyle et capsule du micropyle

Le micropyle (oocyste (b) fig 11) est une discontinuité d'une des couches de la paroi de l'oocyste (Berto et al., 2014). Il peut s'agir d'une discontinuité au niveau de la couche interne (comme *Eimeria dorcadis* Mantovani 1966 chez la gazelle de Dorcas [Mohammed et al., 2012]) ou au niveau de la couche externe (comme *Eimeria nieschulzi* Dieben 1924 chez le rat [Sibert et Speer, 1980]). Chez certaines espèces, une calotte est observée au-dessus du micropyle : la capsule du micropyle (Oocyste (c) fig 11). Elle permettrait de protéger les régions de discontinuité des couches de la paroi de l'oocyste (Berto et al., 2014).

e) Caractéristiques physico-chimiques de la paroi

La paroi de l'oocyste est très résistante à un grand nombre d'agents chimiques et physiques, d'où son rôle de protection dans le milieu extérieur. Il existe cependant des molécules auxquelles elle est sensible, telles que des produits tensioactifs ou encore l'iode qui peuvent pénétrer la paroi. Elle est également sensible aux hautes températures et à la dessiccation (Euzéby, 1987 ; Ryley, 1973).

De plus, la paroi permet les échanges gazeux, qui sont nécessaires pour la sporulation et le développement des stades infectieux (Ryley, 1973).

3. Sporonte

L'oocyste excrété dans les matières fécales contient tout d'abord une masse centrale : le sporonte (oocyste u fig14). Il est composé de ribosomes, de mitochondries, de corps lipidiques et d'amylopectine, d'un réticulum endoplasmique lisse et rugueux, et d'un noyau lui-même composé d'un nucléole (Sibert et Speer, 1980). Selon l'espèce d'*Eimeria*, le sporonte peut occuper tout l'espace à l'intérieur de l'oocyste (Dubey et al., 2019). Ce sporonte évolue au cours de la sporulation (voir ci-dessous).

4. Cytoplasme

Le cytoplasme présente un volume variable dans l'oocyste. En effet, quand l'oocyste est encore dans le système digestif, le cytoplasme remplit entièrement ce dernier. Lorsqu'il est excrété, le cytoplasme se rétracte et diminue alors de volume en se décollant des parois et en formant une sphère (Kheysin, 1972). Il apparaît alors granuleux et le noyau est peu visible (Euzéby, 1987).

5. Résiduум oocystal

Le résiduум oocystal (oocyste (a) fig 11) est une accumulation de granules lipidiques avec du glycogène, qui sont éliminés par le cytoplasme lors de la sporogonie (Kheysin, 1972). Il est toujours situé entre les sporocystes. Cependant, il n'est pas présent chez toutes les espèces d'*Eimeria*, car il dépend de la nature du métabolisme du macrogamète. En effet, s'il y a une accumulation importante de granules lipidiques au début de la division, une grande quantité ne sera pas utilisée durant la sporogonie et formera le résiduум oocystal.

Ce résiduум ne semble pas être utilisé comme source d'énergie pour maintenir la viabilité des sporozoïtes car celui-ci persiste longtemps et ne diminue pratiquement pas de taille à la suite de la sporulation (Kheysin, 1972). Sa fonction, si elle existe, n'est toujours pas connue.

6. Granules polaires

Un granule polaire (oocyste (a) fig 11) est une structure visible à l'intérieur de l'oocyste. Ces granules ne sont pas forcément situés au niveau des pôles de l'oocyste, donc sont parfois appelés granules réfringents. Les granules peuvent être seuls ou en groupe, et font généralement entre 3 et 4 μm de diamètre. Ils sont situés entre les sporocystes, comme le résidu oocystal, mais sont plus petits et invariablement denses. Durant la sporogonie, ils peuvent être situés entre les sporoblastes ou près de la paroi de l'oocyste, comme chez les coccidies des volailles (Kheysin, 1972).

Des granules réfringents peuvent être présents de manière variable, comme observé dans certaines espèces d'*Eimeria* chez des rongeurs de la tribu Marmotini (Wilber et al., 1998 ; Golemansky et Koshev, 2007 ; Hnida, 2016).

7. Sporocyste

La sporogonie permet à l'oocyste de devenir infectieux et se produit dans le milieu extérieur. Ainsi, l'oocyste contient tout d'abord des sporoblastes, puis quatre sporocystes contenant chacun deux sporozoïtes. Le processus plus détaillé est décrit ci-dessous.

Les principales caractéristiques des sporocystes sont représentées sur la figure 12.

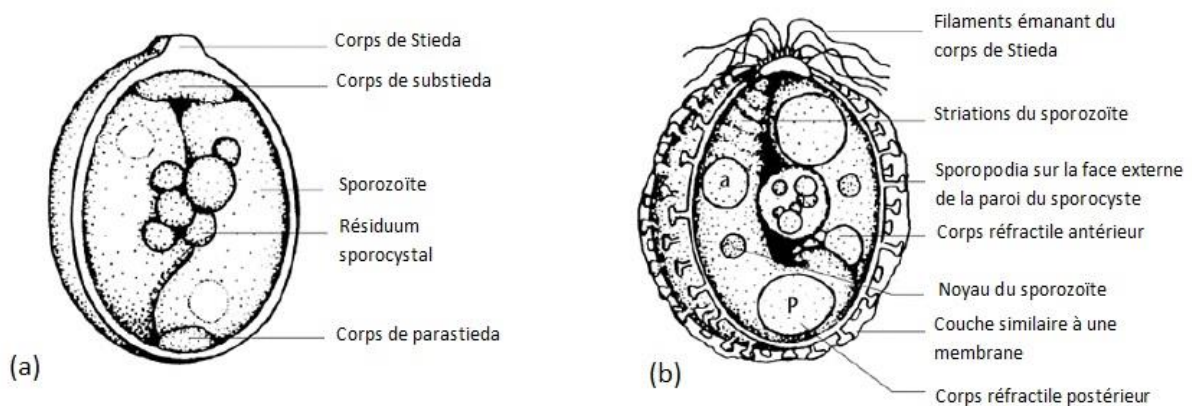


Figure 12: Dessin de sporocyste hypothétique d'*Eimeria* (Duszynski, 2011)

(a) sporocyste montrant les caractéristiques majeures, incluant deux sporozoïtes

(b) un autre sporocyste montrant une variété de caractéristiques, certaines peuvent être présentes dans les sporocystes de différentes espèces d'*Eimeria*

Les sporocystes sont recouverts d'une paroi d'environ 20-25 nm. Cette paroi comporte une ouverture préformée au niveau de l'extrémité la plus effilée, qui est nécessaire à la sortie des sporozoïtes (Bangoura et Dauschies, 2018).

De même que pour les oocystes, leur taille peut varier entre les hôtes d'un même genre, ainsi qu'au sein d'une même espèce hôte (Gardner et Duszynski, 1990).

a) Résiduum sporocystal

A l'intérieur du sporocyste, on peut retrouver un résiduum sporocystal (sporocyste (a) fig 12) qui contient les déchets résiduels de la différenciation des sporozoïtes. Ce résiduum est formé à partir des vacuoles ainsi que de la masse granulaire de lipides et de glycogène présentes dans chaque sporoblaste (Kheysin, 1972). Il peut se présenter sous forme d'une masse compacte de granules ou alors de petits granules diffusément répartis entre les sporozoïtes (Berto, 2014). Lorsque l'oocyste est dans le milieu extérieur, une diminution progressive de la taille du résiduum est observée, et quand il disparaît, l'oocyste perd son pouvoir infectant (Kheysin, 1972).

Les sporozoïtes sont connectés au résiduum par un réseau nanotubulaire, qui permettrait de transporter des vésicules contenant des nutriments dans le réticulum endoplasmique du sporozoïte. Même si la fonction précise du résiduum sporocystal n'est pas connue, cette connexion pourrait expliquer la survie des oocystes et la persistance de leur pouvoir infectant parfois pendant plusieurs années, notamment dans les environnements humides (Seemann et al., 2012).

b) Corps de Stieda, substieda et parastieda

Les sporocystes du genre *Eimeria* présentent un petit bouchon au niveau de leur extrémité la plus fine : le corps de Stieda (sporocystes (a) et (b) fig 12). Cette structure est de nature protéique et lipoprotéique, et elle renferme de la tyrosine (Euzéby, 1987).

Un corps de substieda est parfois présent dans certaines espèces, juste en dessous du corps de Stieda. Il peut être une caractéristique importante pour l'identification et le diagnostic différentiel, même si son importance est traditionnellement associée au genre *Isoospora* (Berto et al., 2014). Jirků et al. (2003) considèrent même que tous les genres de la famille des Eimeriidae possèdent un complexe corps de Stieda/corps de substieda et qu'il est dissous lors de l'excystation.

Il existe également, dans certaines espèces, un corps de parastieda (sporocyste (a) de fig 12). Duszynski (1985) observe cette structure chez *Eimeria parastiedica* Duszynski 1985, et la définit comme un corps de substieda localisé à l'extrémité opposée au corps de Stieda. Cette similarité de structure complique la distinction entre les extrémités antérieure et postérieure du sporocyste.

8. Sporozoïte

Les sporozoïtes sont contenus dans les sporocystes (sporozoïtes dans les sporocystes (a) et (b) fig 12). Ce sont des cellules mobiles, simples et minces avec une membrane en deux couches, dont la taille dépend de l'espèce (elle varie entre 10 et 13 μm). Leur forme peut varier d'allongée à très ronde selon leurs mouvements (Roberts et Hammond, 1970).

Il s'agit de l'élément infectant : les sporozoïtes sont libérés du sporocyste lors de l'excystation, se fixent, puis envahissent les cellules hôtes cibles.

Un sporozoïte avec ses principaux organites est représenté sur la figure 13.

La partie antérieure du sporozoïte peut apparaître plus sombre que la partie postérieure au contraste de phase, car elle est composée de plusieurs organites situés à l'intérieur du complexe apical (anneaux polaires, conoïde, microtubules, micronèmes et rhoptries fig 13) (Scholtyseck, 1973). L'adhésion aux cellules hôtes et leur invasion par le sporozoïte dépendent de ce complexe apical, mais sa fonction précise n'est pas bien connue (Bangoura et Dauschies, 2018). La partie postérieure contient le pore postérieur (fig 13) qui est une zone de discontinuité de la membrane interne (Dubey et al., 2019).

Les sporozoïtes présentent généralement un grand corps réfringent de nature protéique dans leur partie la plus large. Souvent, ils en possèdent 2, un antérieur et un postérieur, comme on peut le voir sur la figure 13. Ils sont osmotiques, homogènes et denses aux électrons. Leur forme varie selon l'espèce d'*Eimeria*.

Le centre contient généralement un noyau (fig 13) en forme de bulle avec une distribution périphérique de la chromatine, il est fréquemment plus petit que les corps réfringents.

De plus, le cytoplasme des sporozoïtes peut contenir une petite quantité d'ARN sous la forme de granules basophiles et une quantité considérable de glycogène (fig 13) (Kheysin, 1972).

Enfin, les sporozoïtes contiennent d'autres organites comme des mitochondries, un réticulum endoplasmique et des granules lipidiques, indiqués sur la figure 13. Ils présentent parfois à leur surface un micropore (fig 13) qui est une invagination de la membrane du sporozoïte (Scholtyseck, 1973).

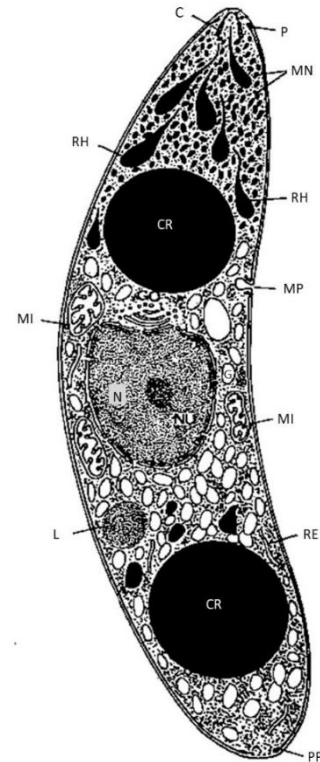


Figure 13: Schéma d'un sporozoïte, d'après Roberts et Hammond (1970) et Scholtyseck (1973)

C : conoïde, CR : corps réfringent, G : glycogène, L : granule lipidique, MI : mitochondrie, MN : micronèmes, MP : micropore, N : noyau, P : anneau polaire, PP : pore postérieur, RE : réticulum endoplasmique, RH : rhoptrie

III. Cycle

Les *Eimeria* spp. ont un cycle monoxène et stenoxène (cycle de développement limité à une espèce hôte [Joyner, 1982]) avec des stades de développement endogènes dans un individu hôte, et exogènes dans le milieu extérieur. La majorité des *Eimeria* spp. sont des parasites du tractus digestif. Cependant, certaines espèces peuvent se développer dans des localisations plus atypiques, comme le foie (*E. stiedae* Lindemann 1865 chez le lapin) ou les reins (*E. truncata* Railliet et Lucet 1890 chez les oies) (Bangoura et Dauschies, 2018). Ainsi, la principale voie de transmission entre hôtes est la voie féco-orale. Le cycle d'une espèce d'*Eimeria* est présenté sur la figure 14.

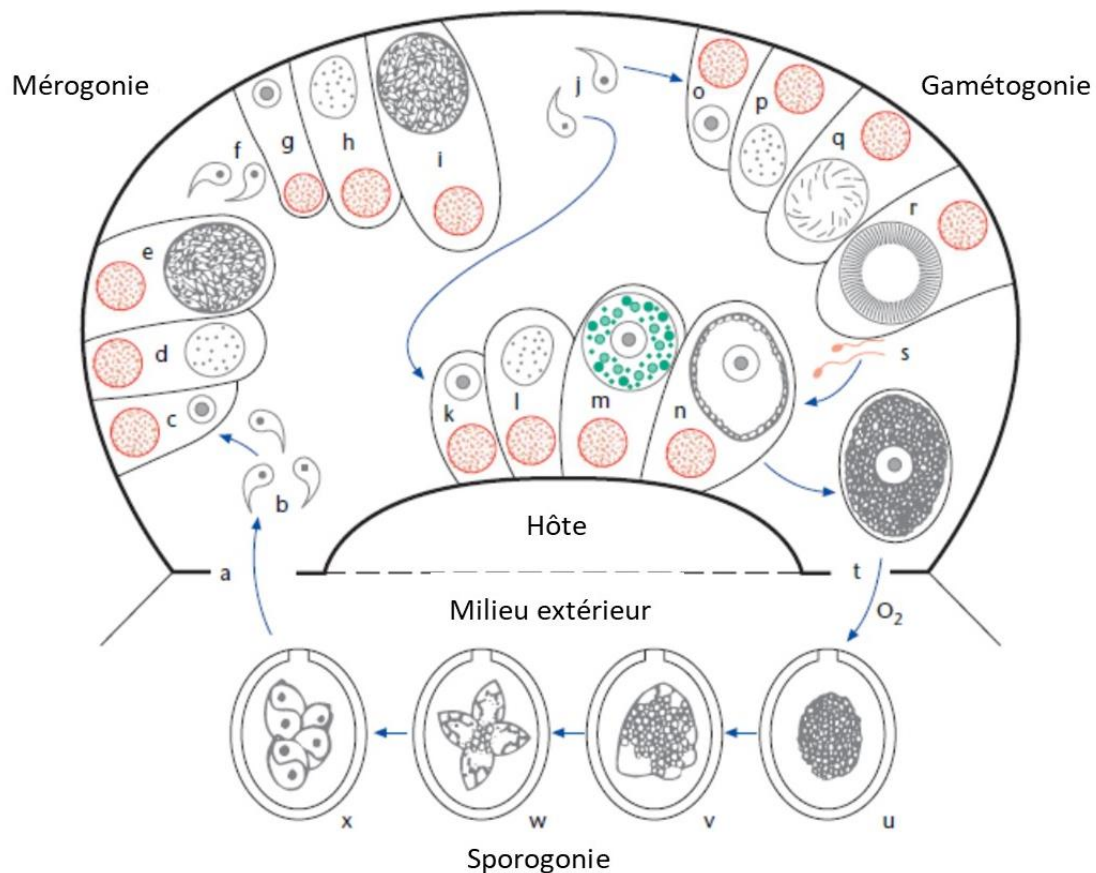


Figure 14: Schéma représentant les étapes majeures de développement endogène et exogène d'un cycle « typique » d'*Eimeria* (Duszynski, 2011)

a : entrée de l'oocyste sporulé dans un hôte définitif sensible ; b : libération des sporozoïtes des sporocystes/oocystes ; c : sporozoïtes pénètrent dans les entérocytes de l'hôte et s'arrondissent ; d : division mitotique du merozoïte ; e : formation des mérozoïtes ; f : première génération de mérozoïtes relâchés des entérocytes de l'hôte, qui cherchent de nouvelles cellules hôtes à pénétrer ; g-i : nouvelles générations de mérozoïtes ; j : génération finale de mérozoïtes ; k : mérozoïte s'arrondit lors du premier stade de développement en macrogamétoyte ; l : macrogamonte précoce ; m : macrogamonte en développement avec des corps granuleux ; n : macrogamonte mature ; o : mérozoïte s'arrondit lors du premier stade de développement en microgamétoyte ; p : mitose ; q : genèse du microgamétoyte ; r : microgamétoyte mature avec des microgamètes complètement formés autour de la périphérie de la cellule ; s : microgamètes flagellés quittent l'entérocyte hôte pour pénétrer dans un autre entérocyte contenant un macrogamète complètement développé ; t : après la fécondation, l'oocyste non sporulé redevient diploïde, quitte l'entérocyte hôte et entre dans la lumière de l'intestin ; u : l'oocyste non sporulé contenant le sporonte est libéré de l'hôte dans ses fèces ; v : début de la méiose et formation des sporocystes ; w : stade pyramide du développement des sporocystes lors de la sporogonie ; x : après la dernière division du noyau, la formation de chaque sporocyste est complète ce qui donne un oocyste sporulé.

1. Développement exogène

Lorsqu'ils sont excrétés dans le milieu extérieur, dans les matières fécales, les oocystes ne sont pas encore infectants. Comme nous l'avons dit précédemment, les oocystes sont les stades de résistance des *Eimeria* dans le milieu extérieur, notamment grâce aux propriétés de leur paroi. En effet, ils peuvent persister pendant plusieurs mois en milieu humide entre 5 et 25°C (Euzéby, 1987). De plus, les oocystes sporulés sont plus résistants aux températures extrêmes que les non sporulés (Dubey et al., 2019). Ces oocystes peuvent résister pendant quelques semaines à des températures négatives puis perdent leur pouvoir infectant. Ainsi, *E. zuernii* Rivolta 1878, qui parasite les bovins, perd son pouvoir infectant après 2 semaines à -8°C (Euzéby, 1987). Les *Eimeria* spp., notamment celles des ruminants, peuvent ainsi persister dans les pâtures durant toute la saison hivernale si les températures ne sont pas trop basses (Dubey et al., 2019).

Nous avons vu que la sporulation se fait dans le milieu extérieur. Celle-ci peut reprendre au printemps, après la saison hivernale, dans les pays tempérés (Euzéby, 1987). Le sporonte se divise alors en quatre sporoblastes, qui vont ensuite évoluer en quatre sporocystes, contenant chacun deux sporozoïtes haploïdes (étapes u, v, w et x fig 14) (Euzéby, 1987).

La sporulation dépend principalement de trois facteurs (Kheysin, 1972; Euzéby, 1987):

- L'oxygénation : la sporulation nécessite une respiration aérobie active.
- La température : la sporulation est possible de 10 à 33 °C, avec un optimum variable selon les espèces, mais généralement entre 28 et 30 °C.
- L'humidité : elle doit être de 30% minimum et est optimale à 80%.

Ce processus peut prendre un à deux jours pour certaines espèces, dans des conditions météorologiques idéales (climat chaud et sec avec une litière humide). Cependant, il dure plus longtemps dans des conditions suboptimales (climat très humide)(Venkateswara Rao et al., 2015).

Il est difficile de mesurer précisément la durée de la sporulation, car elle n'est pas synchrone pour tous les oocystes d'un même échantillon. De plus, l'observation d'un corps de Stieda ou d'un résidu sporocystal bien visible n'est pas forcément synonyme d'un oocyste infectant (Joyner, 1982).

2. Développement endogène

Le cycle se poursuit par l'ingestion de l'oocyste sporulé, qui est contenu dans de la nourriture ou une litière contaminées, des fèces ou de l'eau, par l'hôte définitif (Dubey et al., 2019).

a) L'excystation

L'excystation correspond au processus de sortie des sporozoïtes, de l'oocyste à l'intérieur de l'hôte, en général dans son tube digestif (étape b fig 14). Il nécessite l'ouverture de la paroi de l'oocyste, puis celle du sporocyste (Dubey et al., 2019).

In vivo, cette excystation requiert des fluides pancréatiques, qui sont contenus dans le liquide duodéal, et des sels biliaires (Doran et Farr, 1962). *In vitro*, les sels biliaires et la trypsine induiraient une excystation complète des oocystes et sporocystes (Doran et Farr, 1962).

Chez les rongeurs, l'excystation peut être obtenue grâce à de la pepsine et de l'acide chlorhydrique, utilisés en pré-traitement sur des oocystes sporulés (Wiedmer et al., 2011). Cela diffère des autres mammifères, chez qui la pepsine ne semble pas jouer un rôle majeur. Ainsi, la pepsine entre dans les oocystes sporulés au niveau des deux extrémités et provoque la dégradation de la couche interne de l'oocyste, sans altération visible de la couche externe (Wiedmer et al., 2011). Chez les volailles, aucun de ces facteurs n'est suffisant. Le gésier chez les gallinacés est en revanche considéré comme très important pour casser la paroi de l'oocyste.

Comme nous l'avons vu précédemment, certaines espèces d'*Eimeria* possèdent un micropyle sur la paroi de l'oocyste. Ce micropyle est une ligne de rupture prédéterminée, au niveau de laquelle s'ouvrira l'oocyste dans le tube digestif.

Ainsi, le processus d'excystation des sporozoïtes hors des sporocystes et de l'oocyste est permis par action combinée de phénomènes mécaniques (péristaltisme intestinal) et biochimiques (action de la trypsine et de la bile), mais également par l'énergie propre des sporozoïtes (fournie par l'utilisation de leurs réserves d'amylopectine) (Euzéby, 1987).

Durant l'excystation, la partie interne du corps de Stieda s'élargit et ce dernier va alors disparaître. A partir de ce moment, les sporozoïtes s'éloignent du résidu sporocystal, se déplient et commencent à tourner l'un sur l'autre. Parfois, ce résidu est poussé par les sporozoïtes contre une des parois du sporocyste. Un des sporozoïtes va ensuite sortir par l'espace vide laissé par le corps de Stieda, en faisant de nettes constriction de son corps. Le second sporozoïte sort généralement immédiatement après lui. Le résidu sporocystal peut être poussé à l'extérieur du sporocyste par les sporozoïtes lors de leur sortie (Doran et Farr, 1962).

b) L'invasion cellulaire

À la suite de l'excystation, les sporozoïtes sont capables de rentrer dans les cellules épithéliales de la muqueuse digestive. Durant cette invasion cellulaire (étape c fig 14), le parasite s'enveloppe dans une portion de la membrane de la cellule hôte, appelée vacuole parasitophore. Ce mécanisme permet au sporozoïte d'échapper aux mécanismes de défense de l'hôte et, de ce fait, à son élimination (Bangoura et Dauschies, 2018). A l'intérieur de la vacuole, le trophozoïte, aussi appelé zoïte uninucléé, se forme (il s'agit du premier stade endogène qui est non motile) (Dubey et al., 2019). Il est généralement situé juste au-dessus du noyau de la cellule hôte (Todd et Hammond, 1968a).

c) La réplication asexuée

La réplication asexuée débute par la schizogonie dans la plupart des espèces d'*Eimeria*. Il s'agit d'un processus durant lequel le noyau se divise en quatre noyaux, ou plus, avant que les mérozoïtes soient formés (Dubey et al., 2019). Cette formation de multiples mérozoïtes peut se réaliser à l'intérieur de la cellule hôte (endomérogonie) ou à sa surface (ectomérogonie), comme c'est le cas pour la plupart des *Eimeria* spp. du bétail (Dubey et al., 2019). Selon l'espèce d'*Eimeria*, il peut y avoir d'une à six mérogonies successives avant la reproduction sexuée (étapes d et e fig 14) (Shirley et al., 2005; Dubey et al., 2019). Les schizontes sont de forme ovoïde à ronde, et ils contiennent d'une dizaine à plus de 120 000 mérozoïtes. Durant ce stade, la cellule hôte grossit énormément et fournit l'énergie nécessaire au développement du parasite (Hamid et al., 2015). Lorsque les mérozoïtes sont matures, ils sortent de la cellule (étape f fig 14), envahissent une cellule hôte secondaire (étape g fig 14) et continuent leur développement (étapes g à i fig 14) (Bangoura et Dauschies, 2018). Ainsi à la fin de la mérogonie, il n'y a généralement plus qu'un seul mérozoïte dans une cellule hôte, mais il est parfois possible d'observer une infection multiple (Kefu et al., 2006).

Certains sporozoïtes peuvent être transportés par des lymphocytes dans des localisations extra-intestinales, comme dans les nœuds lymphatiques ou le foie. Ils sont alors à l'origine de forme persistantes de schizontes. Ces schizontes peuvent être réactivés comme nous le verrons ci-dessous (Dubey et al., 2019).

d) La reproduction sexuée

La gamétonie suit les réplifications asexuées et permet la formation des gamontes, qui correspondent aux stades sexués. Il existe deux types de gamontes : les macrogamontes contiennent un seul macrogamète et restent dans la cellule hôte (étapes k à n fig 14), tandis que les microgamontes contiennent plusieurs microgamètes mobiles (étapes o à r fig 14). Ces microgamètes sont libérés dans la lumière intestinale (étape s fig 14) et vont envahir les cellules infectées par des macrogamètes (Bangoura et Dauschies, 2018).

Un macrogamonte contient un noyau unique, des corps granuleux de deux types (type I et type II, appelés Wall-forming bodies par les auteurs anglo-saxon) qui sont impliqués dans la formation de la paroi de l'oocyste (comme nous avons vu au-dessus), des granules lipidiques et quelques mitochondries (Scholtyseck et Hammond, 1970). Pendant la maturation de ce macrogamonte, les cellules hôtes dégénèrent progressivement en se vacuolisant et en se désintégrant (Scholtyseck et Hammond, 1970).

e) La fécondation

Le zygote est formé grâce à la fécondation d'un macrogamète par un microgamète à l'intérieur de la cellule hôte. Les corps granuleux du macrogamète permettent la formation d'une paroi épaisse autour du zygote. Ainsi l'oocyste immature peut avoir jusqu'à cinq couches, qui vont ensuite fusionner en deux ou trois couches (Sibert et Speer, 1980; Kefu et al., 2006).

Après la fécondation, le micropyle du zygote peut se fermer ou persister selon les espèces. Ce zygote correspond à l'oocyste, et une fois que ce dernier est formé, la cellule hôte se déchire et libère l'oocyste dans la lumière de l'organe où s'est réalisée la fécondation (Euzéby, 1987).

L'oocyste est ensuite excrété dans les fèces (ou les urines selon le lieu de fécondation, étape t fig 14). Cette excrétion marque la fin de la période prépatente, période qui commence au moment de l'ingestion d'un oocyste sporulé par l'hôte, et qui se termine par la formation et l'élimination du premier oocyste dans le milieu extérieur. Elle dure généralement entre quatre et 11 jours chez les mammifères (Kheysin, 1972). Elle est ensuite suivie par une période d'excrétion, qui est appelée la période patente, qui commence au moment de l'excrétion du premier oocyste par l'hôte et se finit lorsqu'il excrète le dernier oocyste. Elle peut durer de quelques jours à plusieurs semaines (Kheysin, 1972). La durée de la période patente peut, notamment, être augmentée lorsque les oocystes ne sont pas libérés au même moment, ce qui est le signe d'une absence de synchronisation de développement des stades endogènes. De plus, elle peut être prolongée par le développement d'une super infection, qui est due à l'ingestion répétée d'oocystes de la même espèce à partir d'un environnement contaminé (Bangoura et Dauschies, 2018).

IV. Epidémiologie et immunité

Les *Eimeria* spp. sont des parasites de grande importance en médecine vétérinaire, puisqu'ils peuvent infecter de nombreuses espèces animales, domestiques ou sauvages. Ils suivent la distribution de leurs hôtes, et donc sont présents partout dans le monde (Bangoura et Dauschies, 2018). Ces hôtes se contaminent par ingestion des oocystes sporulés, après excrétion par des hôtes infectés. Ces oocystes sont présents sur le sol, les végétaux ou dans l'eau (Euzéby, 1987). De plus, la transmission est favorisée par une pression parasitaire importante, ce qui est notamment le cas des élevages intensifs, où l'on retrouve une forte densité d'animaux (Witcombe et Smith, 2014). Ce sont les jeunes animaux qui sont principalement touchés, car ils sont souvent infectés par une grande charge parasitaire et ils possèdent une immunité moins efficace (Euzéby, 1987; Bangoura et Dauschies, 2018). Il a également été démontré que la sensibilité aux coccidies des individus d'une même espèce peut différer selon leur génotype (Mayberry et al., 1982).

L'écologie et la distribution des hôtes peuvent favoriser les échanges d'*Eimeria* spp. entre espèces proches génétiquement (comme pour certains rongeurs). Ces échanges peuvent être suivis d'une spéciation et pourraient expliquer la variabilité des spectres d'hôtes entre les différentes lignées d'*Eimeria*, d'où une phylogénie complexe de ce genre, comme nous le verrons ci-dessous (Máková et al., 2018).

Les réactions immunitaires aux infections coccidiennes ont principalement été étudiées chez les volailles, au vu des conséquences économiques importantes que ces infections entraînent pour ces espèces. On peut toutefois supposer qu'elles sont équivalentes pour les autres espèces hôtes. Ainsi, si un hôte est immunocompétent, il développe généralement une immunité efficace contre *Eimeria*, qui cible souvent les premiers stades endogènes du parasite (Witcombe et Smith, 2014).

Lors de la primo-infection, une immunité innée se met en place, basée sur la reconnaissance des motifs moléculaires associés aux pathogènes (appelés PAMPs pour pathogen-associated molecular patterns) par des récepteurs (appelés PRRs pour pattern recognition receptors). De nombreuses cellules sont également impliquées comme les lymphocytes Natural killer, les cellules dendritiques, les cellules épithéliales et les macrophages (Kim et al., 2019).

A la suite à l'infection, une réponse immunitaire acquise spécifique se développe et sera stimulée si l'hôte est de nouveau infecté (Kim et al., 2019). Elle permet généralement une bonne protection (Mesfin et Bellamy, 1979; Bangoura et Dauschies, 2018). Cette immunité protectrice se base principalement sur une réponse à médiation cellulaire, impliquant entre autres des lymphocytes T (Kim et al., 2019). Toutefois, une réponse à médiation humorale, c'est-à-dire basée sur la production et la sécrétion d'anticorps par les cellules plasmiques qui sont dérivés des lymphocytes B, est également présente, sans que son implication dans la protection ne soit totalement comprise (Wallach, 2010). Un transfert vertical d'immunité via

des anticorps est ainsi décrit entre la mère et son poussin, permettant une protection des jeunes (Witcombe et Smith, 2014). Ces réponses immunitaires sont en partie contrôlées par le complexe majeur d'histocompatibilité (CMH), qui est un ensemble de gènes divisé en quatre familles, et dont les deux premières (CMH I et II) sont impliquées dans la réponse adaptative (Acevedo-Whitehouse et Cunningham, 2006).

Ces réponses immunitaires se révèlent être relativement complexes, avec de nombreux mécanismes impliqués dans les différents stades de développement du parasite (Lillehoj et al., 2007). Les différentes espèces d'*Eimeria* mettraient ainsi en jeu des mécanismes immunitaires différents (Jenkins, 1998). Cela pourrait expliquer l'absence d'immunité croisée contre des espèces différentes d'*Eimeria* chez les volailles. Pour lutter contre le parasitisme par des coccidies, la vaccination peut être une solution efficace mais doit souvent être réalisée pour chaque espèce d'*Eimeria*. Elle n'est actuellement disponible que chez les volailles (Fayer et Reid, 1982).

V. Diagnostic

Chez les mammifères, le diagnostic d'une infection par une espèce du genre *Eimeria* se fait généralement par coproscopie, avec une méthode de flottation. En effet, les oocystes sont le stade le plus facilement accessible, puisque libérés généralement dans les fèces. Cette coproscopie peut se faire à partir de prélèvements individuels ou d'échantillons collectifs, comme c'est le cas pour le bétail (Bangoura et Dauschies, 2018). Si des oocystes sont présents, il est alors possible de différencier et d'identifier certaines espèces d'*Eimeria*. Ce diagnostic est important chez les animaux domestiques, puisqu'il permet d'adapter le traitement et la prophylaxie lorsque l'infection est symptomatique (Euzéby, 1987).

Lors de cet examen, l'intensité de l'émission des oocystes est mesurable. Cette dernière est très variable et dépend de nombreux facteurs : de l'espèce d'*Eimeria*, de la dose d'oocystes infectants, de la synchronisation des cycles parasitaires des coccidies et enfin de l'hôte, notamment de son immunité (Callait, 1999). Pour avoir une tendance générale de l'émission des oocystes par les hôtes à une période donnée, il est nécessaire de prélever au même moment plusieurs échantillons chez des individus différents (Callait, 1999). Cependant cette intensité d'émission ne permet pas d'estimer la gravité de l'infection chez un individu-hôte, puisqu'il n'existe aucune corrélation entre les deux (Euzéby, 1987).

Néanmoins, cet examen coproscopique est parfois considéré comme trop tardif chez les animaux domestiques. En effet, les oocystes sont émis à la fin du cycle endogène du parasite, donc une fois que les lésions tissulaires sont présentes (Euzéby, 1987). De plus, certaines espèces sont peu différenciables morphologiquement, notamment chez les volailles (Long et Joyner, 1984). Il est alors préférable d'utiliser d'autres méthodes diagnostiques, tel que l'analyse histologique de sections d'intestin ou encore le scoring des lésions intestinales (Bangoura et Dauschies, 2018). L'utilisation de méthodes de biologie moléculaire telles que

la PCR est également possible, mais nécessite d'avoir une banque de données moléculaires et des marqueurs à amplifier spécifiques à chaque espèce (Berto et al., 2014).

VI. Pathogénie

Comme nous l'avons vu précédemment, les *Eimeria* détruisent les cellules de l'hôte lors de leurs stades endogènes. Elles sont donc à l'origine de dommages tissulaires, plus ou moins marqués, chez les hôtes sensibles, entraînant une réaction inflammatoire (Lillehoj et Trout, 1996). La pathogénie est donc fonction de la quantité d'oocystes ingérée, du taux de réplication du parasite, de l'inflammation tissulaire qu'il induit, du tissu ciblé, de la réponse immunitaire de l'hôte et de facteurs additionnels qui ne sont pas encore connus (Bangoura et Dauschies, 2018).

La pathogénie des coccidioses, maladies due à l'infection de parasites appartenant au sous-ordre Eimeriorina, dépend ainsi de l'espèce d'*Eimeria* voire de la souche (Euzéby, 1987). En effet, si la plupart des espèces d'*Eimeria* sont peu voire pas pathogènes, et entraînent des syndromes digestifs peu importants, il existe quelques espèces très pathogènes, à l'origine de signes cliniques majeurs (diarrhées, déshydratation, anorexie, signes nerveux), qui sont parfois fatales. En général, les infections par *Eimeria* spp. sont auto-résolutives (Euzéby, 1987).

La pathogénie peut également dépendre de l'hôte. Ainsi, lors d'une infection par *Eimeria callospermophili* Henry 1932, les individus des espèces *Spermophilus lateralis* Say 1823 et *S. variegatus* Erxleben 1777 ne présentent aucun symptôme, quelle que soit la charge parasitaire. En revanche, les individus de l'espèce *S. richardsoni* Sabine 1822 les plus infectés peuvent présenter une diarrhée hémorragique mucoïde, un abattement et une anorexie (Todd et Hammond, 1968a). Chez les animaux de production, on observe une diminution globale des performances zootechniques. En effet, les coccidioses sont plutôt considérées comme des affections de groupe plutôt que des affections individuelles, du fait du nombre important d'individus qui sont touchés (Bangoura et Dauschies, 2018).

Enfin, les coccidioses peuvent favoriser des infections secondaires bactériennes ou virales, voire des dysbioses. Elles peuvent également favoriser des infestations par des helminthes ou d'autres protozoaires (Hermans et Morgan, 2007 ; Dubey et al., 2019). On peut alors observer d'autres signes cliniques selon l'agent impliqué.

VII. Spécificité des *Eimeria* spp.

La plupart des *Eimeria* spp. sont hautement spécifiques de leurs hôtes, mais également de leurs sites de développement (Marquardt, 1973 ; Long et Joyner, 1984 ; Duszynski, 2011). Cette spécificité est un critère important, notamment pour l'identification des espèces d'*Eimeria*, mais elle peut être sujette à controverse. En effet, certaines espèces morphologiquement identiques sont considérées comme différentes car retrouvées chez des hôtes différents par certains auteurs. Par exemple, *Eimeria lateralis* Levine et al. 1957 décrite chez *Spermophilus lateralis*, *E. wisconsinensis* Dorney 1962 décrite chez *Tamias striatus* et *E. tuscarorensis* Dorney 1965 décrite chez *Marmota monax* (Levine et al., 1957b ; Dorney 1962 et 1965) sont considérées comme des espèces différentes, tandis que pour quelques auteurs, il s'agit de la même espèce avec un plus grand spectre d'hôtes. (Wilber et al. (1998) ont considéré ces 3 espèces comme synonymes, comme nous le verrons ci-dessous).

Il s'avère que le degré de spécificité de la plupart des espèces d'*Eimeria*, son origine et sa conservation phylogénétique sont peu connus. En effet, peu d'analyses phylogénétiques ont été réalisées, du fait de la faible base de données moléculaires disponible (Kvičerová et Hypša, 2013).

1. Origine de la spécificité

Pour certains auteurs, la spécificité pourrait être liée à la composition de la trypsine et de la bile de l'hôte, qui permettent en partie la libération des sporozoïtes (Euzéby, 1987). Cependant, cela ne peut pas être le seul facteur en jeu. En effet, certains sporozoïtes peuvent être libérés chez un hôte ne faisant pas partie du spectre d'hôtes, sans pour autant qu'ils puissent y effectuer un cycle de développement complet (Haberkorn, 1970). L'excystation serait donc plutôt un processus non spécifique (Marquardt, 1973).

Comparée aux autres genres du phylum Apicomplexa, tels que *Cryptosporidium* ou *Toxoplasma*, la gamme étroite d'hôtes des *Eimeria* spp. peut s'expliquer en partie par leur répertoire peu important de protéines micronèmes, qui est plus développé dans les autres genres (Cowper et al., 2012). Ces protéines sont excrétées par les sporozoïtes mobiles avec d'autres protéines signal, et sont nécessaires à la reconnaissance et à l'attachement aux cellules hôtes types. Ainsi, une interaction étroite entre hôte et pathogène est observée chez *Eimeria* spp. (Oakes et al., 2013).

Cependant, plusieurs expériences *in vitro* ont montré que certains stades de développement, pour quelques espèces d'*Eimeria*, sont très peu spécifiques de leur substrat. Ainsi, la première schizogonie d'*Eimeria tenella* Railliet et Lucet 1891, qui est spécifique de la poule domestique, peut se faire dans des cultures cellulaires telles que des cellules rénales de bovins. Néanmoins, les cycles suivants nécessitent des tissus plus spécifiques (Patton, 1965).

Il a également été suggéré par plusieurs études que l'immunité de l'hôte peut influencer la spécificité d'hôte (Nowell et Higgs, 1989 ; Kogut et Eirmann, 1991). En effet, le développement d'*Eimeria* spp. est possible chez des hôtes, qui ne font normalement pas partie du spectre d'hôtes, s'ils sont immunodéprimés. Cette adaptation serait permise par le développement d'un mécanisme spécifique d'échappement au système immunitaire. En effet, les *Eimeria* spp. sont capables de moduler l'expression de certains gènes par les cellules hôtes et d'altérer les signaux qu'elles s'échangent entre elles (Vrba et Pakandl, 2015).

L'origine de la spécificité des espèces du genre *Eimeria* n'est donc toujours pas clairement identifiée et dépendrait de plusieurs facteurs, que nous avons vus au-dessus. Si cette spécificité d'hôtes est parfaitement renseignée et le spectre d'hôtes est clairement identifié pour certaines espèces, comme pour la plupart des *Eimeria* spp. de volailles, elle est plus controversée pour d'autres (Vrba et Pakandl, 2015). Ainsi, les espèces d'*Eimeria* dont les hôtes font partie de l'ordre des Rongeurs sont celles dont les spectres d'hôtes sont le plus remis en question.

2. Spécificité chez les rongeurs

Hnida et Duszynski (1999) ont rapporté que Duszynski (1986) a remis en cause ce principe de très haute spécificité d'hôtes chez les *Eimeria* spp. Il a supposé que les coccidies des mammifères, et notamment des rongeurs, ont un spectre d'hôtes plus large, surtout quand les hôtes sont en grande densité et que la probabilité de contamination est grande. Ainsi, si les espèces hôtes partagent le même environnement pendant de longues périodes et que les situations écologiques ou génétiques sont appropriées, il pourrait y avoir une transmission d'une espèce d'*Eimeria* à un nouvel hôte, et serait donc moins spécifique.

a) Transmissions croisées et spectre d'hôtes

Pour pouvoir prouver qu'une espèce fait bien partie du spectre d'hôtes de l'*Eimeria* étudiée, il est nécessaire, pour certains auteurs comme Levine et Ivens (1988), qu'une transmission croisée expérimentale soit réussie entre cette espèce et une espèce hôte décrite auparavant. Cependant, pour la plupart des espèces décrites chez les rongeurs, aucune infection croisée n'a été réalisée.

Ainsi, Levine et Ivens (1988) ont repris toutes les publications concernant les transmissions croisées entre les hôtes des espèces d'*Eimeria* des rongeurs. Un total de 169 transmissions croisées a été réalisé impliquant 44 espèces d'*Eimeria* (soit 11,8% des *Eimeria* spp. décrites chez les rongeurs). Quarante-neuf de ces transmissions ont été faites entre le rongeur hôte et un rongeur du même genre, avec 80% de succès. Cent douze transmissions ont été effectuées entre un rongeur et un autre d'un genre différent, et seules quatorze (12,5 %) tentatives ont été un succès.

Parmi elles, 8 ont été effectuées avec *Eimeria chinchillae* De Vos et Van der Westhuizen 1968, qui est clairement euryxène (il s'agit d'une espèce parasite dont le spectre d'hôtes comprend des hôtes de genres différents, voire de familles différentes [Pojmańska et Niewiadomska, 2012]), car transmis avec succès à plus de 7 genres de rongeurs appartenant à deux familles différentes.

Chez les muridés, les transmissions croisées entre les différents genres sont parfois une réussite, mais nécessitent souvent des conditions expérimentales particulières (comme une diminution de l'immunité grâce à des immunosuppresseurs). Elles ont notamment permis de différencier 3 espèces morphologiquement identiques en se basant sur leur spectre d'hôtes, déterminé selon le résultat de ces transmissions croisées (Hnida et Duszynski, 1999). Il s'agit d'*Eimeria arizonensis* Levine et al. 1957, qui est l'un des parasites les plus ubiquitaires d'Amérique du Nord chez les muridés, puisqu'il est observé dans plusieurs espèces des genres *Peromyscus* et *Reithrodontomy*, d'*Eimeria albigulae* Levine et al. 1957 qui est observé uniquement chez des *Neotoma* spp. et enfin d'*Eimeria onychomysis* Reduker et Duszynski 1985 décrite chez *Onychomys* spp. Ces deux dernières espèces ont un spectre d'hôtes plus restreint (Duszynski et al., 1992 ; Upton et al., 1992 ; Hnida et Duszynski, 1999). Les souches d'*Eimeria* spp. qu'ont utilisées Hnida et Duszynski (1999) provenaient d'espèces hôtes capturées au même endroit, et qui ont partagé le même environnement pendant des centaines voire des milliers d'années. L'échec de ces transmissions croisées peut ainsi être une preuve supplémentaire de leur spécificité d'hôtes, au vu de l'hypothèse de Duszynski (1986) que nous avons évoquée précédemment. De plus, Hnida et Duszynski (1999) ont vérifié que l'échec des transmissions croisées ne résultait pas d'une influence du statut immunitaire de l'hôte, qui aurait été affecté par des inoculations précédentes, comme le suggéraient Upton et al. (1992).

Des transmissions croisées ont également été réalisées dans d'autres familles de rongeurs, comme celle des sciuridés (Todd et Hammond 1968a, 1968b). Ainsi, *Eimeria lateralis* (nommée *Eimeria larimerensis* dans la publication, voir plus bas) et *Eimeria callospermophili* ont pu se développer chez plusieurs hôtes différents du même genre et de genres très proches, tels que *Spermophilus* et *Cynomys*. En revanche, les transmissions croisées tentées avec des genres plus éloignés, appartenant au même ordre mais de tribus voire de familles différentes, ont échoué. Ainsi, si ces espèces présentent un spectre d'hôtes plus large que la majorité des *Eimeria* spp., elles n'infectent que des genres phylogénétiquement proches.

Cependant, plusieurs résultats contradictoires ont été observés lors de la réalisation de transmissions croisées (Marquardt, 1973). Ces contradictions peuvent être expliquées par le fait que, pour certaines espèces d'*Eimeria*, il existe plusieurs lignées génétiquement différentes qui peuvent, selon la lignée utilisée, réaliser ou non des cycles complets chez certains hôtes (Mayberry et al., 1982). Les résultats d'une transmission croisée peuvent ainsi différer selon la lignée utilisée, ce qui complique la réalisation du spectre d'hôtes. De plus, il faut rappeler que les caractéristiques de spécificité des *Eimeria* spp. qui sont observées en laboratoire peuvent différer de celles des parasites dans leur milieu naturel. Ainsi, un spectre d'hôtes basé sur les résultats des infections croisées peut différer du spectre d'hôtes naturel (Vrba et Pakandl, 2015).

La réalisation d'une transmission croisée est donc intéressante pour avoir une idée du spectre d'hôte d'une espèce, mais ne doit pas exclure définitivement une espèce hôte au vu des divergences observées selon les lignées.

b) Phylogénie et spécificité

Le degré de spécificité d'un taxon parasite est souvent considéré comme une caractéristique fondamentale de ce taxon. Ainsi, comme nous l'avons dit précédemment, les parasites du genre *Toxoplasma* ont un spectre d'hôte assez large, contrairement à ceux du genre *Eimeria* qui ont un spectre beaucoup plus restreint. C'est pourquoi le spectre d'hôte a été longtemps considéré comme hautement conservé d'un point de vue phylogénétique dans la recherche parasitologique (Kvičerová et Hypša, 2013).

Or, si des analyses basées sur des données moléculaires ont montré une conservation phylogénétique de la spécificité d'hôtes dans beaucoup de taxons parasites, ce n'est pas le cas du genre *Eimeria* chez les rongeurs. En effet, le genre *Eimeria* n'est pas monophylétique (Kvičerová et Hypša, 2013) et les deux lignées de ce genre chez les rongeurs (décrites par Zhao et Duszynski, 2001), qui se différencient par la présence ou l'absence d'un résidu oocystal, ne sont pas non plus monophylétiques (Máková et al. 2018). L'identification récente d'une troisième lignée rend la situation encore plus complexe (Kvičerová et Hypša, 2013).

Cette spécificité des *Eimeria* spp. n'est donc pas la conséquence d'un processus co-phylogénétique ou de co-spéciation, mais serait en réalité issue d'un phénomène d'adaptation écologique ou physiologique (Kvičerová et Hypša, 2013 ; Máková et al., 2018). En effet, comme nous l'avons vu précédemment, la spécificité d'hôtes de ces parasites pourrait être fortement influencée par leur capacité à échapper au système immunitaire de l'hôte. Ainsi, l'adaptation des *Eimeria* spp. à de nouveaux hôtes est possible et jouerait un rôle important dans l'évolution et la diversification de ce genre (Vrba et Pakandl, 2015). Cela expliquerait que la spécificité d'hôtes ne reflète pas l'arbre phylogénétique du genre. Ce phénomène pourrait notamment contribuer à la distribution des parasites par la faune sauvage et aux transmissions croisées avec le cheptel (Vrba et Pakandl, 2015).

Toutefois, l'identification des différentes espèces d'*Eimeria* se révèle complexe, même au niveau moléculaire, puisque l'utilisation de marqueurs phylogénétiques classiques tels que les séquences d'ADN ribosomal (18S) ou les cytochrome c oxydase I (COI) n'est parfois pas suffisant. En effet, deux espèces différentes peuvent avoir des séquences similaires et deux *Eimeria* de la même espèce peuvent avoir des séquences différentes (Jarquín-Díaz et al., 2020). Le marqueur ORF470 apporterait une meilleure résolution, de même que l'utilisation combinée de plusieurs locus, mais aucun marqueur ne s'est révélé être parfaitement efficace (Zhao et Duszynski, 2001 ; Jarquín-Díaz et al., 2020). Les marqueurs ITS-1 et ITS-2 sont fréquemment utilisés, notamment chez les volailles, car ils permettent de distinguer les espèces entre elles, voire même les souches (Fatoba et Adeleke, 2018). L'utilisation de ces marqueurs pour distinguer les *Eimeria* spp. chez les Sciuridés sur le terrain se révèle plus complexe, car une variation importante des séquences obtenues pour un même individu infecté est observée (Motriuk-Smith et al., 2011). Ces variations peuvent entre autres s'expliquer par le fait qu'un individu se contamine par ingestion de plusieurs oocystes, entre qui les marqueurs moléculaires varient (Motriuk-Smith et al., 2011).

Il est donc compliqué d'affirmer qu'une espèce est strictement spécifique, ou qu'elle a un spectre d'hôte plus large, au vu de la complexité de l'identification d'espèce.

VIII. *Eimeria* spp. dans le genre *Marmota*

Une révision de la taxonomie et de la nomenclature des espèces d'*Eimeria* chez la tribu des *Marmotini* a été effectuée par Wilber et al. (1998). Ils ont revu tous les papiers publiés sur les espèces de la tribu, en vérifiant que les descriptions correspondent aux critères minimum du Code International de Nomenclature Zoologique (Ride et al., 1985), ce qui a permis d'écarter de nombreuses espèces. Ils ont estimé que la description des espèces valides doit contenir au moins douze critères du tableau II ci-dessous.

Tableau II: Critères pour la description valide d'une espèce d'*Eimeria* d'après le Code International de Nomenclature Zoologique (Ride et al., 1985 ; Wilber et al., 1998)

Caractéristiques des oocystes	Caractéristiques des sporocystes	Autres
Forme	Forme	Illustration ou spécimen type
Nombre de couches	Longueur et largeur moyennes (SpLo x SpLa) et/ ou leurs plages	
Texture de la couche externe de la paroi	Présence ou absence de corps de Stieda (CS)	
Longueur et largeur moyennes (Lo x La) et/ ou leurs plages (+ ratio Lo/La)	Présence ou absence de corps de substieda (CSS)	
Présence ou absence de micropyle (M)	Présence ou absence de corps de parastieda (CPS)	
Présence ou absence de capsule du micropyle (CM)	Présence ou absence de résiduum sporocystal (RS)	
Présence ou absence de résiduum oocystal (RO)	Informations sur les sporozoïtes (SZ) comme la présence d'un corps réfringent ou d'un noyau	
Présence ou absence de granule polaire (GP)		

1. Présentation et définitions

Il s'avère que plusieurs espèces d'*Eimeria*, morphologiquement indifférenciables, sont décrites chez de nombreux hôtes différents appartenant au même genre. Cela laisserait sous-entendre que *Eimeria* spp. n'est pas hautement spécifique de son hôte dans cette tribu, comme nous l'avons vu précédemment (Wilber et al., 1998).

Les espèces morphologiquement indifférenciables, dont la seule différence est qu'elles infectent un hôte différent, ont été considérées comme synonymes par Wilber et al. (1998). Wilber et al. (1998) ont considéré des espèces comme morphologiquement identiques lorsque la taille moyenne des oocystes et des sporocystes de l'espèce considérée comme identique, est incluse dans la plage de taille de l'espèce comparée. Les plages de taille doivent se chevaucher, et la structure et les caractéristiques qualitatives de l'oocyste doivent être cohérentes entre les deux descriptions.

Dans le cas des espèces synonymes, Wilber et al. (1998) ont suivi le principe de priorité : le nom valide d'un taxon est le plus ancien nom disponible qui lui a été appliqué, pourvu que le nom en question ne soit pas invalidé par l'une des dispositions du Code International de Nomenclature Zoologique (CINZ) ou par une décision de la Commission (défini par Ride et al., 1985). Ils ont donc considéré que l'espèce la plus anciennement décrite était celle dont le nom était valide.

Les espèces dont la description ne correspond pas aux critères de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique sont considérées comme des espèces *inquirendae*, définies comme des espèces décrites de façon incertaine qui nécessitent des recherches approfondies pour pouvoir être considérées comme valides (Ride et al., 1985).

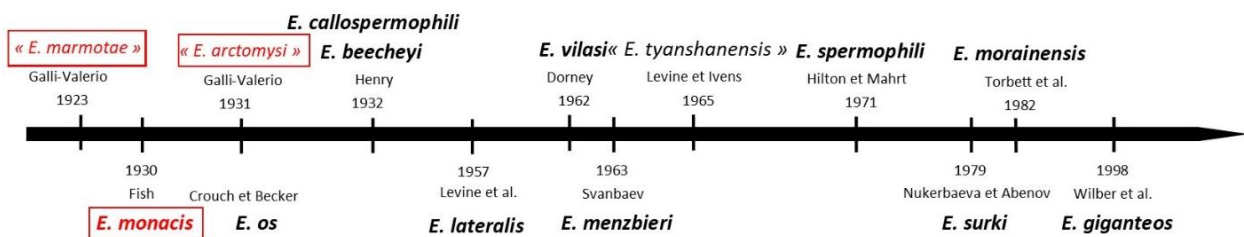
Un nom d'espèce qui ne respecte pas l'article 12 du Code International de Nomenclature Zoologique (CINZ), si la publication est antérieure à 1931, ou l'article 13, après 1930, est considéré comme *nomen nudum* (Ride et al., 1985). Le nom de l'espèce n'est alors pas disponible.

Comme toutes les descriptions ne comprennent pas les mêmes paramètres, Wilber et al. (1998) ont parfois complété la description initiale des espèces valides avec les données d'autres auteurs décrivant la même espèce.

2. Espèces valides d'*Eimeria* chez le genre *Marmota*

Le nombre d'espèces valides d'*Eimeria* chez le genre *Marmota* a été réduit à 11 par Wilber et al. (1998): *E. beecheyi* Henry 1932, *E. callospermophili*, *E. lateralis*, *E. menzbieri* Svanbaev 1963, *E. monacis* Fish 1930, *E. morainensis* Torbett et al. 1982, *E. os* Crouch et Becker 1931, *E. spermophili* Hilton et Mahrt 1971, *E. surki* Nukerbaeva et Abenov 1979, *E. vilasi* Dorney 1962, et un nouveau nom d'espèce *E. giganteos* Wilber et al. 1998. Ces espèces sont présentées sous forme de fiches par la suite. Trois espèces ont été considérées comme synonymes, trois comme des espèces *inquirendae* et une comme un *nomen nudum*.

La figure 15 présente les espèces décrites chez les membres du genre *Marmota*, classées selon leur date de description.



Légende :

- E. xxxxxxxx** Espèce d'*Eimeria* valide dans le genre *Marmota*
- E. xxxxxxxx** Espèce d'*Eimeria* valide observée chez *Marmota marmota*
- « E. xxxxxxxx » Espèce *inquirenda* observée dans le genre *Marmota*
- « E. xxxxxxxx » Espèce *inquirenda* observée chez *Marmota marmota*

Figure 15: Frise des espèces d'*Eimeria* décrites chez les membres du genre *Marmota*, d'après Wilber et al. (1998)

Les espèces en rouge encadrées sont décrites chez *Marmota marmota*. Les deux espèces en rouge encadrées qui ne sont pas en gras sont des espèces *inquirendae* qui sont également décrites chez *Marmota marmota*.

Eimeria beecheyi

Henry 1932

Synonyme :

E. cochisensis Hill et Duszynski 1986

Autre nom :

E. asiatici Levine et Ivens 1965

Hôtes :

Cynomys gunnisoni Baird 1855 ; *C. leucurus* Merriam 1890 ;
C. ludovicianus Ord 1815 ;
Marmota flaviventris ;
Spermophilus beecheyi Richardson 1829 ; *S. elegans*
Kennicott 1863 ; *S. relictus* Kashkarov 1923 ; *S.*
richardsonii ; *S. townsendii* Bachman 1839 ; *S.*
tridecemlineatus Mitchell 1821 ; *S. undulatus* Pallas 1778 ; *S.*
variegatus Erxleben 1777 ;
Tamias canipes V. Bailey 1902 ; *T. dorsalis* Baird 1855 ; *T.*
obscurus J.A. Allen 1890 ; *T. townsendii* Bachman 1839

Localisations :

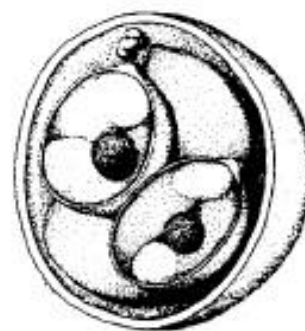
Amérique du Nord : Etats Unis
(Californie dans le comté de
Lake, près de Nevada City,
Arizona, Idaho, New Mexico,
Utah, Washington, Wyoming) ;
Canada (Alberta) **Asie :** Buriatie,
Kazakhstan ; **Amérique centrale :**
Mexique (Basse Californie)

Description de l'oocyste :

Forme : sphéroïde à ovoïde ; Epaisseur de la paroi : 1 μm ;
Nombre de couches : 1, transparente ; Texture de la couche
extérieure : lisse ; Micropyle : absent ; RO : absent ; GP :
présent ; nombre de GP : 1+ ; Forme des GP : large ; Lo x La
des GP : non indiquée ;
Taille : 19,2 x 16,0 μm ; Ratio Lo/La : 1,2 ;
Caractéristiques distinctives de l'oocyste : aucune

Description des sporocystes et sporozoïtes :

Forme des sporocystes : ovoïde ; Taille : 12x 7 (10–14 x 6–8)
 μm ; CS : présent, petit, Lo x La non indiqué ; CSS : absent ;
CPS : absent ; RS : présent ; Caractéristiques du RS : masse
compacte de petites granules densément compactées,
taille non indiquée ; SZ : chacun avec un grand corps
réfringent postérieur.
Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune.



10 μm

Figure 16: Dessin d'*Eimeria beecheyi* (Hill et Duszynski, 1986)

E. beecheyi a été décrite par Henry (1932) chez *S. beecheyi*.

Selon Wilber et al. (1998), Tanabe et Okinami (1940) l'ont décrite chez *Eutamias asiatica* (dont le nom valide est *Tamias sibericus* Laxmann, 1769). Levine et Ivens (1965) ont considéré que Tanabe et Okinami (1940) ont vu une nouvelle espèce, car son hôte est un tamia et pas un écureuil terrestre (Henry, 1932). Ils lui ont donné le nom de *Eimeria asiatici*. Cependant, comme la publication de Tanabe et Okinami (1940) n'est pas conforme aux critères du CINZ, car pas de qualité suffisante pour décrire une nouvelle espèce ou confirmer qu'il s'agit bien de *E. beecheyi*, Wilber et al. (1998) ont supposé que Tanabe et Okinami (1940) ont vu une espèce *inquirenda*. Hill et Duszynski (1986) ont décrit *E. cochisensis* (16,7 x 15,3 (15–18 x 14–17) μm) chez *T. dorsalis*. Au vu des caractéristiques similaires à *E. beecheyi*, Wilber et al. (1998) ont considéré que *E. cochisensis* est une espèce synonyme.

Références : Henry (1932) ; Hill et Duszynski (1986) ; Levine et Ivens (1965) ; Seville (1997) ; Seville et al. (1992) ; Seville et Stanton (1993a) ; Shults et al. (1990) ; Stanton et al. (1992) ; Thomas et Stanton (1994) ; Wilber et al. (1994) ; Wilber et al. (1998).

Eimeria callospermophili

Henry 1932

Synonymes :

E. callispermophili [lapsus McAllister et al., 1991] ;
E. callospermophili [lapsus Machulsky, 1941] ; Svanbaev, 1960, 1962] ; *E. callospermophili* [lapsus Abenov et Svanbaev, 1982] ; *E. citelli* [sensu Abenov et Svanbaev, 1979] ; *E. monacis* [sensu Crouch et Becker, 1931 ; Dorney, 1965 ; Fleming et al., 1979 ; McQuistion et Wright, 1984] ; *E. os* [sensu Machulsky, 1941] ; *E. perforoides* [sensu Dorney, 1965, Abenov et Svanbaev, 1979].

Autre nom :

E. assaensis Levine et Ivens, 1965

Localisations :

Amérique du Nord : Etats Unis (Californie dans le comté de Placer, Arizona, Colorado, Idaho, Illinois, Iowa, Montana, New Mexico, Utah, New York, Pennsylvanie, Texas, Wyoming), Canada (Alberta) ; *Asie* : Buriatie, Kazakhstan ; *Amérique centrale* : Mexique (Basse Californie)

Hôtes :

Cynomys gunnisoni ; *C. leucurus* ; *C. ludovicianus* ;
Marmota baibacina ; *M. bobak* ; *M. flaviventris* ; *M. monax* ; *M. sibirica* ;
Spermophilus armatus Kennicott 1863 ; *S. beecheyi* ; *S. beldingi* Merriam 1888 ; *S. columbianus* Ord 1815 ; *S. citellus* Linnaeus 1766 ; *S. elegans* ; *S. erythrogegens* Brandt 1841 ; *S. franklinii* Sabine 1822 ; *S. fulvus* Lichtenstein 1823 ; *S. lateralis* ; *S. mexicanus* Erxleben 1777 ; *S. relictus* ; *S. richardsonii* ; *S. spilosoma* Bennett 1833 ; *S. townsendii* ; *S. tridecemlineatus* ; *S. undulatus* ; *S. variegatus* ;
Xerospermophilus tereticaudus Baird 1858.
Aussi chez d'autres rongeurs spermophiles : *Urocitellus columbianus* Ord 1815, *Poliocitellus franklinii* Sabine 1822, *Urocitellus richardsonii* Sabine 1822, *Urocitellus townsendii* Bachman 1839 et *Ictidomys tridecemlineatus* Mitchill 1821.

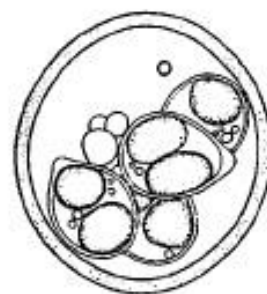
Description de l'oocyste :

Forme : sub-sphéroïde ; Epaisseur de paroi : 1,0–1,5 μm ; Nombre de couches : 1 ou 2 selon auteurs ; Caractéristiques couche externe : jaune, lisse, proportion non indiquée ; Caractéristiques couche interne : lisse ; Micropyle : absent ; RO : présent, homogène et transparent ou granuleux, Lo x La : 3–5 x 3–5 μm ; GP : présent, quelques-uns, forme et taille non indiquées ;

Taille : 19,2x 16,0 (16–22 x 16–22) μm ; Ratio Lo/La : 1,1 (1,0–1,1).
Caractéristiques distinctives de l'oocyste : aspect transparent avec RO grand et transparent ; la description originale décrit que la couche extérieure est légèrement rugueuse et que la paroi est composée d'une couche, mais sur la photographie originale, la paroi de l'oocyste sporulé apparaît lisse ; tous les autres auteurs ont rapporté qu'elle était lisse.

Description des sporocystes et sporozoïtes :

Forme Sp : sub-sphéroïde ; Taille : 10,2x 8,5 μm ; CS : présent, pointu, Lo x la non indiqué ; CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, mince, constitué de peu de granules, taille non indiquée ; SZ : non décrit.
Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune.



10 μm

Figure 17: Dessin d'*Eimeria callospermophili* (Levine et al., 1957a)

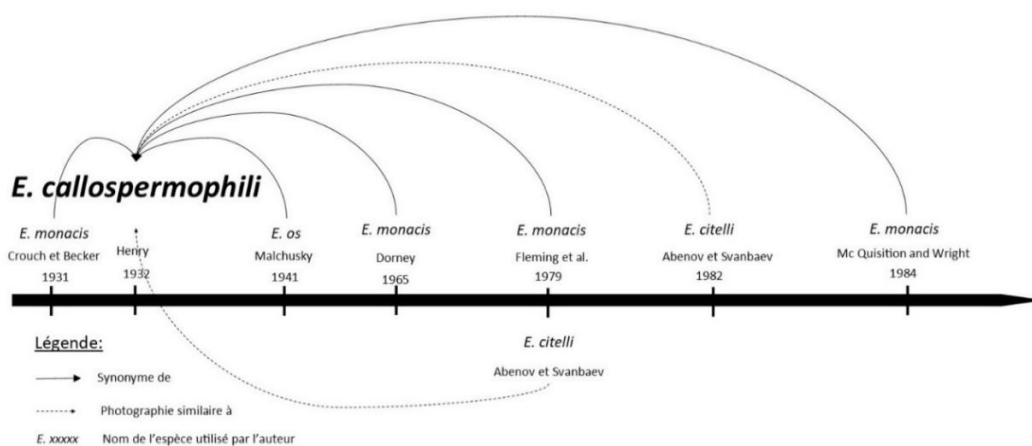


Figure 18: Frise des synonymes et photographies similaires à *Eimeria callospermophili*, d'après Wilber et al. (1998)

La figure 18 est une frise permettant de replacer les synonymes de *E. callospermophili* dans le temps. *E. callospermophili* est décrite par Henry (1932) chez *S. lateralis*.

En 1931, Crouch et Becker ont observé *E. perforoides*, qu'ils ont décrit comme une nouvelle espèce, et "*E. monacis*" chez *M. monax*. Or, selon Wilber et al. (1998), leur description de *E. perforoides* est similaire à celle de *E. monacis* décrite par Fish (1930). La coccidie qu'ils nomment *E. monacis* est, quant à elle, similaire à *E. callospermophili* de Henry (1932). Wilber et al. (1998) ont donc considéré que *E. perforoides* décrite par Crouch et Becker (1931) est en réalité *E. monacis* Fish 1930 et que la coccidie qu'ils ont appelé *E. monacis* est *E. callospermophili* Henry 1932.

Wilber et al. (1998) ont rapporté que Malchusky (1941) a observé *E. os* chez *M. sibirica*, mais sa description ne correspond pas à celle de *E. os*. Elle est toutefois similaire à celle d'*E. monacis* par Crouch et Becker (1931) (= *E. callospermophili* Henry 1932 comme indiqué au-dessus).

Wilber et al. (1998) ont rapporté que Svanbaev (1962) a observé *E. callospermophili* (lapsus pour *E. callospermophili*) chez *Meriones tamariscinus*. Cependant, Levine et Ivens (1965) pensaient que Svanbaev avait observé une nouvelle espèce qu'ils ont appelé *E. assaensis*. Comme aucune illustration n'est disponible pour *E. assaensis*, Wilber et al. (1998) l'ont considéré comme une espèce *inquirenda*.

Dorney (1965) a décrit *E. monacis* chez *M. monax*, mais, selon Wilber et al. (1998), la description et les photomicrographies sont similaires à celles de *E. callospermophili* Henry 1932 et ne correspondent pas à la description originale d'*E. monacis* par Fish (1930). Fleming et al. (1979) et McQuistion et Wright (1984) ont décrit *E. monacis* chez *M. monax*. Pour l'identifier, ils se sont tous les deux basés sur la publication de Dorney (1965), donc l'espèce qu'ils décrivent comme être *E. monacis* est sûrement *E. callospermophili* (Henry, 1932).

Wilber et al. (1998) ont rapporté que la photomicrographie de Abenov et Svanbaev (1979) illustrant *E. citelli* ressemblait beaucoup à celle de *E. callospermophili* Henry 1932.

Wilber et al. (1998) ont rapporté que Nukerbaeva et Abenov (1979) ont décrit deux morphotypes chez *E. perforoides* (= *E. monacis* Fish 1930, voir au-dessus). Cependant la photomicrographie et la description de la forme ronde sont similaires à celles de *E. callospermophili* Henry 1932.

Wilber et al. (1998) ont rapporté que la photomicrographie de *E. citelli* publiée par Abenov et Svanbaev (1982) était similaire à *E. callospermophili* Henry 1932, tandis que l'oocyste de leur photomicrographie de la coccidie qu'ils ont identifié comme *E. callospermophili* est incomplètement sporulé, donc non interprétable.

Références : Crouch et Becker (1931) ; Dorney (1965) ; Fish (1930) ; Fleming et al. (1979) ; Henry (1932) ; Hilton et Mahrt (1971) ; Hnida (2016) ; Levine et al. (1957a) ; Levine et Ivens (1965) ; McAllister et al. (1991) ; McQuistion et Wright (1984) ; Seville (1997) ; Seville et al., (1992) ; Seville et Stanton (1993b) ; Shults et al., (1990) ; Stanton et al. (1992) ; Svanbaev (1960, 1962) ; Thomas et Stanton (1994) ; Todd et Hammond (1968a) ; Torbett et al. (1982) ; Veluvolu et Levine (1984) ; Wilber et al. (1994) ; Wilber et al. (1998).

Eimeria giganteos

Wilber et al. 1998

Synonymes :

E. cynomysis [sensu Vetterling, 1964] ; *E. marmotae* [sensu Nukerbaeva et Abenov, 1979] ; *E. os* [sensu Dorney, 1965 ; Fleming et al., 1979 ; McQuiston et Wright, 1984].

Hôtes :

Cynomys ludovicianus ;
Marmota baibacina ; *M. bobak* ; *M. monax*

Localisations :

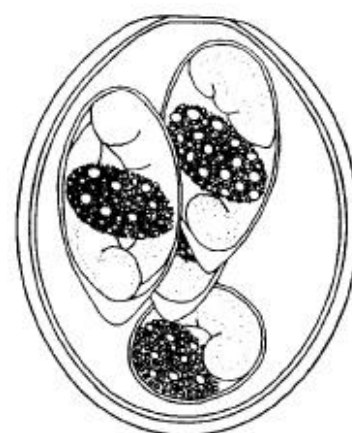
Amérique du Nord :
Etats Unis (Colorado, proche du Fort Collins, Illinois, New York, Pennsylvanie) ;
Asie : Kazakhstan

Description de l'oocyste :

Forme : sub-sphéroïde à ovoïde ; Epaisseur paroi : 1,4 μm ; Nombre de couches : 2 ; Caractéristiques de la couche externe : jaune-vert, lisse, proportion non indiquée ; Caractéristiques de la couche interne : non indiquée ; Micropyle : présent ; Largeur du micropyle (MLa) : 5 μm ; CM : absent ; RO : absent ; GP : parfois présent de 0 à 1, forme non indiquée, longueur et largeur : 1–2,5 μm ; Taille : 32,5 x 28,4 (30–37x 23–31) μm ; Ratio Lo /La : 1,2 (1,1–1,3)
Caractéristiques distinctives de l'oocyste : l'oocyste devient plus étroit au niveau du micropyle

Description des sporocystes et sporozoïtes :

Forme Sp : en forme de citron ; Taille : 15–18 x 9–12 μm ; CS : présent, proéminent, Lo et La non indiquées ; CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, compact, composé de beaucoup de petites granules (sur le dessin), taille non indiquée ; SZ : vermiforme.
Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune.



10 μm

Figure 19: Dessin d'*Eimeria giganteos* (Vetterling, 1964)

La description des oocystes et des sporocystes est réalisée à partir de celle de l'article de Vetterling (1964), et complétée par celle de Dorney (1965).

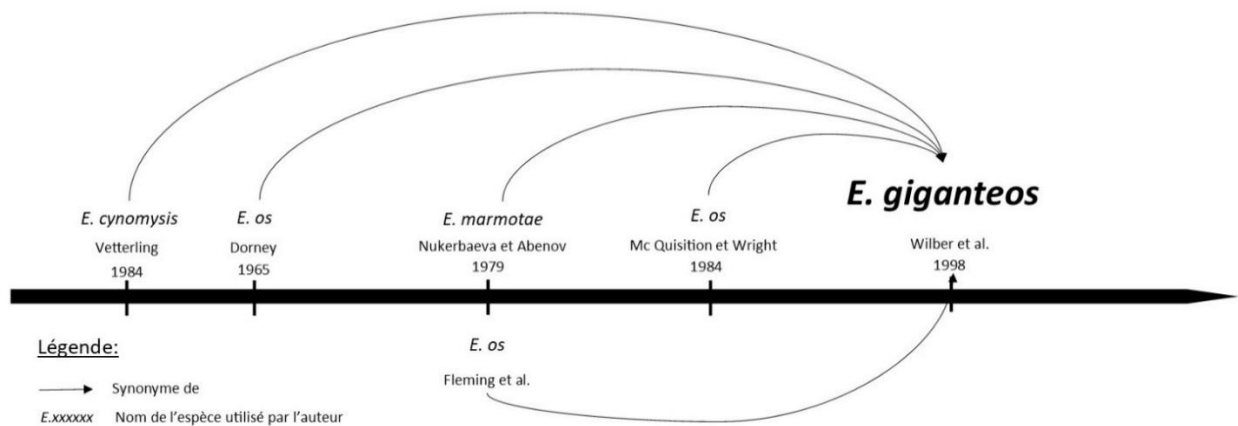


Figure 20: Frise des synonymes de *Eimeria giganteos*, d'après Wilber et al. (1998)

La figure 20 est une frise permettant de replacer les synonymes d'*E. giganteos* dans le temps.

Vetterling (1964) a trouvé des oocystes similaires à ceux de *Eimeria cynomysis* Andrews 1928. Cependant, il a décrit des oocystes avec une paroi lisse et un corps de Stieda bien visible, alors que ceux de Andrews (1928) ont été décrits comme ayant une paroi rugueuse et un corps de Stieda peu visible. Ainsi, Wilber et al. (1998) ont renommé l'espèce décrite par Vetterling (1964) *E. giganteos*.

Dorney (1965) a observé *E. os* chez *M. monax*. Or, les oocystes sporulés qu'il a décrits sont plus larges (34–37 x 23–26 µm) que ceux de *E. os* (20–26 x 18–22 µm) de Crouch et Becker (1931) et les sporocystes qu'il a décrit sont proportionnellement plus petits. Wilber et al. (1998) ont donc considéré que Dorney a vu *E. giganteos* Wilber et al. 1998, et non *E. os* (Crouch et Becker, 1931). Fleming et al. (1979) et McQuisition et Wright (1984) ont décrit *E. os* chez *M. monax*, mais comme ils se sont appuyés sur la description de Dorney (1965) d'*E. os*, Wilber et al. (1998) ont considéré qu'ils ont vu *E. giganteos*.

Wilber et al. (2018) ont rapporté que Nukerbaeva et Abenov (1979) ont observé *E. marmotae* (décrite par Galli Valerio [1923], mais considérée comme une espèce *inquirenda* par Wilber et al [1998]) chez *M. bobak*. La description des oocystes qu'ils ont observés est similaire à celle de Vetterling (1964) d'*E. cynomysis* (= *E. giganteos* [Wilber et al., 1998]) selon Wilber et al. (1998).

Références : Andrews (1928) ; Dorney (1965) ; Fleming, et al. (1979) ; McQuisition et Wright (1984) ; Vetterling (1964) ; Wilber et al. (1998).

Eimeria lateralis

Levine et al. 1957

Synonymes :

E. beldingii (Veluvolu et Levine, 1984) ; *E. larimerensis* (Vetterling, 1964) ; *E. sarseni* (Nukerbaeva et Abenov, 1979) ; *E. tuscarorensis* (Dorney, 1965) ; *E. wisconsinensis* (Dorney, 1965).

Hôtes :

Cynomys gunnisoni ; *C. leucurus* ; *C. ludovicianus* ;
Marmota baibacina ; *M. bobak* ; *M. monax* ;
Spermophilus armatus ; *S. beecheyi* ; *S. beldingi* ;
S. columbianus ; *S. elegans* ; *S. lateralis* ; *S. richardsonii* ; *S. spilosoma* ; *S. townsendii* ; *S. tridecemlineatus* ; *S. variegatus* ;
S. parryii ; *S. xanthophrymnus* ;
Tamias obscurus ; *T. striatus* Linnaeus 1758.

Description de l'oocyste :

Forme : ellipsoïde à ovoïde ; Epaisseur de la paroi : 2 ; Nombre de couches : 2 ; Caractéristiques de la couche externe : rugueuse et jaune-marron, proportion par rapport épaisseur totale : $\frac{3}{4}$; Caractéristiques de la couche interne : lisse, pale ; Micropyle : absent ; RO : absent, présent uniquement pendant la sporulation ; GP : présents, de 1 à 14, ronds, longueur x largeur = 1x1 ;
Taille : 35,1 x 26,8 (28–40 x 24–31) μm ; Ratio Lo/La : 1,3 (1,0–1,5).

Caractéristiques distinctives de l'oocyste : grande taille, couche externe épaisse et RO qui disparaît pendant la sporulation.

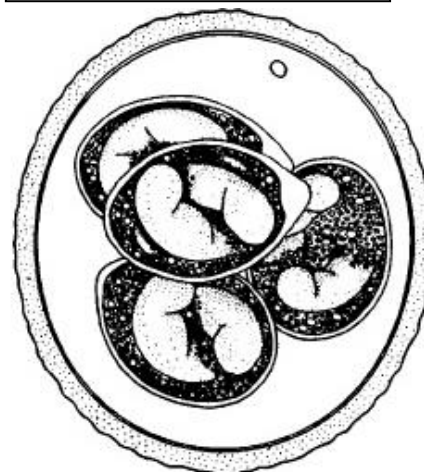
Description des sporocystes et sporozoïtes :

Forme Sp : ovoïde ; Taille : 16 x 10 μm ; CS : présent, SpLo x SpLa non indiqué, proéminent ; CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, grand avec de nombreux granules d'un bout à l'autre du sporocyste, taille non indiquée ; SZ : en forme de tige.

Caractéristiques distinctives du sporocyste : RS qui entoure et dissimule presque le sporozoïte.

Localisations :

Amérique du Nord : Etats Unis (Arizona, Point Imperial sur le bord Nord du Grand Canyon, Parc National du Grand Canyon, Arizona, California, Colorado, Idaho, Illinois, Massachusetts, Montana, New York, Pennsylvanie, Utah, Wisconsin, Wyoming), Canada (Alberta) ;
Amérique centrale : Mexique (Basse Californie)



10 μm

Figure 21: Dessin d'*Eimeria lateralis* (Vetterling, 1964)

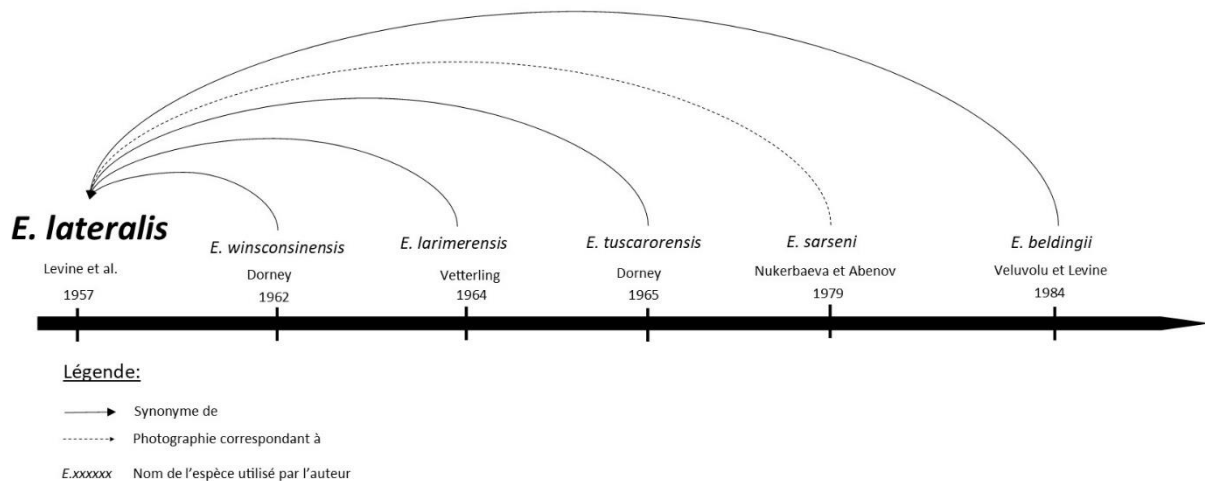


Figure 22: Frise des synonymes et photographies similaires à *Eimeria lateralis*, d'après Wilber et al. (1998)

La figure 22 est une frise permettant de replacer les synonymes d'*E. lateralis* dans le temps. *E. lateralis* est décrite chez *S. lateralis* par Levine et al. (1957b).

Dorney a décrit chez *T. striatus* une coccidie qu'il a nommé *E. wisconsinensis* (25,9–35,3 x 20,2–27,4 µm) en 1962 et il a décrit chez *M. monax* une autre espèce de coccidie qu'il a appelé *E. tuscarorensis* (30,2–36,4 x 24,8–30,2 µm) en 1965. Les oocystes de ces deux espèces sont indifférenciables et leur description est similaire à celle d'*E. lateralis* (Levine et al. 1957b). Cependant, Dorney leur a donné des noms différents car il les a trouvés chez des hôtes de genre différent. Wilber et al. (1998) ont donc considéré qu'*E. wisconsinensis* et *E. tuscarorensis* sont des synonymes d'*E. lateralis* (Levine et al., 1957b) au vu de leurs structures similaires, en se basant sur le fait que les *Eimeria* qui ont pour hôte des espèces de la tribu des *Marmotini* peuvent se développer chez plusieurs hôtes de genres différents.

Wilber et al. (1998) ont rapporté que Nukerbaeva et Abenov (1979) ont décrit *E. sarseni* (38 x 35 µm) chez *M. baibacina*. L'oocyste sporulé de leur photomicrographie est plus ellipsoïde que ce qui est indiqué dans la description et ressemble étroitement à *E. lateralis* (Levine et al., 1957b), même s'il est légèrement plus grand. Wilber et al. (1998) ont donc considéré qu'il s'agit d'*E. lateralis*.

Veluvolu et Levine (1984) ont décrit *E. beldingii* (30–37 x 25–31 µm) chez *S. beldingi*, dont la description est similaire à celle d'*E. lateralis* (Levine et al., 1957b) donc pour Wilber et al. (1998) il s'agit d'un synonyme.

Seville et Stanton (1993b) ont considéré qu'*E. larimerensis* décrite par Vetterling (1964) chez *C. ludovicianus* et *E. lateralis* (Levine et al., 1957b) sont des synonymes, car leurs descriptions sont similaires.

Références : Broda et Schmidt (1978) ; Çiçek et al. (2010) ; Dorney (1962, 1965, 1966) ; Duncan (1968) ; Fleming et al. (1979) ; Hill et Duszynski (1986) ; Hilton et Mahrt (1971) ; Levine et al. (1957b) ; McQuiston et Wright (1984) ; Seville (1997) ; Seville et Patrick (2001) ; Seville et Stanton (1993a,b) ; Seville et Williams (1989) ; Seville et al. (1992) ; Seville et al. (2005) ; Shults et al. (1990) ; Stanton et al. (1992) ; Thomas et Stanton (1994) ; Todd et Hammond (1968b) ; Veluvolu et Levine (1984) ; Vetterling (1964) ; Wilber et al. (1994) ; Wilber et al. (1998).

Eimeria menzbieri

Svanbaev 1963

Hôte :

Marmota menzbieri

Localisation :

Asie : Kazakhstan

Description de l'oocyste :

Forme : ovoïde ; Epaisseur de la paroi : 1,2–2,1 μm ; Nombre de couches : 2 ; Proportion de la couche externe par rapport à l'épaisseur totale de la paroi non indiquée, Caractéristiques de la couche externe : jaune-marron ou jaune-orange, lisse, proportion non indiquée ; Caractéristiques de la couche interne : sombre sur le dessin ; Micropyle : présent, largeur non indiquée, pas de capsule ; RO : absent ; GP : absent ; Taille : 23,7 x 21,1 (18–28 x 13–24) μm ; Ratio Lo/La : 1,1 (1,1–1,4).

Caractéristiques distinctives de l'oocyste : grand micropyle sur le dessin.

Description des sporocystes et sporozoïtes :

Forme Sp : ovoïde ; Taille : 9,4 x 6,7 (8–11 x 6–8) μm ; CS : non indiqué sur le dessin, mais la description mentionne un corps de Stieda ; CSS : absent ; CSP : absent ; RS : présent, globules au niveau de la périphérie du sporocyste dans la description mais entre les sporozoïtes sur le dessin, taille non indiquée ; SZ : globule réfringent présent à l'extrémité.

Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune



10 μm

Figure 23: Dessin d'*Eimeria menzbieri* (Svanbaev, 1963 rapporté par Wilber et al., 1998)

Wilber et al. (1998) ont rapporté que l'oocyste sporulé d'*Eimeria menzbieri* ressemble à celui d'*E. os* (Crouch et Becker, 1931). Or, sur le dessin de Svanbaev (1963), l'oocyste présente une couche interne foncée que n'a pas *E. os*. De plus, Svanbaev a décrit *E. menzbieri* comme une nouvelle espèce en 1964 alors qu'il l'a déjà décrite en 1963.

Références : Wilber et al. (1998).

Eimeria monacis

Fish 1930

Synonymes :

E. os [sensu Svanbaev, 1963] ; *E. perforoides* Crouch et Becker 1931

Hôtes :

Marmota baibacina ; *M. bobak* ; *M. marmota* ; *M. menzbieri* ; *M. monax* ; *M. sibirica*.

Description de l'oocyste :

Forme : ovoïde ; Epaisseur de la paroi : non indiquée ; Nombre de couches : 1 ; Caractéristiques de la couche externe : lisse ; Micropyle : absent ; RO : présent, petite masse compacte (sur le dessin), Lo x la non indiqué ; GP : absent ; Taille : 20,0 x 18,3 (17–24 x 15–21) μm ; Ratio Lo/La : 1,2. Caractéristiques distinctives de l'oocyste : aucune.

Description des sporocystes et des sporozoïtes :

Forme Sp : ovoïde ; Taille (estimée à partir du dessin) : 8 x 6 μm ; CS : présent, Lo x la non indiqué, proéminent ; CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, granuleux, localisé au centre du sporocyste (selon les dessins de Fish [1930] et Crouch et Becker [1931]) ; SZ : non décrit. Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune.

Localisations :

Amérique du Nord : Etats Unis (Washington, DC, Iowa),
Asie : Bouriatie ; Kazakhstan



10 μm

Figure 24: Dessin d'*Eimeria monacis* par Wilber et al. (1998) à partir de Crouch et Becker (1931)

E. monacis est décrite pour la première fois par Fish (1930) chez *M. monax*.

Wilber et al. (1998) ont considéré qu'*E. perforoides*, décrite par Crouch et Becker (1931), et *E. monacis* (Fish 1930) sont des synonymes, car leurs descriptions sont similaires.

Wilber et al. (1998) ont rapporté que Svanbaev (1963) a décrit *E. os* chez *M. menzbieri*. Comme il l'a décrit avec un résidu oocystal et sans micropyle, alors qu'*E. os* (Crouch et Becker, 1931) n'a pas de résidu oocystal mais possède un micropyle, Levine et Ivens (1965) ont pensé qu'il a vu *E. monacis* (Fish, 1930).

Wilber et al. (1998) ont rapporté que Svanbaev (1963) a décrit une espèce de coccidie qu'il a appelé *E. monacis*. Levine et Ivens (1965) ont considéré qu'il s'agit d'une nouvelle espèce qu'ils ont nommée *E. tyanshanensis*. Toutefois, comme la description de Svanbaev (1963) n'est pas suffisamment complète et qu'il n'y a pas d'illustration, Wilber et al. (1998) ont considéré *E. tyanshanensis* comme une espèce *inquirenda*.

Dorney (1965) a observé des oocystes qu'il a appelé *E. monacis* chez *M. monax*. Pour Wilber et al. (1998), comme cette description est indifférenciable de celle de *E. callospermophili* (Henry, 1932), il a observé cette dernière. Il a également observé *E. perforoides* (Crouch et Becker 1931) chez *M. monax*, qui est synonyme de *E. monacis* comme nous l'avons vu plus haut.

Fleming et al. (1979) et McQuiston et Wright (1984) ont observé *E. monacis* chez *M. monax*, mais ils se sont appuyés sur la description de Dorney (1965) pour l'identifier. Wilber et al. (1998) ont considéré qu'ils ont probablement vu *E. callospermophili* (Henry, 1932).

Références : Crouch et Becker (1931) ; Dorney (1965) ; Fish (1930) ; Fleming et al., (1979) ; Iwanoff (1934) ; Levine et Ivens (1965) ; McQuiston et Wright (1984) ; Wilber et al. (1998).

Eimeria morainensis

Torbett et al. 1982

Hôtes :

Cynomys gunnisoni ; *C. leucurus* ; *C. ludovicianus* ;
Marmota flaviventris ;
Spermophilus elegans ; *S. lateralis* ; *S. richardsonii* ; *S. townsendii* ; *S. tridecemlineatus* ; *S. variegatus*.

Localisations :

Amérique du Nord :
Etats Unis (Parc du
Colorado Moraine dans
le Parc national de
Rocky Mountain, Idaho,
Utah, Wyoming) ;
Canada (Alberta)

Description de l'oocyste :

Forme : sub-sphéroïde ; Epaisseur de la paroi : 1,5 µm (selon la nouvelle description par Wilber et al., 1994) ; Nombre de couches : 2 ; Caractéristiques de la couche externe : grise à bleu gris, lisse, proportion non indiquée ; Caractéristiques de la couche interne : lisse, transparente ; Micropyle : absent ; RO : absent ; GP : présent, 1, souvent bilobé (Wilber et al., 1994), Lxl non indiqué ; Taille : 20,3 x 19,8 (19–26 x 18–21) µm ; Ratio Lo/La : 1,1 (1,0–1,1)
Caractéristiques distinctives de l'oocyste : aucune.



10 µm

Description des sporocystes et des sporozoïtes :

Forme Sp : ellipsoïde ; Taille: 12,1 x 6,9 (9–14 x 6–9) µm ; CS : présent, Lo x la non indiqué, proéminent, foncé, comme un bouton (Wilber et al, 1994) ; CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, masse compacte éloignée ou au centre du sporocyste dont la taille et la qualité varie, semble être lié à la membrane (sur le dessin), un deuxième résiduum sporocystal est présent avec une rangée de granules le long du sporocyste (Wilber et al., 1994), taille non indiquée ; SZ : allongé avec des corps rétractiles aux deux extrémités.

Caractéristiques distinctives du sporocyste : 2 résidua sporocystaux différents.

Figure 25: Dessin d'*Eimeria morainensis* par Wilber et al. (1998) à partir de Torbett et al. (1982)

Torbett et al. (1982) ont décrit *Eimeria morainensis* pour la première fois chez *S. lateralis*.

McAllister et al. (1991) l'ont observé chez *S. mexicanus*. Pour Wilber et al. (1994), les oocystes qu'ils ont vus sont similaires à ceux de *E. adaensis* (= *E. vilasi* [Dorney, 1962], voir plus bas).

Thomas et Stanton (1994) ont rapporté avoir observé *E. morainensis* chez *M. flaviventris* sans l'avoir publié.

Wilber et al. (1994) ont redécrit *E. morainensis*, en ajoutant la présence d'un second résiduum sporocystal. Ce résiduum n'apparaît pas dans la description originale ou le dessin de Torbett et al. (1982), mais est visible sur leurs photomicrographies.

Références : McAllister et al. (1991) ; Seville (1997) ; Seville et al. (1992) ; Seville et Stanton (1993a) ; Shults et al. (1990) ; Stanton et al. (1992) ; Thomas et Stanton (1994) ; Torbett et al. (1982) ; Wilber et al. (1994) ; Wilber et al. (1998).

Eimeria os

Crouch et Becker 1931

Hôtes :

Marmota bobak ; *M. baibacina* ; *M. caudata* ; *M. menzbieri* ; *M. monax* ; *M. sibirica*.

Localisations :

Amérique du Nord :
Etats Unis (Iowa, Near
Ames)
Asie : Buriatie;
Kazakhstan

Description de l'oocyste :

Forme : ovoïde ; Epaisseur de la paroi non indiquée ; Nombre de couches : 1 (sur le dessin) ; Caractéristiques de la couche externe : transparent à jaune pâle, lisse ; Micropyle : présent, largeur non indiquée, pas de capsule ; RO : absent ; GP : absent ;
Taille : 20–26 x 18–22 µm, Ratio Lo/La : non indiqué.
Caractéristiques distinctives de l'oocyste : parfois l' "endomembrane" de l'oocyte fait protrusion à travers le micropyle et ressemble à une bulle



10 µm

Description des sporocystes et des sporozoïtes :

Forme Sp : ellipsoïde ; Taille : 9–13 x 5–8 µm ; CS : présent, Lo x la non indiqué, petit et foncé (sur le dessin de Crouch et Becker, 1931) ;
CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, rond à irrégulièrement biconvexe, positionné sur le côté ou entre les sporozoïtes, taille non indiquée ; SZ non décrit.
Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune.

Figure 26: Dessin d'*Eimeria os* par Wilber et al. (1998) à partir de Crouch et Becker (1931)

E. os a été décrite chez *M. monax* par Crouch et Becker (1931).

Wilber et al. (1998) ont rapporté que Machulsky (1941) a décrit *E. os* chez *M. sibirica*, mais il n'a pas observé pas de micropyle sur les oocystes qu'il décrit (contrairement à *E. os* [Crouch et Becker, 1931]), et sa description est plus proche de celle d'*E. callospermophili* (Henry, 1932).

Levine et Ivens (1965) ont considéré que l'espèce décrite par Svanbaev en 1963 comme étant *E. os*, est en réalité *E. monacis* (Fish, 1930).

En 1965, Dorney a décrit des oocystes chez *M. monax* qu'il appelle *E. os* mais dont la taille est beaucoup plus grande, c'est pourquoi Wilber et al. (1998) ont nommé l'espèce décrite par Dorney (1965) *E. giganteos*.

Fleming et al. (1979) et McQuiston et Wright (1984) ont suivi la description de Dorney (1965) pour décrire *E. os* chez *M. monax*, Wilber et al. (1998) ont ainsi considéré qu'ils ont vu *E. giganteos*.

Références : Crouch et Becker (1931) ; Dorney (1965) ; Fleming et al. (1979) ; Levine et Ivens (1965) ; McQuiston et Wright (1984) ; Wilber et al. (1998).

Eimeria spermophili

Hilton et Mahrt 1971

Hôtes :

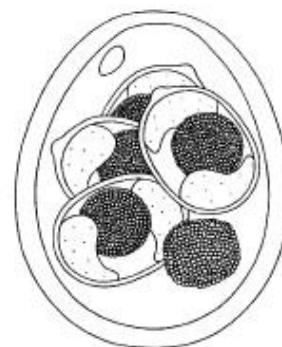
Cynomys gunnisoni ; *C. leucurus* ; *C. ludoviciani* ;
Marmota flaviventris ;
Spermophilus elegans ; *S. franklinii* ; *S. richardsonii*.

Localisations :

Amérique du Nord :
Etats Unis (Utah,
Wyoming), Canada
(Alberta)

Description de l'oocyste :

Forme : ovoïde à ellipsoïde ; Epaisseur de la paroi : 1,5 μm ; Nombre de couches : 1 ; Caractéristiques de la couche externe : transparente à jaune pâle, lisse ; Micropyle : absent ; RO : présent, masse compacte de petites granules (sur le dessin), Lo x La non indiqué ; GP : présent, pas toujours visible, 1, taille et Lo x La non indiqués ; Taille : 25,1 x 21,0 (21–30 x 17–24) μm ; Ratio Lo/La : 1,2. Caractéristiques distinctives de l'oocyste : la paroi s'amincit de 1,5 à 0,9 μm au niveau de l'extrémité effilée.



10 μm

Description des sporocystes et des sporozoïtes :

Forme Sp : allongé à ovoïde ; Taille : 10,3 x 7,7 (8–12 x 7–8) μm ; CS : présent, Lo x La non indiqué, distinct ; CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, paquet de granules localisées entre les sporozoïtes ; SZ : réniforme, s'amincit à une extrémité et positionné au niveau d'une extrémité du sporocyste
Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune

Figure 27: Dessin d'*Eimeria spermophili* (Hilton et Mahrt, 1971)

E. spermophili est décrite pour la première fois par Hilton et Mahrt (1971) chez *S. richardsonii*.

Références : Hilton et Mahrt (1971) ; Seville (1997) ; Seville et Stanton (1993a) ; Shults et al. (1990) ; Stanton et al. (1992) ; Thomas et Stanton (1994) ; Wilber et al. (1998).

Eimeria surki

Nukerbaeva et Abenov 1979

Hôtes :

Marmota baibacina ; *M. bobak*

Localisations :

Asie : Kazakhstan (Kerekin région de Alma Ata)

Description de l'oocyste :

Forme : ovoïde, légèrement aplati au niveau d'une extrémité ;
Épaisseur de la paroi : 1,2 μm ; Nombre de couches : 2 ;
Caractéristiques de la couche externe : lisse, couleur et proportion épaisseur non indiqués, Caractéristiques de la couche interne : non indiqué ; Micropyle : absent ; RO : absent ;
GP : non indiqués ;
Taille : 22,4 x 14,0 (20–25 x 11–17) μm ; Ratio Lo/La : 1,6.
Caractéristiques distinctives de l'oocyste : aucune



10 μm

Description des sporocystes et des sporozoïtes :

Forme des sporocystes : ovoïde ; Taille : 8–11 x 4–7 μm ; CS : absent ; CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, larges granules, taille non indiquée ; SZ : en forme de haricot.
Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune

Figure 28: Dessin d'*Eimeria surki* par Wilber et al. (1998) à partir de Nukerbaeva et Abenov (1979)

Wilber et al. (1998) ont rapporté que Nukerbaeva et Abenov (1979) ont décrit pour la première fois *E. surki* chez *M. bobak*. Elle n'a pas été observée depuis.

Référence : Wilber et al. (1998).

Eimeria vilasi

Dorney 1962

Synonymes :

E. adaensis (Wilber et al., 1994) ; *E. dorsalis* (Hill et Duszynski), 1986 ; *E. morainensis* [sensu McAllister et al., 1991] ; *E. perforoides* [sensu Dorney, 1965 ; Fleming et al., 1979 ; et McQuiston et Wright, 1984].

Hôtes :

Cynomys leucurus ; *C. ludovicianus* ;
Marmota monax ;
Spermophilus mexicanus ; *S. townsendii* ;
Tamias canipes ; *T. dorsalis* ; *T. merriami* (J.A. Allen, 1889) ; *T. obscurus* ; *T. striatus* ; *T. townsendii*

Description de l'oocyste :

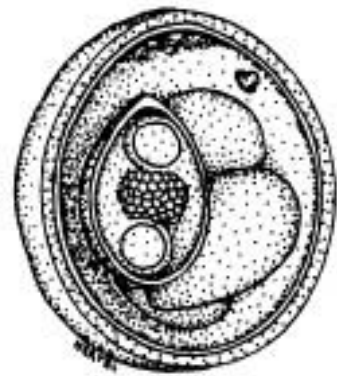
Forme : sub-sphéroïde à ellipsoïde ; Epaisseur de la paroi : 0,7–1,3 μm ; Nombre de couches : 2 ; Caractéristiques de la couche externe : jaune-vert, lisse, proportion par rapport épaisseur totale 3/4 ; Caractéristiques de la couche interne : lisse, marron foncé, Micropyle : absent ; RO : absent ; GP : parfois présent, de 0 à 6, bilobés sur le dessin, Lo x la 1,5 x 1,5 μm ;
Taille : 17,6 x 14,3 (12–23 x 7–19) μm ; Ratio Lo/La : 1,2 ;
Caractéristiques distinctives de l'oocyste : la couche interne s'amincit à une extrémité, au niveau de laquelle il y a une ombre, les granules polaires sont distribués irrégulièrement dans l'oocyste

Description des sporocystes et sporozoïtes :

Forme Sp : ellipsoïde ; Taille : 10,1 x 5,6 μm ; CS : présent, Lo x la non indiqué, petit, peut passer inaperçu ; CSS : absent ; CPS : absent ; RS : présent, bien défini, sphère serrée ou masse de granules allongée, taille non indiquée ; SZ : extrémité postérieure légèrement recourbée, corps réfringent postérieur transparent à une extrémité.
Caractéristiques distinctives du sporocyste : aucune.

Localisations :

Amérique du Nord : Etats Unis (Wisconsin, Comté de Vilas, Lac Trout, Arizona, Californie, Idaho, Illinois, Massachusetts, Nouveau Mexique, New York, Pennsylvanie, Texas, Washington) ;
Amérique centrale : Mexique (Basse Californie)



10 μm

Figure 29: Dessin d'*Eimeria vilasi* (Wilber et al., 1994)

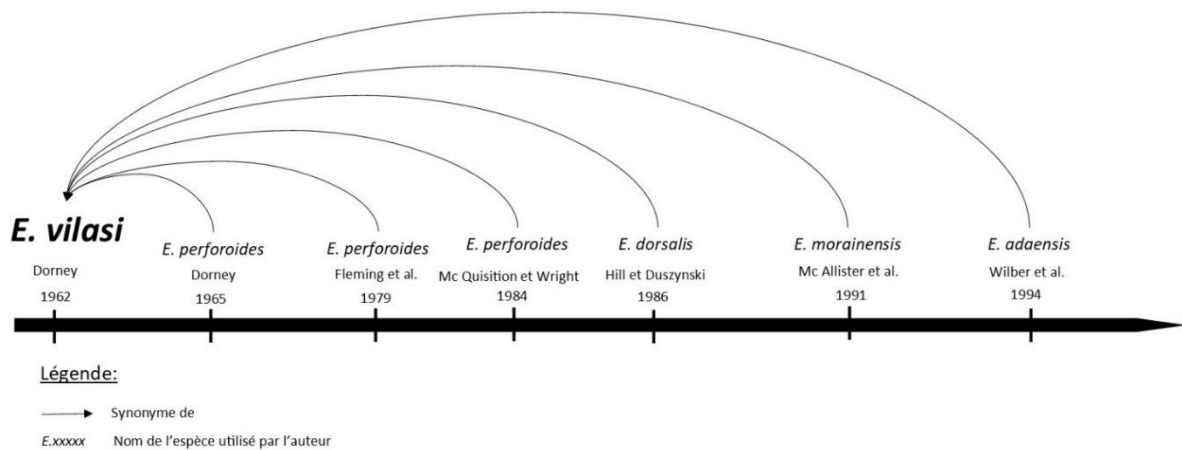


Figure 30: Frise des synonymes d'*Eimeria vilasi* d'après Wilber et al. (1998)

La figure 30 est une frise permettant de replacer les synonymes de *E. vilasi* dans le temps.

E. vilasi a été décrite pour la première fois par Dorney (1962) chez *T. striatus*.

Wilber et al. (1998) ont rapporté que les oocystes qu'a observé Dorney en 1965 chez *M. monax*, et qu'il a appelé *E. perforoides*, sont en réalité *E. vilasi*, au vu des caractéristiques et des mesures similaires (pas de résidu oocystal, 12–23 x 17–19 µm contre 20–25 x 16–20 µm).

Fleming et al. (1979) et Mc Quisition et Wright (1984) ont utilisé la description de Dorney (1965) pour identifier *E. perforoides* chez *M. monax*. Ainsi, selon Wilber et al (1998), il est probable qu'ils aient vu *E. vilasi*.

Hill et Duszynski (1986) ont décrit *E. dorsalis* (17–24 X 14–20 µm) chez plusieurs *Tamias* spp., mais leurs photomicrographies et leurs mesures correspondent plutôt à *E. vilasi*. Wilber et al. (1998) ont donc considéré qu'ils étaient synonymes.

Wilber et al. (1994) ont considéré que l'espèce décrite par Mc Allister et al. (1991) comme étant *E. morainensis* est en réalité *E. adaensis* (= *E. vilasi*, voir ci-dessous). En effet, les principales caractéristiques de *E. morainensis* sont absentes chez les oocystes décrits par Mc Allister et al. (1991).

Wilber et al. (1994) ont décrit *E. adaensis* (18–26 x 16–22) chez *S. townsendii*, dont la description est similaire à celle de *E. vilasi*. C'est pourquoi Wilber et al. (1998) ont considéré que *E. adaensis* est un synonyme de *E. vilasi*.

Références : Dorney (1962, 1965, 1966) ; Duncan (1968) ; Fleming et al. (1979) ; Hill et Duszynski (1986) ; McAllister et al. (1991) ; McQuisition et Wright (1984) ; Seville (1997) ; Wilber et al. (1994) ; Wilber et al. (1998).

3. Espèces synonymes d'*Eimeria* chez le genre *Marmota*

Comme nous avons vu précédemment, Wilber et al. (1998) ont considéré que trois espèces, initialement décrites comme des nouvelles espèces, étaient en réalité des synonymes d'espèces valides. Ces trois espèces sont regroupées dans le tableau III.

Tableau III: Espèces d'*Eimeria* synonymes chez le genre *Marmota*, d'après Wilber et al. (1998)

Nom de l'espèce	Auteur	Hôte	Synonyme de
<i>Eimeria perforoides</i>	Crouch et Becker (1931)	<i>Marmota monax</i>	<i>E. monacis</i>
<i>Eimeria sarseni</i>	Nukerbaeva et Abenov (1979)	<i>Marmota bobak</i>	<i>E. lateralis</i>
<i>Eimeria tuscarorensis</i>	Dorney (1965)	<i>Marmota monax</i>	<i>E. lateralis</i>

4. Espèces *inquirendae* et *nomen nudum* d'*Eimeria* chez le genre *Marmota*

a) Espèces *inquirendae*

Les espèces dont la description ne correspond pas aux critères de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique sont considérées comme des espèces *inquirendae*, définies comme des espèces décrites de façon incertaine, qui nécessitent des recherches approfondies pour pouvoir être considérées comme valides (Ride et al., 1985).

Eimeria arctomysi

Cette espèce est décrite par Galli-Valerio (1931) chez *Marmota marmota*, mais la description est peu complète et est basée sur des oocystes non sporulés (voir ci-dessous).

Eimeria marmotae

Cette espèce est décrite par Galli-Valerio (1923) chez *Marmota marmota*. La description originale est basée sur des oocystes non sporulés, et il n'y a pas de dessin ou de photomicrographie (voir ci-dessous).

Selon Wilber et al. (1998), les oocystes qu'ont observé Nukerbaeva et Abenov (1979) chez *M. baibacina* et *M. bobak*, qu'ils ont appelé *E. marmotae*, sont morphologiquement indistinguables de ceux décrits par Vetterling (1964) comme étant *E. cynomysis* (= *E. giganteos*, voir plus haut). Pour Wilber et al. (1998), il est fort probable qu'ils aient vu des oocystes d'*E. giganteos*.

Eimeria tyanshanensis

Levine et Ivens (1965) ont considéré que les oocystes, décrits par Svanbaev (1963) chez *Marmota menzbieri* comme étant *E. monacis*, étaient en réalité ceux d'une nouvelle espèce, que Levine et Ivens (1965) ont nommé *E. tyanshanensis*. Comme il n'y avait ni illustration ni spécimen conservé, Wilber et al. (1998) ont considéré l'espèce observée par Svanbaev (1963) comme une espèce *inquirenda*. Enfin, selon Wilber et al. (1998), Pellerdy (1974) a mal orthographié *E. tyanchanensis*.

b) *Nomen nudum*

Un nom d'espèce qui ne respecte pas l'article 12 du Code International de Nomenclature Zoologique (CINZ), si la publication est antérieure à 1931, ou l'article 13, après 1930, est considéré comme *nomen nudum* (Ride et al., 1985). Le nom de l'espèce n'est alors pas disponible.

Eimeria dura

Fish (1930) a décrit pour la première fois *E. monacis* chez *M. monax*. Un an plus tard, Crouch et Becker (1931) ont décrit trois espèces d'*Eimeria* sp. chez *M. monax*, qu'ils ont nommées : *E. monacis* (= *E. callospermophili* Henry 1932, voir ci-dessus), *E. perforoides* (= *E. monacis* Fish 1930, voir ci-dessus) et *E. os*. Crouch et Becker ont indiqué dans leur publication qu'ils avaient l'intention d'utiliser le nom *E. dura* pour nommer les oocystes qu'ils ont ensuite appelés *E. monacis*, au vu de la publication de Fish (1930). Wilber et al. (1998) ont donc considéré *E. dura* comme un *nomen nudum*.

5. Récapitulatif des espèces valides

Le tableau IV est un tableau récapitulatif toutes les données des espèces d'*Eimeria* valides retrouvées chez des hôtes du genre *Marmota* selon Wilber et al. (1998).

Tableau IV : Caractéristiques des espèces d'*Eimeria* observées dans le genre *Marmota*, d'après Wilber et al. (1998)

Toutes les espèces présentes dans le tableau n'ont ni corps de substiedia ni corps de parastiedia

Espèce	Forme oocyste	Épaisseur paroi (µm)	Nombre couches	Couche externe	Couche interne	Micropyle	RO	GP	Taille	Ratio Lo/La	Forme sporocyste	Taille sporocyste	CS	SR	SZ
<i>Eimeria beecheyi</i>	Sphéroïde à ovoïde	1	1	Transparente, lisse	-	Absent	Absent	Présent, larges, plus d'un	19,2 x 16,0	1,2	Ovoïde	12 x 7 (10-14 x 6-8)	Présent, Lo x La ?	Masses compactes petites granules densément compactées, taille ?	Dans chaque avec un corps réticulaire postérieur large
<i>Eimeria callospermophilii</i>	Sub-sphéroïde	1,0-1,5	1 ou 2	Jaune, lisse	Lisse	Absent	Présent, 3-5 x 3-5	Présent, quelques grains	19,2 x 16,0 (16-22 x 16-22)	1,1 (1,0-1,1)	Sub-sphéroïde	10,2 x 8,5	Présent, Lo x La ? pointu	Présent, maigre avec peu de granules	?
<i>Eimeria gigantea</i>	Sub-sphéroïde à ovoïde	1,4	2	Jaune-vert, lisse	?	Présent, largeur 5, pas de capsule	Absent	présent parfois, 0,9-1,0 x 1,0-1,1	32,5 x 28,4 (30-37 x 23-31)	1,2 (1,1-1,3)	En citron	15-18 x 9-12	Présent, bien visible	Présent, compact avec beaucoup de petites granules	Vermiforme
<i>Eimeria lateralis</i>	Ellipsoïde à ovoïde	2	2	Jaune marron, 3/4 de l'épaisseur totale, rugueuse	Lisse, pâle	Absent	Absent	Présent, 1 à 14, ronds, Lo x La 1 x 1	35,1 x 26,8 (28-40 x 24 - 31)	1,3 (1,0-1,5)	Ovoïde	16 x 10	Présent, bien visible	Présent, large, nombreux granules d'un bout à l'autre du sporocyste	En forme de bâtonnet
<i>Eimeria menzbieri</i>	Ovoïde	1,2-2,1	2	Jaune marron ou jaune orange, lisse	Foncée sur le dessin	Présent, pas de capsule	Absent	Absent	23,7 x 21,1 (18-28 x 13-24)	1,1 (1,1-1,4)	Ovoïde	9,4 x 6,7 (8-11 x 6-8)	Présent	Présent, globules en périphérie des sporozoïtes, entre les sporozoïtes sur le dessin	Globules réfringents à la fin
<i>Eimeria monacis</i>	Ovoïde	?	1	Lisse	-	Absent	Présent	Absent	20,0 x 18,3 (17-24 x 15-21)	1,2	Ovoïde	8 x 6 (estimée à partir des dessins)	Présent, bien visible	Présent, granuleux, localisé au centre du sporocyste	?
<i>Eimeria moravensis</i>	Sub-sphéroïde	1,5	2	Grise à bleu gris, lisse	Lisse, transparente	Absent	Absent	Présent, 1, souvent bilobé	20,3 x 19,8 (19-26 x 18-21)	1,1 (1,0-1,1)	Ellipsoïde	12,1 x 6,9 (9-14 x 6-9)	Présent, bien visible, sombre, comme un bouton	Présent, masse compacte éloignée ou au centre du sporocyste dont la taille et la qualité varie, semble être lié à la membrane, un deuxième résiduum sporocystai est présent avec une rangée de granules le long du sporocyste	Allongé avec des corps réfringents à des fins opposées
<i>Eimeria os</i>	Ovoïde	?	1	Transparente à jaune pâle, lisse	?	Présent, pas de capsule	Absent	Absent	20-26 x 18-22	?	Ellipsoïde	9-13 x 5-8	Présent, petit, sombre	Présent, rond à irrégulièrement biconvexe, positionné sur le côté ou entre les sporozoïtes	?
<i>Eimeria spermophilii</i>	Ovoïde à ellipsoïde	1,5	1	Transparent à jaune pâle, lisse	?	Absent	Présent	Présent, pas toujours visibles, 1	25,1 x 21,0 (21-30 x 17-24)	1,2	Allongé-ovoïde	10,3 x 7,7 (8-12 x 7-8)	Présent, distinct	Présent, paquet de granules localisés entre les sporozoïtes	Réniforme, s'amincie à une extrémité et positionné au niveau d'une extrémité du sporocyste
<i>Eimeria surki</i>	Ovoïde, légèrement aplati au niveau d'un pôle	1,2	2	Lisse	?	Absent	Absent	?	22,4 x 14,0 (20-25 x 11-17)	1,6	Ovoïde	8-11 x 4-7	Absent	Présent, larges granules	En forme de haricot
<i>Eimeria vilasi</i>	Sub-sphéroïde à ellipsoïde	0,7-1,3	2	Jaune-vert, lisse, représente 3/4 de l'épaisseur totale	Lisse, brun sombre	Absent	Absent	parfois présent, de 0 à 6, bilobés, Lo x La : 1,5	17,6 x 14,3 (12-23 x 7-19)	1,2	Ellipsoïde	10,1 x 5,6	Présent, peut passer inaperçu	Présent, bien défini, sphère serrée ou masse de granules allongée	Extrémité postérieure légèrement recourbée, corps réticulaire postérieur transparent à une extrémité

IX. *Eimeria* spp. chez *Marmota marmota*

1. Espèces décrites

Au sein des études sur le parasitisme des marmottes alpines, les *Eimeria* spp. sont très peu souvent différenciées. Ainsi, les auteurs parlent souvent d'*Eimeria* spp., et non d'une espèce en particulier (Mann et al., 1993 ; Callait, 1999 ; Václav et Blažeková, 2014). En effet, il existe peu d'espèces d'*Eimeria* décrites chez *Marmota marmota*, et la plupart des descriptions de ces espèces sont peu détaillées.

Galli-Valerio est le premier auteur à décrire une espèce d'*Eimeria* chez les rongeurs. Il a décrit deux espèces chez *Marmota marmota* :

- *Eimeria marmotae* en 1923, pour laquelle il a décrit les oocystes comme ovales avec deux extrémités légèrement arrondies, de 51 x 42 μm et avec un micropyle très clair. Les coccidies non sporulées présentent un protoplasme semblable à une sphère de 33 μm au milieu de l'oocyste. Les coccidies sporulées ont, quant à elles, quatre sporocystes contenant chacun deux sporozoïtes.
- *Eimeria arctomysis* en 1931, qu'il a décrit comme une coccidie de prévalence moins importante qu'*Eimeria marmotae*. L'oocyste est cylindroïde, de 24 x 20 μm avec un micropyle très visible et légèrement saillant. Les coccidies non sporulées présentent un protoplasme sphérique au centre de l'oocyste de 16 μm de diamètre. Sporulée, cette coccidie a donné quatre sporoblastes chacun avec deux sporozoïtes.

Aucune mesure des sporocystes, ni des sporozoïtes, n'est renseignée. Il n'y a pas non plus de dessin de ces coccidies. Les mesures ont été réalisées sur des oocystes non sporulés ou partiellement sporulés.

Comme évoqué par Wilber et al. (1998), ces descriptions ne sont pas conformes aux normes de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique, d'où leur classement parmi les espèces *inquirendae*.

Eimeria marmotae a été observée en 1937 par Bornand chez *Marmota marmota*, dans un prélèvement de fèces. Cependant, il n'a fait aucune description de ce qu'il a observé et n'a donné aucune mesure. Ainsi, comme Wilber et al. (1998) ont classé cette espèce comme espèce *inquirenda*, ils ont considéré que le rapport de Bornand (1937) est invalide.

Bassano et al. (1992) ont dressé un inventaire de la faune parasitaire du tube digestif de *Marmota marmota*. Ils ont observé de nombreuses *Eimeria*, dont trois morphotypes différents d'oocystes (tab V) qui ne correspondent pas aux descriptions d'*E. marmotae* (Galli-Valerio, 1923), et d'*E. arctomysi* (Galli-Valerio, 1931) qui sont décrites chez *Marmota marmota*. Ils ont remarqué des similarités entre les oocystes de type 1 (fig 31) et ceux d'*E. tuscaroensis* décrite chez *Marmota monax* (Dorney, 1965). Cette espèce a été considérée comme synonyme de *E. lateralis* par Wilber et al. (1998). Ils ont également observé des similarités entre les oocystes de type 2 (fig 31) et ceux d'*E. monacis* Fish 1930 et d'*E. perforoides* Crouch et Becker 1931, qui sont considérés comme synonymes par Wiber et al. (1998) et ont été décrites chez *M. monax*, *bobac* et *sibirica*. Cependant, pour affirmer qu'il s'agit bien de ces espèces, ils ont considéré qu'il fallait faire des infections croisées entre les membres du genre *Marmota*, étant donné la spécificité d'hôte stricte du genre *Eimeria*.

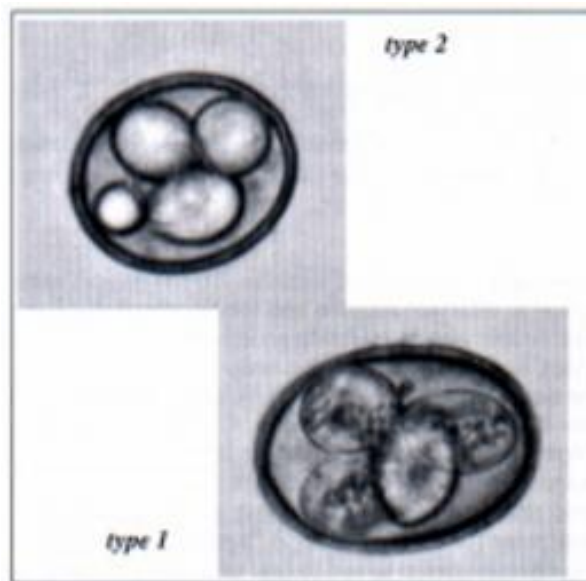


Figure 31: Photographies des morphotypes 1 et 2 (Bassano et al., 1992)

Sur le tableau V, on peut voir que le morphotype 3 est très similaire au morphotype 2, seules la forme et la taille des oocystes et sporocystes diffèrent. Il est probable que le morphotype 3 soit en réalité une coupe dans la largeur du morphotype 2. Ce phénomène est décrit par Berto et al. (2014), pour les oocystes appartenant au complexe ellipsoïde (voir ci-dessous dans la partie matériel et méthode).

Tableau V: Caractéristiques des 3 morphotypes d'*Eimeria* (Bassano et al., 1992)

Oocyste	1	2	3
Forme	Ellipsoïde	Ellipsoïde	Sub-sphéroïde
Longueur (µm)	34-37	22-27	18-20
Largeur (µm)	25-29	18-23	18-20
Micropyle	Absent	Absent	Absent
Couleur paroi	Jaune-brun	Transparente	Transparente
Épaisseur paroi	Épaisse	Fine	Fine
Surface paroi	Rugueuse	Lisse	Lisse
Diamètre du sporonte (µm)	16-18	11-12	10-12
Forme sporocyste	Citron	Ovale	Sub-ovale
Corps de Stieda	Présent	Présent	Absent
Longueur sporocyste (µm)	15-17	8,5-10	6,2-7,1
Largeur sporocyste (µm)	9-11	5,5-7,0	4,9-5,7
Résidum oocystal	Absent	Présent	Présent
Granules polaires	Présent	Présent	Présent
Résidu sporocystal	Présent	Présent	Présent
Durée sporulation (jours)	>30 <60	<7	<7
Similarité avec	<i>E.lateralis</i>	<i>E.monacis</i>	

Gortázar et al. (1994) ont observé des oocystes d'*Eimeria* morphologiquement similaires à ceux de type 2, décrits par Bassano et al. (1992), chez des marmottes *Marmota marmota* du Sud-Ouest des Pyrénées.

Wilber et al. (1998) ont considéré que la marmotte alpine était un hôte d'*Eimeria monacis*, dans leur publication. Cependant, ils n'ont pas indiqué précisément de quel article cette information a été tirée, et cette information n'a pas pu être confirmée.

2. Evolution de la prévalence, de l'abondance et de l'intensité des *Eimeria* spp.

a) Définitions

Les définitions des termes suivant sont issues de la publication de Margolis et al. (1982).

Prévalence : nombre d'individus d'une espèce-hôte infectés par une espèce parasite particulière, rapporté au nombre d'hôtes examinés.

Intensité : nombre d'individus (déterminé directement ou indirectement) d'une espèce parasite particulière dans chaque hôte infecté dans l'échantillon.

Intensité moyenne : nombre total d'individus d'une espèce parasite donnée dans un échantillon d'espèce-hôte, rapporté au nombre d'individus infectés de l'espèce hôte dans l'échantillon (ce qui équivaut au nombre moyen d'individus d'une espèce-parasite par hôte infecté dans l'échantillon).

Abondance : nombre total d'individus d'une espèce parasite donnée dans un échantillon d'hôtes, rapporté au nombre total d'individus de l'espèce-hôte (infectés et non infectés) dans

l'échantillon (ce qui équivaut au nombre moyen d'individus d'une espèce-parasite donnée par hôte examiné).

b) Pendant la saison active

Les *Eimeria* spp. sont observées avec une prévalence très importante tout le long de la saison active chez les marmottes alpines (Bassano et al. [1992], avec une prévalence moyenne de 90,6 %, Callait [1999] avec une prévalence toujours supérieure à 70%).

Cette prévalence peut différer selon le mois (fig 32) : les oocystes sont présents dès le début de la saison et ce jusqu'au mois de juin-juillet. Ensuite, une diminution significative et régulière de la prévalence est observée jusqu'à octobre (Bassano et al., 1992 ; Callait, 1999). Cependant, elle peut rester constante tout le long de l'année, selon le site d'étude (pas de variation significative sur le site de Prapic, Callait [1999]).

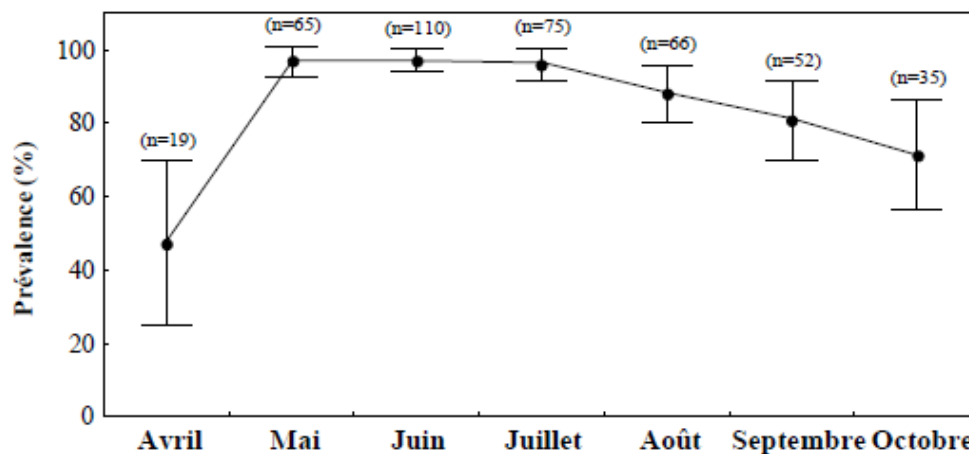


Figure 32: Evolution de la prévalence coproscopique d'*Eimeria* spp. à la Grande Sassièrre en fonction du mois sur 4 ans (Callait, 1999)

Ainsi, l'infection des marmottes par *Eimeria* spp. se fait tout le long de la saison active. Cette prévalence importante peut être liée à leur stratégie d'infection très efficace, mentionnée précédemment, à savoir l'ingestion d'oocystes sporulés à partir du milieu extérieur. En effet, l'émission des oocystes est directement corrélée à la présence du parasite chez l'hôte (Callait, 1999).

Dans son étude, Callait (1999) n'a pas mis en évidence de corrélation entre la prévalence des *Eimeria* spp. et le nombre d'individus par groupe. L'appartenance à un groupe important ne serait donc pas un facteur de risque majeur pour l'infection.

L'abondance des *Eimeria* spp. dans les fèces est en revanche influencée par la classe d'âge, puisqu'elle est très importante chez les jeunes marmottes, de moins d'un an, par rapport à celle des animaux de deux ans et plus (Ferrandiz-Rovira, 2015). Cette différence d'abondance entre différentes classes d'âge est retrouvée chez d'autres mammifères, comme les lapins (Oppelt et al., 2010), et pourrait être expliquée par le développement d'une

immunité acquise efficace chez les individus plus âgés, qui ont plus de chance d'avoir déjà rencontré le parasite (Fuller, 1996). Il faut toutefois prendre du recul sur cette hypothèse, car certaines espèces d'*Eimeria* affectent plutôt les animaux adultes que les jeunes. Cela suggère une implication différente de l'immunité, selon les espèces d'*Eimeria*, pour une même espèce hôte (Fuller, 1996). De plus, cette différence de prévalence entre les âges peut également s'expliquer par une différence de mode de vie entre les âges, avec des jeunes qui restent plus regroupés que les adultes (Ferrandiz-Rovira, 2015).

L'intensité moyenne de l'émission des oocystes et leur abondance augmentent fortement juste après la sortie d'hibernation des marmottes, c'est-à-dire d'avril à mai. Elles sont toujours très élevées pendant les mois de mai et juin, puis elles diminuent significativement de juin à août (contre une diminution de la prévalence seulement à partir de juillet). Elles sont ensuite plutôt stables de fin d'août à octobre (Callait, 1999). Pour toutes les années d'études sur le site de la Grande Sassièrè (1994 à 1997), l'intensité moyenne et l'abondance sont significativement plus faibles en fin de saison (Callait, 1999).

Le pic printanier d'émission des oocystes dans les fèces (Bassano et al., 1992 ; Callait, 1999) n'est pas toujours observé. Il peut également être retardé ou dédoublé (Václav et Blažeková, 2014). Ce pic pourrait permettre la transmission des coccidies à la génération suivante de marmottes, puisqu'il survient au moment de la sortie des marmottons (Bassano et al., 1992).

La diminution de l'abondance des oocystes au cours de la saison d'activité est très probablement liée au développement d'un mécanisme de défense immunitaire par l'hôte. En effet, le pic printanier d'excrétion entraîne une sollicitation antigénique très intense et très précoce après le réveil des hôtes. Le développement de l'immunité permettrait ainsi de limiter les réinfections suivantes, ce qui expliquerait la diminution de l'abondance (Callait, 1999).

Pour Callait (1999), la présence massive d'oocystes dans les fèces de marmottes qui ont fini leur hibernation depuis quelques jours, peut s'expliquer par deux manières :

- Soit les marmottes s'infectent directement après leur réveil, en ingérant des oocystes sporulés qui ont passés l'hiver dans le milieu extérieur. Dans ce cas, elles émettent des oocystes non sporulés moins de 15 jours plus tard, du fait de leur période prépatente de courte durée
- Soit la coccidie persiste dans l'organisme de l'hôte durant l'hibernation, sous forme quiescente. On aurait ensuite une réactivation et une multiplication rapides, qui permettraient l'excrétion d'oocystes simples après quelques jours. Ce phénomène a été observé chez d'autres *Eimeria* comme *E. zuernii* chez les bovins (Euzéby, 1987).

Il y a une différence importante entre la prévalence du morphotype 2 et celle du morphotype 1 (Ferrandiz-Rovira, 2015). En effet, le morphotype 2 est retrouvé chez pratiquement tous les individus, dans la plupart des groupes étudiés (prévalence quasiment de 100%), tandis que le morphotype 1 infecte un nombre beaucoup plus limité d'hôtes (prévalence de 23%). Cette différence de prévalence n'est donc pas due à une disparité entre les différents territoires (Ferrandiz-Rovira, 2015).

De même que pour la prévalence, une différence d'abondance est observée entre les deux morphotypes, les oocystes de type 2 étant émis en quantité beaucoup plus importante (jusqu'à 13 fois plus) que ceux du morphotype 1 (Ferrandiz-Rovira, 2015).

Cette différence peut s'expliquer par une meilleure résistance des marmottes au morphotype 1, qui pourrait être due à une localisation différente des deux espèces dans l'intestin, ce qui entraînerait une réponse immunitaire différente (Yun et al., 2000 ; Ferrandiz-Rovira, 2015). Cette réponse immunitaire plus efficace ne semblerait toutefois pas associée à un complexe majeur d'histocompatibilité particulier (Ferrandiz-Rovira, 2015).

c) Pendant l'hibernation

Pour tester l'hypothèse de survie des *Eimeria* spp. pendant l'hibernation, Callait (1999) a étudié l'émission d'oocystes chez trois individus captifs avant, pendant et après hibernation. Ainsi, l'émission d'oocystes diminue avant l'hibernation, et aucun oocyste n'est retrouvé dans les fèces émis au cours de l'hibernation. En revanche, des oocystes sont systématiquement retrouvés en faible quantité dans les fèces après l'hibernation, alors que les marmottes étudiées n'ont pas pu ingérer d'oocystes sporulés. Callait (1999) en a donc conclu que les *Eimeria* spp. de *Marmota marmota* persistent dans leur hôte lors de son hibernation.

De plus, nous avons vu précédemment que l'hibernation exerce une forte influence sur l'immunité de la marmotte, l'empêchant de se défendre efficacement face au risque important d'infection à son réveil. Le développement des *Eimeria* serait également favorisé par une faible mémoire immunitaire d'une année sur l'autre. Ces deux paramètres pourraient expliquer en partie le pic printanier d'excrétion (Callait, 1999).

Les espèces d'*Eimeria* chez *Marmota marmota* ont ainsi développé des stratégies d'infection très efficaces, leur permettant d'atteindre un maximum d'individus sans que l'environnement alpin n'ait d'influence majeure sur elles.

3. Pathogénie des *Eimeria* spp. chez *Marmota marmota*

Il n'y a pour l'instant aucune description des effets de l'infection de *Marmota marmota* par *Eimeria* spp., ni sur les symptômes qu'elle entraîne, ni sur les lésions macroscopiquement visibles au niveau de l'intestin (Bassano et al., 1992 ; Callait, 1999). L'influence de ces parasites sur la survie et le succès reproducteur des marmottes alpines est toujours inconnue (Ferrandiz-Rovira, 2015).

4. Interactions avec les autres parasites de *Marmota marmota*

Comme nous avons vu précédemment, les *Eimeria* spp. font partie des principaux parasites digestifs retrouvés chez *M. marmota*, et une co-infestation avec des helminthes est très fréquente, notamment avec le cestode *Ctenotaenia marmotae* (Sabatier, 1989).

Cette co-infestation aurait un effet positif sur le développement des *Eimeria* spp. chez la marmotte alpine. En effet, lors de l'utilisation d'antihelminthiques (ivermectine et praziquantel, qui n'ont pas d'effet sur les coccidies) en début de saison, l'augmentation d'excrétion des oocystes d'*Eimeria* spp. normalement observée est retardée (Václav et Blažeková, 2014). Les helminthes moduleraient donc la réponse immunitaire de l'hôte, ce qui aurait un effet protecteur pour les coccidies infectantes au début de la saison d'activité des marmottes. En effet, la réponse immunitaire à médiation cellulaire des marmottes est moins efficace face à une infection continue par des coccidies lorsqu'elle est associée à une infestation par des helminthes (Václav et Blažeková, 2014). Cependant, cet effet protecteur semble dépendre du contexte, puisque l'effet de la co-infestation devient négatif lorsque les helminthes commencent à se reproduire, et que l'infestation helminthique devient importante (Václav et Blažeková, 2014).

La réponse immunitaire de la marmotte alpine contre les *Eimeria* spp. semble donc être optimale en l'absence d'infestation par les helminthes. Ainsi, l'élimination intestinale des helminthes juste avant l'hibernation apparaît être une stratégie efficace pour contrôler l'intensité de l'infestation des helminthes, mais également celle des coccidies (Václav et Blažeková, 2014).

Partie 3 : Etude expérimentale

I. Objectifs de l'étude

Comme nous avons vu précédemment, l'identité des espèces d'*Eimeria* présentes chez *Marmota marmota* n'est pas toujours bien définie. Bien que les protozoaires de ce genre soient fréquemment observés lors des analyses coproscopiques, les auteurs parlent généralement d'observation « d'oocystes d'*Eimeria* sp. » sans précision d'espèce.

L'objectif de l'étude était de décrire les différentes espèces du genre *Eimeria* retrouvées chez *Marmota marmota*, et de les comparer aux espèces décrites dans la tribu des Marmotini.

II. Matériel et méthode

L'objectif de cette partie consistait à détailler la méthodologie employée au cours de cette étude. Nous avons décrit tout d'abord l'origine des prélèvements puis nous avons vu comment ces prélèvements ont été préparés pour permettre la sporulation des oocystes. Enfin nous avons indiqué quelles ont été les méthodes d'observation et de mesure employées.

1. Prélèvements

Le site de prélèvement des fèces que nous avons utilisées dans notre étude est situé dans la réserve naturelle de « La Grande Sassièr », qui dépend de la commune de Tignes (73320), dans le parc National de la Vanoise, lui-même situé dans les Alpes françaises (fig 33).



Figure 33: Carte de France localisant le parc National de la Vanoise (Callait-Cardinal, données personnelles)

La zone vert kaki correspond au parc National de la Vanoise, et l'étoile rouge la commune de Tignes.

L'altitude de la réserve varie entre 1 850 et 3 757 mètres. Son climat est alpin, avec de fortes précipitations et des températures moyennes assez basses, présentant tout de même des variations journalières et saisonnières importantes. Les groupes de marmottes étudiés ici sont situés sur le plateau de la Grande Sassièrre (45°29' N, 6°59' E), à 2 350 m d'altitude (fig 34). Cette population se répartit sur une vingtaine de territoires bien délimités, s'étendant sur 10 hectares, qui sont suivis chaque année depuis 1990 par une équipe de chercheurs du CNRS (UMR 5558 LBBE). Ces chercheurs ont mis en place un suivi à long terme par captures-marquages-recaptures (CMR).

Chaque année, 150 à 200 individus sont capturés par l'équipe. Ils sont issus des territoires situés dans le fond du vallon et sur les versants adret et ubac. L'évaluation du nombre total d'individus du vallon n'est pas réalisée, car de nombreux groupes ne sont pas suivis. Il existe des zones de communication en basse altitude au niveau du col de la Bailletta et du Saut, avec les autres populations du massif de Vanoise. Ces communications peuvent, entre autres, permettre la circulation des parasites entre les différentes populations.

La taille des groupes familiaux suivis varie entre 2 et 12 individus ; les individus capturés représentent toutes les classes d'âges, du marmotton à l'émergence (juste après le sevrage) aux individus très âgés (le plus vieil animal capturé était âgé de 16 ans).

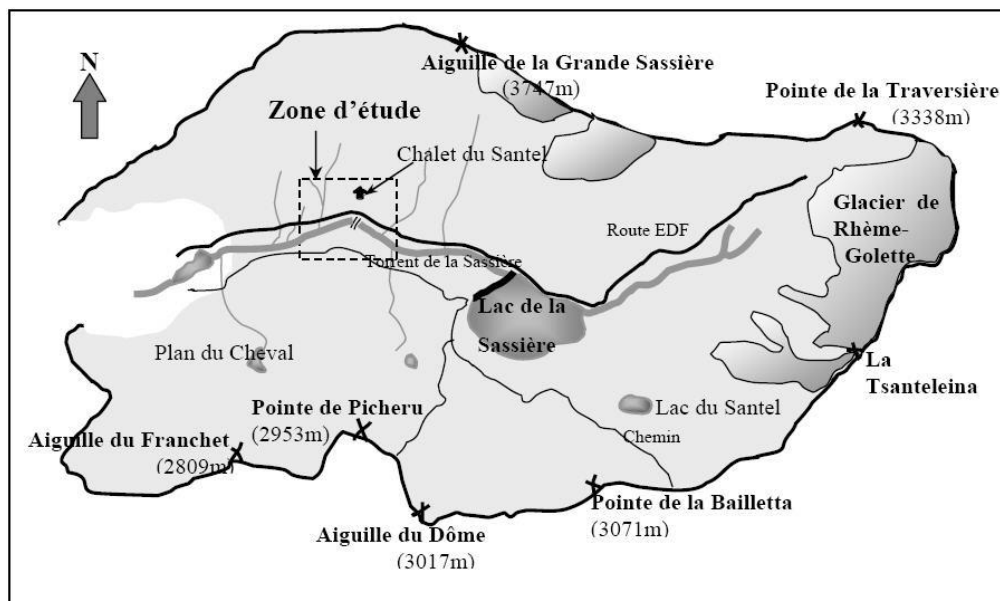


Figure 34: Situation géographique du site de la Grande Sassièrre (Callait, 1999)
(Echelle : 1/55 000)

Les prélèvements sur le site de la Grande Sassièrre ont été effectués sur les territoires de quatorze groupes. Huit sont situés en fond de vallée (les groupes A, B, C, E, Eadret, Etalus et Imiloz et Imilieu) et six sur le versant adret (les groupes Chalet, N, P1, P2, P3 et P4) (fig 35). Les prélèvements ont été faits à proximité des terriers principaux de chaque groupe de marmottes ou dans les latrines, ainsi que pendant les captures, lorsqu'elles émettaient des fèces dans les cages. Un suivi annuel coproscopique est réalisé dans le service de parasitologie de Vetagro Sup Lyon à partir de ces prélèvements. Seuls les échantillons présentant des oocystes d'*Eimeria* spp. ont été conservés pour cette étude, suite à une coproscopie, sans distinction de groupe.

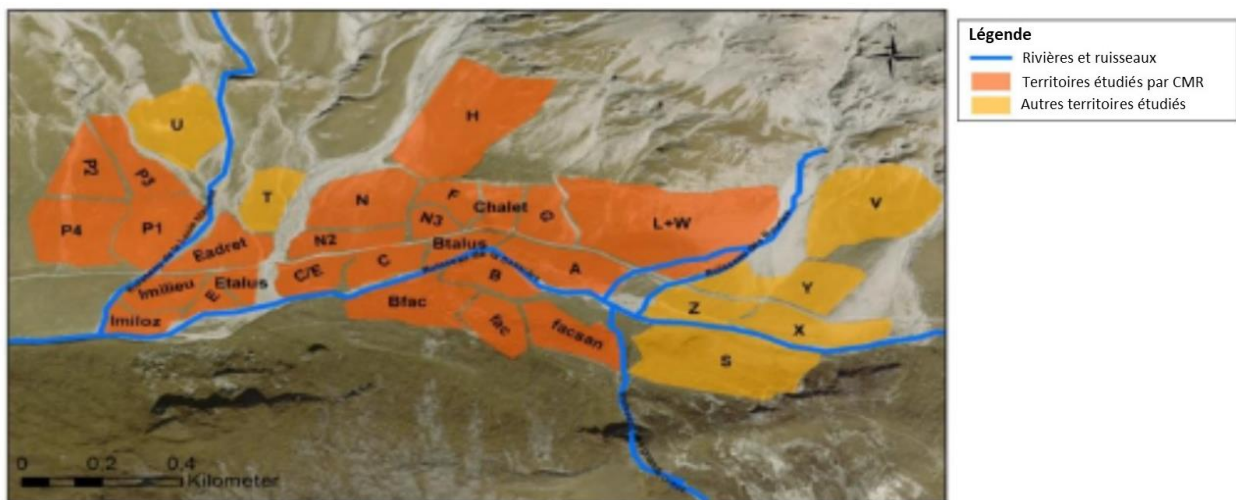


Figure 35: Distribution des territoires des différents groupes étudiés sur le site de la Grande Sassièrre (Rézouki, 2018)

Les territoires orange sont suivis depuis les années 1990 par CMR (captures-marquages-recaptures) et contiennent les territoires sur lesquels nous avons fait nos prélèvements. Les territoires jaunes ne sont suivis que depuis 2013.

2. Sporulation des oocystes

Les oocystes ont été isolés à partir d'une technique de flottation dans une solution de saccharose concentrée, comme indiqué sur l'Annexe I (Sheather, 1923 ; Hammond et al., 1968). Les fèces fraîches ont été mises en solution avec de l'eau, et ont été ensuite passées au tamis afin d'éliminer les grosses impuretés. La solution obtenue a été centrifugée, et le surnageant aqueux a été éliminé. Un volume équivalent de solution de saccharose, contenant 500 g de saccharose dissous dans 320 ml d'eau, a été ajouté et la solution a été centrifugée. L'utilisation d'une solution à base de saccharose est en effet moins délétère pour les oocystes qu'une solution saline (Dubey et al., 2019). Le surnageant aqueux a été récupéré puis rincé à l'eau. Le culot obtenu a été placé dans une solution aqueuse de dichromate de potassium ($K_2Cr_2O_7$) à 2% (poids/volume) dans un ratio d'un volume fèces pour cinq volumes $K_2Cr_2O_7$. Le dichromate de potassium permet de ralentir toute croissance bactérienne (Dubey et al., 2019).

Les tubes ont été placés à température ambiante (22-25 °C) et agités tous les jours pour favoriser l'oxygénation jusqu'à sporulation (soit une à quatre semaines selon les espèces). L'avancée de la sporulation a été évaluée par observation d'une petite quantité d'oocystes entre lame et lamelle. Les échantillons ont été conservés à 4°C une fois que la majorité des oocystes ont sporulés, pour être examinés ultérieurement.

3. Examen des oocystes

L'examen des oocystes a été réalisé après la sporulation de ces derniers. Afin de pouvoir observer des oocystes, il est nécessaire d'utiliser une lamelle. Or, le contact direct entre lame et lamelle écrase les oocystes et peut modifier leur forme. Ainsi, nous avons réalisé un montage avec une lamelle posée sur deux morceaux de film transparent qui formaient un pont avec lame, nous permettant l'observation et la mesure des oocystes sans déformation (fig 36). Comme le volume de liquide sous la lamelle est plus important que lors d'une simple apposition lame/lamelle, il était plus intéressant de faire remonter les oocystes sporulés sur la lamelle à l'aide d'une solution de saccharose (Annexe II).

Un volume d'environ 20 µl de la solution de dichromate de potassium contenant les oocystes a été mélangé avec le double du volume de solution de saccharose (500g de saccharose pour 320 ml d'eau). La moitié de ce mélange a été prélevée, et placée entre le montage lame / lamelle formant un pont (fig 36).

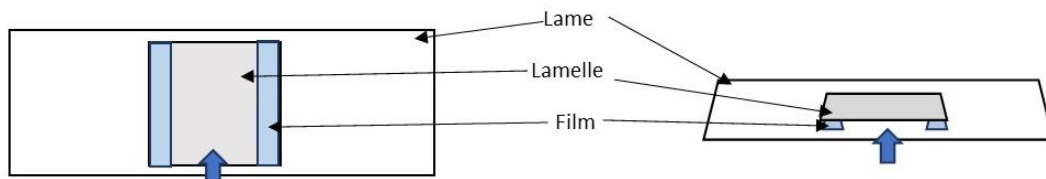


Figure 36: Schéma du montage en pont

Le mélange est apposé au niveau de la flèche bleue et entre sous le pont par capillarité.

Les oocystes pouvaient être observés au bout de cinq minutes, le temps qu'ils remontent se coller contre la lamelle. Ils ont été recherchés au grossissement 100 et 400, puis les mesures et les descriptions ont été réalisées au grossissement 1 000 sous immersion avec un microscope Olympus CX31 et un photomicroscope Zeiss.

4. Mesures et observation

Les mesures et observations ont été effectuées sur des oocystes sporulés en suivant une fiche précise (Annexe III), qui s'inspire du guide de préparation de la description des espèces d'Eimeriidées de Duszynski et Wilber (1997). La figure 37 reprend toutes les caractéristiques des oocystes et sporocystes décrites par la suite et les abréviations. Toutes les mesures sont en micromètre (μm).

Pour chaque oocyste, la longueur de l'oocyste (L_o), la largeur de l'oocyste (L_a) et le rapport longueur sur largeur de l'oocyste (L_o/L_a) ont été mesurés.

Il était important de noter les éléments caractéristiques de la paroi de l'oocyste, c'est à dire déterminer si la paroi était de texture plutôt rugueuse ou lisse, s'il y avait des projections épineuses ou en cône, le nombre relatif de couches de cette paroi et leur épaisseur approximative.

La présence, ou l'absence, des structures suivantes dans, ou sur l'oocyste sporulé, ont également été notées. Si elles étaient présentes, leur taille, leur localisation approximative et leur description ont été notées : le micropyle (M) et sa largeur (M_L), la capsule du micropyle (CM), sa largeur et sa profondeur ($CML_a \times CML_p$), le résiduum oocystal (RO), son diamètre et sa description, les granules polaires (GP), leur diamètre, leur forme et s'ils étaient tous attachés de la même façon à la surface intérieure de la paroi de l'oocyste. Comme indiqué précédemment, les granules n'étaient pas forcément situés au niveau des pôles. Ils étaient alors appelés granules réfringents.

Pour les sporocystes (Sp), en plus de leur longueur (SpL_o) et de leur largeur (SpL_a), il a été noté la présence, ou l'absence, des structures suivantes : un sporopodia (spop), des membranes adhérentes, des stries ou des sutures, un résiduum (RS), son diamètre et sa description, un corps de Stieda (CS) et les filaments associés (fil), un corps substieda (CSS), un corps parastieda (CPS).

De même, ont été notées la présence ou l'absence des structures suivantes sur, ou dans le sporocyste : les corps réfringents ($SpCR$), leur nombre, leur diamètre et leur forme, un noyau (n), et d'autres éléments caractéristiques tels que des striations antérieures.

Pour chaque espèce observée, un dessin a été réalisé avec une description associée, qui montre tous les éléments structuraux caractéristiques. Il a été réalisé à l'échelle, en utilisant les mesures L_o , L_a , SpL_o et SpL_a , et incluant toutes les structures distinctes mentionnées dans la description.

Des captures photographiques ont été effectuées avec un photomicroscope Zeiss et le logiciel ZEN core v3.0, permettant des mesures précises qui ont ensuite été reportées sur la fiche (Annexe III).

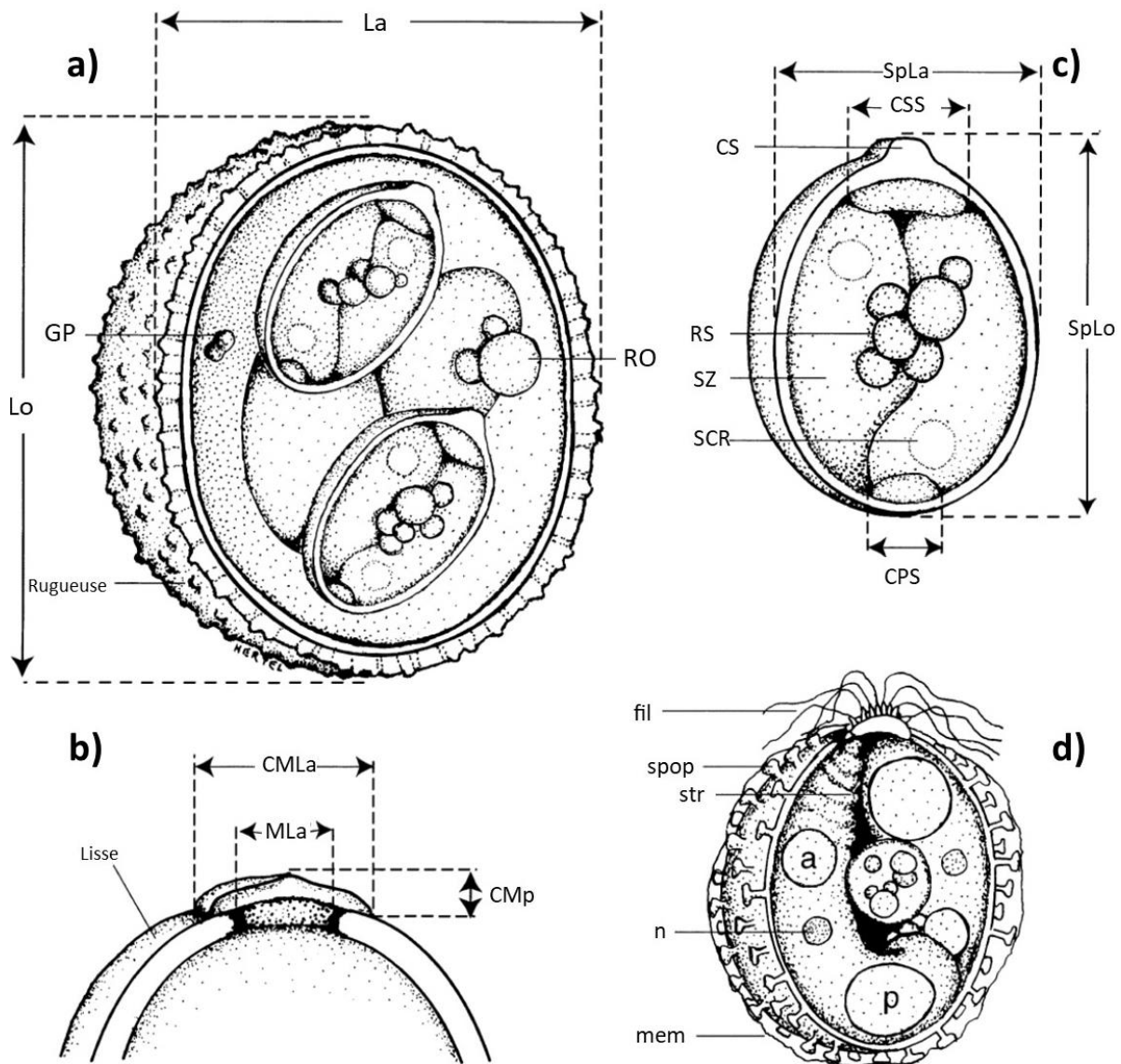


Figure 37: Schémas de parties d'oocystes sporulés d'*Eimeria* spp. (Duszynski et Wilber, 1997)

a) Oocyste sporulé dessiné en section optique, qui montre les structures essentielles qui doivent être mesurées et documentées dans la description de l'espèce: Lo : longueur de l'oocyste ; La : largeur de l'oocyste, qui doit être mesurée au niveau de sa partie la plus large quand l'oocyste est en bonne section optique sous immersion ; GP : granule polaire avec forme et taille ; RO : résidu oocystal avec sa forme, sa structure, sa taille, s'il est lié à la membrane ou non, noter si la couche externe est rugueuse et son épaisseur relative par rapport à la couche interne.

b) Extrémité antérieure d'un oocyste qui a un micropyle, une capsule du micropyle et une paroi lisse en une couche, MLa : largeur du micropyle ; CMLa : largeur de la capsule du micropyle ; CMp : profondeur de la capsule du micropyle.

c) Sporocyste d'un oocyste sporulé, dessiné en section optique et agrandi pour pouvoir observer les détails, SpLo : longueur du sporocyste ; SpLa : largeur du sporocyste mesurée au niveau de la partie la plus large du sporocyste à la section optique la plus nette sous immersion ; CS : corps de Stieda ; CSS : corps de substieda, avec mesure de sa largeur et son rapport avec le CS ; CPS : corps de parastieda, avec mesure de sa largeur et sa profondeur ; RS : résidu sporocystal, noter sa forme, sa structure, sa taille et s'il est lié ou non à la membrane ; SZ : sporozoïte, noter ses caractéristiques ; SCR : corps réfringent du sporozoïte, noter sa taille, son nombre et sa localisation

d) Sporocyste montrant des caractéristiques structurales uniques : fil : filaments émanant de la région du corps de Stieda ; spop : sporopodia s'étendant sur la couche externe de la paroi du sporocyste ; mem : sorte de membrane couvrant le sporocyste, parfois associée avec un sporopodia ; n : noyau parfois visible à l'intérieur du sporozoïte ; str : les sporozoïtes ont parfois des stries au niveau de leur extrémité antérieure ; parfois certains sporozoïtes ont seulement un corps réfringent (SCR), d'autres ont à la fois des corps réfringent antérieur (a) et postérieur (p) comme montré ici.

Berto et al. (2014) ont complété le protocole de description de Duszynski et Wilber (1997). Ils ont proposé de réaliser une étude morphométrique de l'espèce observée, avec des histogrammes des longueurs, des largeurs et des ratios Lo/La des oocystes, ainsi qu'une régression linéaire de la longueur en fonction de la largeur.

Les histogrammes permettaient de confirmer la présence d'une seule espèce, et de voir son degré de polymorphisme, en analysant la plage de répartition des longueurs, largeurs et du ratio Lo/La.

La régression linéaire, quant à elle, permettait de déterminer s'il existait une relation entre la longueur et la largeur des oocystes, ce qui pourrait nous indiquer une tendance de forme pour cette espèce. La valeur de la régression linéaire la plus significative à analyser était le coefficient de détermination R². Quand il était supérieur à 0,5, cela signifiait qu'il y avait peu de variations de la longueur par rapport à la largeur, donc que l'espèce possédait une forme assez peu variable. En revanche, si le coefficient était inférieur à 0,5, il fallait en conclure que l'espèce observée présentait un polymorphisme.

Ce polymorphisme ne remettait pas forcément en cause le fait que les oocystes observés appartiennent à une même espèce. En effet, nous avons vu précédemment que certaines espèces d'*Eimeria* ont une forme variable selon différents facteurs. Ce polymorphisme est d'autant plus important pour les oocystes appartenant au complexe ellipsoïde (Berto et al., 2014) car leur forme diffère selon l'angle d'observation.

Ainsi, lors de nos mesures, les oocystes de forme sphéroïdes et sub-sphéroïdes ont été déplacés par légers à-coup sur la lame, pour voir s'il s'agissait de leur vraie forme ou s'ils étaient plutôt ellipsoïdes.

5. Extraction des sporozoïtes

Comme nous avons vu précédemment, l'excystation des sporozoïtes est un des événements clés lors de l'infection de l'hôte, puisque les sporozoïtes sont les éléments infectants. Ainsi, pour pouvoir les étudier, il est nécessaire de les extraire des oocystes et des sporocystes.

La plupart des protocoles d'excystation des sporozoïtes d'*Eimeria* ont été développés pour les oiseaux. Ainsi, ces protocoles faisaient appel à une méthode de destruction mécanique des oocystes pour libérer les sporocystes, qui mimait la destruction mécanique dans le gésier. Cette destruction était ensuite suivie d'une digestion chimique avec des sucs pancréatiques ou biliaires (Ikeda, 1955 ; Doran et Farr, 1962). Or, les rongeurs ne possèdent pas de gésier, par conséquent des forces autres que mécaniques doivent agir sur la paroi des oocystes lors de l'excystation. Kowalik et Zahner (1999) ont ainsi démontré que certains oocystes d'*Eimeria* de rongeurs étaient sensibles à la digestion par la pepsine.

Kurth et Entzeroth (2008) ont réalisé un protocole proche du processus d'excystation *in vivo*, permettant d'améliorer l'excystation d'*Eimeria nieschulzi*. Ce protocole combinait un traitement enzymatique de la paroi de l'oocyste avec de la pepsine et de l'acide chlorhydrique, avant de la casser mécaniquement avec des billes en verre. La solution obtenue était ensuite incubée avec un milieu d'excystation à base de trypsine et de tauroglycocholate de sodium. Grâce à cette technique, ils ont pu obtenir un taux d'excystation de 56 % (contre 13 % en utilisant seulement les billes en verre et le milieu d'excystation), une augmentation du nombre de sporozoïtes viables et une diminution du temps d'excystation. Les oocystes d'*Eimeria nieschulzi* étant extrêmement résistants à la destruction mécanique, ils ont nécessité au moins deux à trois minutes de vortex pour s'ouvrir, contre trois à cinq secondes s'ils avaient subi un prétraitement avec la pepsine. Après le traitement enzymatique, Kurth et Entzeroth (2008) ont observé un amincissement important de la paroi de l'oocyste en deux à trois heures (de 200 nm à 50-100 nm). La paroi n'était cependant pas complètement digérée, car une fine membrane persistait autour des sporocystes. Ils ont démontré que la faiblesse structurale de la paroi oocystale sous l'action de la pepsine n'était pas équivalente dans toute la population des oocystes. Dans certains cas, la paroi était légèrement affectée, et gardait donc une haute résistance à la destruction mécanique. De plus, seuls les oocystes sporulés étaient sensibles aux protéases, cela suggère que durant la sporulation il existe un processus rendant la paroi oocystale sensible aux protéases (Kurth et Entzeroth, 2008). Ainsi, il est possible que le processus d'excystation *in vivo*, dans l'hôte animal sensible, se traduise par une digestion par la pepsine, précédant un stress mécanique modéré, puis une digestion par la bile ou la trypsine.

Cependant, il est également possible que l'excystation d'*Eimeria nieschulzi* diffère de celles des autres espèces d'*Eimeria*. En effet, une comparaison directe du protocole d'excystation en utilisant trois espèces de coccidies de rongeurs : *E. separata*, *E. falciformis* ou *E. stiedai* n'a pas pu être menée (Kurth et Entzeroth, 2008). De plus, des sporozoïtes libres d'*E. nieschulzi* pourraient être trouvés dans l'intestin de l'hôte trois heures après inoculation, tandis que ceux d'*E. separata* ne seraient pas observés avant six heures post inoculation, ce qui traduirait une différence de sporulation entre les espèces (Roudabush, 1936).

Pour extraire les sporozoïtes des coccidies de marmottes que nous avons observées, un protocole inspiré de celui de Kurth et Entzeroth (2008) a été réalisé (Annexe IV).

La solution de dichromate de potassium contenant les oocystes a été lavée au moins deux fois à l'eau pour pouvoir les récupérer. Afin de concentrer les oocystes, une méthode de flottation dans le saccharose a été utilisée, comme décrite précédemment pour la sporulation des oocystes. Les oocystes ont tout d'abord été incubés pendant 3 h à 37°C dans une solution de pepsine/HCl à 0,4% et à pH 3. Les oocystes ont ensuite été passés au vortex trois fois pendant cinq secondes, puis ont été mis en solution avec de la trypsine et du tauroglyccholate de sodium à 37°C pendant 20 min. Un faible volume de la solution a été prélevé et observé entre lame et lamelle.

III. Résultats

1. Résultats généraux

Comme décrit dans la partie précédente, nous avons mesuré la taille des oocystes, des sporocystes et nous avons noté les caractéristiques qualitatives de chaque oocyste observé (n= 121). Les résultats des mesures des oocystes sont reportés sur la figure 38.

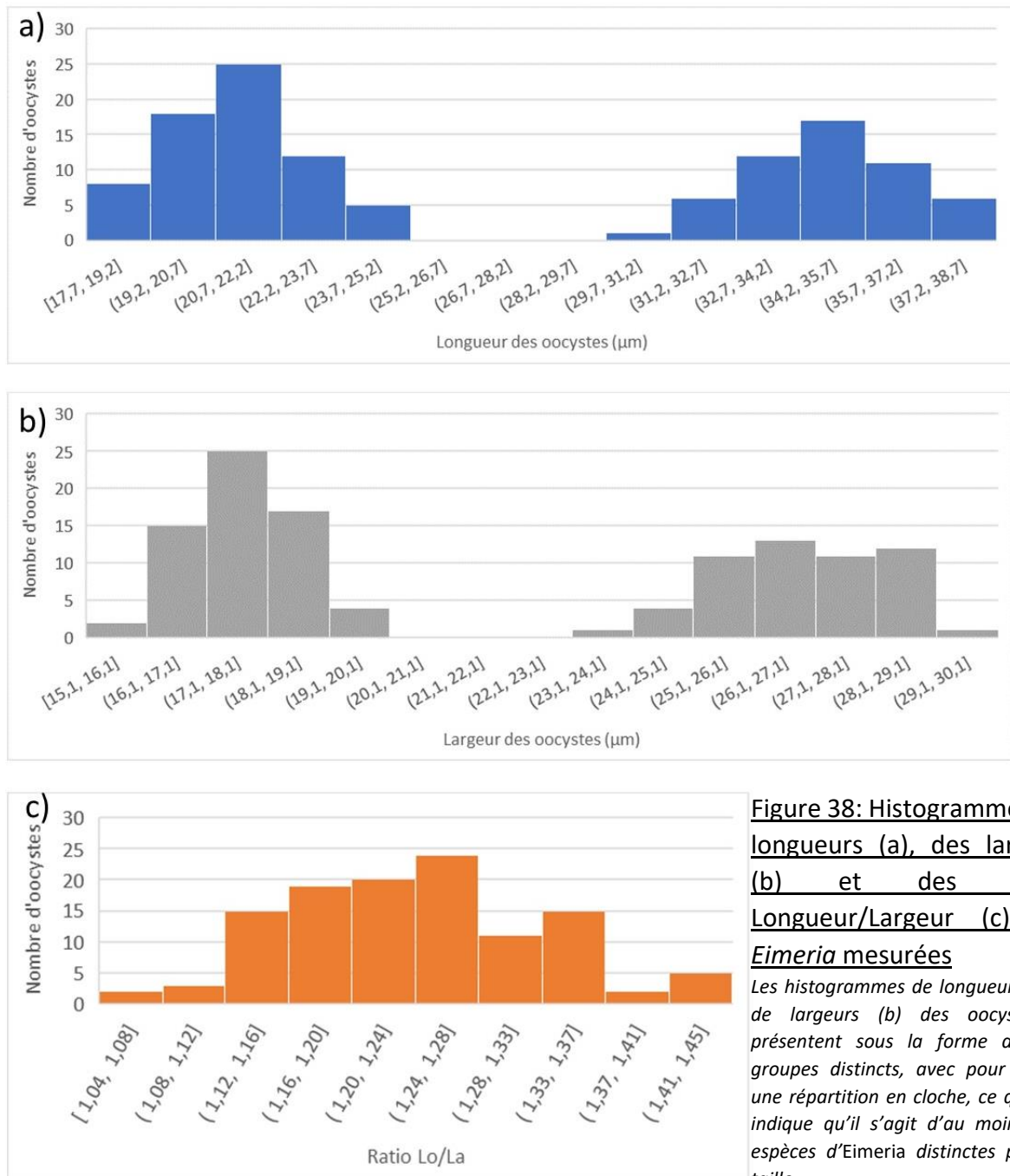


Figure 38: Histogrammes des longueurs (a), des largeurs (b) et des ratios Longueur/Largeur (c) des *Eimeria* mesurées

Les histogrammes de longueurs (a) et de largeurs (b) des oocystes se présentent sous la forme de deux groupes distincts, avec pour chacun une répartition en cloche, ce qui nous indique qu'il s'agit d'au moins deux espèces d'*Eimeria* distinctes par leur taille.

En revanche, la distinction entre les formes des deux espèces est difficile à évaluer sur la base du ratio Lo/La (c), puisqu'il n'y a pas deux groupes parfaitement distincts.

Ainsi, deux groupes de coccidies morphologiquement différents ont été observés, ils se sont distingués notamment par la taille de leurs oocystes (fig 38) et de leurs sporocystes, et par leurs caractéristiques qualitatives, telles que la texture et le couleur de la paroi.

Les valeurs moyennes, minimales et maximales de toutes les caractéristiques mesurables ont été calculées à partir de ces deux groupes, et les caractéristiques qualitatives ont été notées. Il est important de noter que les granules qui étaient présents dans les oocystes des *Eimeria* observées n'étaient pas situés au niveau des pôles, et ont donc été nommés « granules réfringents » dans la description. Ce terme n'est jamais utilisé dans les descriptions des autres *Eimeria* des Marmotini, bien que ces granules ne soient pas forcément situés aux pôles de l'oocyste. Par conséquent, lors de la comparaison des *Eimeria* observées avec les espèces déjà décrites, nous avons utilisé le terme « granule polaire » dans les tableaux.

Par la suite, les deux groupes ont été étudiés séparément en les nommant : Grandes *Eimeria* pour le premier groupe et Petites *Eimeria* pour le second. Il est important de noter que toutes les marmottes qui présentaient des grandes *Eimeria* présentaient également des petites *Eimeria*.

2. Grandes *Eimeria*

a) Description

Oocyste (fig 39) : (n= 52) L'oocyste est ovoïde, avec une paroi d'épaisseur moyenne 1,8 μm (1,3-2,4) en deux couches : la couche externe est rugueuse marron-jaunâtre, d'épaisseur moyenne 1,6 μm et la couche interne fine, lisse et dense. La longueur moyenne est de 34,9 μm (30,1 – 38,6) et la largeur moyenne est de 26,9 μm (23,3 – 29,8). Le ratio L_o/L_a est de 1,3 (1,1-1,4), ce qui nous conforte dans le fait que sa forme soit comprise dans le complexe ellipsoïde. Il ne présente pas de micropyle, donc pas de capsule du micropyle, ni de résiduum oocystal. Des granules réfringents sont parfois observés, avec un nombre variant de 0 à 4, occasionnellement bilobés (moyenne : 2,4).

Sporocystes (fig 39) : (n= 117) Il y a quatre sporocystes ellipsoïdes dans l'oocyste sporulé, dont la longueur moyenne est de 16,7 μm (15,5 – 18,4) et la largeur moyenne de 11,1 μm (9,9 – 12,8). Le rapport L_o/L_a moyen des sporocystes est de 1,5 (1,3-1,7). Ces sporocystes ne présentent pas de sporopodia, de membrane adhérente ni se strie ou de suture. Un corps de Stieda est observé au niveau d'un pôle de chaque sporocyste, mais aucun corps de subtieda ou de parastieda n'est observé. Les sporocystes ne présentent pas de noyau, mais un résiduum est observé, sous forme de 15 à 50 granules diffus entre les sporozoïtes. Les sporozoïtes sont au nombre de deux et sont recourbés de part et d'autre du sporocyste. Ils n'ont pas pu être extraits pour ce groupe, au vu du nombre très faible d'oocystes.

Elle a sporulé en trois semaines environ à température ambiante.

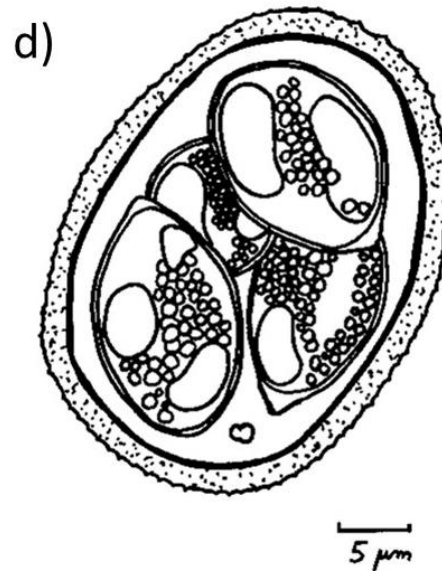


Figure 39: Photographies et schéma de la grande *Eimeria*

a) Noter la granulation de la paroi et les deux couches qui la composent, ainsi que la présence de granules réfringents

b) Noter la présence du résidu sporocystal entre les sporozoïtes qui sont repliés sur eux-mêmes et l'aspect granuleux de la paroi

c) Noter la présence de granules réfringents, ainsi que des sporozoïtes qui sont repliés sur eux-mêmes dans les sporocystes

d) Schéma de la grande *Eimeria* avec toutes ses caractéristiques

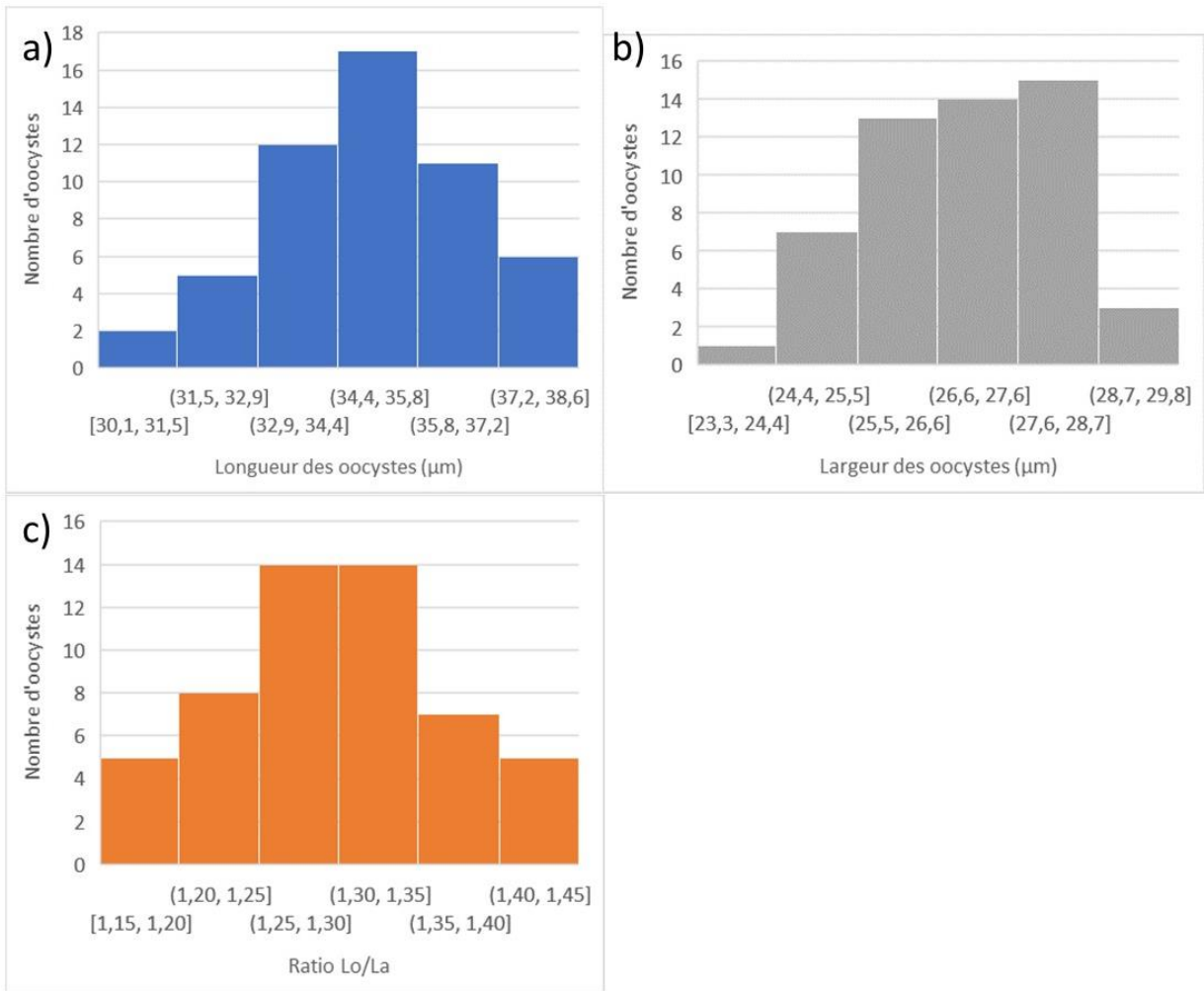


Figure 40: Histogramme des longueurs (a), des largeurs (b) et des ratios Lo/La (c) des oocystes de la grande *Eimeria*

Les histogrammes des longueurs (a), des largeurs (b) et des ratios Lo/La (c) sont sous forme de cloche, ce qui nous conforte dans le fait que nous observons une seule espèce. La répartition des oocystes est relativement régulière, puisque les dimensions extrêmes sont beaucoup moins représentées que celles médianes.

Les histogrammes des longueurs (a) et largeurs (b) nous montrent que la taille est assez variable, puisque la plage de répartition de ces deux valeurs est assez étendue : on a 95% des oocystes entre 31,5 et 38,6 μm de longueur et 24,4 et 29,8 μm de largeur. De même, l'histogramme des ratio Lo/La (c) ne révèle pas de tendance franche concernant la forme des oocystes.

Les trois histogrammes de la figure 40 de longueur (a), largeur (b) et ratio Lo/La (c) nous ont indiqué que l'espèce observée semblait être unique et présenter un polymorphisme relativement important.

La courbe de régression linéaire (fig 41) a également montré un polymorphisme important, le coefficient de détermination étant inférieur à 0,5 et les points des données observées assez distants de la droite de régression.

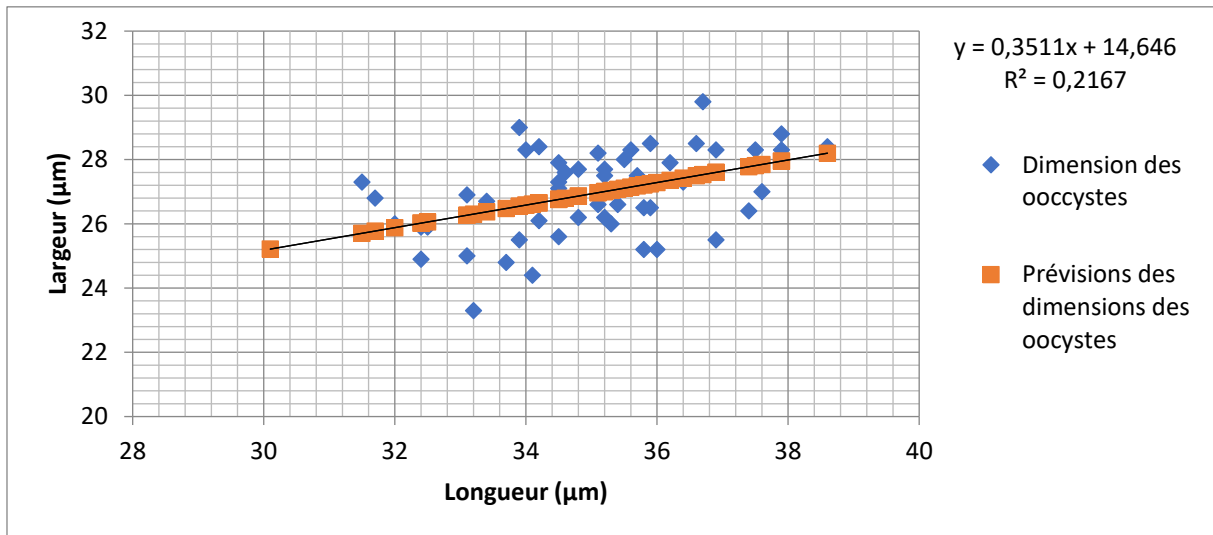


Figure 41: Courbe de régression linéaire de la longueur en fonction de la largeur des oocystes de la grande *Eimeria*

L'équation de la droite de régression est indiquée, ainsi que le coefficient de régression R^2 .

b) Comparaison

Les caractéristiques de ce groupe ont été comparées à celles des *Eimeria* spp. décrites dans la tribu des Marmotini.

Il existe quatre espèces d'*Eimeria* dans la tribu qui ne présentent pas de micropyle et une paroi rugueuse : *Eimeria berkinbaevi* Abenov et Svanbaev 1979, *Eimeria lateralis* Levine et al. 1957, *Eimeria ovata* Duncan 1968 et *Eimeria tamiensis* Seville 2001. La coccidie observée diffère de *E. berkinbaevi* car elle ne possède pas une paroi en trois couches. L'*Eimeria* que nous avons observé est plus grande que *Eimeria ovata* et *Eimeria tamiensis* (longueur et largeur (a) fig 42), de plus ses sporocystes sont plus grands (longueur et largeur (b) fig 42), elle ne présente pas d'amincissement au niveau de son extrémité la plus effilée, comme *Eimeria ovata*, et le résidu sporocystal se présente sous forme de 30 à 50 granules dispersés dans le sporocyste, contre un résidu rond au centre pour *Eimeria ovata*.

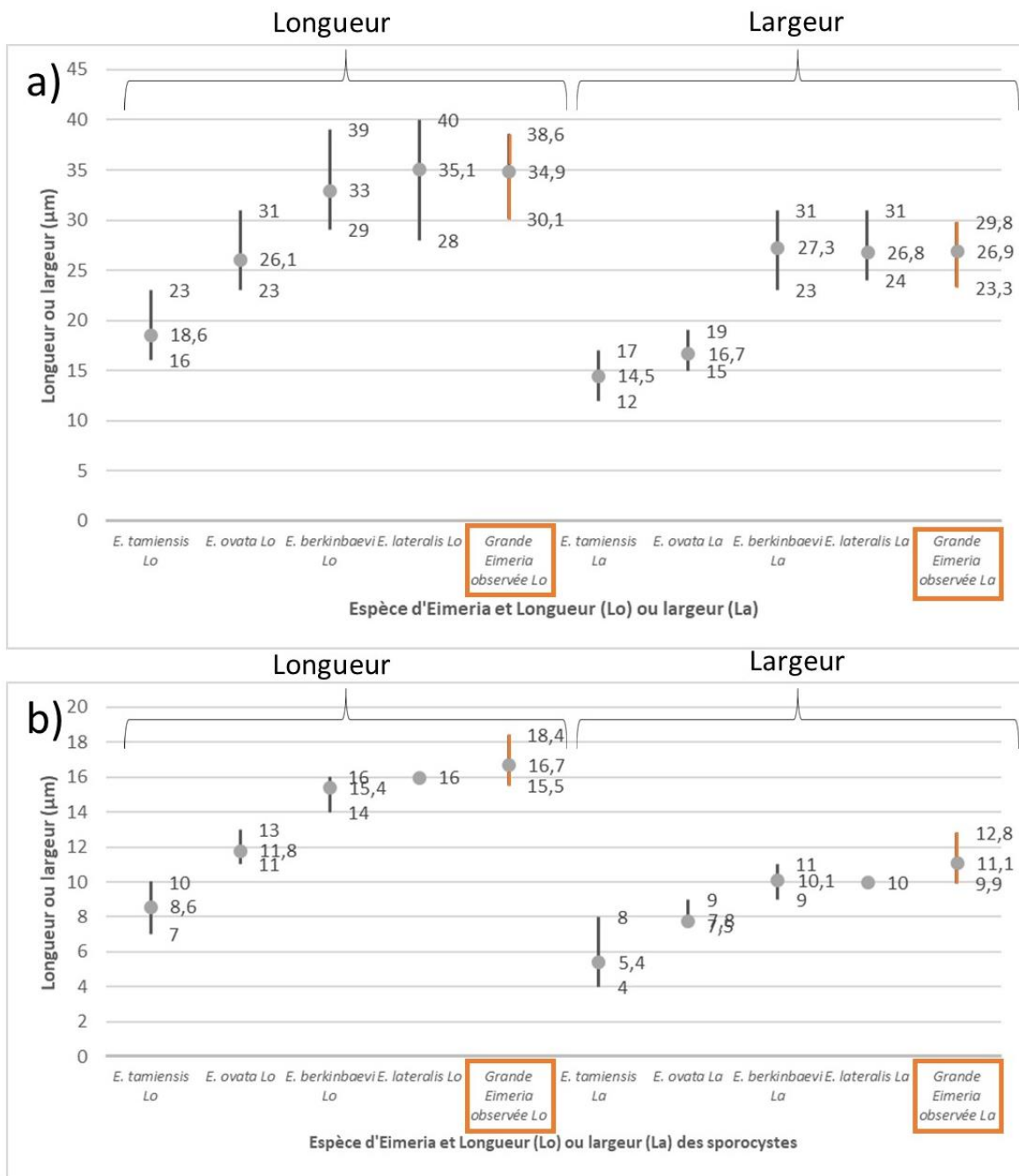


Figure 42: Graphiques comparant des longueurs et largeurs des oocystes (a) et des sporocystes (b) d'*Eimeria* par rapport à ceux de la grande *Eimeria*

Les barres noires correspondent à l'intervalle de longueur (Lo) ou de largeur (La) des oocystes (a) ou des sporocystes (b) compris entre les valeurs minimales et maximales. Les ronds gris correspondent aux valeurs moyennes de longueur ou largeur. Les valeurs correspondantes sont indiquées à la droite de la barre.

La barre et l'encadré orange correspondent aux valeurs de la grande *Eimeria* observée.

Les deux graphiques indiquent que les valeurs mesurées ne se recoupent pas avec celles de *E. tamiensis* et *E. ovata*, ce qui nous permet d'écarter l'hypothèse que la grande *Eimeria* soit une de ces deux espèces.

Cette coccidie a de nombreuses caractéristiques communes avec *Eimeria lateralis* décrite par Levine et al. (1957b), dont sa taille, une paroi d'épaisseur moyenne 2 µm en deux couches (Levine en décrit une seule, mais toutes les descriptions suivantes mentionnent deux couches) avec la couche externe rugueuse et marron-jaune faisant ¾ de l'épaisseur totale, sans micropyle et sans résidu oocystal, et dont le résidu sporocystal est composé de nombreux granules dispersés. L'ensemble des caractéristiques morphologiques de *Eimeria lateralis* et de la grande *Eimeria* est présenté dans le tableau VI. Selon les auteurs, la durée de sporulation varie de 7 jours à 4 semaines.

Tableau VI: Comparaison des caractéristiques d'*Eimeria lateralis* et la grande *Eimeria*

La description de *Eimeria lateralis* et son schéma ont été extraits de l'article de Levine et al. (1957b).

Espèce <i>Eimeria</i>	<i>Eimeria lateralis</i>	<i>Eimeria</i> observée
Taille oocyste (µm)	35,1 x 26,8 (28-40 x 24-31)	34,9 x 26,9 (30,1-38,6 x 23,3-29,8)
Forme oocyste	Ellipsoïde à ovoïde	Ovoïde
Ratio Longueur / Largeur	1,3 (1,0-1,5)	1,3 (1,1-1,4)
Epaisseur paroi	2	1,8 (1,3-2,4)
Nombre de couches	2	2
Caractéristiques couche externe	Rugueuse, jaune marron, 3/4 de l'épaisseur totale	Rugueuse marron-jaunâtre, 3/4 de l'épaisseur totale
Caractéristiques couche interne	Lisse, pâle	Fine, lisse et dense
Micropyle	Absent	Absent
Résidu oocystal RO	Absent	Absent
Granules polaires GP	Présent, 1 à 14, ronds, Lo x La= 1 x1	Parfois présent, de 0 à 4
Taille sporocystes (µm)	16 x 10	16,7 x 11,1 (15,5-18,4 x 9,9-12,8), Lo/La : 1,5 (1,3-1,7)
Forme sporocystes	Ovoïde	Ellipsoïde
Corps de Stieda CS	Présent, bien visible	Présent
Corps substieda CSS	Absent	Absent
Corps parastieda CPS	Absent	Absent
Résidu sporocystal RS	Présent, large, nombreux granules d'un bout à l'autre du sporocyste	15 à 50 granules diffus entre les sporozoïtes
Sporozoïtes SZ	En forme de bâtonnet	Recourbés dans le sens de la longueur du sporocyste
Caractéristiques	Oocyste de grande taille, couche externe épaisse et résidu oocystal qui disparaît pendant la sporulation, résidu du sporocyste qui entoure et dissimule presque le sporozoïte	-
Schéma		

Eimeria lateralis a été observée chez *Cynomys gunnisoni* ; *C. leucurus* ; *C. ludovicianus* ; *Marmota baibacina* ; *M. bobak* ; *M. monax* ; *Spermophilus armatus* ; *S. beecheyi* ; *S. beldingi* ; *S. columbianus* ; *S. elegans* ; *S. lateralis* ; *S. richardsonii* ; *S. spilosoma* ; *S. townsendii* ; *S. tridecemlineatus* ; *S. variegatus* ; *S. xanthophrymnus* ; *Tamias obscurus* ; *T. striatus* (Wilber et al., 1998 ; Seville et Patrick, 2001 ; Seville et al., 2005 ; Çiçek et al., 2010). Mais cette espèce n'est pas clairement décrite chez *Marmota marmota*.

3. Petite Eimeria

a) Description

Oocyste (fig 43) : (n=69) L'oocyste est ovale avec une paroi d'épaisseur moyenne 1,2 μm (1,0 – 1,6) en deux couches : la couche externe épaisse (1,0 μm de moyenne), lisse et transparente et la couche interne fine et dense. Parfois, certains oocystes ont une forme ronde, mais ils deviennent ovales lorsqu'on les fait basculer. La longueur moyenne est de 21,3 μm (17,7 – 24,6) et la largeur moyenne est de 18,0 μm (15,1 - 24,3), le ratio L_o/L_a est de 1,2 (1,0 – 1,35). Il ne présente pas de micropyle ni de capsule du micropyle. Un résidu oocystal est observé, constitué de 1 à 9 corps ronds homogènes de tailles différentes. Les granules réfringents sont souvent présents, avec un nombre variant de 0 à 7.

Sporocystes (fig 43) : (n=113) Il y a quatre sporocystes ellipsoïdes dans l'oocyste sporulé, leur longueur moyenne est de 9,4 μm (7,7 - 11) et leur largeur moyenne de 6,9 μm (5,8 – 8,3). Le ratio L_o/L_a moyen des sporocystes est de 1,4 (1,2 – 1,5) Ces sporocystes ne présentent pas de sporopodia, de membrane adhérente ni de stries ou de sutures. Un corps de Stieda est observé au niveau d'un pôle de chaque sporocyste, mais aucun corps de subtieda ou de parastieda n'est observé. Les sporocystes ne présentent pas de noyau, mais un résidu est observé, de 1 à 15 grains diffus entre les sporozoïtes. Les sporozoïtes (e) fig 43) sont allongés avec des extrémités plus fines et pointues. Ils sont mobiles et présentent un corps réfringent. L'extraction de ces sporozoïtes n'a pas permis d'en faire une description correcte.

Elle a sporulé en une semaine environ à température ambiante.

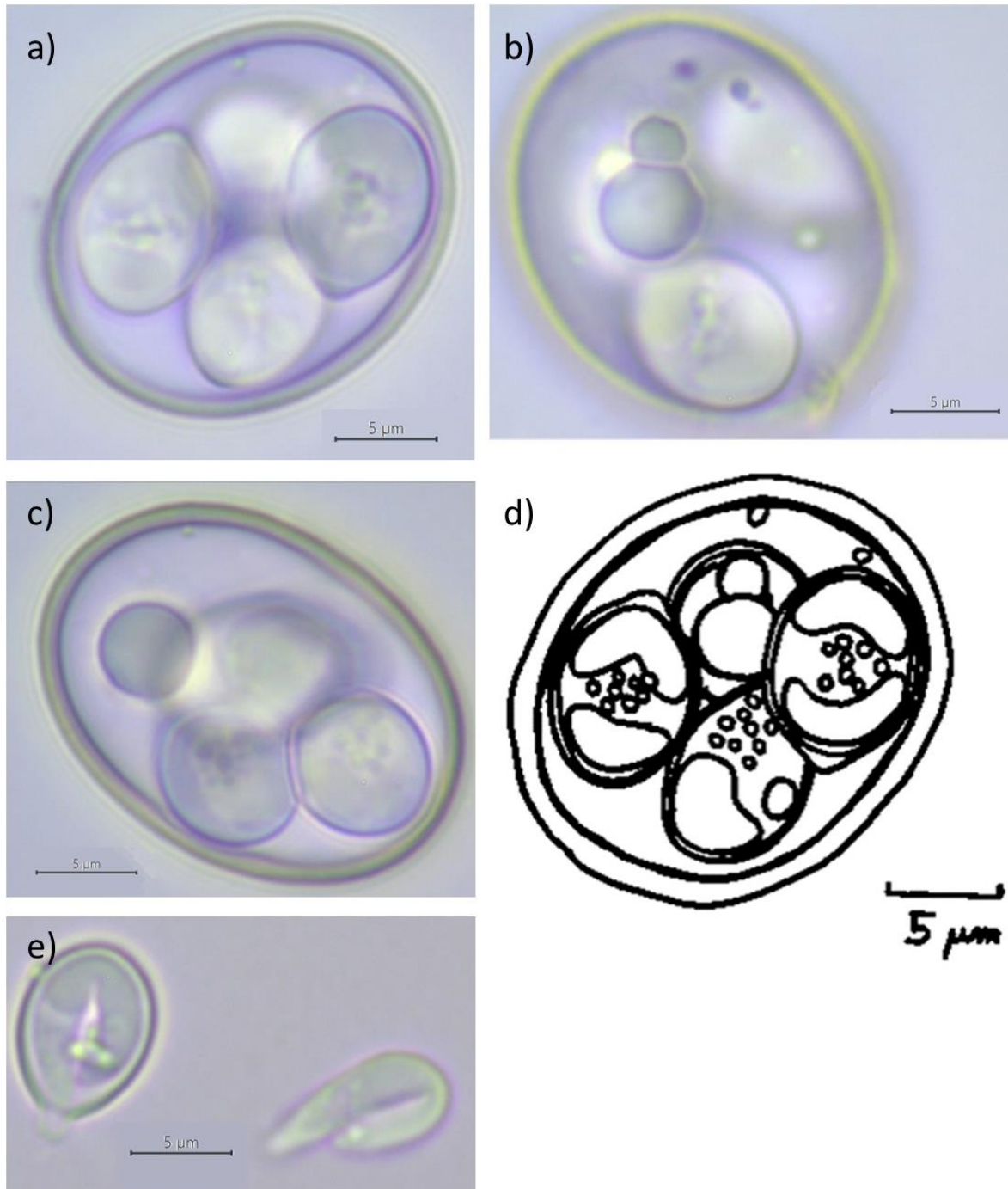


Figure 43: Photomicrographies et schéma de la petite *Eimeria*

- a) Noter la double paroi avec une paroi interne fine et dense, la présence de granules réfringents et les sporozoïtes recourbés sur eux-mêmes
- b) Noter la présence d'un résiduum oocystal composé de plusieurs sphères de tailles différentes, et le résiduum sporocystal entre les sporozoïtes
- c) Noter la présence d'un résiduum oocystal composé d'une seule sphère et la double paroi
- d) Schéma de la petite *Eimeria* observée avec ses principales caractéristiques
- e) Le corps de Stieda du sporocyste est lysé et a permis la sortie du premier sporozoïte. Noter la différence de couleur entre la partie antérieure et la partie postérieure du sporozoïte restant dans le sporocyste.

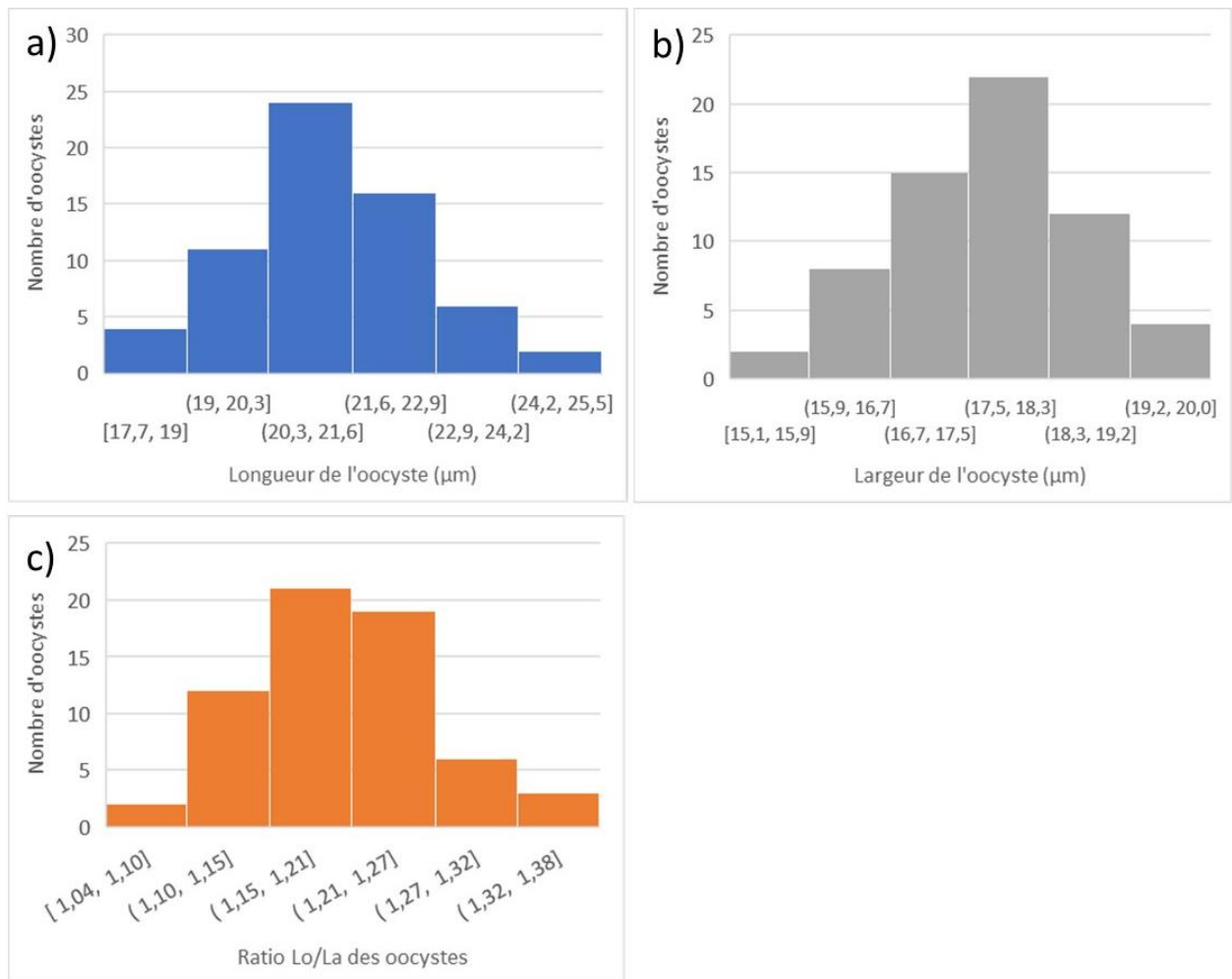


Figure 44: Histogrammes des longueurs (a), des largeurs (b) et des ratios Lo/La (c) des oocystes des petites *Eimeria*

Les histogrammes de répartition des longueurs (a), des largeurs (b) et des ratios Lo/La (c) des oocystes montrent une répartition régulière en cloche (les dimensions extrêmes sont beaucoup moins représentées que celles médianes), ce qui nous conforte dans le fait que nous observons une seule espèce.

*Comme pour les grandes *Eimeria*, les histogrammes des longueurs et largeurs des petites *Eimeria* (a) et (b) nous montrent une taille assez variable (on a 95% des oocystes entre 17,7 et 24,4 µm de longueur et 15,9 et 20 µm de largeur)*

*De même, l'histogramme des ratio Lo/La (c) ne révèle pas de tendance franche concernant la forme des oocystes. Cependant on voit que plus de 95% des oocystes ont un ratio supérieur ou égal à 1,1 donc les petites *Eimeria* font partie du complexe ellipsoïde.*

Les trois histogrammes de la figure 44 de longueur (a), largeur (b) et ratio Lo/La (c) nous ont indiqué que l'espèce observée semblait être unique et qu'elle présentait un polymorphisme assez important.

La courbe de régression linéaire (fig 45) nous a également montré ce polymorphisme, le coefficient de détermination étant inférieur à 0,5, et les points des données observées étant assez distants de la droite de régression.

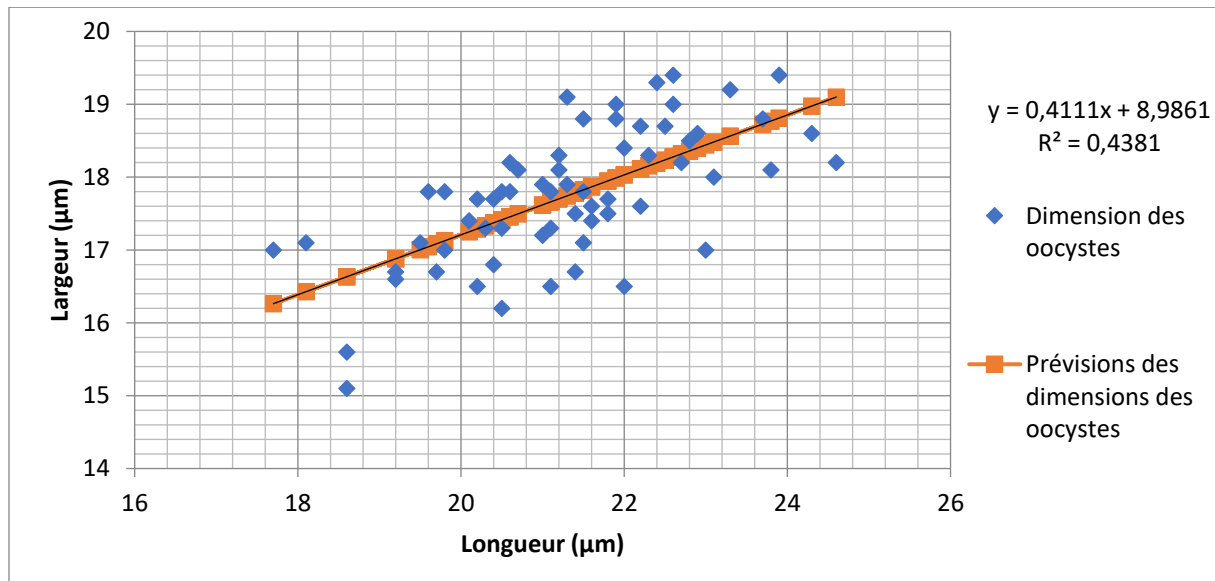


Figure 45: Courbe de régression linéaire de la longueur en fonction de la largeur des oocystes de la petite *Eimeria*

L'équation de la droite de régression est indiquée ainsi que le coefficient de régression R^2 .

b) Comparaison

Les caractéristiques de ce groupe ont été comparées à celles des *Eimeria* décrites dans la tribu des Marmotini du fait de la faible spécificité chez les rongeurs.

Il y a 17 espèces d'*Eimeria* dont les hôtes font partie de la tribu des Marmotini qui ne présentent pas de micropyle, et qui ont une paroi lisse ou finement rugueuse : *Eimeria airculensis*, *Eimeria beckeri*, *Eimeria beecheyi*, *Eimeria callospermophili*, *Eimeria citelli*, *Eimeria deserticola*, *Eimeria eutamiae*, *Eimeria franklinii*, *Eimeria hoffmeisteri*, *Eimeria ludoviciani*, *Eimeria monacis*, *Eimeria morainensis*, *Eimeria pseudospermophili*, *Eimeria spermophili*, *Eimeria surki*, *Eimeria tamiasciuri* et *Eimeria vilasi*.

L'espèce observée diffère de *E. airculensis* car elle est beaucoup plus grande et n'est pas ronde (fig 46). Elle diffère de *E. beckeri* et *E. beecheyi* car elle possède un résiduum oocystal et une paroi en deux couches. Elle diffère de *E. citelli* car elle possède une paroi en deux couches, contre trois chez *E. citelli*. Elle diffère de *E. eutamiae*, *E. pseudospermophili*, *E. tamiasciuri* car elle présente un résiduum oocystal, elle est plus petite (fig 46) et elle n'est pas de forme légèrement pointue.

Lorsque l'on compare l'*Eimeria* observée avec *E. hoffmeisteri*, on remarque qu'elle est plus ovale que sub-sphéroïde avec un ratio de 1,2 (1,0 – 1,35), qu'elle possède une paroi en deux couches, contre une pour *E. hoffmeisteri*, qu'elle est légèrement plus grande (fig 46) et que ses sporocystes sont plus petits mais moins fins : 9,4 x 6,9 (7,7 - 11 x 5,8 – 8,3) contre 11,5 x 6,0 µm (fig 47), et possèdent un corps de Stieda bien visible. L'ensemble de ces différences nous a permis de dire que l'espèce observée n'est pas *E. hoffmeisteri*.

Elle diffère de *Eimeria morainensis* car elle possède un résidu oocystal, elle n'est pas sub-sphéroïde avec un ratio de 1,2 (1,0 – 1,35) contre 1,1 (1,0-1,1) et elle ne possède qu'un seul type de résidu sporocystal sous forme de granules dispersés entre les sporozoïtes, contre une masse compacte éloignée ou au centre du sporocyste, dont la taille et la qualité varie et qui semble être lié à la membrane et ainsi qu'un deuxième résidu sporocystal avec une rangée de granules le long du sporocyste pour *Eimeria morainensis*.

Elle diffère de *E. surki* car elle possède un résidu oocystal et un corps de Stieda sur ses sporocystes et n'est pas légèrement aplatie au niveau d'un pôle, elle possède un ratio Lo/La de 1,2 (1,0 – 1,35), contre 1,6, ce qui montre qu'elles n'ont pas la même forme. Elle diffère de *E. vilasi* car elle possède un résidu oocystal, et le résidu sporocystal est sous forme de granules dispersés entre les sporozoïtes et pas sous forme de sphère serrée ou masse de granules allongée, de plus sa couche interne ne s'amincit pas à une extrémité.

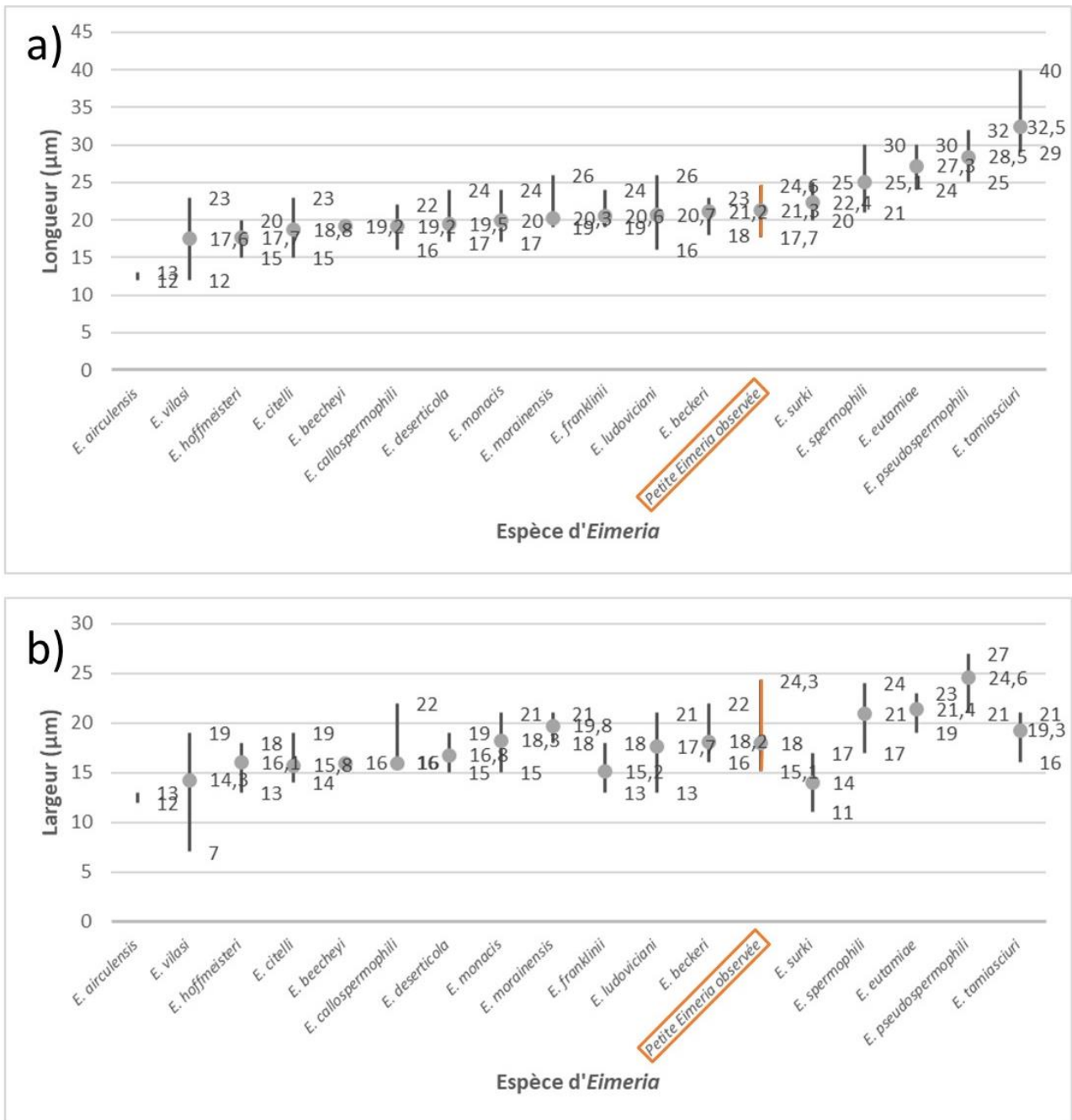


Figure 46: Graphiques de comparaison des longueurs (a) et largeurs (b) des oocystes d'Eimeria spp. et de ceux de la petite Eimeria

Les barres noires correspondent à l'intervalle entre les valeurs minimales et maximales de longueur ou de largeur, les ronds gris correspondent aux valeurs moyennes. Les valeurs correspondantes sont indiquées à la droite de la barre. La barre et l'encadré orange correspondent aux valeurs de la petite Eimeria observée. Les espèces sont classées par ordre croissant de longueur moyenne.

E. eutamiae, *E. pseudospermophili*, *E. tamiasciuri* ont des intervalles de longueur plus grands que celui de la petite Eimeria et qui ne se recoupent pas (ou très peu pour *E. eutamiae*) avec celui-ci.

E. airculensis a un intervalle de longueur et de largeur beaucoup plus petit que celui de l'Eimeria observée.

E. hoffmeisteri a des intervalles de longueur et de largeur légèrement plus petits que ceux de la petite Eimeria, mais cette faible différence n'est pas suffisante à elle seule pour affirmer qu'il s'agit d'espèces différentes.

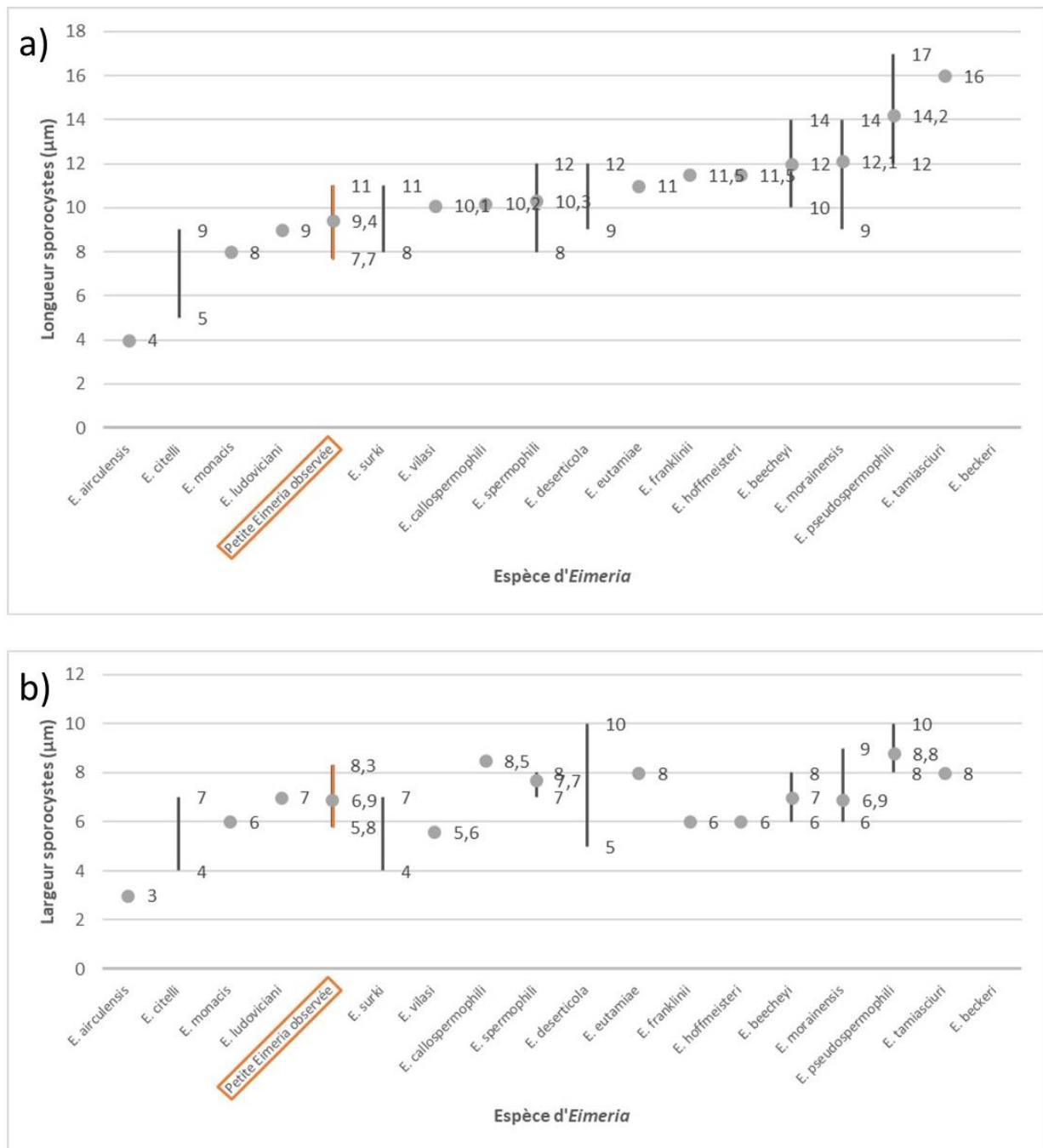


Figure 47: Graphiques de comparaison des longueurs (a) et largeurs (b) des sporocystes d'*Eimeria* spp. et de ceux des petites *Eimeria*

Les barres noires correspondent à l'intervalle entre les valeurs minimales et maximales de longueur ou de largeur, les ronds gris correspondent aux valeurs moyennes. Les valeurs correspondantes sont indiquées à la droite de la barre. La barre et l'encadré orange correspondent aux valeurs de la petite *Eimeria* observée. Les espèces sont classées par ordre croissant de longueur moyenne.

Aucune donnée n'est disponible pour *E. beckeri*

Il reste donc six espèces avec lesquelles il est plus difficile de faire la différence : *E. callospermophili*, *E. deserticola*, *E. monacis*, *E. ludoviciani*, *E. spermophili* et *E. franklinii*.

Pour chaque espèce, tous les articles les décrivant ont été repris et comparés avec l'espèce observée, et pour chacune un tableau comparatif a été réalisé. Afin de pouvoir comparer visuellement les intervalles de mesures des longueurs et largeurs des oocystes et sporocystes, plusieurs graphiques ont été réalisés (fig 48 et 49). Sur ces graphiques on remarque que les intervalles de longueurs et de largeurs se recourent beaucoup et qu'il y a une différence importante de valeurs entre les descriptions de la même espèce par les différents auteurs.

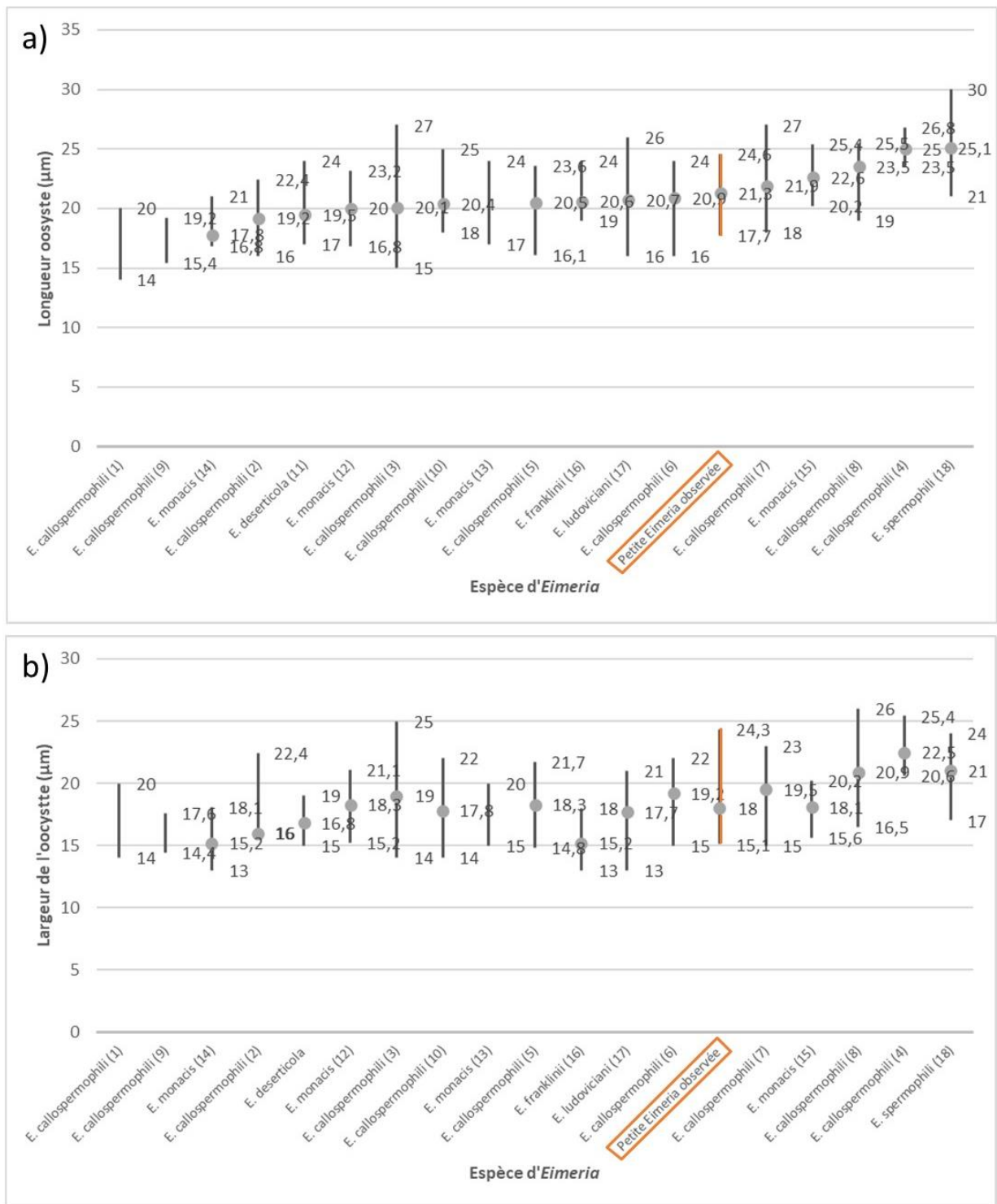


Figure 48: Graphiques de comparaison des longueurs (a) et largeurs (b) des oocystes des 6 *Eimeria* spp. et de ceux de la petite *Eimeria*

Les barres noires correspondent à l'intervalle entre les valeurs minimales et maximales de longueur (a) ou de largeur (b), les ronds gris correspondent aux valeurs moyennes. Les valeurs correspondantes sont indiquées à la droite de la barre. La barre et l'encadré orange correspondent aux valeurs de la petite *Eimeria* observée. Les espèces sont classées par ordre croissant de longueur moyenne.

Correspondance numéro / auteur : (1) Crouch et Becker 1931 ; (2) Henry 1932 ; (3) Levine et al. 1957 ; (4) Svanbaev 1960 ; (5) Dorney 1965 ; (6) Todd et Hammond 1968 ; (7) Mc Allister et al. 1991 ; (8) Seville et al. 2005 ; (9) Golemansky et Koshev 2007 ; (10) Hnida 2016 ; (11) Davronov 1973 ; (12) Fish 1930 ; (13) Crouch et Becker 1931 ; (14) Iwanoff 1934 ; (15) Dorney 1965 ; (16) Hall et Knipling 1935 ; (17) Vetterling 1964 ; (18) Hilton et Marht 1971.

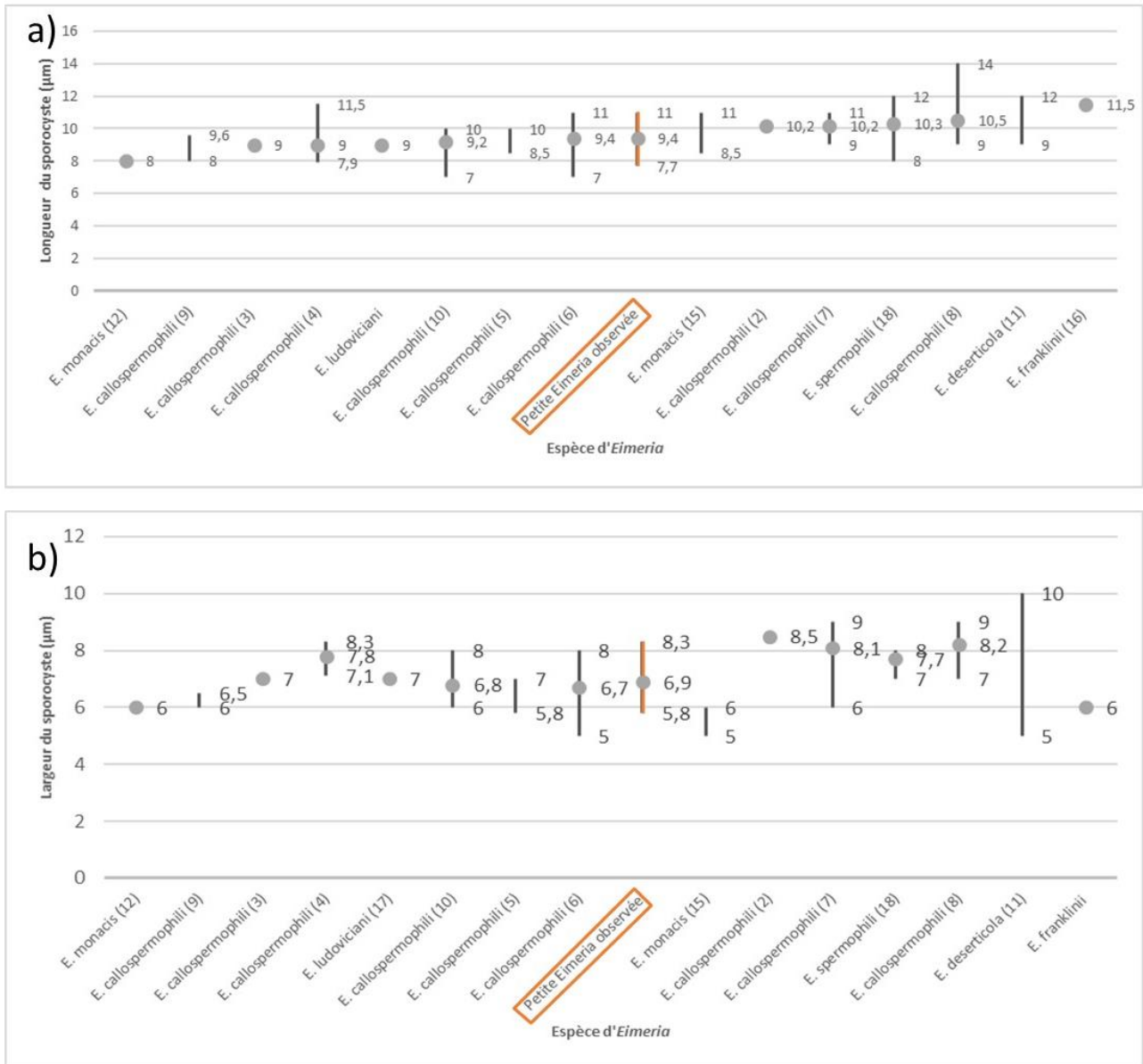


Figure 49: Graphiques de comparaison des longueurs (a) et largeurs (b) des sporocystes des 6 Eimeria spp. et de ceux de la petite Eimeria

Les barres noires correspondent à l'intervalle entre les valeurs minimales et maximales de longueur (a) ou de largeur (b), les ronds gris correspondent aux valeurs moyennes. Les valeurs correspondantes sont indiquées à la droite de la barre. La barre et l'encadré orange correspondent aux valeurs de la petite Eimeria observée. Les espèces sont classées par ordre croissant de longueur moyenne.

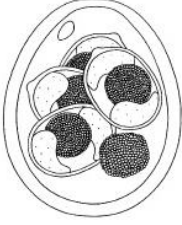

Correspondance numéro / auteur : (1) Crouch et Becker 1931 ; (2) Henry 1932 ; (3) Levine et al. 1957 ; (4) Svanbaev 1960 ; (5) Dorney 1965 ; (6) Todd et Hammond 1968 ; (7) Mc Allister et al. 1991 ; (8) Seville et al. 2005 ; (9) Golemansky et Koshev 2007 ; (10) Hnida 2016 ; (11) Davronov 1973 ; (12) Fish 1930 ; (13) Crouch et Becker 1931 ; (14) Iwanoff 1934 ; (15) Dorney 1965 ; (16) Hall et Knipling 1935 ; (17) Vetterling 1964 ; (18) Hilton et Marht 1971.

i) Comparaison avec Eimeria spermophili

Eimeria spermophili a été décrite chez *Cynomys gunnisoni*, *C. leucurus*, *C. ludoviciani*, *Marmota flaviventris*, *Spermophilus elegans*, *S. franklinii* et *S. richardsonii* (Wilber et al., 1998).

Comme indiqué sur le tableau VII, l'*Eimeria* observée est légèrement moins longue, possède deux couches, son résiduum ne ressemble cependant pas à celui de *E. spermophili* car composé de grands corps ronds homogènes de taille différente, contre une masse avec un assemblage de petits globules. De plus, on ne remarque pas de diminution d'épaisseur de paroi en regard d'une extrémité. Sur les dessins, les sporocystes observés semblent plus ellipsoïdes. L'accumulation de ces différences de caractéristiques nous permet de supposer que l'*Eimeria* observée n'est pas *Eimeria spermophili*.

Tableau VII: Comparaison des caractéristiques d'*E. spermophili* et de l'*Eimeria* observée
La description de *Eimeria spermophili* et son schéma sont extraits de l'article de Hilton et Marht (1971).

Espèce <i>Eimeria</i>	<i>Eimeria spermophili</i>	Espèce observée
Forme oocyste	Ovoïde à ellipsoïde	Ovale
Taille (µm)	25,1 x 21,0 (21,2-29,5 x 16,5-23,6)	21,3 x 18,0 (17,7-24,6 x 15,1-24,3)
Ratio Lo/La	1,20 (1,28-1,25)	1,2 (1 - 1,35)
Micropyle	Absent	Absent
Epaisseur paroi	1,5	1,2 (1 - 1,6)
Nombre de couche	1	2
Couleur couche externe	Transparente à jaune très pâle	Transparente
Texture couche externe	Lisse	Lisse
Couche interne	-	Fine et dense
RO	Présent	Présent
Caractéristiques RO	Composé de globules	1 à 9 corps ronds homogènes de tailles différentes
GP	Un seul granule, pas toujours observé	Parfois présent, de 0 à 7
Caractéristiques oocyste	La paroi s'affine au niveau de l'extrémité antérieure, jusqu'à faire 0,9 µm	-
Forme sporocyste	Ovoïde allongé	Ellipsoïde
Taille sporocyste (µm)	10,3 x 7,7 (8,3-11,8 x 6,8-8,3)	9,4 x 6,9 (7,7 - 11 x 5,8 - 8,3)
SB	Présent	Présent
SSB	Absent	Absent
PSB	Absent	Absent
SR	Paquet de granules localisés entre les sporozoïtes	1 à 15 grains diffus entre les sporozoïtes
Sporozoïte	Réniforme, s'amincit à une extrémité et positionné au niveau d'une extrémité du sporocyste	Allongés avec des extrémités plus fines et pointues
Schéma	 10 µm	 5 µm

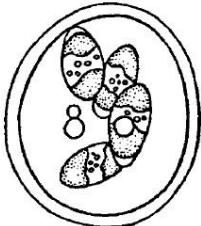

ii) Comparaison avec Eimeria deserticola

Cette espèce d'*Eimeria* a été décrite une seule fois chez *Spermophilus fulvus* par Davronov (1973) (description rapportée par Wilber et al., 1998).

Comme indiqué dans le tableau VIII, l'*Eimeria* observée possède une paroi à deux couches, contre une couche, et un résiduum oocystal sous forme d'une à plusieurs sphères, contre une toujours seule sphère chez *E. deserticola*. En revanche, sur le dessin, on observe de nombreux petits ronds qui ne sont pas cohérents avec cette description d'un résiduum oocystal unique de grande taille, et qui ne peuvent pas être des granules polaires au vu de la description. Il y a parfois un à plusieurs granules réfringents chez l'*Eimeria* observée, et sur le dessin les sporocystes semblent plus allongés, mais nous ne pouvons pas le confirmer grâce aux mesures des sporocystes, puisque la moyenne n'est pas indiquée. La paroi de *E. deserticola* est légèrement plus épaisse que celle de l'*Eimeria* observée.

Tableau VIII: Comparaison des caractéristiques d'*E. deserticola* et de l'*Eimeria* observée

La description de *Eimeria deserticola* et son schéma sont extraits de l'article de Wilber et al. (1998) qu'ils ont rapporté de Davronov (1973).

Espèce d' <i>Eimeria</i>	<i>Eimeria deserticola</i>	Espèce observée
Forme occyste	Ovoïde, rarement rond	Ovale
Taille (µm)	19,5 x 16,8 (17-24 x 15-19)	21,3 x 18,0 (17,7 -24,6 x 15,1-24,3)
Ratio Lo/La	1,2 (1,1 - 1,2)	1,2 (1 -1,35)
Micropyle	Absent	Absent
Epaisseur paroi	1,5 -1,7	1,2 (1 - 1,6)
Nombre de couche	1	2
Couleur couche externe	Jaune	Transparente
Texture couche externe	Lisse	Lisse
Couche interne	-	Fine et dense
RO	Présent	Présent
Caractéristiques RO	Large sphère possiblement transparent	1 à 9 corps ronds homogènes de tailles différentes
PG	Absent	Parfois présents, de 0 à 7
Forme sporocyste	Ovoïde	Ellipsoïde
Taille sporocyste (µm)	9-12 x 5-10	9,4 x 6,9 (7,7 - 11 x 5,8 – 8,3)
SB	Présent	Présent
SSB	Absent	Absent
PSB	Absent	Absent
SR	Présent	1 à 15 grains diffus entre les sporozoïtes
Sporozoïte	Sans corps réfringent	Allongés avec des extrémités plus fines et pointues
Schéma	 10 µm	 5 µm



iii) Comparaison avec Eimeria franklinii

Eimeria franklinii a été observée uniquement une fois chez *Spermophilus franklinii* par Hall et Knipling (1935).

Comme indiqué sur le tableau IX, l'*Eimeria* observée est plus large donc a un ratio Lo/La plus petit que *E. franklinii*. Ses sporocystes sont plus petits en longueur mais légèrement plus larges. Ces deux différences s'observent également en comparant les dessins.

Tableau IX: Comparaison des caractéristiques d'*E. franklinii* et de l'*Eimeria* observée

La description de *Eimeria franklinii* et son schéma sont extraits de l'article de Hall et Knipling (1935).

Espèce d' <i>Eimeria</i>	<i>Eimeria franklinii</i>	Espèce observée
Forme oocyste	Sub-sphéroïde à ellipsoïde	Ovale
Taille (µm)	20,6 x 15,2 (19-24 x 13-18)	21,3 x 18,0 (17,7 - 24,6 x 15,1 - 24,3)
Ratio Lo/La	1,4	1,2 (1 - 1,35)
Micropyle	Absent	Absent
Epaisseur paroi	?	1,2 (1 - 1,6)
Nombre de couche	2	2
Couleur couche externe	Transparente	Transparente
Texture couche externe	Lisse	Lisse
Couche interne	Transparente	Fine et dense
RO	Présent	Présent
Caractéristiques RO	Diminue de taille quand l'âge des oocystes augmente	1 à 9 corps ronds homogènes de tailles différentes
GP	2	Parfois présents, de 0 à 7
Caractéristiques oocyste	Diminue de taille quand l'âge des oocystes augmente	-
Forme sporocyste	Ellipsoïde	Ellipsoïde
Taille sporocyste (µm)	11,5 x 6,0	9,4 x 6,9 (7,7 - 11 x 5,8 – 8,3)
SB	Présent, protrusion à une des extrémités	Présent
SSB	Absent	Absent
PSB	Absent	Absent
RS	Présent	1 à 15 grains diffus entre les sporozoïtes
Sporozoïte	?	Allongés avec des extrémités plus fines et pointues
Schéma	 10 µm	 5 µm

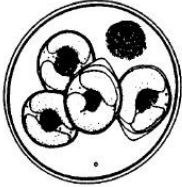

iv) Comparaison avec Eimeria ludoviciana

Eimeria ludoviciana a été décrite chez *Cynomys ludovicianus* par Vetterling (1964) et chez *C. leucurus* par Seville et Williams (1989).

Comme indiqué sur le tableau X, l'*Eimeria* observée a une paroi plus épaisse, son résidu oocystal est composé d'un ou plusieurs corps ronds, contre une masse compacte de granules, et le résidu sporocystal est un ensemble de grains répartis diffusément entre les sporozoïtes, contre une masse de granules compacte et bien visible chez *E. ludoviciana*.

Tableau X: Comparaison des caractéristiques d'*E. ludoviciana* et de l'*Eimeria* observée

La description de *Eimeria ludoviciana* et son schéma sont extraits de l'article de Vetterling (1964).

Espèce d' <i>Eimeria</i>	<i>Eimeira ludoviciana</i>	Espèce observée
Forme occyste	Sub-sphéroïde à ellipsoïde	Ovale
Taille	20,7 x 17,7 (16 - 26 x 13 - 21)	21,3 x 18,0 (17,7 - 24,6 x 15,1 - 24,3)
Ratio Lo/La	1,2 (1,1 - 1,4)	1,2 (1 - 1,35)
Micropyle	Absent	Absent
Epaisseur paroi	0,9	1,2 (1 - 1,6)
Nombre de couche	2	2
Couleur couche externe	Transparente	Transparente
Texture couche externe	Lisse	Lisse
Couche interne	?	Fine et dense
Résidu oocystal RO	Présent	Présent
Caractéristiques RO	Compact	1 à 9 corps ronds homogènes de tailles différentes
GP	Présent, 1 à 2	Parfois présents, de 0 à 7
Forme sporocyste	En citron	Ellipsoïde
Taille sporocyste	9 x 7	9,4 x 6,9 (7,7 - 11 x 5,8 - 8,3)
SB	Présent	Présent
SSB	Absent	Absent
PSB	Absent	Absent
SR	Présent, compact, entre les sporozoïtes	1 à 15 grains diffus entre les sporozoïtes
Sporozoïte	Vermiforme	Allongés avec des extrémités plus fines et pointues
Dessin		

v) Comparaison avec *Eimeria callospermophili*

Eimeria callospermophili a été décrite chez de nombreuses espèces de la tribu des Marmotini (voir sa fiche ci-dessus), et notamment chez 5 espèces de marmottes : *Marmota baibacina*, *M. bobak*, *M. flaviventris*, *M. monax* et *M. sibirica* (Wilber et al., 1998).

Comme indiqué sur les tableaux XI et XII, l'*Eimeria* observée pourrait correspondre à *Eimeria callospermophili*, qui est aussi retrouvée chez d'autres espèces du genre *Marmota*. Cependant cette *Eimeria* est décrite par tous les auteurs comme sub-sphéroïde avec un ratio Lo/la de 1,0 à 1,1. Or l'*Eimeria* que nous avons observée est plutôt ovale avec un ratio Lo/la en moyenne égal à 1,2. Les auteurs décrivent *E. callospermophili* avec soit un résiduum oocystal homogène et clair ou granuleux ou alors constitué de plusieurs ronds de diamètre différents comme chez l'*Eimeria* observée.

Tableau XI: Comparaison des caractéristiques d'*E. callospermophili* selon tous les auteurs la décrivant et de l'*Eimeria* observée - partie 1

Aucune description ne mentionne la présence de corps de parastieda et de substieda.



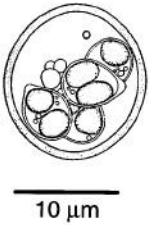
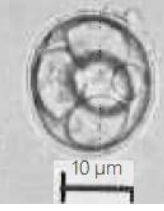
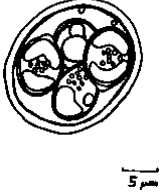
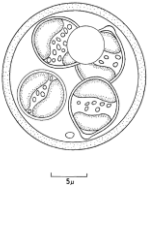
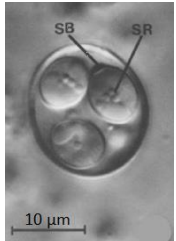

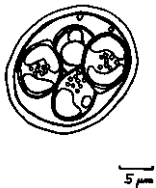
Auteur	Crouch et Becker (1931)	Henry (1932)	Levine et al. (1957)	Svanbaev (1960)	Dorney (1965)	<i>Eimeria</i> observée
Forme oocyste	Sphéroïde à sub-sphéroïde	Sub-sphéroïde	Sphéroïde à sub-sphéroïde	Ovale à ronde	Sphéroïde à sub-sphéroïde	Ovale
Taille (µm)	14-20 de diamètre	19,2 x 16 (16-22,4 x 16-22,4)	20,1 x 19,0 (15-27 x 14-25)	25,0 x 22,5 (23,5-26,8 x 20,6-25,4)	20,5 x 18,3 (16,1-23,6 x 14,8-21,7)	21,3 x 18,0 (17,7-24,6 x 15,1-24,3)
Ratio Lo/La	?	?	1,06 (1,0-1,1)	1,11 (1,05-1,14)	?	1,2 (1-1,35)
Micropyle	Absent	?	Absent	Absent	Absent	Absent
Épaisseur paroi	Épaisse	?	1,1	1,2-1,4	?	1,2 (1-1,6)
Nombre de couche	?	2	1	2	2	2
Couleur couche externe	Transparente	Jaunâtre	Transparente à jaune pâle	Verdâtre à jaune verdâtre	Transparente	Transparente
Texture couche externe	?	Légèrement rugueuse	Légèrement rugueuse et avec des cratères	Lisse	Lisse	Lisse
Couche interne	?	Lisse	-	?	?	Fine et dense
RO	Présent	Présent	Présent	Présent	Présent	Présent
Caractéristiques RO	Masse sphérique au centre des sporocystes	Homogène et transparent ou granuleux	Plusieurs grands granules homogènes	Grands granules	Corps transparent homogène	1 à 9 corps ronds homogènes de tailles différentes
Lo x La OR	?	3 à 5 µm	-	?	3,2 - 5,4	
PG	?	?	Présent	Absent	1 à 4 petits granules éparpillés entre les sporocystes	Parfois présent, de 0 à 7
Forme sporocyste	Ovoïde allongé	Rond et pointu à une extrémité	En forme de citron	Ovale à rond	Ovoïde	Ovale
Taille sporocyste (µm)	?	10,2 x 8,5	9 x 7	9x7,8 (7,9-11,5 x 7,1-8,3)	8,5 - 10 x 5,8-7,0	9,4 x 6,9 (7,7 - 11 x 5,8 - 8,3)
SB	Présent, extrémité pointue, bien visible	?	Présent	?	Visible sur la photo	Présent
SR	Un ou plusieurs granules transparentes réfringents	Quelques granules	Absent ou composé de 1 à 15 granules rondes	Absent	Quelques granules	1 à 15 grains diffus entre les sporozoïtes
Sporozoïte	Corps réfringent postérieur sur le dessin	?	Parfois à l'extrémité des sporocystes, parfois dans le sens de la longueur	En forme de virgule ou en poire, 7,9 x 3,7 (6,7-9,9 x 3,5-4)	Légèrement allongés	Allongés avec des extrémités plus fines et pointues
Durée sporulation	70h	7 jours	6 à 7 jours	?	?	7 jours
Dessin				?		

Tableau XII: Comparaison des caractéristiques d'*E. callospermophili* selon tous les auteurs la décrivant et de l'*Eimeria* observée - partie 2

Aucune description ne mentionne la présence de corps de parastieda et de substieda

Auteur	Todd et Hammond (1968)	McAllister et al. (1991)	Seville et al. (2005)	Golemansky et Koshev (2007)	Hnida (2016)	<i>Eimeria</i> observée
Forme oocyste	Sphéroïde à sub-sphéroïde	Sphéroïde à sub-sphéroïde	Sphéroïde à sub-sphéroïde	Sphéroïde à sub-sphéroïde	Sphéroïde à sub-sphéroïde	Ovale
Taille (µm)	20,9 x 19,2 (16-24 x 15-22)	21,9 x 19,5 (18-27 x 15-23)	23,5 x 20,9 (19-25,5 x 16,5-26)	Sub-sphéroïde : 15,4-19,2 x 14,5-17,6, ronds : 14,4 à 17,6 µm de diamètre	20,4 x 17,8 (18-25 x 14-22)	21,3 x 18,0 (17,7 –24,6 x 15,1-24,3)
Ratio Lo/La	1,1 (1,0-1,3)	1,1 (1,0-1,2)	1,1 (1-1,2)	1,0-1,1	1,1 (1,0–1,3)	1,2 (1 -1,35)
Micropyle	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent
Épaisseur paroi (µm)	1,0 - 1,5	1,6	1 à 2	0,7	1,1 (1,0–1,5)	1,2 (1 – 1,6)
Nombre de couche	1	2	2	?	2	2
Couleur couche externe	Jaunâtre		?	Transparente	Transparente à jaune pâle	Transparente
Texture couche externe	Légèrement rugueuse avec des cratères	Modérément rugueuse avec des cratères, épaisseur 1,2	Lisse, 2/3 épaisseur totale	Lisse	Lisse à légèrement criblé de trous	Lisse
Couche interne	-	Épaisseur 0,4	?	?	?	Fine et dense
RO	Présent	Présent	Présent	Présent	Présent	Présent
Caractéristiques RO	Présent sous forme de plusieurs corps homogènes dans les oocystes juste sporulés qui fusionnent en un seul corps	Sphéroïde, composé d'un ou plusieurs granules	Compact, masse homogène, granuleux ou lisse	Granuleux	Sphéroïde, parfois forme irrégulière granuleux et lié à la membrane ou composé d'un à plusieurs globules homogènes qui sont parfois mixés avec des granules	1 à 9 corps ronds homogènes de tailles différentes
Lo x La OR	4-8 quand un seul corps homogène	4,5 (3-6)	3-6 x 3-6	?	5,7 (4-8)	
GP	Un granule polaire présent	Présent, fragmentés	Généralement 1 mais jusqu'à 4	1 à 3 granules	0 à 2	Parfois présent, de 0 à 7
Forme sporocyste	?	Ovoïde	En forme de citron	En forme de poire	Ovoïde	Ovale
Taille sporocyste (µm)	9,4 x 6,7 (7-11 x 5-8)	10,2 x 8,1 (9-11 x 6-9), Lo/La 1,3 (1,1-1,5)	10,5 x 8,2 (9-14 x 7-9), Lo/La 1,3 (1-1,6)	8-9,6 x 6-6,5	9,2 x 6,8 (7–10 x 6–8) avec Lo/La 1,2 (1,1–1,4)	9,4 x 6,9 (7,7 - 11 x 5,8 – 8,3)
SB	Présent mais pas clairement défini	Présent, bien visible, en forme de tétine	Présent en téton	Petit	Présent, comme un bouton	Présent

SR	5 à 20 granules transparentes presque sphériques entre les sporozoïtes	Présent, 5 à 20 petits granules en amas compact	Quelques granules dispersées	Clair, finement granuleux, entre les sporozoïtes	3 à plus de 20 granules ronds dispersés ou en masse compacte entre les sporozoïtes.	1 à 15 grains diffus entre les sporozoïtes
Sporozoïte	Grand corps réfringent postérieur parfois en forme de saucisse, au niveau des extrémités des sporocystes	Allongés 12,1 x 3,1 (10-14 x 2,8-3,4), avec un corps réfringent postérieur ovoïde 2,9 x 5,5 (2,4-3,0 x 4,6-6,4)	?	?	Corps réfringent postérieur bien visible	Allongés avec des extrémités plus fines et pointues
Durée sporulation	5 à 7 jours	?	?	?	?	
Dessin			?		?	



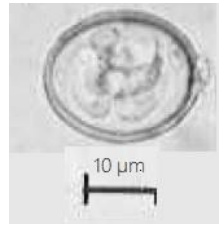
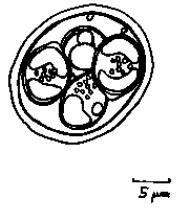
vi) Comparaison avec Eimeria monacis

Eimeria monacis a été observée uniquement chez des espèces du genre *Marmota* : *Marmota baibacina*, *M. bobak*, *M. marmota*, *M. menzbieri*, *M. monax* et *M. sibirica* (Wilber et al. 1998).

Comme indiqué dans le tableau XIII, l'*Eimeria* observée est plus grande que *E. monacis* observée par Iwanoff (1934), mais de taille similaire à celles observées par les autres auteurs. Le ratio Lo/la de l'*Eimeria* observée est légèrement plus grand que celui de *E. monacis*, et certains auteurs décrivent une paroi en une seule couche. Le résidu oocystal est peu décrit par les auteurs et aucun ne rapporte de résidu sous forme de corps ronds homogènes. Le résidu sporocystal est décrit comme une masse granuleuse bien visible chez *E. monacis*, contre quelques grains diffus entre les sporozoïtes pour l'*Eimeria* observée. Les sporocystes du dessin de Crouch et Becker semblent enfin plus allongés que ceux que nous avons observé.

Tableau XIII: Comparaison des caractéristiques d'*E. monacis* selon tous les auteurs la décrivant et de l'*Eimeria* observée

Aucune description ne mentionne la présence de corps de parastieda et de substieda

Auteur	Fish (1930)	Crouch et Becker 1931	Iwanoff 1934	Dorney 1965	<i>Eimeria</i> observée
Forme oocyste	Sub-sphéroïde	Ellipsoïde	Ovale	Sub-sphéroïde, ellipsoïde ou ovoïde	Ovale
Taille (µm)	19,97 x 18,26 (16,8-23,2 x 15,2-21,1) mais mesures sur non sporulés	17-24 x 15-20	17,8 x 15,2 (16,8-21,0 x 13,0-18,1)	22,6 x 18,1 (20,2-25,4 x 15,6 x 20,2)	21,3 x 18,0 (17,7 – 24,6 x 15,1-24,3)
Ratio Lo/La	1,1	?	?	1,1	1,2 (1 -1,35)
Micropyle	Absent	Absent	?	Absent	Absent
Épaisseur paroi	?	?	?	?	1,2 (1 – 1,6)
Nombre de couche	1 sur le dessin	1 sur le dessin	?	2	2
Couleur couche externe	?	?	?	?	Transparente
Texture couche externe	Lisse sur le dessin	Lisse sur le dessin	?	Lisse	Lisse
Couche interne	?	?	?	?	Fine et dense
RO	Présent	Présent	?	Absent	Présent
Caractéristiques RO	Petit	Petit	?	-	1 à 9 corps ronds homogènes de tailles différentes
GP	?	?	?	Présent de 0 à 3 et de 1 à 3 µm	Parfois présent, de 0 à 7
Forme sporocyste	Ovoïdes	Ovoïdes	?	Ellipsoïdes	Ovale
Taille sporocyste (µm)	?	?	?	8,5-11 x 5,0-6,0	9,4 x 6,9 (7,7 - 11 x 5,8 – 8,3)
SB	Souvent rostre visible	Présent sur le dessin	?	?	Présent
SR	Présent, granuleux	Masse granuleuse	?	Présent, proéminent, granuleux	1 à 15 grains diffus entre les sporozoïtes
Sporozoïte	2	?	?	?	Allongés avec des extrémités plus fines et pointues
Durée sporulation	?	70h	?	?	7 jours
Dessins			-		

IV. Discussion

1. Objectif du travail

L'objectif de cette étude était de décrire et de caractériser les espèces de coccidies observées chez *Marmota marmota* en étudiant les protozoaires retrouvés dans les fèces d'individus provenant d'une colonie de marmottes situées dans les Alpes. Les descriptions des espèces d'*Eimeria* chez la marmotte alpine étaient en effet insuffisantes pour permettre une identification correcte. Les oocystes observés ont ainsi été décrits qualitativement et quantitativement, et leurs caractéristiques ont été comparées avec celles des espèces d'*Eimeria* déjà décrites dans la tribu des Marmotini.

2. Caractérisation morphologique d'une espèce du genre *Eimeria*

Pour caractériser une espèce d'*Eimeria* il est possible de suivre le guide de préparation de la description des espèces d'Eimeriidées (Duszynski et Wilber, 1997), qui se base sur la description des oocystes sporulés. La description doit comprendre des caractéristiques quantitatives : longueur et largeur de l'oocyste et des sporocystes, épaisseur de la paroi et nombre de couches, nombre de granules polaires, mais également qualitatives : forme de l'oocyste et des sporocystes, aspect de la paroi, présence d'un micropyle, de granules polaires, de corps résiduels, de corps de Stieda, parastieda et substieda, aspect des sporozoïtes.

3. Description d'une nouvelle espèce du genre *Eimeria*

Afin de pouvoir valider une nouvelle espèce de coccidie, il est important de replacer celle-ci dans le genre correspondant, notamment grâce à ses caractéristiques morphologiques. Ainsi, un oocyste sporulé qui contient quatre sporocystes avec deux sporozoïtes chacun, appartient au genre *Eimeria* (Duszynski, 2011). Une description morphologique complète est nécessaire à la description d'une nouvelle espèce, comme décrit ci-dessus. La description de cette coccidie doit être comparée avec celles des espèces existantes pour pouvoir affirmer qu'il s'agit d'une espèce différente. Il ne faut pas restreindre la comparaison uniquement aux *Eimeria* spp. de la même espèce hôte car, comme nous l'avons vu précédemment, la spécificité d'hôtes des coccidies est remise en question, au moins pour les espèces du même genre voire de genres proches.

Parfois, les descriptions morphologiques entre espèces d'*Eimeria* sont très ressemblantes, voire indifférenciables. Il est donc nécessaire de compléter cette comparaison morphologique avec une étude morphométrique, en réalisant un ratio longueur/largeur, des histogrammes et des régressions linéaires (Berto et al., 2014).

Pour certaines espèces, notamment les coccidies de volailles, cette comparaison morphologique est remplacée par d'autres méthodes comme un scoring des lésions des intestins, voire l'observation microscopique des coccidies dans la paroi intestinale (Johnson et Reid, 1970).

Afin de pallier aux limites des méthodes précédentes, la biologie moléculaire est de plus en plus utilisée pour l'identification des espèces de coccidies. Les séquences polymorphes d'ADN du génome des *Eimeria* sont alors amplifiées par PCR, et permettent l'identification de l'espèce (Fatoba et Adeleke, 2018). Les analyses moléculaires permettent de différencier plus facilement les espèces d'*Eimeria* par rapport aux méthodes précédentes, notamment chez les volailles (Carvalho et al., 2011).

L'utilisation de transmissions croisées peut permettre de différencier des espèces morphologiquement identiques qui ont un spectre d'hôtes différent (Hnida et Duszynski, 1999). Il ne faut cependant pas oublier que ces transmissions peuvent donner des résultats contradictoires selon les lignées d'*Eimeria* utilisées (Mayberry et al., 1982) et peuvent différer du spectre d'hôtes naturel de l'*Eimeria* étudiée (Vrba et Pakandl, 2015). Au vu de la complexité de la réalisation de ces expériences et de leurs limites, cette méthode est très peu utilisée, et les autres méthodes décrites précédemment lui sont préférées.

Si l'*Eimeria* observée ne correspond à aucune autre espèce d'*Eimeria*, il s'agit d'une nouvelle espèce. Il faut alors fournir une description complète de la morphologie de l'oocyste, l'espèce hôte, un schéma à l'échelle et une photomicrographie (Duszynski et Wilber, 1997). Il est possible de compléter ces informations avec les données morphométriques et moléculaires, afin d'avoir un maximum d'informations sur l'espèce observée (Berto et al., 2014).

Il faut toutefois faire attention car les co-infections entre espèces d'*Eimeria* sont fréquentes, ce qui peut perturber l'identification d'une espèce précise (Fatoba et Adeleke, 2018).

4. Méthodologie et limites

L'observation microscopique des oocystes laissait tout d'abord penser qu'il y avait trois types d'oocystes différents, comme l'a décrit Bassano et al. (1992), avec une grande *Eimeria* à paroi rugueuse et ovale et deux plus petites à paroi lisse, avec globalement les mêmes caractéristiques quantitatives mais une forme différente (une sphéroïde et une ovale). Or, pour les oocystes de forme ellipsoïde, certains peuvent apparaître avec une forme sphéroïde ou sub-sphéroïde. Un mouvement de la lame lors de l'observation d'un oocyste sphéroïde a permis de confirmer que ces oocystes étaient en réalité des oocystes ovales, et que les deux petites *Eimeria* observées étaient en réalité une seule et même espèce.

La surveillance de la sporulation n'a pas été optimale, car elle nécessite en théorie un contrôle quotidien de l'avancée de la sporulation par prélèvement d'un échantillon, et l'observation des oocystes au microscope. Or, cette surveillance rapprochée nécessite d'avoir une quantité importante de prélèvement et d'oocystes à disposition. Si l'intensité dans chaque échantillon de la petite coccidie était assez importante et permettait un suivi relativement rapproché, ce n'était pas le cas pour la plus grande, pour laquelle l'intensité était très faible. Un suivi quotidien nous aurait donc fait perdre trop de matériel. De plus, les oocystes ont sporulé à température ambiante donc ont subi des variations de température assez importantes. Ces variations ont entraîné des temps de sporulation assez variables, dont la moyenne était d'environ une semaine pour la petite et trois semaines pour la grande coccidie. Enfin, ces temps de sporulations sont également faussés par le fait que les fèces, à partir desquels ont été réalisés les échantillons, ont été ramassés par terre et non directement après l'émission. La durée de sporulation observée des deux espèces observées est donc approximative.

Afin de décrire au mieux les oocystes observés, il est également pertinent d'extérioriser les sporozoïtes pour pouvoir les décrire plus précisément. Cette expérience a été réalisable pour les petites *Eimeria* qui étaient souvent les seules espèces dans les prélèvements. Cela n'a en revanche pas été possible pour la grande *Eimeria* qui est toujours retrouvée avec la petite dans les échantillons et en quantité très faible. Le protocole proposé par Kurth et Entzeroth (2008) pour l'excystation d'*Eimeria nieschulzi* a été suivi sur plusieurs échantillons de petites coccidies, mais n'a permis l'observation que d'un ou deux sporozoïtes sur l'ensemble des échantillons. Ce faible nombre de sporozoïtes ne nous a donc pas permis de faire une description de ces derniers. Ce faible taux d'excystation avec ce protocole avait déjà été observé pour d'autres *Eimeria* spp. de rongeurs (Kurth et Entzeroth, 2008) et peut s'expliquer par une différence de sensibilité aux agents physiques et chimiques des différentes espèces d'*Eimeria*. Il pourrait être intéressant de modifier les volumes des solutions utilisées dans le protocole afin de trouver le protocole le plus optimal.

5. Caractérisation de la grande *Eimeria*

La première espèce observée, que nous avons appelé grande *Eimeria*, possède de nombreuses caractéristiques communes avec *Eimeria lateralis*. Cette espèce est décrite chez d'autres espèces du genre *Marmota*, or comme nous avons vu précédemment, les *Eimeria* spp. chez les rongeurs sont les espèces les moins spécifiques de ce genre. Il est donc possible de retrouver *Eimeria lateralis* chez *Marmota marmota*. L'*Eimeria* observée n'est similaire à aucune autre espèce d'*Eimeria* parasite d'un membre de la tribu des Marmotini. Les analyses morphologiques et morphométriques effectuées nous permettent de considérer que l'*Eimeria* observée est *Eimeria lateralis*.

De plus, cette *Eimeria* met environ trois semaines pour sporuler, comme *Eimeria lateralis*. Peu d'auteurs indiquent la durée de sporulation, mais à part pour *Eimeria lateralis*, cette durée est toujours inférieure à 12 jours. Ce facteur appuie donc notre identification.

6. Caractérisation de la petite *Eimeria*

La comparaison entre les espèces d'*Eimeria* existantes chez les membres de la tribu des Marmotini et la petite *Eimeria* observée s'est en revanche révélée plus complexe. En effet, après avoir éliminé une grande partie de ces espèces grâce aux caractéristiques qualitatives de la paroi et des résidua oocystaux et sporocystaux, et aux caractéristiques morphométriques, six espèces se sont révélées compatibles avec l'espèce observée.

Parmi ces six espèces, deux n'ont été observées qu'une fois chez un spermophile : *Eimeria deserticola* chez *Spermophilus fulvus* et *Eimeria franklinii* chez *Spermophilus franklinii*. *Eimeria ludoviciani* n'a été observée chez aucune espèce du genre *Marmota*. En revanche, les autres (*E. callospermophili*, *E. monacis*, *E. spermophili*) ont toutes été observées au moins une fois chez une espèce du genre *Marmota*. Il était donc fort probable que la petite *Eimeria* observée soit une de ces trois dernières espèces. Mais nous ne pouvons pas à ce stade exclure les trois espèces qui n'ont été observées chez aucune espèce du genre *Marmota*, au vu du spectre d'hôtes plus large observé chez les *Eimeria* spp. des rongeurs.

Une comparaison plus en détail des descriptions de ces espèces nous a permis d'éliminer la possibilité que l'*Eimeria* observée soit *Eimeria spermophili*.

Lorsque nous avons repris toutes les descriptions de chaque espèce, nous nous sommes rendu compte qu'il y avait parfois des différences importantes entre les descriptions d'une même espèce et qu'une description pouvait être plus proche de celle d'une espèce différente, plutôt que de celles de sa propre espèce. Ainsi, *Eimeria monacis* décrite par Fish (1930) est sub-sphéroïde, avec un petit résidu oocystal et une taille d'oocyste équivalente à *Eimeria callospermophili* décrit par Henry (1932), qui est également sub-sphéroïde avec un résidu oocystal d'aspect variable. On peut par exemple observer sur la figure 48 que les tailles (longueur et largeur) ne sont pas du tout distinctes entre les descriptions des six espèces et même entre les descriptions des différents auteurs sur *Eimeria monacis* et *Eimeria callospermophili*.

Les descriptions d'*Eimeria monacis* par les auteurs sont relativement peu complètes, puisque sur quatre descriptions, seules deux décrivent le ratio Lo/La (Fish, 1930 ; Dorney, 1965) aucune ne nous renseigne sur l'épaisseur de la paroi ni sur sa couleur, et seule une description nous indique la présence de granules polaires et la taille des sporocystes (Dorney, 1965). De plus, les dessins sont assez différents, surtout concernant la forme des sporocystes. Il est ainsi complexe de comparer cette espèce à l'espèce que nous observons, mais également aux autres espèces de la tribu, ce qui nous permet de nous interroger sur la validité de ces identifications et leur faible valeur informative.

Les descriptions de *Eimeria callospermophili* sont également plus ou moins complètes, puisque sur dix descriptions, sept auteurs indiquent le ratio Lo/La, donnent l'épaisseur de la paroi. Les oocystes sont toujours décrits comme sphéroïdes à sub-sphéroïdes, or, pour plusieurs descriptions, le ratio Lo/La peut être nettement supérieur à 1,1 (Todd et Hammond,

1968a ; Hnida, 2016), ce qui est la limite supérieure pour dire qu'un oocyste est sub-sphéroïde, donc ils ont observé des oocystes appartenant au complexe ellipsoïde. Mais globalement, les descriptions d'*E. callospermophili* rapportent des oocystes sub-sphéroïdes, ce qui n'est pas le cas de nos oocystes.

La description du résiduum oocystal est également hétérogène, puisque certains le décrivent comme des grands granules homogènes (comme ce que nous observons) tandis que d'autres le décrivent comme granuleux. Parfois même il est observé sous les deux formes par les mêmes auteurs (Henry, 1932 ; Seville et al., 2005 ; Hnida, 2016).

De plus, il y a parfois une incohérence entre les descriptions des auteurs et les schémas illustrant leurs articles, notamment concernant la forme des oocystes et sporocystes et les caractéristiques des résidua oocystal et sporocystaux. Par exemple, le résiduum oocystal de *E. deserticola*, décrit par Davronov (1973, selon Wilber et al., 1998) comme une large sphère unique, est dessiné comme plusieurs petites sphères accolées.

La comparaison du nombre de parois n'est pas forcément pertinente si l'auteur ne décrit qu'une couche, car comme nous l'avons indiqué précédemment, l'observation d'une seule couche est erronée, puisque les espèces d'*Eimeria* possèdent au minimum deux couches.

Une autre limite à la comparaison morphologique est le fait que le nombre d'oocystes étudiés n'est pas souvent indiqué. Par conséquent, il est parfois difficile d'évaluer la fiabilité des caractéristiques observées, comme l'absence de résiduum.

S'il est relativement compliqué de déterminer à quelle espèce correspond la petite *Eimeria* observée, l'hétérogénéité et les erreurs probables de certaines descriptions incohérentes ou trop légères, nous ont amené à nous baser sur la première description d'*Eimeria monacis* (Fish, 1930) selon les règles de la nomenclature du CINZ (Ride et al., 1985). Cette description contient peu d'informations, mais celles-ci sont relativement cohérentes avec notre description, de même que l'est le dessin. Ainsi, nous avons considéré que la petite *Eimeria* observée est *Eimeria monacis*. On peut noter que Bassano et al. (1992) étaient arrivés à une identification similaire sur des marmottes alpines, mais sans apporter aucune justification morphologique.

7. Conclusion sur les espèces d'*Eimeria* chez *Marmota marmota*

Les comparaisons des descriptions morphologiques nous ont ainsi permis de caractériser nos deux espèces d'*Eimeria*. Ainsi, la plus grosse espèce correspond à *Eimeria lateralis* et la plus petite espèce à *Eimeria monacis*.

Une des voies d'études pour avoir une meilleure compréhension des espèces et synonymies au sein des *Eimeria* parasitant les marmottes serait d'effectuer, en plus des descriptions morphologiques, des analyses en biologie moléculaire. Cependant, il faut faire attention aux marqueurs utilisés, puisque comme nous l'avons vu précédemment, il existe des

variations intraspécifiques et des séquences communes à plusieurs espèces différentes (Jarquín-Díaz et al., 2020). De plus, il existe peu de banque de données moléculaires pour les *Eimeria* spp. en général, quasi aucune sur les *Eimeria* parasitant les marmottes. En effet, la seule donnée moléculaire disponible pour les *Eimeria* du genre *Marmota* est celle de *E. callospermophili*. La principale limite à ces analyses moléculaires est qu'il peut y avoir de nombreux facteurs interférant avec le succès et l'efficacité du diagnostic par PCR à partir d'échantillons de terrains, et notamment les contaminations (Carvalho et al., 2011).

Une analyse moléculaire par PCR des espèces pourrait également nous permettre de proposer un barcoding moléculaire, qui est constitué de petites séquences d'ADN bien définies et universelles dans le taxon d'intérêt (Links et al. 2012). Ce barcoding permettrait ainsi de comparer des coccidies issues d'autres travaux, et morphologiquement identiques.

L'utilisation de transmissions croisées est en revanche plus discutable, puisqu'elle nécessite des individus naïfs vis-à-vis d'*Eimeria* sp., voire même d'autres parasites comme les helminthes (qui pourraient moduler la réponse immunitaire de l'hôte face à une infection par *Eimeria* sp., Václav et Blažeková, 2014), pour qu'aucun phénomène immunitaire préalablement développé n'interfère avec la transmission croisée. Or, nous avons vu que pratiquement toutes les marmottes alpines sont infectées par des coccidies. De plus, il s'agit d'animaux sauvages vivant dans des conditions environnementales particulières (grandes prairies alpines) d'assez grande taille. Afin de pouvoir faire une transmission croisée, il faudrait pouvoir accueillir les animaux dans des conditions respectant au maximum le bien-être animal, ce qui nécessite des infrastructures particulières que nous n'avons pas eu à disposition. Il faut, de plus, avoir d'autres espèces hôtes à disposition pour effectuer ces transmissions et obtenir les souches pures de coccidies.

On en conclut donc que la marmotte alpine présente dans la réserve naturelle de la Grande Sassièrè est l'hôte de deux espèces d'*Eimeria*. L'une d'elle est *Eimeria lateralis* et l'autre *Eimeria monacis*. *Eimeria lateralis* présente une prévalence et une abondance plus faible par rapport à *Eimeria monacis*, ce qui est cohérent avec les résultats de Ferrandiz-Rovira (2015). Cette étude nous a ainsi permis de préciser les caractéristiques morphologiques, mais également morphométriques, complètes des oocystes et sporocystes de ces deux espèces. Ces informations seront à compléter avec le résultat des analyses biomoléculaires, qui pourraient faciliter les identifications ultérieures et permettre de séparer des espèces morphologiquement similaires parasitant des hôtes différents appartenant à la tribu des Marmotini.

CONCLUSION

Cette étude avait pour objectif de décrire et caractériser les espèces d'*Eimeria* observées chez une population de marmottes alpines en France, située dans la réserve naturelle de la Grande Sassièrre, en Savoie. Elle a été réalisée à partir d'échantillons de fèces prélevées *in situ* et provenant de différents groupes de marmottes.

Les analyses coproscopiques ont permis de mettre en évidence deux espèces d'*Eimeria* morphologiquement différentes. Les descriptions morphologiques et morphométriques ont été réalisées après sporulation des oocystes pour chaque espèce, descriptions détaillées auxquelles ont été associés un schéma et des photomicrographies.

La plus grosse des espèces d'*Eimeria* correspond à *Eimeria lateralis*, tandis que la plus petite des deux espèces correspond à *Eimeria monacis*. Cette étude propose donc une redescription détaillée de ces espèces avec schéma précis et photomicrographies, selon les préconisations des règles de description des espèces coccidiennes.

Cette étude a également mis en évidence des confusions et incohérences dans les différentes descriptions publiées de certaines espèces d'*Eimeria*, et a montré l'importance des études de caractérisations des espèces coccidiennes infectant les membres de la tribu des Marmotini. Pour cela, des redescriptions précises des différentes espèces devraient être réalisées, associées à des séquençages d'ADN.

Bibliographie

- ACEVEDO-WHITEHOUSE K., CUNNINGHAM A.A. (2006). Is MHC enough for understanding wildlife immunogenetics? [en ligne]. *Trends Ecol Evol*, 21(8), pp. 433–438.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.05.010> [consulté le 27/07/2021]
- ADL S.M., et al. (2012). The Revised Classification of Eukaryotes [en ligne]. *J Eukaryot Microbiol*, 59(5), pp. 429–514.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x> [consulté le 15/12/2020]
- ALBUQUERQUE G., BERTO B., CATENACCI L., NOGUEIRA S., NOGUEIRA-FILHO S., LOPES C. (2008). Eimerid coccidia from capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in southern Bahia, Brazil [en ligne]. *Pesqui Vet Bras*, 28, pp. 323–328.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1590/S0100-736X2008000700001> [consulté le 9/11/2020]
- ALLAINE D., RODRIGUE I., BERRE M.L., RAMOUSSE R. (1994). Habitat preferences of alpine marmots, *Marmota marmota* [en ligne]. *Can J Zool* 72(12), pp. 2193–2198.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1139/z94-293> [consulté le 25/11/2020]
- ANDREWS J. (1928). New species of coccidia from the skunk and prairie dog. *J Parasitol* 14(3), pp.192–194.
- ARMITAGE K.B. (2014). *Marmot Biology: Sociality, Individual Fitness, and Population Dynamics*. Cambridge : Cambridge University Press, 421p.
- ARMITAGE K.B. Dynamique sociale, parentèle et dynamique des populations chez les marmottes. In : LE BERRE M., RAMOUSSE R., LE GUELTE L. (eds.) (1996) 2^{ème} Conférence Internationale sur les Marmottes: Biodiversité chez les Marmottes, Aussois, October 2-6 1994, International Marmot Network, Lyon, 276p.
- ARNOLD W. (1988). Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *J Comp Physiol B* 158(2), pp.151–156.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/BF01075828> [consulté le 06/08/2021]
- BANGOURA B., DAUGSCHIES A. *Eimeria*, in: FLORIN-CHRISTENSEN M., SCHNITTGER L. (dir.) (2018), *Parasitic Protozoa of Farm Animals and Pets* [en ligne]. Springer International Publishing, pp. 55–101.
Disponible sur : <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-319-70132-5> [consulté le 16/06/2020]
- BARASH D.P. (1989). *Marmots: Social Behavior and Ecology*. Stanford: Stanford University Press, 396p.
- BASSANO B., SABATIER B., ROSSI L., MACCHI E., Parasitic fauna of the digestive tract of *Marmota marmota* in the western Alps. In : BASSANO B., DURIO P., GALLO ORSI U., MACCHI E. (eds) (1992) *First International Symposium on Alpine Marmot (Marmota marmota) and Genus Marmota, October 28-30, 1991, Saint Vincent, Aosta*. International Marmot Network, Lyon, 268p.
- BASSANO B., PERACINO V., MONTACCHINI F., Composition du régime alimentaire et habitudes alimentaires dans un groupe familial de marmotte alpine (*Marmota marmota*) – Données préliminaires. In : LE BERRE M., RAMOUSSE R., LE GUELTE L. (eds.) (1996) 2^{ème} Conférence Internationale sur les Marmottes: Biodiversité chez les Marmottes, Aussois, October 2-6 1994, International Marmot Network, Lyon, 276p.

- BELLI S., SMITH N., FERGUSON D. (2006). The Coccidian oocyst: a tough nut to crack! [en ligne] *Trends in parasitology*, 22(9), pp.416–423.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.pt.2006.07.004> [consulté le 21/06/2020]
- BERTO B., MCINTOSH D., LOPES C. (2014). Studies on coccidian oocysts (Apicomplexa: Eucoccidiorida) [en ligne]. *Rev Bras Parasitol Vet*, 23(1), pp. 1–15.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1590/S1984-29612014001> [consulté le 21/06/2020]
- BOERO, D.L. (2001). Occupation of hibernacula, seasonal activity, and body size in a high altitude colony of Alpine marmots (*Marmota marmota*) [en ligne]. *Ethol Ecol Evol* 13(3), pp.209–223.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1080/08927014.2001.9522771> [consulté le 15/07/2020]
- BÖHM C., LANDMANN A. (2021). Carnivory in the Alpine marmot (*Marmota marmota*): An underestimated phenomenon? [en ligne] *Ethol Ecol Evol* 33(2), pp.184–190.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1080/03949370.2020.1837964> [consulté le 17/08/2021]
- BORDES F., BLUMSTEIN D.T., MORAND S. (2007). Rodents sociality and parasite diversity [en ligne]. *Biol Lett* 3, pp.692–694.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0393> [consulté le 04/08/2021]
- BORNAND M. (1937). Sur quelques affections parasitaires du gibier observées en 1936. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 59 (244), pp.509–514.
- BRANDLER O.V., LYAPUNOVA E.A. (2009). Molecular phylogenies of the genus *Marmota* (Rodentia Sciuridae): comparative analysis [en ligne]. *Ethol Ecol Evol* 21(3-4), pp.289–298.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1080/08927014.2009.9522484> [consulté le 24/11/2020]
- BRODA R.J., SCHMIDT G.D. (1978). Endoparasites of the spotted ground squirrel, *Spermophilus pilosoma* Bennett, 1833, from Colorado [en ligne]. *J Helminthol* 52, pp.323–326.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1017/S0022149X00005563> [consulté le 12/06/2020]
- CALLAIT M.-P. (1999). *Relations hôte-parasites dans un écosystème alpin: dynamique annuelle et structures spatiales chez la marmotte alpine (Marmota marmota, Linné 1758)*. Thèse de doctorat de Biologie des populations et des écosystèmes. Chambéry : Université de Savoie, 297p.
- CALLAIT M.-P., GAUTHIER D. Parasite Adaptations to Hibernation in Alpine Marmots (*Marmota marmota*). In: HELDMAIER G., KLINGENSPOR M. (eds.) (2000) *Life in the Cold*, Eleventh International Hibernation Symposium. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, pp. 139–146.
- CARVALHO F.S., WENCESLAU A.A., TEIXEIRA M., MATOS CARNEIRO J.A., MELO A.D.B., ALBUQUERQUE G.R. (2011). Diagnosis of *Eimeria* species using traditional and molecular methods in field studies [en ligne]. *Vet Parasitol* 176(2), pp.95–100.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2010.11.015> [consulté le 04/08/2021]
- CASSOLA F. (2016). The IUCN Red List of Threatened Species : *Marmota marmota* [en ligne]. URL : <https://www.iucnredlist.org/species/pdf/510082> [consulté le 15/10/2020]
- ÇIÇEK H., KARATEPE M., KARATEPE B., ÇAKIR M., ESER M. (2010). *Eimeria* species (Apicomplexa: Eimeriidae) detected from the Anatolian ground squirrel, *Spermophilus xanthophrymnus* (Rodentia: Sciuridae) in Niğde province, Turkey [en ligne]. *Vet Fak Derg* 57, pp.143-144.
Disponible sur : <https://dergipark.org.tr/en/download/article-file/698725> [consulté le 04/12/2020]

- COCHET, N., GEORGES, B., MEISTER, R., FLORANT, G.L., BARRÉ, H. (1999). White adipose tissue fatty acids of Alpine marmots during their yearly cycle [en ligne]. *Lipids* 34(3), pp.275–281.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s11745-999-0364-x> [consulté le 13/02/2021]
- COWPER B., MATTHEWS S., TOMLEY F. (2012). The molecular basis for the distinct host and tissue tropisms of coccidian parasites [en ligne]. *Mol Biochem Parasitol* 186, pp.1–10.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2012.08.007> [consulté le 11/09/2020]
- CROUCH H.B., BECKER E.R. (1931). Three species of coccidia from the woodchuck, *Marmota monax*. *Iowa State Coll J Sci* 2, pp.127–131.
- CULLEN J.M., LINDSEY-PEGRAM D., COTE P.J. (2008). Serologic Survey of Woodchuck Hepatitis Virus in North Carolina Woodchucks (*Marmota monax*) [en ligne]. *J Zoo Wildl Med* 39(2), pp.263–265.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1638/2007-0119R.1> [consulté le 16/05/2021]
- DORAN D.J., FARR, M.M. (1962). Excystation of the Poultry Coccidium, *Eimeria acervulina* [en ligne]. *J Protozool* 9(2), pp.154–161.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1962.tb02600.x> [consulté le 10/09/2020]
- DORNEY R.S. (1962). A Survey of the Coccidia of Some Wisconsin Sciuridae with Descriptions of Three New Species* [en ligne]. *J Protozool* 9(3), pp.258–261.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1962.tb02615.x> [consulté le 12/06/2020]
- DORNEY R.S. (1965). *Eimeria tuscarorensis* n. sp. (Protozoa: Eimeriidae) and Redescriptions of Other Coccidia of the Woodchuck, *Marmota monax**. *J Protozool* 12(3), pp.423–426.
- DORNEY, R. (1966). Quantitative Data on Four Species of *Eimeria* in Eastern Chipmunks and Red Squirrels [en ligne]. *J Protozool* 13(4), pp.549–550.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1966.tb01961.x> [consulté le 12/06/2020]
- DUBEY J.P., LINDSAY D.S., JENKINS M.C., BAUER C. Biology of Intestinal Coccidia, In: DUBEY J. P. (Ed) (2019) *Coccidiosis in Livestock, Poultry, Companion Animals and Humans*. New York : CRC Press, pp. 1–36.
- DUNCAN S. (1968). *Eimeria ovata* n. sp. and Other Coccidia of the Eastern Chipmunk *Tamias striatus* in Massachusetts [en ligne]. *J Protozool* 15(2), pp.319–320.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1968.tb02129.x> [consulté le 12/06/2020]
- DUSZYNSKI D.W. (1985). Coccidian Parasites (Apicomplexa: Eimeriidae) from Insectivores: New Species from Shrew Moles (Talpidae) in the United States [en ligne]. *J Protozool* 32(4), pp.577–80.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1985.tb03080.x> [consulté le 18/08/2021]
- DUSZYNSKI D.W. (2011). *Eimeria* [en ligne]. In: Encyclopedia of life sciences (ELS). Chichester : John Wiley & Sons, pp. 1-9.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001962.pub2> [consulté le 09/11/2020]
- DUSZYNSKI D.W., WILBER P. (1997). A guideline for the preparation of species descriptions in the Eimeriidae [en ligne]. *J Parasitol* 83(2), pp.333-336.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3284470> [consulté le 22/07/2019]

DUSZYNSKI D.W., PATRICK M.J., COUCH L., UPTON S.J. (1992). Eimerians in Harvest Mice, *Reithrodontomys* spp., from Mexico, California and New Mexico, and Phenotypic Plasticity in Oocysts of *Eimeria arizonensis* [en ligne]. *J Protozool* 39(5), pp.644–648.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1992.tb04866.x> [consulté le 19/08/2020]

EUZÉBY, J. Infections déterminées par les Eimeriorina: Coccidioses *Sensu lato*, In: (1987) *Protozoologie Médicale Comparée Les Protozooses Des Animaux et Leurs Relations Avec Les Protozooses de l'Homme Vol II : Myxozoa - Microspora - Ascetospora Apicomplexa 1: Coccidioses (sensu lato)*, Collection Fondation Marcel Merieux. pp. 110-193.

FATOBA A.J., ADELEKE M.A. (2018). Diagnosis and control of chicken coccidiosis: a recent update [en ligne]. *J Parasit Dis* 42(4), pp.483–493.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s12639-018-1048-1> [consulté le 05/08/2021]

FAYER R., REID W.M. Control of Coccidiosis, In: LONG P.L. (Ed.) (1992) *The Biology of the Coccidia*. Baltimore : University Park Press, pp. 453–487.

FERNANDEZ I., BENITO J., PARDOS F. (1988). Ultrastructure of the oocyst wall formation in *Eimeria beauchampi* (Leger and Duboscq, 1917), a coccidian parasite of *Glossobalanus minutus* (Kow.) (Enteropneusta, Hemichordata) [en ligne]. *Ann Parasitol Hum Comp* 63(4), pp.253–262.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1051/parasite/1988634253> [consulté le 09/09/2020]

FERRANDIZ-ROVIRA M. (2015). *The role of the major histocompatibility complex in the wild: the case of the alpine marmot (Marmota marmota)*. Thèse de doctorat d'Ecologie évolutive. Lyon : Université Claude Bernard Lyon1, 284p.

FERRARI C., PASQUARETTA C., VON HARDENBERG A., BASSANO B. (2012). Intraspecific killing and cannibalism in adult Alpine marmot *Marmota marmota* [en ligne]. *Ethol Ecol Evol* 24, pp.388-394.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1080/03949370.2012.683454> [consulté le 15/07/2021]

FISH F. (1930). Coccidia of Rodents: *Eimeria monacis*, n. sp. from the Woodchuck. *J Parasitol* 17(2), pp.97–100.

FLEMING W.J., GEORGI J.R., CASLICK J.W. (1979). Parasites of the woodchuck (*Marmota monax*) in central New York state. *Proc Helminthol Soc Wash* 46(1), pp.115-127.

FUEHRER H.-P., SOUKUP I., SHAHI-BAROGH B., GLAWISCHNIG W. (2021). Absence of blood parasites and other vector-borne pathogens in Alpine marmots (*Marmota marmota*) in Western Austria [en ligne]. *Parasitol Res* 120, pp.1125–1129.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s00436-020-07006-6> [consulté le 15/08/2021]

FULLER C.A. (1996). Population Dynamics of Two Species of *Eimeria* (Apicomplexa: Eimeriidae) in Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*): Biotic and Abiotic Factors [en ligne]. *J Parasitol* 82(2), pp.220–225.

Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3284150> [consulté le 08/06/2021]

GALLI-VALERIO B. (1923). Parasitologische Untersuchungen und Beiträge zur parasitologischen Technik. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene. I. Abteilung Originale* 91, pp.120–125.

GALLI-VALERIO B. (1931). Notes de parasitologie. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene. I. Abteilung Originale* 120, pp.90–106.

- GALLO, M.G. et al. (2005). Seasonal 4-year investigation into the role of the alpine marmot (*Marmota marmota*) as a carrier of zoophilic dermatophytes [en ligne]. *Med Mycol* 43(4), pp.373–379.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1080/13693780400008282> [consulté le 16/08/2021]
- GARDNER S.L., DUSZYNSKI D.W. (1990). Polymorphism of Eimerian oocysts can be a problem in naturally infected hosts: An example from subterranean Rodents in Bolivia [en ligne]. *J Parasitol* 76(6), pp.805–811.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3282798> [consulté le 16/08/2021]
- GARIN I., ALDEZABAL A., HERRERO J., GARCÍA-SERRANO A., REMÓN J. (2008). Diet selection of the alpine marmot (*Marmota M. marmota* L.) in the pyrenees [en ligne]. *Rev Ecol* 63, pp.383–390.
Disponible sur : <http://hdl.handle.net/2042/55764> [consulté le 15/08/2021]
- GOLEMANSKY V., KOSHEV Y. (2007). Coccidian parasites (Eucoccidia: Eimeriidae) of European ground squirrel (*Spermophilus citellus* L., 1766) (Rodentia: Sciuridae) from Bulgaria [en ligne]. *Acta Zool Bulg* 59(1), pp.81–85.
Disponible sur : https://www.academia.edu/47588378/Coccidian_parasites_Eucoccidia_Eimeriidae_of_European_ground_squirrel_Spermophilus_citellus_L_1766_Rodentia_Sciuridae_from_Bulgaria [consulté le 08/08/2020]
- GORTÁZAR C., HERRERO J., GARCÍA-SERRANO A., LUCIENTES J., LUCO D. Preliminary data on the parasitic fauna of the digestive system of *Marmota marmota* in the Western Pyrenees. In: LE BERRE M., RAMOUSSE R., LE GUELTE L. (eds.) (1996) 2nd International Conference on Marmots: Biodiversity in Marmots, Aussois, October 2-6 1994, International Marmot Network, Lyon, 276p.
- HABERKORN A. (1970). On the susceptibility of non specific hosts to schizogonic-stages of different *Eimeria* species [en ligne]. *Z Parasitenkd* 35(2), pp.156–161.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/BF00259992> [consulté le 12/11/2020]
- HACKLÄNDER K., MÖSTL E., ARNOLD W. (2003). Reproductive suppression in female Alpine marmots, *Marmota marmota* [en ligne]. *Anim Behav* 65(6), pp.1133–1140.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2159> [consulté le 06/08/2021]
- HAMID P.H. et al. (2015). *Eimeria bovis* infection modulates endothelial host cell cholesterol metabolism for successful replication [en ligne]. *Vet Res* 46(1) article 100, pp.1-17.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1186/s13567-015-0230-z> [consulté le 15/07/2021]
- HAMMOND D.M., CHOBOTAR B., ERNST J.V. (1968). Cytological Observations on Sporozoites of *Eimeria bovis* and *E. auburnensis*, and an *Eimeria* Species from the Ord Kangaroo Rat [en ligne]. *J Parasitol* 54(3), pp.550–558.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3277082> [consulté le 17/06/2020]
- HENRY D.P. (1932). Observations of coccidia of small mammals in California, with descriptions of seven new species. *Univ Calif Publ Zool*, 37(11), pp. 279–290.
- HERMANS P.G., MORGAN K.L. (2007). Prevalence and associated risk factors of necrotic enteritis on broiler farms in the United Kingdom; a cross-sectional survey [en ligne]. *Avian Pathol* 36(1), pp.43–51.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1080/03079450601109991> [consulté le 19/01/2021]

- HILL T.P., DUSZYNSKI D.W. (1986). Coccidia (Apicomplexa: Eimeriidae) from Sciurid Rodents (*Eutamias*, *Sciurus*, *Tamiasciurus* spp.) from the Western United States and Northern Mexico with Descriptions of Two New Species [en ligne]. *J Parasitol* 33(2), pp.282–288.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1986.tb05607.x> [consulté le 12/06/2020]
- HILTON D., MAHRT J. (1971). *Eimeria spermophili* n. sp. and other *Eimeria* spp. (Sporozoa, Eimeriidae) from three species of Alberta *Spermophilus* (Rodentia, Sciuridae)[en ligne]. *Can J Zool* 49, pp.699–701.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1139/z71-109> [consulté le 12/06/2020]
- HNIDA J.A. (2016). New host and distribution records of *Eimeria callospermophili* [en ligne]. *Comp Parasitol* 83(1), pp.122–123.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1654/1525-2647-83.1.122> [consulté le 15/06/2020]
- HNIDA J.A., DUSZYNSKI D.W. (1999). Cross-Transmission Studies with *Eimeria arizonensis*, *E. arizonensis*-like oocysts and *Eimeria langebarteli*: Host specificity at the genus and species level within the Muridae [en ligne]. *J Parasitol* 85(5), pp.873–877.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3285824> [consulté le 09/09/2020]
- HUME D., BEIGLBÖCK C., RUF T., FREY-ROOS F., BRUNS U., ARNOLD W. (2002). Seasonal changes in morphology and function of the gastrointestinal tract of free-living alpine marmots (*Marmota marmota*) [en ligne]. *J Comp Physiol B* 172(3), pp.197–207.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s00360-001-0240-1> [consulté le 14/08/2021]
- HUMPHRIES M.M., THOMAS D.W., KRAMER D.L. (2003). The role of energy availability in Mammalian hibernation: a cost-benefit approach [en ligne]. *Physiol Biochem Zool* 76(2), pp.165–179.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1086/367950> [consulté le 25/11/2020]
- IKEDA M. (1955). Factors necessary for *E. tenella* infection of the chicken: II. Influence of the pancreatic juice on infection [en ligne]. *Nihon Juigaku Zasshi* 17(6), pp.225–230.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1292/jvms1939.17.225> [consulté le 29/08/2020]
- JARQUIN-DIAZ V.H. et al. (2020). Generalist *Eimeria* species in rodents [en ligne]. *Ecol Evol* 10, pp.1378–1389.
Disponible sur : <http://dx.doi.org/10.18452/21282> [consulté le 09/11/2020]
- JENKINS M.C. (1998). Progress on developing a recombinant coccidiosis vaccine [en ligne]. *Int J Parasitol* 28(7), pp.1111–1119.
Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(98\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(98)00041-1) [consulté le 13/07/2021]
- JIRKŮ M., MODRY D., SLAPETA J., KOUDELA B., LUKES J. (2003). The Phylogeny of *Goussia* and *Choleoeimeria* (Apicomplexa; Eimeriorina) and the Evolution of Excystation Structures in Coccidia [en ligne]. *Protist* 153, pp.379–390.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1078/14344610260450118> [consulté le 21/06/2020]
- JOHNSON J., REID W.M. (1970). Anticoccidial drugs: lesion scoring techniques in battery and floor-pen experiments with chickens [en ligne]. *Exp Parasitol* 28(1), pp.30–36.
Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(70\)90063-9](https://doi.org/10.1016/0014-4894(70)90063-9) [consulté le 04/08/2021]
- JOYNER L.P. Host and site specificity. In: LONG P.L. (ed.) (1992) *The Biology of the Coccidia*. Baltimore : University Park Press, pp. 35–62.

- JOYNER L.P., LONG P.L. (1974). The specific characters of the *Eimeria*, with special reference to the coccidia of the fowl [en ligne]. *Avian Pathol* 3(3), pp.145–157.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1080/03079457409353827> [consulté le 16/10/2020]
- KARTCHNER J.A., BECKER E.R. (1930). Observations on *Eimeria citelli*, a new species of coccidium from the striped ground-squirrel [en ligne]. *J Parasitol* 17(2), pp.90–94.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3271439> [consulté le 16/12/2020]
- KEFU Z. et al. (2006). *Eimeria tenella*: Further studies on the development of the oocyst [en ligne]. *Exp Parasitol* 113(3), pp.174–178.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.exppara.2006.01.001> [consulté le 09/09/2020]
- KHEYSIN Y.M. (1972). *Life Cycles of Coccidia of Domestic Animals*. Baltimore : University Park Press, 264p.
- KIM W.H., CHAUDHARI A.A., LILLEHOJ H.S. (2019). Involvement of T Cell Immunity in Avian Coccidiosis [en ligne]. *Front Immunol*, 10, article 2732, pp.1-8.
Disponible sur : <https://doi.org/10.3389/fimmu.2019.02732> [consulté le 26/08/2021]
- KOGUT M.H., EIRMANN L. (1991). The effect of cyclosporin a on the development of *Eimeria* in non-specific hosts [en ligne]. *Int J Parasitol* 21(8), pp.979–983.
Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(91\)90177-9](https://doi.org/10.1016/0020-7519(91)90177-9) [consulté le 21/01/2021]
- KOUDELA B., VÍTOVEC J. (1992). Biology and pathogenicity of *Eimeria spinosa* Henry, 1931 in experimentally infected pigs [en ligne]. *Int J Parasitol* 22(5), pp.651–656.
Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(92\)90014-C](https://doi.org/10.1016/0020-7519(92)90014-C) [consulté le 14/09/2020]
- KOWALIK S., ZAHNER H. (1999). *Eimeria separata*: method for the excystation of sporozoites [en ligne]. *Parasitol Res* 85(6), pp.496–499.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s004360050584> [consulté le 18/06/2020]
- KURTH M., ENTZEROTH R. (2008). Improved excystation protocol for *Eimeria nieschulzi* (Apikomplexa, Coccidia) [en ligne]. *Parasitol Res* 102(4), pp.819–822.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s00436-007-0868-1> [consulté le 17/01/2021]
- KVICEROVA J., HYPVA V., 2013. Host-Parasite Incongruences in Rodent *Eimeria* Suggest Significant Role of Adaptation Rather than Cophylogeny in Maintenance of Host Specificity. *PLoS One* 8(7), pp.1-11.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063601> [consulté le 11/09/2020]
- LEVINE N.D., IVENS V. (1965). *The coccidian parasites (Protozoa, Sporozoa) of rodents*. Urbana : University of Illinois Press, 365p.
- LEVINE N.D., IVENS V. (1988). Cross-transmission of *Eimeria* spp. (Protozoa, Apicomplexa) of rodents -a review [en ligne]. *J Protozool* 35(3), pp.434–437.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1988.tb04124.x> [consulté le 09/09/2020]
- LEVINE N.D., IVENS V., KRUIDENIER F.J. (1957a). New species of *Eimeria* (Protozoa: Eimeriidae) from Mexican rodents. *Trans Ill State Acad Sci* 50, pp.291–298.
- LEVINE N.D., IVENS V., KRUIDENIER F.J. (1957b). New Species of *Eimeria* from Arizona Rodents [en ligne]. *J Protozool* 4, pp.80–88.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1957.tb02491.x> [consulté le 11/06/2020]

- LILLEHOJ H.S., TROUT J.M. (1996). Avian gut-associated lymphoid tissues and intestinal immune responses to *Eimeria* parasites [en ligne]. *Clin Microbiol Rev* 9(3), pp.349–360.
Disponible sur : <https://europepmc.org/article/PMC/PMC172898> [consulté le 19/01/2021]
- LILLEHOJ H., KIM C., KEELER C., ZHANG S. (2007). Immunogenomic Approaches to Study Host Immunity to Enteric Pathogens [en ligne]. *Poult Sci* 86, pp.1491–500.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1093/ps/86.7.1491> [consulté le 19/01/2021]
- LINKS M., DUMONCEAUX T., HEMMINGSEN S., HILL J. (2012). The Chaperonin-60 Universal Target Is a Barcode for Bacteria That Enables De Novo Assembly of Metagenomic Sequence Data [en ligne]. *PLoS One* 7(11) article e49755, pp.1-10.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049755> [consulté le 15/08/2020]
- LONG, P.L., JOYNER, L.P. (1984). Problems in the identification of species of *Eimeria* [en ligne]. *J Protozool* 31(4), pp.535–541.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1984.tb05498.x> [consulté le 19/01/2021]
- LOPEZ B.C., PINO J., LOPEZ A. (2010). Explaining the successful introduction of the alpine marmot in the Pyrenees [en ligne]. *Biol Invasions* 12, pp.3205–3217.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9712-0> [consulté le 25/11/2020]
- MÁCOVÁ A., HOBLÍKOVÁ A., HYPŠA V., STANKO M., MARTINŮ J., KVIČEROVÁ J. (2018). Mysteries of host switching: Diversification and host specificity in rodent-coccidia associations [en ligne]. *Mol Phylogenet Evol* 127, pp.179–189.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.05.009> [consulté le 09/11/2020]
- MAI K. et al. (2009). Oocyst wall formation and composition in coccidian parasites [en ligne]. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 104(2), pp.281–289.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1590/S0074-02762009000200022> [consulté le 19/06/2020]
- MANN C.S., MACCHI E., JANEAU G. (1993). Alpine marmot (*Marmota marmota*, L.) [en ligne]. *Ibex, Journal of Mountain Ecology*, (1), pp.17–30.
Disponible sur : <http://www.mountainecology.org/index.php/me/article/viewFile/39/32> [consulté le 27/07/2019]
- MARGOLIS L., ESCH G.W., HOLMES J.C., KURIS A.M., SCHAD G.A. (1982). The Use of Ecological Terms in Parasitology (Report of an *Ad Hoc* Committee of the American Society of Parasitologists) [en ligne]. *J Parasitol* 68(1), pp.131–133.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3281335> [consulté le 18/08/2021]
- MARQUARDT W.C. Host and site specificity in the Coccidia. In: HAMMOND, D.M., LONG, P.L. (eds.) (1973), *The Coccidia: Eimeria, Isospora, Toxoplasma, and related genera*. Baltimore : University Park Press, pp. 23–43.
- MASSEMIN S., GIBault C., RAMOUSSE R., BUTET A. (1996). Premières données sur le régime alimentaire de la marmotte alpine (*Marmota marmota*) en France [en ligne]. *Mammalia* 60(3), pp.351-361.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1515/mamm-1996-0302> [consulté le 18/08/2021]

- MAYBERRY L.F., MARQUARDT W.C., NASH D.J., PLANT B. (1982). Genetic Dependent Transmission of *Eimeria separata* from *Rattus* to Three Strains of *Mus musculus*, an Abnormal Host [en ligne]. *J Parasitol* 68(6), pp.1124–1126.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3281102> [consulté le 28/12/2020]
- MCALLISTER C.T., UPTON S.J., EARLE B.D. (1991). *Eimeria callispermophili* and *E. morainensis* (Apicomplexa: Eimeriidae) from the Mexican Ground Squirrel, *Spermophilus mexicanus* (Rodentia: Sciuridae), in South Central Texas, U.S.A. [en ligne]. *Trans Am Microsc Soc* 110(1), pp.71–74.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3226742> [consulté le 16/06/2020]
- MCQUISTION, T., WRIGHT, J. (1984). The prevalence and seasonal distribution of coccidial parasites of woodchucks (*Marmota monax*) [en ligne]. *J Parasitol* 70(6), pp.994–996.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3281661> [consulté le 04/12/2020]
- MEGIA-PALMA R. et al. (2015). Phylogeny of the reptilian *Eimeria*: are *Choleoeimeria* and *Acroeimeria* valid generic names? *Zool Scr* 44(6), pp.684–692.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/zsc.12126> [consulté le 11/09/2020]
- MESFIN G.M., BELLAMY J.E.C. (1979). Effects of Acquired Resistance on Infection with *Eimeria falciformis* var. *pragensis* in Mice [en ligne]. *Infect Immun* 23(1), pp.108–114.
Disponible sur : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC550696/> [consulté le 13/07/2021]
- MOHAMMED O., ALAGAILI A., OMER S. (2012). Redescription of *Eimeria dorcadis* Mantovani, 1966 (Apicomplexa: Eimeriidae) from the dorcas gazelle (*Gazella dorcas*) in Saudi Arabia [en ligne]. *Folia Parasitol* 59(1), pp.27–31.
Disponible sur : <https://doi.org/10.14411/fp.2012.005> [consulté le 12/11/2020]
- MOTRIUK-SMITH D., SEVILLE R.S., QUEALY L., OLIVER C.E. (2011). Comparison of the ITS1 and ITS2 rDNA in *Eimeria callospermophili* (Apicomplexa: Eimeriidae) from Sciurid Rodents [en ligne]. *J Parasitol* 97(2), pp.305–310.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1645/GE-2535.1> [consulté le 20/08/2021]
- NOURI K., BLUMSTEIN D.T. (2019). Parasites Are Associated With Noisy Alarm Calls [en ligne]. *Front Ecol Evol* (7) article 28, pp.1-6.
Disponible sur : <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00028> [consulté le 19/08/2020]
- NOWELL F., HIGGS S. (1989). *Eimeria* species infecting wood mice (genus *Apodemus*) and the transfer of two species to *Mus musculus* [en ligne]. *Parasitology* 98(3), pp.329–336.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1017/s0031182000061394> [consulté le 12/11/2020]
- OAKES, R.D. et al. (2013). The rhoptry proteome of *Eimeria tenella* sporozoites [en ligne]. *Int J Parasitol*, 43(2), pp.181–188.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2012.10.024> [consulté le 10/09/2020]
- OPPELT C., STARKLOFF A., RAUSCH P., HOLST D.V., RÖDEL H.G. (2010). Major histocompatibility complex variation and age-specific endoparasite load in subadult European rabbits [en ligne]. *Mol Ecol* 19(19), pp.4155–4167.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04766.x> [consulté le 17/08/2021]
- ORTEGA A. (2011). *Bilan du Parasitisme helminthique de la marmotte alpine (Marmota marmota) en fin de saison d'activité en Savoie de 1996 à 2009*. Thèse de doctorat vétérinaire. Lyon : Université Claude-Bernard, 162p.

- ORTMANN S., HELDMAIER G. (2000). Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*) [en ligne]. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 278(3), pp.698–704.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.3.R698> [consulté le 06/08/2021]
- PARKER B.B., DUSZYNSKI D.W. (1986). Polymorphism of Eimerian Oocysts: A Dilemma Posed by Working with Some Naturally Infected Hosts [en ligne]. *J Parasitol* 72(4), pp.602–604.
Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3281518> [consulté le 21/06/2020]
- PATTON W.H. (1965). *Eimeria tenella*: cultivation of the asexual stages in cultured animal cells [en ligne]. *Science* 150(3697), pp.767–769.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1126/science.150.3697.767> [consulté le 26/11/2020]
- PERRIN C., ALLAINE D., LE BERRE M. (1993). Socio-spatial Organization and Activity Distribution of the Alpine Marmot *Marmota marmota*: Preliminary Results [en ligne]. *Ethology* 93(1), pp.21–30.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00975.x> [consulté le 26/11/2020]
- POJMAŃSKA T., NIEWIADOMSKA K. (2012). New trends in research on parasite host specificity: a survey of current parasitological literature [en ligne]. *Ann Parasitol* 58(2), pp.57–61.
Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25165756/> [consulté le 28/08/2021]
- PRELEUTHNER M., CALDEROLA S., LANFRANCHI P., PROSL H. (1999). Parasiten des Alpenmurmeltieres (*Marmota marmota*): Systematik, Entwicklung, Verbreitung [en ligne]. *Stapfia* (146), pp.77–92.
Disponible sur : https://www.researchgate.net/publication/228719027_Parasiten_des_Alpenmurmeltieres_Marmota_marmota_Systematik_Entwicklung_Verbreitung [consulté le 22/07/2019]
- RAMOUSSE R., LE BERRE M., GIBOULET O. (1999). La Marmotte alpine. *Courrier de l'environnement de l'INRA* (36), pp.39–52.
- REZOUKI C. (2018). *The influence of lifestyle on demographic responses to climate change : the Alpine marmot as a case study*. Thèse de doctorat de Biologie évolutive. Lyon : Université Claude Bernard, 287p.
- REZOUKI C. et al. (2016). Socially mediated effects of climate change decrease survival of hibernating Alpine marmots [en ligne]. *J Anim Ecol* 85(3), pp.761–773.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12507> [consulté le 20/11/2020]
- RICHTER S., WERNSDORF P., GLAWISCHNIG W., BAGÓ Z. (2007). The Ultrastructure of Bradyzoites and Tissue Cysts of an apicomplexan parasite found in a woodchuck (*Marmota marmota* Lin.) – a case study [en ligne]. *Microsc Microana* 13(S03), pp.236–237.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1017/S1431927607081184> [consulté le 15/01/2021]
- RIDE W.D.L., SABROSKY C.W., BERNARDI G., MELVILLE R.V. (1985). *International Code of Zoological Nomenclature* [en ligne]. 3rd edition. Berkeley : University of California Press, 338p.
Disponible sur : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.50611> [consulté le 21/04/2020]
- ROBERTS W.L., HAMMOND D.M. (1970). Ultrastructural and cytologic studies of the sporozoites of four *Eimeria* species [en ligne]. *J Protozool* 17(1), pp.76–86.
Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1970.tb05161.x> [consulté le 09/09/2020]

ROUDABUSH R.L. (1936). *The endogenous phases of the life cycles of Eimeria nieschulzi, Eimeria separata, and Eimeria miyairii coccidian parasites of the rat*. Thèse de doctorat en Zoologie. Iowa State University. 65p.

RYLEY J.F. Cytochemistry, physiology, and biochemistry. In: HAMMOND, D.M., LONG, P.L. (eds.) (1973), *The Coccidia: Eimeria, Isospora, Toxoplasma, and related genera*. Baltimore : University Park Press, pp. 145–181.

SABATIER B. (1989). *Les parasites de la marmotte alpine : étude dans les Alpes françaises et synthèse bibliographique*. Thèse de doctorat vétérinaire. Lyon : Université Claude Bernard, 171p.

SCHOLTYSECK, E. Ultrastructure. In: HAMMOND, D.M., LONG, P.L. (eds.) (1973), *The Coccidia: Eimeria, Isospora, Toxoplasma, and related genera*. Baltimore : University Park Press, pp. 81–144.

SCHOLTYSECK E., HAMMOND D.M. (1970). Electron microscope studies of macrogametes and fertilization in *Eimeria bovis* [en ligne]. *Z Parasitenkd* 34(4), pp.310–318.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/BF00260299> [consulté le 09/09/2020]

SEEMANN E., KURTH T., ENTZEROTH R. (2012). Insight into the ultrastructural organisation of sporulated oocysts of *Eimeria nieschulzi* (Coccidia, Apicomplexa) [en ligne]. *Parasitol Res* 111(5), pp.2143–2147.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s00436-012-3066-8> [consulté le 09/09/2020]

SEVILLE R.S. (1997). *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) from Black- and White-Tailed Prairie Dogs (*Cynomys ludovicianus* and *Cynomys leucurus*) in Central and Southeast Wyoming [en ligne]. *J Parasitol* 83(1), pp.166–168.

Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3284341> [consulté le 15/06/2020]

SEVILLE R.S., WILLIAMS E.S. (1989). Endoparasites of the White-tailed Prairie Dog, *Cynomys leucurus*, at Meeteetse, Park County, Wyoming. *Proc Helminthol Soc Wash* 56(2), pp.204–206.

SEVILLE R.S., STANTON N.L. (1993a). Eimerian Guilds (Apicomplexa: Eimeriidae) in Richardson's (*Spermophilus richardsonii*) and Wyoming (*Spermophilus elegans*) Ground Squirrels [en ligne]. *J Parasitol* 79(6), pp.973–975.

Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3283744> [consulté le 12/06/2020]

SEVILLE R.S., STANTON N.L. (1993b). Synonymy of *Eimeria larimerensis* with *Eimeria lateralis* [en ligne]. *J Parasitol* 79(9), pp.970–972.

Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3283743> [consulté le 12/06/2020]

SEVILLE R.S., PATRICK M.J. (2001). *Eimeria* Spp. (apicomplexa: Eimeriidae) from the Eastern Chipmunk (*Tamias striatus*) in Pennsylvania with a Description of One New Species [en ligne]. *J Parasitol* 87(1), pp.165–168.

Disponible sur : [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2001\)087\[0165:ESAFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2001)087[0165:ESAFT]2.0.CO;2) [consulté le 10/09/2020]

SEVILLE R.S., THOMAS D.M., PICKERING R., STANTON N.L. (1992). Species of *Eimeria* from the thirteen-lined ground squirrel, *Spermophilus tridecemlineatus*, from Wyoming [en ligne]. *Great Basin Nat* 52(4), pp.309–312.

Disponible sur : <https://www.jstor.org/stable/41712736> [consulté le 16/06/2020]

- SEVILLE R.S., OLIVER C.E., LYNCH A.J., BRYANT M.C., DUSZYNSKI D.W. (2005). *Eimeria* species (apicomplexa: Eimeriidae) from Arctic ground squirrels (*Spermophilus parryii*) and red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) in Alaska and in Siberia, Russia [en ligne]. *J Parasitol* 91(4), pp.857–862. Disponible sur : <https://doi.org/10.1645/GE-466R.1> [consulté le 17/06/2020]
- SHEATHER A.L. (1923). The detection of intestinal protozoa and mange parasites by a floatation technique [en ligne]. *J Comp Pathol Ther* (36), pp.266–275. Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/S0368-1742\(23\)80052-2](https://doi.org/10.1016/S0368-1742(23)80052-2) [consulté le 17/09/2020]
- SHIRLEY M.W., SMITH A.L., TOMLEY F.M. (2005). The Biology of Avian *Eimeria* with an Emphasis on their Control by Vaccination [en ligne]. In: BAKER J.R., MULLER R., ROLLINSON D. (eds.) *Advances in Parasitology* (60) Academic Press, pp. 285–330. Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(05\)60005-X](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(05)60005-X) [consulté le 10/09/2020]
- SHULTS L.M., SEVILLE R.S., STANTON N.L., MENKENS G.E. (1990). *Eimeria* sp. (apicomplexa: Eimeriidae) from Wyoming Ground Squirrels (*Spermophilus elegans*) and White-Tailed Prairie Dogs (*Cynomys leucurus*) in Wyoming [en ligne]. *Great Basin Nat* 50(4), pp.327–331. Disponible sur : <http://www.jstor.org/stable/41712612> [consulté le 16/06/2020]
- SIBERT G.J., SPEER C.A. (1980). Fine Structure of Zygotes and Oocysts of *Eimeria nieschulzi* [en ligne]. *J Protozool* 27(4), pp.374–379. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1980.tb05380.x> [consulté le 09/09/2020]
- SINITSA M.V. (2018). Phylogenetic position of *Sinotamias* and the early evolution of Marmotini (Rodentia, Sciuridae, Xerinae) [en ligne]. *J Vertebr Paleontol* 38(1), e1419251, pp.1-24. Disponible sur <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1419251> [consulté le 27/01/2021]
- STANTON N.L., SHULTS L.M., PARKER M., SEVILLE R.S. (1992). Coccidian Assemblages in the Wyoming Ground Squirrel, *Spermophilus elegans elegans* [en ligne]. *J Parasitol* 78(2), pp.323–328. Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3283482> [consulté le 16/06/2020]
- STEBBINS J.C., KENAGY G.J., ZAWADZKI C., ROBLES R., LYAPUNOVA E.A., HOFFMANN R.S. (2011). Molecular data resolve placement of the Olympic marmot and estimate dates of trans-Beringian interchange [en ligne]. *J Mammal* 92(5), pp.1028–1037. Disponible sur : <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-272.1> [consulté le 11/09/2020]
- SVANBAEV, S.K. (1960). Material on fauna of coccidians from the yellow suslik. *Trudy Instituta Zoologii, Akademii Nauk Kazakhskoi SSR* 12, pp.91–93.
- SVANBAEV, S.K. (1962). Coccidia of wild animals in southern Kazakastan. *Trudy Instituta Zoologii, Akademii Nauk Kazakhskoi SSR* 16, pp.23–29.
- THOMAS D.M., STANTON N. (1994). Eimerian Species (Apicomplexa: Eimeriina) in Gunnison's Prairie Dogs (*Cynomys gunnisoni zuniensis*) and Rock Squirrels (*Spermophilus variegatus grammurus*) from Southeastern Utah. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 61(1), pp. 17-21
- TODD K.S., HAMMOND D.M. (1968a). Life Cycle and Host Specificity of *Eimeria callospermophili* Henry, 1932 From the Uinta Ground Squirrel *Spermophilus armatus* [en ligne]. *J Protozool* 15(1), pp.1–8. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1968.tb02083.x> [consulté le 16/06/2020]
- TODD K.S., HAMMOND D.M. (1968b). Life Cycle and Host Specificity of *Eimeria larimerensis* Vetterling, 1964, from the Uinta Ground Squirrel *Spermophilus armatus* [en ligne]. *J Protozool* 15(2), pp.268–275. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1968.tb02121.x> [consulté le 17/06/2020]

TORBETT B.E., MARQUARDT W.C., CAREY A.C. (1982). A New Species of *Eimeria* from the Golden-Mantled Ground Squirrel, *Spermophilus lateralis*, in Northern Colorado [en ligne]. *J Protozool* 29(2), pp.157–159.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1982.tb04006.x> [consulté le 16/06/2020]

UPTON S.J., MCALLISTER C.T., BRILLHART D.B., DUSZYNSKI D.W., WASH C.D. (1992). Cross-Transmission Studies with *Eimeria arizonensis*-like Oocysts (Apicomplexa) in New World Rodents of the Genera *Baiomys*, *Neotoma*, *Onychomys*, *Peromyscus*, and *Reithrodontomys* (Muridae) [en ligne]. *J Parasitol* 78(3), pp.406–413.

Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3283636> [consulté le 28/12/2020]

VACLAV R., BLAZEKOVA J. (2014). The effect of anthelmintic treatment on coccidia oocyst shedding in a wild mammal host with intermittent cestode infection [en ligne]. *ScientificWorldJournal* (2014), article 302903, pp.1-6.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1155/2014/302903> [consulté le 17/06/2020]

VELUVOLU P., LEVINE N. (1984). *Eimeria beldingii* n. sp. and other Coccidia (Apicomplexa) of the ground squirrel *Spermophilus beldingi* [en ligne]. *J Protozool* 31(2), pp.357–358.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1984.tb02976.x> [consulté le 12/06/2020]

VENKATESWARA RAO, P., RAMAN M., GOMATHINAYAGAM S. (2015). Sporulation dynamics of poultry *Eimeria* oocysts in Chennai. *J Parasit Dis* 39(4), pp.689–692.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s12639-013-0403-5> [consulté le 10/09/2020]

VETTERLING J.M. (1964). Coccidia (*Eimeria*) from the Prairie Dog, *Cynomys ludovicianus ludovicianus*, in Northern Colorado. *J Protozool* 11(1), pp.89–91.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1964.tb01724.x> [consulté le 12/06/2020]

VRBA V., PAKANDL M. (2015). Host specificity of turkey and chicken *Eimeria*: Controlled cross-transmission studies and a phylogenetic view [en ligne]. *Veterinary Parasitology* 208(3), pp.118–124.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.01.017> [consulté le 11/09/2020]

WALLACH M. (2010). Role of antibody in immunity and control of chicken coccidiosis [en ligne]. *Trends Parasitol* 26(8), pp.382–387.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.04.004> [consulté le 19/01/2021]

WANG, X. et al. (2009). Animal rabies in Massachusetts, 1985–2006 [en ligne]. *J Wildl Dis* 45(2), pp.375–387. Disponible sur : <https://doi.org/10.7589/0090-3558-45.2.375> [consulté le 15/08/2021]

WIEDMER S., STANGE J., KURTH T., BLEISS W., ENTZEROTH R., KURTH M. (2011). New Insights into the Excystation Process and Oocyst Morphology of Rodent *Eimeria* Species [en ligne]. *Protist* 162(4), pp.668–678.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.03.001> [consulté le 17/01/2021]

WILBER P., HANELT B., VAN HORNE B., DUSZYNSKI D. (1994). Two New Species and Temporal Changes in the Prevalence of Eimerians in a Free-Living Population of Townsend's Ground Squirrels (*Spermophilus townsendii*) in Idaho [en ligne]. *J Parasitol* 80, pp.251–259.

Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/3283755> [consulté le 12/06/2020]

WILBER P.G., DUSZYNSKI D.W., UPTON S.J., SEVILLE R.S., CORLISS J.O. (1998). A revision of the taxonomy and nomenclature of the *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) from rodents in the Tribe Marmotini (Sciuridae) [en ligne]. *Syst Parasitol* 39(2), pp.113–135.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1023/A:1005914010087> [consulté le 22/07/2019]

WINER J.N., ARZI B., LEALE D.M., KASS P.H., VERSTRAETE F.J.M. (2017). Dental Pathology of the Hoary Marmot (*Marmota caligata*), Groundhog (*Marmota monax*) and Alaska Marmot (*Marmota broweri*) [en ligne]. *J Comp Pathol* 156(1), pp.42–52.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.jcpa.2016.10.005> [consulté le 17/08/2021]

WITCOMBE D.M., SMITH N.C. (2014). Strategies for anti-coccidial prophylaxis [en ligne]. *Parasitology* 141(11), pp.1379–1389.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1017/S0031182014000195> [consulté le 10/09/2020]

YUN C.H., LILLEHOJ H.S., LILLEHOJ E.P. (2000). Intestinal immune responses to coccidiosis [en ligne]. *Dev Comp Immunol* 24(2), pp.303–324.

Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/S0145-305X\(99\)00080-4](https://doi.org/10.1016/S0145-305X(99)00080-4) [consulté le 10/06/2021]

ZANET S., MIGLIO G., FERRARI C., BASSANO B., FERROGLIO E., VON HARDENBERG A. (2017). Higher risk of gastrointestinal parasite infection at lower elevation suggests possible constraints in the distributional niche of Alpine marmots. *PLoS ONE* 12(8), article e0182477, pp.1-13.

Disponible sur : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182477> [consulté le 16/08/2021]

ZHAO X., DUSZYNSKI D.W. (2001). Phylogenetic relationships among rodent *Eimeria* species determined by plastid ORF470 and nuclear 18S rDNA sequences [en ligne]. *Int J Parasitol* 31(7), pp.715–719.

Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/s0020-7519\(01\)00136-9](https://doi.org/10.1016/s0020-7519(01)00136-9) [consulté le 17/06/2020]

Annexe I : Procédure de sporulation des oocystes

Matériel : deux verres à pied, tamis de 1 mm de porosité, compresses, centrifugeuse, tubes de Falcon, pipettes pasteur

- Diluer 5 à 10 g de matières fécales dans de l'eau (environ 50 ml)
- Filtrer la solution dans un tamis de 1 mm avec une compresse
- Centrifuger pendant 10 min à 2 000 rpm
- Garder uniquement le culot et ajouter 40 ml de solution de saccharose (500g pour 320 ml d'eau)
- Homogénéiser la solution
- Centrifuger pendant 10 min à 1 700 rpm
- Récupérer le surnageant aqueux à l'aide d'une pipette pasteur
- Rincer le surnageant avec 40 ml d'eau
- Centrifuger pendant 10 minutes à 2 000 rpm
- Eliminer le surnageant aqueux pour ne garder que le culot
- Ajouter une solution de dichromate de potassium à 2 % de telle sorte à avoir 2/3 de liquide et 1/3 d'air dans un tube Falcon, avec un ratio de 1 volume fèces pour 5 volumes $K_2Cr_2O_7$
- Placer les tubes à température ambiante
- Agiter et aérer la solution tous les jours et suivre l'évolution de la sporulation en prélevant une petite quantité de solution et en l'observant entre lame et lamelle

Annexe II : Procédure d'observation des oocystes

Matériel : micropipette, lame, lamelle, film de rétroprojecteur, vernis, solution de saccharose (500 g de saccharose pour 320 ml d'eau), microscope

- Prélever 20 μ l de la solution de dichromate avec les oocystes
- Ajouter 40 μ l de solution de saccharose
- Homogénéiser la solution obtenue
- Prélever 20 μ l et la déposer sur la lame avec montage (fig 36)
- Laisser les oocystes remonter pendant 5 minutes
- Rechercher les oocystes sur toute la lamelle au grossissement 100 et 400 pour les localiser
- Les mesures des données oocystales et la description des structures doivent être faite au grossissement 1 000 sous immersion.

Annexe III : Fiche de description des oocystes

Numéro marmotte :

Numéro coccidie :

Oocyste :

Forme : Longueur : Largeur : Texture paroi : rugueuse ou lisse

Nombre de couches : Couleur couche externe : Caract couche interne : Epaisseur paroi :

Micropyle : Capsule du micropyle : Résiduum : Diamètre : Description :

Granules polaires : Caractéristiques :

Longueur	Largeur

Sporocyste :

Nombre de sporocystes : Forme :

Corps de Stieda :

Corps de substieda : Corps de parastieda :

Résiduum : Diamètre : Description :

Autre élément caractéristique :

Numéro marmotte :

Numéro coccidie :

Oocyste :

Forme : Longueur : Largeur : Texture paroi : rugueuse ou lisse

Nombre de couches : Couleur couche externe : Caract couche interne : Epaisseur paroi :

Micropyle : Capsule du micropyle : Résiduum : Diamètre : Description :

Granules polaires : Caractéristiques :

Longueur	Largeur

Sporocyste :

Nombre de sporocystes : Forme :

Corps de Stieda :

Corps de substieda : Corps de parastieda :

Résiduum : Diamètre : Description :

Autre élément caractéristique :

Annexe IV : Procédure de sporulation

Matériel : solution de saccharose (500g de saccharose pour 320 ml d'eau), tubes de Falcon, micropipette, pipette pasteur, centrifugeuse, trypsine à 0,25%, sodium tauroglyccholate à 1%, vortex, billes en verre de 1,5 mm de diamètre, étuve, cupule, mélange pepsine à 0,4% et HCl à pH 3, microscope

- Prendre 3 ml d'oocystes sporulés dans du dichromate de potassium préalablement homogénéisé et les mettre dans un tube de Falcon de 15mL
- Remplir le tube avec de l'eau physiologique et homogénéiser
- Centrifuger le tube à 1 400 rpm pendant 10 minutes
- Garder le culot
- Remplir le tube avec de l'eau physiologique et homogénéiser
- Centrifuger le tube à 1 400 rpm pendant 10 minutes
- Garder le culot
- Remplir le tube avec 10 ml de solution de saccharose (500 g saccharose pour 320 ml d'eau distillée)
- Centrifuger le tube à 1 700 rpm pendant 10 minutes
- Récupérer le surnageant et le placer dans un autre tube de Falcon de 15 ml
- Remplir le tube avec de l'eau physiologique et homogénéiser
- Centrifuger le tube à 1 400 rpm pendant 10 minutes
- Garder le culot
- Remplir le tube avec de l'eau physiologique et homogénéiser
- Centrifuger le tube à 1 400 rpm pendant 10 minutes
- Garder le culot et l'homogénéiser
- Incuber le culot pendant 3 h à 37°C dans 5 ml de solution de pepsine à 0,4 % avec du HCl pour atteindre un pH = 3,0
- Remplir un tube de 1mL avec des billes, le volume de billes doit être équivalent au volume du culot obtenu
- Placer le tube sur le vortex trois fois pendant 5 secondes
- Récupérer le liquide et le placer dans un tube avec une solution de 200 µl de trypsine à 0,25 % et 600 µl de sodium tauroglyccholate à 1 %, homogénéiser
- Placer la solution obtenue dans une cupule et la placer à 37°C pendant 20 minutes
- Observer les sporozoïtes obtenus à l'immersion entre lame et lamelle

DESCRIPTION D'ESPECES DE COCCIDIES CHEZ LA MARMOTTE ALPINE

Auteur

FROMENT Lise

Résumé

Cette étude avait pour objectif de décrire et d'identifier les espèces de coccidies du genre *Eimeria* qui sont retrouvés dans une population de marmottes alpines *Marmota marmota* en Savoie. Ces descriptions ont été réalisées à partir d'oocystes sporulés issus d'échantillons de fèces de marmottes provenant de la réserve naturelle de la Grande Sassièrre. La comparaison de ces descriptions et des photomicrographies avec les espèces précédemment décrites chez les membres de la tribu des Marmotini a permis d'identifier *Eimeria lateralis* et *Eimeria monacis*. Elle a également permis de mettre en évidence dans la littérature d'incohérences et de confusions dans certaines descriptions d'*Eimeria* retrouvées chez cette tribu des Marmotini.

Mots-clés

Marmottes, Coccidies, Morphologie cellulaire

Jury

Président du jury : Pr WALLON Martine
Directeur de thèse : Dr ZENNER Lionel
2nd assesseur : Dr CALLAIT-CARDINAL Marie-Pierre