



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES PÉRIDINIENS PARASITES.

CYTOLOGIE, CYCLES ÉVOLUTIFS.

Par Jean CACHON

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	4
INTRODUCTION	5
MATÉRIEL ET TECHNIQUES	8

Partie spéciale.

GÉNÉRALITÉS	11
I. — DUBOSQUELLIDÆ Chatton	14
A. — Genre <i>Duboscquella</i> Chatton	14
Historique	14
<i>Duboscquella aspida</i> nov. sp.	16
Le trophonte adulte (p. 16) ; Croissance du trophonte : infestation, croissance, phase phagotrophe (p. 17) ; Sporogenèse (p. 20) ; Structure nucléaire : noyau de la spore, noyau du trophonte, mitoses sporogénétiques (p. 22).	
<i>Duboscquella cnemata</i> nov. sp.	27
<i>Duboscquella caryophaga</i> nov. sp.	29
Les <i>Duboscquella</i> des Péridiniens	31
<i>Duboscquella melo</i> nov. sp.	33
Morphologie et croissance du trophonte (p. 34) ; Sporogenèse (p. 37) ; Les spores (p. 39) ; Destinée des spores (p. 39) ; Structure et évolution du noyau (p. 40).	
<i>Duboscquella nucleocola</i> nov. sp.	46
Cycle biologique (p. 46) ; Evolution du cytoplasme et du noyau (p. 48).	

B. — Genre <i>Collinella</i> nov. gen.	49
<i>Collinella ovoides</i> nov. sp.	49
La sporogénèse (p. 51).	
C. — Genre <i>Hollandella</i> nov. gen.	53
<i>Hollandella mycetoides</i> nov. sp.	53
Phase végétative (p. 53) ; Sporogénèse (p. 55).	
<i>Hollandella lobata</i> nov. sp.	58
<i>H. piriformis</i> nov. sp.	59
II. — AMÆBOPHRYIDÆ nov. fam.	61
Genre <i>Amæbophrya</i> Koeppen	61
Généralités : les <i>Amæbophrya</i> de Péridiniens	61
<i>Amæbophrya grassei</i> nov. sp.	62
Cycle évolutif (p. 63).	
<i>Amæbophrya ceratii</i> (Koeppen)	70
Formes infestantes (p. 70) ; Développement (p. 71).	
<i>Amæbophrya rosei</i> nov. sp.	76
Infestation (p. 76) ; Développement du trophonte (p. 77) ; Dévagination, structure et évolution du vermiforme (p. 79).	
<i>Amæbophrya acanthometræ</i> Borgert	80
Développement du trophonte (p. 80) ; Dévagination. Evolution du vermiforme. Sporogénèse (p. 83) ; Structure et évolution nucléaires (p. 84).	
<i>Amæbophrya tintinni</i> nov. sp.	87
<i>Amæbophrya sticholonchæ</i> Koeppen	88
<i>Amæbophrya leptodisci</i> nov. sp.	90

Partie générale.

I. — CYTOLOGIE COMPARÉE DES PÉRIDINIENS PARASITES	93
A. — Centrosome et ses dérivés	93
1 ^o Le Centrosome (p. 93) ; 2 ^o Blépharoplastes (p. 94) ; 3 ^o Périnéma (p. 95) ; 4 ^o Formations squelettiques (p. 97) ; 5 ^o Trichocystes (p. 101).	
B. — Pusule	102
C. — Chondriome	102
D. — Les plastes	103
E. — L'appareil de Golgi	103
F. — Formations ergastoplasmiques	103
G. — Le noyau	104
La notion de dinocaryon (p. 104) ; Constitution et structure nucléaires des Péridiniens parasites (p. 104) ; Nombre chromosomique (p. 107) ; Structure du chromosome interphasique : structure des chromosomes dans le noyau synénergide, structure des chromosomes du dinocaryon, structure des chromosomes dans les noyaux réticulés (p. 108) ; Formations nucléolaires (p. 112) ; Evolution du chromosome lors de la mitose (p. 115) ; Cinétique mitotique (p. 119) ; Mitoses de quelques Protistes comparées à celles des Péridiniens : intérêt phylogénétique des données caryologiques (p. 124).	

II. — CYCLE ÉVOLUTIF DES PÉRIDINIENS PARASITES	129
A. — Infestation	129
B. — Phase trophique. Mode de nutrition	129
C. — Les processus sporogénétiques	130
D. — Facteurs déclenchant la sporogénèse	133
E. — La spore. Morphologie. Intérêt systématique	137
F. — Dualité sporale. Nature des spores	138
III. — CONSIDÉRATIONS SYSTÉMATIQUES SUR LES PÉRIDINIENS PARASITES	140
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	143
BIBLIOGRAPHIE	146
LÉGENDES DES PLANCHES HORS TEXTE	150

AVANT-PROPOS

Avant d'exposer le résultat de mes travaux, je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde gratitude à M. le P^r ANDRÉ HOLLANDE qui a su m'orienter vers les recherches passionnantes de Protistologie. Mon Maître n'a cessé de prodiguer ses conseils et, en de multiples occasions depuis 10 ans, m'a fait profiter de ses vastes connaissances.

Que M. le P^r P. P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, soit assuré de toute ma reconnaissance pour s'être intéressé à mes recherches et m'avoir vivement encouragé à mener à bien cette étude.

M. le P^r FRANCIS BERNARD a bien voulu me faire bénéficier des moyens matériels importants dont dispose la Station Maritime de l'Université d'Alger. Qu'il trouve ici le témoignage de ma gratitude.

M. TRÉGUBOFF m'a réservé un accueil des plus aimables à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer. Je suis heureux de lui adresser mes plus sincères remerciements.

Il m'est agréable de remercier M^{me} O. FERRU, dessinatrice au C. N. R. S., qui m'a apporté le concours de ses compétences à l'illustration de cette thèse, ainsi qu'à M^{me} J. QUILES, pour son aide amicale et consciencieuse à la réalisation de la partie matérielle.

Je n'aurai garde d'oublier tout le personnel du Laboratoire Maritime d'Alger, qui m'a toujours aidé avec empressement dans la récolte du matériel.

Alger, mai 1959.

INTRODUCTION

Nous devons l'essentiel de nos connaissances sur les Périidiniens parasites à l'œuvre d'ÉDOUARD CHATTON. Reprendre l'étude de ces Flagellés après les observations pertinentes d'un tel auteur paraîtra sans doute téméraire. Nous étant intéressé tout d'abord à l'ensemble des Protistes planctoniques, dans le seul but de nous instruire, nous eûmes la bonne fortune de rencontrer rapidement plusieurs Dinoflagellés encore inédits, et nous fûmes vite passionné par leur étude. Parallèlement, la lecture approfondie des mémoires de CHATTON, de LÉGER et DUBOSCQ, de HOVASSE et de PÄTAU... nous montra que nombre de problèmes concernant la cytologie et le cycle des Périidiniens parasites restaient pendants et méritaient de nouvelles recherches. Telle est la raison qui nous a conduit à entreprendre ce travail.

C'est en se fondant principalement sur la morphologie sporale (dinospores) et sur les caractères de la mitose (dinomitose) que CHATTON a reconnu l'appartenance aux Dinoflagellés de parasites très divers dont les affinités restaient jusque-là énigmatiques. Il ne put cependant préciser la position systématique de ces Protistes à l'intérieur de la classe des Périidiniens, les caractères distinctifs des noyaux et des spores s'avérant insuffisants; les cycles évolutifs eux-mêmes dépendent trop étroitement de la vie parasitaire pour qu'on puisse en tirer des critères certains de classification. Bien que convaincu de polyphylétisme des Périidiniens parasites, CHATTON fut contraint de les réunir dans une même tribu, celle des *Blastodinida*.

Dans le but de reconnaître les séries évolutives contenues dans ce groupe artificiel, nous avons étudié les structures cytoplasmiques et leurs modifications au cours de développement des parasites, en les comparant à celles des Périidiniens libres.

La destinée des spores retint également notre attention. Ces spores, on le sait, représentent pour les Périidiniens parasites un mode de dissémination qui ne fait jamais défaut. S'intègrent-elles ou non dans un cycle de reproduction sexuée ? Telle est la question qui restait discutée et à laquelle nous avons cherché à répondre. Nous nous sommes donc particulièrement attaché à réaliser la culture des hôtes et de leurs parasites, de façon à suivre, au laboratoire, l'évolution de ces derniers et à obtenir des contaminations expérimentales. Parallèlement à ces observations sur le vif, nous avons cherché à connaître

la constitution du noyau aux diverses phases du cycle. Alors qu'à ce point de vue les Péridiniens libres, Noctilucidae mis à part, offrent dans l'ensemble une remarquable homogénéité (dinocaryon), chez les Péridiniens parasites, au contraire, les noyaux d'individus végétatifs présentent des aspects variés. Certains ressemblent beaucoup plus à une vésicule germinative d'ovocyte qu'à un dinocaryon; leur nucléole, notamment, est particulièrement volumineux et subit une évolution complexe. Si, comme CHATTON l'a souligné, il est toujours possible de reconnaître, au moins aux derniers stades de la sporogénèse, des mitoses typiquement péridiniennes, les premières divisions, par contre, sont souvent considérablement affectées par la structure particulière du noyau. Ni les unes, ni les autres de ces mitoses, nous nous en sommes convaincu, ne sont réductionnelles, contrairement à ce qu'ont suggéré DUBOSCQ et COLLIN. Nos observations nous ont permis de préciser, d'un point de vue plus général, quelques points de la structure et de l'évolution chromosomiques et nucléolaires, d'observer diverses modalités de la mitose et de souligner, en accord avec A. HOLLANDE et M. ENJUMET (1952), les affinités probables des Radiolaires et des Sporozoaires avec les Péridiniens.

De nombreuses pêches planctoniques effectuées au large d'Alger nous ont permis de récolter à peu près tous les genres de Péridiniens libres ou parasites décrits à ce jour. En outre, des espèces et des genres nouveaux ont été rencontrés. Les uns et les autres ont fait l'objet de notre attention. Les observations d'ordre général (structure et évolution du squelette, dérivés centrosomiens, structure des chromosomes ou des nucléoles...) auxquelles ils nous ont conduit sont consignées dans la deuxième partie de ce mémoire. Auparavant, nous décrivons un certain nombre de formes qui sont nouvelles ou dont l'évolution restait jusqu'ici mal connue, et les affinités incertaines.

En voici la liste :

g. *Duboscquella* Chatton (1920).

- D. aspida* nov. sp. hôte : *Cyrtarocyclus ehrenbergi* et divers autres Tintinnides.
D. cnemata nov. sp. *Cyrtarocyclus ehrenbergi*.
D. caryophaga nov. sp. Ciliés oligotriches (*Strombidium*, *Strombidium*).
D. sp. Gymnodinides (cytoplasma).
Péridinides (noyau).
D. melo nov. sp. *Noctiluca miliaris*.
D. nucleocola nov. sp. *Leptodiscus medusoides*.

g. *Collinella* nov. gen.

- C. ovoides* nov. sp. *Acanthometra pellucida*.

g. *Hollandella* nov. gen.

- H. mycetoides* nov. sp. *Spongosphæra* et autres Sphærellaires.
H. lobata nov. sp. *Plegmosphæra*.
H. piriformis nov. sp. *Actinosphæra*.

g. *Amæbophrya* Kæppen (1894) (= *Hyalosaccus* Kæppen, 1903).

- A. grassei* nov. sp. *Oodinium poucheti*.
Oodinium acanthometræ n. sp.
A. ceratii (Kæppen) (1903) Gymnodinides (cytoplasme).
Adinides (cytoplasme).
Péridinides (noyau).
A. rosei nov. sp. Ciliés Fættingérides de Siphonophores et de *Sagitta*.
A. acanthometræ Borgert (1897) . . . *Acanthometra pellucida*.
A. tintinni nov. sp. *Xystonella lohmanni*.
A. sticholonchæ Kæppen (1894) . . . *Sticholonche zanclea*.
A. leptodisci nov. sp. *Leptodiscus medusoides*.

Dans la partie générale, nous aurons à comparer les structures de ces Protistes à celles d'autres Péridiniens libres ou parasites. Nous donnerons donc ici une liste des espèces que nous avons plus particulièrement étudiées. Plusieurs d'entre elles sont nouvelles, et font l'objet de publications séparées.

Péridiniens libres.

- Adinides *Prorocentrum micans* (mitose).
Gymnodinides *Gyrodinium* (3 espèces, dont une phorétique sur *Leptodiscus*).
Cochlodinium (3 espèces) (mitose, pusules, trichocystes, formations fibrillaires).
Oxyrrhis marina (trichites, mitose, tropismes).
Warnowia (2 espèces).
Erythroopsis (2 espèces) (mitose, ocelle, formations fibrillaires).
Plectodinium nucleovolvatum (mitose, capsule nucléaire, spicule).
Polykrikos (pusules).
Noctiluca miliaris (mitose, sporogénèse, appareil de Golgi).
Leptodiscus medusoides (cytologie générale, cycle évolutif, bipartition, sporogénèse).
Kofoidinium velloides (caryologie).
Péridinides *Peridinium* (caryologie, trichites).

Péridiniens parasites.

- OODINIÆ *Protoodinium chattoni* (in Hydroméduses).
Protoodinium hovassei nov. sp. (in Siphonophores Calycophorides).
Oodinium poucheti (in *Oikopleura dioïca*).
Oodinium sp. (Dogiel) (in Annélides).
Oodinium acanthometræ nov. sp. (in *Acanthometra pellucida*).
Oodinium fritillariæ (?) (in *Appendicularia sicula*).

Fixation et coloration.

Ce sont les mélanges picriqués (Bouin ou Bouin-Allen) qui nous ont donné les meilleures fixations pour études de morphologie générale et de caryologie. Le Zenker offre l'avantage de rendre particulièrement colorables les formations fibrillaires. Les fixateurs osmiés pénètrent mal : bien souvent, la forte teneur du Protiste en lipides osmiophiles gêne beaucoup l'observation et le blanchiment au permanganate altère les détails de structure. Parfois la présence de coques ou d'enveloppes kystiques a nécessité le recours à des fixateurs très énergiques (sublimé alcoolique chaud, mélange de Gilson). Nous signalerons, au cours de ce travail, les fixations spéciales imposées par les techniques cytochimiques.

Les spores sont fixées dans la cellule même qui a servi à leur culture. Elles adhèrent à la lamelle du fond et la préparation est traitée comme un frottis. Ces spores mises à part, tous les autres stades évolutifs ont surtout été étudiés sur coupes. Au cours de la déshydratation, les Protistes sont colorés très fortement par l'éosine, ce qui permet, par la suite, de les repérer plus facilement. Pour éviter leur dispersion dans la paraffine, lors de l'inclusion, ils sont tout d'abord imprégnés d'une solution à 1 % d'une celloïdine dans le benzoate de méthyle (l'acétate d'isoamyle est trop volatil). Après avoir aspiré au maximum le liquide en excès, on les rassemble et les oriente convenablement au fond de petits godets (salières) qu'on retourne ensuite au-dessus d'un récipient contenant benzène ou toluène. Les vapeurs de l'hydrocarbure provoquent la coagulation de la celloïdine. On peut alors pratiquer l'inclusion à la paraffine; le bloc se décolle de lui-même du verre après un séjour prolongé dans l'eau froide.

Il est primordial que la sériation des coupes soit parfaite pour permettre des reconstitutions.

Nous avons principalement utilisé comme colorant le Mann bi-acide (différencié à la potasse) et l'hématoxyline-Prenant (différenciée à l'acide picrique et virée à l'acétate d'ammonium). Fuchsine et ponceau de xylidine (Altmann, trichrome de Masson ou de Cajal) font bien ressortir le système fibrillaire. Les imprégnations osmiques (Hirschler) n'ont mis en évidence de dictyosomes que chez la Noctiluque. Après fixation au Da Fano, les blépharoplastes s'imprègnent à l'argent (CHATTON). Pour la caryologie, nous avons beaucoup employé la technique de Feulgen (modifiée par RAFALCO) et celle de Brachet au vert de méthyle pyronine-ribonucléase (après fixation au Helly); toutefois, nous avons dû modifier cette dernière méthode, la coloration à la pyronine est souvent si intense (noyaux synénergides) qu'elle masque les éléments qui retiennent le vert; il est alors nécessaire de différencier longuement la préparation au chloroforme absolu.

Sur les Protistes *in toto*, seule la réaction de Feulgen nous a donné de bons résultats.

PARTIE SPÉCIALE

GÉNÉRALITÉS

Comme il a été dit dans notre Introduction, seuls seront décrits quelques Péridiniens appartenant aux genres *Duboscquella*, *Collinella*, *Hollandella* et *Amæbophrya*. Ce sont tous des parasites intracellulaires de Protistes marins.

Certains d'entre eux sont signalés depuis fort longtemps, mais, lors des premières observations, ils ont été pris pour un organite de l'hôte. Ainsi se rapportent *pro parte* à de tels parasites les descriptions de gemmiparité de *Noctiluca* (ROBIN, 1878), de bourgeonnement ou de sporogénèse de Tintinnides (HÆCKEL, 1873; LAACKMANN, 1906), *Hollandella* a été vu par HERTWIG (1937), mais la nature parasitaire du plasmode a échappé à cet auteur. Ont été également considérés comme partie intégrante de l'hôte l'*Amæbophrya* du *Sticholonche* (spermatophore, FOL, 1883), celui des Acanthométrides (noyau, HERTWIG, 1879; BUTSCHLI, 1881; HÆCKEL, 1887), celui des Péridiniens (chromosomes spiralés, BUTSCHLI, 1885), mais le fait le plus surprenant est sans doute que l'*Amæbophrya* de l'*Oodinium* ait été pris, par BROOKS et KELLNER (1908), pour un embryon d'Appendiculaire et aucun des organes du Procordé ne manquait! *Collinella* n'a pas encore été signalé. Il a été probablement confondu jusqu'ici, ainsi qu'un *Oodinium*, avec l'*Amæbophrya* d'Acanthaire.

Chez les Tintinnides, LOHMANN (1908) et G. ENTZ (1909) s'accordent pour voir en *Duboscquella* (= *Gymnodinium*) un Péridinien parasite. CHATTON, toutefois, « fait des réserves sur l'attribution de ce genre aux Dinoflagellés stricts ». P. P. GRASSÉ (*Traité de Zoologie*) les range provisoirement dans la famille des Coccidinides.

Par contre, les *Amæbophrya* restent jusqu'ici d'affinités énigmatiques. Tour à tour considérés comme Orthonectides (KOROTNEFF, 1891), Acinétiens (KOEPPEN, 1894) (1), ils constituent pour CHATTON et BIECHLER (1935) un ordre nouveau de Flagellés, celui des Cœlomastigines. Ces auteurs les ont nommés ainsi parce qu'ils ont

(1) D'où le nom que leur donnent ces auteurs.

cru que leurs flagelles (1) se développaient à l'intérieur d'une cavité creusée dans le noyau (caryocœle). La libération des spores s'effectuerait par déhiscence de la membrane nucléaire ! Nous avons retrouvé sur nos préparations les images qui ont pu amener CHATTON et BIECHELER à cette interprétation quelque peu surprenante.

L'observation d'espèces plus favorables à l'étude nous a conduit à de tout autres conclusions. La cytologie comparée (celle des dérivés centrosomiens notamment) et la caryologie nous permettent d'affirmer que les *Amæbophrya* sont d'authentiques Péridiniens, qu'ils sont voisins de *Duboscquella* et présentent des affinités certaines avec les Gymnodinides. Les différences morphologiques apparemment importantes qui existent entre ces Protistes proviennent essentiellement de la façon dont se développe la ceinture. Cette dernière, chez les *Duboscquella*, est fermée et primitivement antérieure, comme celle d'*Amphidinium*, puis au cours de la croissance elle descend en direction du pôle postérieur. Chez les *Amæbophrya*, elle est ouverte et hélicoïdale telle la ceinture de *Cochlodinium*, mais s'enfonce profondément dans le corps plasmatique au point de paraître logée dans une cavité intracytoplasmique : le mastigocœle. Un système endosquelettique complexe et de même type existe chez *Duboscquella* et *Amæbophrya* : des formations homologues s'observent chez certains Gymnodinides.

Tous ces parasites sont tout d'abord osmotrophes, mais à la fin de leur croissance, l'hypocône s'invagine dans l'épicône, entraînant le plus souvent, à sa suite, une partie du plasma de l'hôte. Il se forme une vacuole digestive dont la paroi est celle de l'ancien épicône. La sporogénèse succède à ce processus : tout le trophonte y participe, il n'y a pas de trophocyte. Les sporocytes, puis les spores, gymnodiniennes, se disposent en une série linéaire, hélicoïdale chez les *Amæbophrya*, avant de s'individualiser.

L'évolution nucléaire présente plusieurs modalités : les mitoses, de type syndinien, s'effectuent dès le début du développement, le parasite est polyénergide, soit polynucléé, soit temporairement polyploïde, et sa sporogénèse est syntomique; ou bien le trophonte reste mononucléé, son noyau est synénergide et sa sporogénèse palintomique. Chez certaines espèces, enfin, le noyau synénergide se divise avant la fin de la croissance.

Ces Protistes offrent ainsi des aspects nucléaires variés, et constituent un matériel particulièrement favorable à l'étude de l'évolution du dinocaryon vers l'état synénergide, et d'un point de vue plus général, à l'étude de la structure du chromosome et du nucléole.

(1) CHATTON et BIECHELER ont étudié un *Amæbophrya* de Péridiniens (*Oxyrrhis*, *Plectodinium*) qu'ils ont identifié à *Hyalosaccus ceratii* Kæppen, et inclinent à mettre en synonymie les deux genres. *Hyalosaccus* a été considéré par KÆPPEN comme une forme intermédiaire entre Coccidies et Foraminifères. En réalité, le protistologue russe a confondu dans un même cycle biologique des stades évolutifs de *Duboscquella*, *Coccidinium* et *Amæbophrya*. Nous considérons, en conséquence, *Hyalosaccus* comme *nomen nudum*.

Ces recherches caryologiques nous ont amené à rapprocher des *Duboscquella* des Péridiniens parasites nouveaux : *Collinella* et *Hollandella*, malgré des différences morphologiques importantes. Ces trois genres constituent la famille des Dubosquellidæ. Nous jugeons, en effet, utile de séparer les *Duboscquella* des Coccidinidæ, où ils étaient jusqu'ici rangés : *Coccidinium* ne présente aucun des caractères que nous avons énumérés plus haut, il ne possède ni ceinture, ni système fibrillaire, il n'est pas phagotrophe, ses spores (gamètes) s'individualisent à la suite d'une schizogonie radiaire.

La famille des Amæbophryidæ se place à proximité de celle des Dubosquellidæ. Elle ne comporte qu'un seul genre, le genre *Amæbophrya*.

I. — DUBOSCQUELLIDÆ CHATTON

A. — GENRE *DUBOSCQUELLA* CHATTON

HISTORIQUE

Ces Dinoflagellés n'étaient jusqu'ici connus que par deux espèces parasites des Tintinnides : *D. tintinnicola* Lohmann et *D. anisospora* Grassé. Ces espèces, primitivement confondues, furent tout d'abord considérées comme faisant partie du cycle évolutif de l'hôte (embryons pour HAECKEL, 1873, sporocytes avec micro- et macrospores pour LAACKMANN, 1906). LOHMANN (1903) et G. ENTZ (1909) reconnurent leur nature péridinienne d'après la morphologie des spores. Ils les assimilèrent à des *Gymnodinium* et créent pour elle le nom de *Gymnodinium tintinnicola*.

Sans approfondir la cytologie de ces parasites, DUBOSCQ et COLLIN (1914) suivent sur le vivant un processus de multiplication qu'ils assimilent à une reproduction sexuée : le trophonte adulte (100 μ de diamètre), pourvu d'un gros noyau vésiculeux, subit une palintomie et se fragmente en de nombreuses cellules ovoïdes d'une vingtaine de microns (gamétocytes). A la suite de deux divisions successives, « correspondant très probablement à une réduction chromatique », les gamétocytes produiraient 4 gamètes du type gymnodinien. Les gamètes, tous semblables entre eux (7 à 8 μ de long), copuleraient, mais la suite de leur évolution n'a pu être suivie (1).

A priori, une telle interprétation offre le flanc à la critique : une évaluation des volumes des éléments montre que le gamétocyte est environ 20 fois plus gros que le gamète. Il est donc très probable que les divisions successives de ce gamétocyte sont beaucoup plus nombreuses (4 ou 5 au moins) que ne le supposent DUBOSCQ et COLLIN (2). En l'absence de toutes données caryologiques, l'unique argument de ces auteurs en faveur d'une méiose tombe de ce fait.

En 1952, GRASSÉ signale chez *Cyttarocyclus ehrenbergi* la présence de *Duboscquella anisospora* caractérisée entre autres par son trophonte

(1) C'est à la suite des travaux de DUBOSCQ et COLLIN que CHATTON a créé le genre *Duboscquella*.

(2) Le rapport de volumes entre une cellule-mère et deux cellules qui en sont issues par division étant racine cubique de 2, il faut 3 divisions pour qu'une cellule-fille soit deux fois plus petite que la cellule initiale.

à surface côtelée. Il suit sur le vivant la formation de micro- et de macrogamètes (12,5 et 20 μ), dinospores typiques, et démontre l'existence d'une fécondation hétérogame.

Duboscquella étant avec *Noctiluca* et *Coccinodinium* les seuls Péridiniens chez lesquels existerait une reproduction sexuée, nous avons jugé opportun, afin de préciser les modalités de leur évolution nucléaire, de les étudier à nouveau. Nous avons été favorisé dans ces recherches par l'abondance des Tintinnides dans les eaux du port d'Alger, en été principalement (1).

Cyttarocyclus ehrenbergi héberge très fréquemment des *Duboscquella*. Dans certaines de nos récoltes aucun individu n'était indemne de parasite. Ces derniers appartiennent à deux espèces ne correspondant pas à celles déjà signalées. Nous les décrivons sous les noms de *D. aspida* et *D. cnemata*.

Chez d'autres Ciliés que les Tintinnides s'observent également des *Duboscquella* parasites : *D. caryophaga* nov. sp. s'attaque au macronucleus des Oligotriches des genres *Strombidium* et *Strombilidium*; *D. sp. (caryophaga ?)* parasite *Prorodon*.

Il en existe aussi chez les Péridiniens libres. C'est ainsi que nous en avons découvert chez la Noctiluque et chez le *Leptodiscus*. Ils constituent des espèces distinctes : *D. melo* nov. sp. et *D. nucleocola* nov. sp. Il en est aussi chez divers Dinoflagellés nus ou cuirassés, mais on les rencontre rarement. Nous n'avons pu les repérer que sur préparations, et, en conséquence, nous n'en avons fait qu'une étude fragmentaire. C'est pourquoi nous ne nous croyons pas autorisé à en donner une diagnose spécifique.

Au genre *Duboscquella* se rapportent aussi des formes que nous avons trouvées à l'état libre dans le plancton. Peut-être ont-elles eu pour hôte quelque Péridinien libre, mais nous ne pouvons en apporter la preuve. Nous les décrivons donc indépendamment.

Chez les Sphærellaires et les Acanthaires se rencontrent également divers parasites qui présentent des affinités avec *Duboscquella*. Ils en diffèrent cependant par de nombreux caractères, et nous croyons opportun de créer pour eux les genres *Hollandella* et *Collinella*.

Hollandella mycetoides nov. sp. parasite les *Spongosphæra*. Il forme de longs boyaux, découpé qu'il est par le squelette spongieux de son hôte. *H. lobata* nov. sp. s'attaque aux *Plegmosphæra*. *H. piriformis* nov. sp. (*Duboscquella* sp. de A. HOLLANDE et M. ENJUMET, 1960) a pour hôte *Actinosphæra* (= *Haliomma*).

Collinella ovoïdes nov. sp. loge dans le cytoplasme des Acanthaires.

(1) Les divers Tintinnides récoltés, y compris *Tintinnus franknoi* et *Codonella campanula*, ne nous ont pas permis d'observer les *Duboscquodinium* décrits par GRASSÉ. Par contre, nous y avons rencontré un *Amæbophrya*.

Karyoclastis tintinni Campbell n'est pas, selon nous, un parasite. Nous croyons que, comme tel, le Protistologue américain a décrit des enclaves résultant du métabolisme de l'Infusoire.

DUBOSQUELLA ASPIDA NOV. SP.

Ce Protiste a pour hôte divers Tintinnides : *Cyrtarocylis ehrenbergi*, *Coxiella lacinosa*, *Codonella campanula*, *Tintinnus fraknoii*. Nous l'avons plus spécialement étudié chez *Cyrtarocylis ehrenbergi*, Infusoire de grande taille, très fréquemment parasité, et dont la loge transparente n'offre pas d'obstacles à l'observation (1).

Dans les récoltes planctoniques coexistent généralement plusieurs espèces de Tintinnides; selon les jours, telle ou telle espèce est plus particulièrement parasitée. Nous ne pouvons expliquer ce fait. Peut-être intervient-il une spécificité parasitaire que l'étude morphologique ne peut révéler.

Nous avons suivi toute la croissance du trophonte de *D. aspidia* à partir de très jeunes stades infestants, puis la palintomie qui mène aux spores. Celles-ci sont de deux types : micro- et macrospores. Nous n'avons jamais observé de copulation, mais nous avons obtenu l'infestation de Tintinnides par les macrospores en l'absence de tout phénomène sexuel.

Nous étudierons successivement : le trophonte adulte, la croissance du trophonte, la sporogénèse, le noyau et les mitoses.

1° *Le trophonte adulte* (Pl. III, fig. 9).

Le trophonte adulte se présente au sein du cytoplasme de l'hôte comme une grosse enclave jaunâtre pouvant atteindre 80 μ de diamètre (2). Il est ovoïde, plus exactement sa forme rappelle celle d'un grain de blé, une des faces étant presque plane (face antérieure, par définition), l'autre fortement convexe (face postérieure). Cette dernière est revêtue d'une membrane lisse très délicate. La face antérieure porte au contraire un épaissement cuticulaire aux contours elliptiques : le « bouclier » (3). Le cytoplasme, dense, finement granuleux, est dépourvu ou peu s'en faut de vacuoles. Le noyau, volumineux, sphérique, limité par une membrane nette, vient presque au contact du bouclier.

Le bouclier est en quelque sorte serti comme un verre de montre dans le cytoplasme qu'il refoule sur ses bords. Un anneau fibreux, le

(1) Dans le port d'Alger, lorsque les conditions écologiques sont favorables (température élevée, phytoplancton dense), on assiste périodiquement à une rapide multiplication des *Cyrtarocylis*, puis à leur brusque déclin à la suite d'infestations massives par *Dubosquella*.

(2) Le Tintinnide, dont l'appareil nucléaire demeure intact, ne semble pas affecté par ce volumineux parasite. Il reste très actif et continue à phagocyter de nombreuses proies.

(3) C'est à la présence de ce bouclier ($\alpha\sigma\pi\iota\varsigma$) que ce *Dubosquella* doit son nom spécifique.

« périnéma », l'entoure. Nous retrouverons une telle formation chez d'autres Péridiniens parasites. A notre avis, il a pour homologue, chez certains Péridiniens libres (*Cochlodinium*, *Warnovia*), une fibre qui longe la ceinture. L'anneau périnématique porte de petites saillies très éosinophiles, rapprochées les unes des autres, et d'où sont issues de nombreuses fibrilles, fines et droites, qui s'entrecroisent en tous sens et forment, à la face interne du bouclier, une trame irrégulière. Un examen minutieux montre que le périnéma forme en réalité une spire très aplatie (image d'un anneau brisé) dont les extrémités se chevauchent quelque peu. A l'une de ses extrémités est rattachée une formation squelettique complexe, fortement éosinophile. Il s'agit d'une lame sous-jacente au bouclier, tordue en vrille. Celle-ci offre son diamètre maxima au niveau du périnéma. Elle s'amenuise progressivement, contourne le noyau et se termine en pointe fine auprès de celui-ci, au voisinage d'un centrosome, granule entouré d'une plage claire. Les bords et la face externe de ce copeau sont frangés de nombreuses petites fibrilles étalées en éventail et plaquées contre le bouclier.

Un tel appareil squelettique a son équivalent chez divers autres *Dubosquella*, chez les *Amæbophrya* et quelques Syndinides. Il confère une certaine rigidité à la zone plasmatique au niveau de laquelle s'effectue la phagocytose. Nous le nommerons dorénavant « lamina pharyngæ ». Pour des raisons qui seront exposées plus loin, nous considérons que cet organite détermine le plan sagittal du Protiste et que son extrémité dilatée est ventrale.

Au côté dorsal, dans le prolongement de la lamina pharyngæ, s'observent 6 à 8 granules, étirés en haltères, disposés en file le long de la lèvre gauche d'un sillon sagittal peu profond, creusé dans le bouclier. Il s'agit de blépharoplastes en division. Les flagelles font défaut, mais de chaque granule naissent deux racines très courtes. Au fond du sillon court une fibrille qui a pour origine le centrosome.

L'appareil centro-blépharoplastique et ses dérivés sont donc complexes chez *Dubosquella*. Leur description minutieuse n'est pas superflue, car la disposition relative de ces éléments subit dans la série des Péridiniens parasites une évolution qui, nous le verrons, permet d'établir des liens phylétiques entre genres apparemment fort éloignés les uns des autres.

2° *Croissance du Trophonte.*

Le trophonte provient directement du germe infestant qui s'accroît par osmotrophie au sein du cytoplasme du Tintinnide. Il n'existe pas de reproduction végétative comme le suppose GRASSÉ pour *D. tintinnicola* : on observe fréquemment, il est vrai, plusieurs parasites dans le même hôte, mais ils proviennent d'infestations successives ou simultanées; bien souvent, d'ailleurs, ils ne sont pas aux mêmes stades de développement.

Au terme de sa croissance, le Protiste devient phagotrophe : il ingère la majeure partie du Cilié. Aussitôt après commence la sporogénèse. Nous étudierons donc successivement : l'infestation, la phase de croissance osmotrophe, la phase phagotrophe.

a) Infestation. — Nous avons cherché à provoquer une infestation expérimentale à partir des spores : nous avons réparti, en plusieurs lots, des Tintinnides apparemment indemnes (apparemment, car il est difficile de repérer sur le vivant les parasites au début de leur évolution, et, comme nous l'avons signalé, le taux d'infestation naturelle est souvent très élevé). Nous avons conservé les uns comme témoins, tandis que les autres étaient mis en présence des macrospores. Tous les Ciliés sont fixés 24 heures plus tard. Examinés sur coupes, ceux du premier lot présentent deux à trois fois moins de parasites que ceux du second. Chez ces derniers, la plupart des *Duboscquella* sont localisés au voisinage du cytopharynx.

Nous pensons donc que l'infestation est passive : la spore devant être phagocytée tout comme une proie par le Cilié; le phénomène, toutefois, ne peut être suivi au microscope, tant est rapide la nage du Tintinnide. Si nous avons pu obtenir le développement direct des macrospores sans qu'aucune sexualité n'intervienne, nous n'avons eu, par contre, aucun résultat probant avec les microspores.

b) Croissance. — La croissance du parasite est assez rapide : on obtient le trophonte adulte en 3 ou 4 jours.

Les plus jeunes stades intracytoplasmiques observés sont dépourvus de flagelles. Ils sont ovoïdes (4 μ environ), ou plus exactement réniformes par suite d'une légère dépression latérale au fond de laquelle nous avons cru apercevoir blépharoplastes ou centrosome. Limité par une pellicule très ténue, le cytoplasme présente une texture fine. Le noyau semble dépourvu de membrane; il est constitué de deux régions bien distinctes, l'une occupée par les chromosomes, l'autre par le nucléole.

Le Protiste devient rapidement sphérique (Pl. III, fig. 1 et 2). Un endoplasme se creuse de larges vacuoles, tandis que l'ectoplasme reste plus dense, granuleux. Sa surface, d'abord lisse, devient bosselée, hérissée de fortes villosités. Au contact de ces dernières, le cytoplasme de l'Infusoire se charge fréquemment de granules fortement éosinophiles, dont l'aspect rappelle celui observé chez le prétendu *Karyoclastis tintinni* par CAMPBELL.

Le centrosome n'est guère visible que lorsque le parasite atteint une dizaine de microns (Pl. III, fig. 3). Il est entouré d'une plage claire. A son niveau, la surface du Protiste se déprime en une petite fosse qui bientôt s'élargit. On aperçoit alors une fibre qui semble issue du centrosome et qui sous-tend le fond légèrement convexe de cette invagination. Cette fibre s'allonge. Elle correspond au périnéma de l'adulte. L'aire qu'elle délimite s'accroît peu à peu : ainsi s'individualise le bouclier

(Pl. III, fig. 4). Le centrosome est encore accolé au périnéma, mais il ne tarde pas à glisser sous le bouclier jusqu'au centre de celui-ci, tandis qu'il donne naissance à la lamina pharyngæ. Par la suite, il engendre un blépharoplaste qui, très tôt, perd toute connexion avec lui. La chaîne blépharoplastique de l'adulte provient de la division de ce premier blépharoplaste (Pl. III, fig. 8).

Au cours de cette évolution, le Protiste augmente considérablement de taille, les villosités de sa surface s'estompent, les vacuoles se résorbent. Le cytoplasme devient finement granuleux, un peu plus dense dans la région périnucléaire, tandis que les limites entre ectoplasme et endoplasme ne se distinguent plus.

c) Phase phagotrophe. — Le trophonte devenu adulte reste un ou deux jours sans présenter de modifications notables, puis il diminue d'épaisseur et s'élargit, le bouclier se développant considérablement au point d'occuper toute la face aplatie, ceinturée par le périnéma qui saille. Au niveau de la lamina pharyngæ, le cytoplasme est plus épais. Brusquement, la face inférieure se déprime et le Protiste en entier peut être comparé à une ventouse qui s'emplit d'une partie du cytoplasme de l'hôte et de ses enclaves (ingesta, éventuellement macronucleus et même d'autres *Duboscquella* plus jeunes) (Pl. III, fig. 12). L'orifice de la ventouse se referme progressivement, sous l'effet, semble-t-il, du périnéma, qui, comme le cordon d'une bourse, vient l'étrangler; il s'efface enfin complètement. Le périnéma lui-même se résorbe. A la suite de ce processus, le bouclier recouvre toute la surface du Protiste : la trame fibreuse qui lui est sous-jacente se dissocie et devient d'observation délicate. La lamina pharyngæ, par contre, reste très nette, particulièrement éosinophile. Elle se trouve entraînée à la partie postérieure de la cellule. Par suite des mouvements morphogénétiques que nous venons de décrire, son extrémité dilatée devient interne. De la lamina pharyngæ s'échappent de très nombreuses fibrilles qui, tels les rayons d'un aster, s'irradient dans le cytoplasme et s'étalent en partie contre les parois de la grosse vacuole digestive (30 à 40 μ de diamètre) qui s'est individualisée. La fine membrane plasmique qui limitait la face inférieure du trophonte constitue maintenant la paroi de la vacuole. Cette membrane s'estombe rapidement, tandis que débute la digestion. Le noyau, comprimé par l'inclusion trophique, est refoulé tout contre le pôle antérieur où s'observent toujours centrosome et sillon blépharoplastique (Pl. IV, fig. 13, 14 et 15).

Si le Tintinnide survit à l'infestation, il rejette son parasite qui s'accroche au pédoncule de l'hôte. En général, cependant, le Cilié meurt, *Duboscquella* reste seul dans la lorica.

En cas d'infestation multiple, il y a dégénérescence des trophontes immatures qui, mis brusquement au contact de l'eau de mer, ne sont pas susceptibles d'achever leur développement.

Il arrive cependant que soient rejetés des trophontes de grande taille, encore osmotrophes. De tels trophontes sont susceptibles de pour-

suivre hors de leur hôte un développement complet. Ils sont aussitôt le siège d'un processus embolique sans que pour autant ne soient ingérées de particules alimentaires. Une vacuole digestive se forme, mais elle reste vide. Le fait est intéressant à signaler, car chez de nombreux *Duboscquella* la phase phagotrophe fait défaut.

3° Sporogénèse (Pl. I, fig. 1, 2, 3, 4 et 5).

La sporogénèse débute dès que le Protiste se trouve libéré de son hôte. CHATTON réserve le terme de palintomie à ce processus, et en a donné maints exemples chez les Péridiniens parasites. Cette multiplication aboutira, selon les individus, à deux types de spores : microspores (plus de cinquante mille) ou macrospores (un millier environ).

Mitoses et plasmotomies se succèdent sans interruption jusqu'à la formation des spores. Au début de la palintomie cependant, les divisions nucléaires sont souvent en avance sur les plasmodières, de telle sorte que les sporocytes sont bi- ou quadrinucléés. La lamina pharyngæ du trophonte se lyse à la fin de la première division. Par contre, la vacuole digestive subsiste, mais elle ne se fragmente jamais, et passe tout entière dans l'un des individus-fils. Celui-ci n'est pas pour autant un trophocyte; il ne dégénère jamais. Sa destinée est la même que celle de l'autre cellule (1) : sa division se poursuit normalement. L'inclusion trophique régresse peu à peu, mais elle s'observe longtemps encore au cours de la sporogénèse : l'élément qui en est le dépositaire est plus gros que les autres.

Les divisions s'effectuent selon un plan perpendiculaire à la ligne des blépharoplastes. Les premiers sporocytes héritent donc de plusieurs granules cinétiques qui se répartissent par la suite entre les individus-fils. Ceux-ci finissent par n'avoir plus que deux blépharoplastes qui se clivent à chaque plasmotomie et, aux dernières générations, donnent insertion à de courts flagelles, situés au fond d'un sillon à peine marqué.

Aucun caractère cytologique ne laisse prévoir, au début de la palintomie, l'existence de deux évolutions parallèles : macrosporogénèse et microsporogénèse. Toutefois, dans la première, les sporocytes restent accolés les uns aux autres et forment de longs chapelets que rompent les liquides fixateurs; les éléments-fils de la seconde se dissocient aussitôt après division.

Nos préparations ne révèlent aucune différence plasmatique entre micro- et macrosporocytes et rien ne permet de supposer qu'il existe une sexualisation du cytoplasme, comme chez les Grégarines ou les Coccidies.

La sporogénèse dure 2 ou 3 jours, mais le plus souvent, avant qu'elle

(1) Chez *Duboscquodinium collini*, selon GRASSÉ, la première mitose sporogénétique est différentielle, elle est à l'origine de deux cellules-filles, dont l'une se fripe et meurt, tandis que l'autre fournit à elle seule toutes les spores.

ne soit terminée, les sporocytes sortent de la lorica du Tintinnide et c'est en pleine eau que s'effectuent les dernières divisions.

Les microsporocytes une fois libérés mesurent 3 μ de long sur 2 μ ; ils sont piriformes. Nous ne les avons pas vu nager mais reposer sur le fond du récipient et se déplacer, de façon désordonnée, par saccades. Nous considérons comme antérieure, la région globuleuse presque entièrement occupée par le noyau (cette orientation sera justifiée par l'étude de sporocytes d'autres espèces). La partie postérieure, acuminée, légèrement recourbée, loge dans sa concavité un (ou deux) blépharoplaste d'où naît un très court flagelle (1 μ) peu mobile. Les mouvements brusques du Protiste ne peuvent s'expliquer que par la détente d'un second flagelle qui resterait, au repos, plaqué contre le corps cellulaire, mais nous n'avons pu le mettre en évidence sur le vivant; la coloration de Mann permet toutefois d'apercevoir, près du blépharoplaste, une fine baguette transversale qui pourrait être un fouet (Pl. IV, fig. 23).

Les macrosporocytes (6-7 μ) qui s'échappent de la coque du Tintinnide ont, par contre, une nage très active; ils possèdent en effet deux longs flagelles (12 μ environ), l'un ventral et traînant, l'autre transversal, sénestre. Ils sont insérés dans la région médiane du corps, au fond d'une dépression latéro-postérieure, ébauche de ceinture et de sillon ventral.

Le noyau est également antérieur, le cytoplasme plus abondant que chez les microsporocytes : l'hypocône, au lieu d'être réduit, est hémisphérique. Microspores (1,5-2 μ) et macrospores (4 μ) sont semblables, à la taille près, aux sporocytes dont elles sont issues (1). Elles diffèrent des spores de *D. tintinnicola* ou de *D. anisospora*, ces dernières d'ailleurs fort dissemblables déjà. De telles variations de la morphologie sporale à l'intérieur d'un même genre peuvent surprendre. Il ne faut pas, croyons-nous, y attacher toute l'importance qu'elles mériteraient si les difficultés de l'observation ne venaient hypothéquer les résultats. En effet, au sein de l'espèce même, nous avons trop souvent constaté que les dinospores présentaient des aspects très divers que nous attribuons surtout aux conditions d'examen. Ces éléments sont extrêmement sensibles aux moindres modifications du milieu (concentration, pH, tempé-

(1) Dans nos cultures ont pu parfois se développer des sporocytes n'appartenant pas à l'espèce *D. aspida*. Ainsi, très rarement d'ailleurs, nous avons obtenu des éléments flagellés qui, manifestement, ont un tout autre aspect que celui décrit ci-dessus : longs de 6 à 7 μ , ils ont un pôle antérieur obtus, sont tronqués obliquement vers l'arrière où ils présentent un prolongement conique. A la base de celui-ci se distinguent deux blépharoplastes donnant naissance à un flagelle longitudinal postérieur (12 μ) et un flagelle transversal (15 à 20 μ), sénestre, tordu en hélice. Ces spores ressembleraient beaucoup à celles de *D. tintinnicola* si leur polarité n'était inverse. Plus encore que ces dernières, elles rappellent, et par leur morphologie et par leur nage, le Péridinien libre *Oxyrrhis marina*. Aucun caractère cytologique ou caryologique cependant ne vient à l'appui d'un tel rapprochement; nous ne devons pas, en conséquence, lui attacher de valeur phylogénétique. Nous ignorons le devenir de ces spores et rien ne permet de les rapporter à une espèce déjà connue de *Duboscquella*, si toutefois l'orientation que DUBOSCQ et COLLIN assignent aux spores de *D. tintinnicola* est exacte (les images que donnent ces auteurs ne sont pas convaincantes à ce sujet).

rature, éclaircissement peut-être); ils sont déformés au point de devenir méconnaissables et aucune technique de fixation n'est acceptable pour leur étude morphologique.

En conséquence, les descriptions qu'on en peut faire, bien que saisies sur le vif, portent sur un type moyen, synthétique pour ainsi dire, et nous ne sommes pas sûr que les nôtres, pas plus d'ailleurs que celles de nos devanciers, reflètent exactement la morphologie normale de ces cellules. Si leurs traits essentiels, leur structure permettent d'affirmer qu'il s'agit bien de dinospores, les points de détail ne reposent pas sur des assises suffisamment solides pour qu'on ne puisse tirer des conclusions phylogénétiques.

Microsporogénèse et macrosporogénèse peuvent s'observer dans le même hôte, mais elles résultent toujours de l'évolution de trophontes différents. Malgré de très nombreux essais à des températures variées, nous n'avons jamais obtenu la copulation des spores, ces dernières provenant d'un ou de plusieurs Tintinnides. Nous ne connaissons pas le sort des microspores. Au laboratoire, elles s'immobilisent bientôt et meurent. Les macrospores, par contre, restent actives plus longtemps.

Rappelons que nous avons obtenu leur développement direct. Si nous sommes certain de ne pas avoir constaté, dans nos cultures, de phénomène sexuel, auquel devrait faire suite une caryogamie, nous devons souligner que, par contre, macro- ou microspores sont très fréquemment accolées deux à deux. A priori, on pourrait croire à une isogamie, d'autant plus que les deux cellules ont, l'une par rapport à l'autre, une orientation très variable. En réalité, il s'agit — nous nous en sommes assuré — de la plasmotomie de la dernière division sporogonique, plasmotomie qui tarde à s'effectuer : les deux individus-fils pivotent l'un contre l'autre, en tordant le pont cytoplasmique qui les relie avant de le rompre.

4° Structure nucléaire. Mitoses.

Le noyau de *D. aspida* revêt des aspects morphologiques variés au cours du cycle évolutif. Nous étudierons successivement le noyau de la spore, celui du trophonte aux diverses phases de sa croissance et enfin le mécanisme mitotique des divisions sporogoniques.

a) *Le noyau de la spore.* — La sphère nucléaire des microspores n'atteint pas 1 μ de diamètre et se colore de façon intense : il est difficile d'en préciser la constitution. Toutefois, en ne laissant agir que quelques minutes le réactif de Schiff, on peut mettre en évidence les chromosomes, courts et massifs, serrés les uns contre les autres (l'étude de la dernière mitose sporogonique nous montrera qu'ils sont au nombre de 5).

Le noyau des macrospores n'est guère plus gros (1,5 à 2 μ), mais d'étude relativement plus aisée : les chromosomes, bien qu'enchevêtrés,

sont plus ténus et plus longs. Sa région centrale est faiblement éosinophile; cette affinité est due seulement à la présence de suc nucléaire : il n'existe pas de nucléole.

Qu'il s'agisse de macro- ou de microspores, les chromosomes ne présentent apparemment aucune polarisation.

b) *Le noyau du trophonte.* — La croissance une fois terminée, le noyau du trophonte atteint un diamètre de 40 μ . Comparé à celui des spores, il peut être qualifié de noyau géant. En fait, il s'agit d'un noyau synénergide comparable au noyau d'un ovocyte. Sa structure est d'interprétation délicate. Il apparaît constitué d'un lacis, voire d'un réseau de fins filaments, plus sidérophiles par places, mais dont la coloration au Feulgen est extrêmement faible ou nulle. Il n'y a pas de nucléole; seules s'observent quelques gouttelettes éosinophiles, d'aspect homogène (nucléolites). Morphologiquement, ce noyau n'est pas sans rappeler le noyau primaire des Collodaires et de certains Sphærellaires (HOLLANDE et ENJUMET). On ne saurait d'ailleurs caractériser le trophonte de *D. aspida* en considérant uniquement ces aspects. La structure de la vésicule nucléaire du Péridinien, en effet, varie considérablement tout au long de sa croissance. En voici le film des principaux stades évolutifs :

1° Dans les jeunes trophontes mesurant 4 μ de diamètre, le noyau (2 μ), apparemment nu, diffère déjà de celui de la spore. Morphologiquement, il évoque celui que nous avons décrit chez *Leptodiscus*; l'un de ses pôles est occupé par une masse pyroninophile et sidérophile qui est un nucléole; à l'autre pôle siègent les chromosomes qui forment une calotte hémisphérique nettement séparée du nucléole, du moins sur les préparations.

2° Très tôt, la calotte chromosomique se déprime fortement et dans sa concavité vient se loger le nucléole. Ce dernier, qui finalement devient sphérique, se trouve entouré de toutes parts par les chromosomes. Le noyau, à ce stade, est donc fait d'un gros nucléole central et de chromatine périphérique (trophontes de 10 μ) (Pl. III, fig. 1 à 4).

L'examen minutieux des préparations (Feulgen, vert de méthyle-pyronine, hématoxyline, Masson) permet de préciser la constitution du nucléole : sur coupes, il apparaît fait d'une substance sidérophile (pyroninophile), creusé de vacuoles (4 ou 5), au centre desquelles se voit la trace d'un filament chromatique. Dès l'instant, nous devons dire que nous considérons le filament intravacuolaire comme l'équivalent d'un filament chromonématique. La « vacuole » au sein de laquelle il se trouve, représente, selon nous, la lumière d'une gaine chromosomique. La substance fondamentale du nucléole résulterait de la coalescence des protéines riches en acide ribonucléique qui imprègnent le cortex des gaines chromosomiques. La structure de cet orga-

nite, dans ses traits essentiels, rappelle celle d'un nucléole de *Leptodiscus*. Nous verrons d'ailleurs qu'il s'agit d'une constitution très générale, chez les Protistes tout au moins.

3° Dans la suite du développement (trophontes de 15 μ), le noyau est sensiblement plus gros; le nucléole, plus spécialement, a augmenté de volume; sa constitution n'a pas varié; on note cependant une nette élongation des filaments chromonématiques très contournés. La lumière des gaines chromosomiques est plus réduite. Plus tard, le nucléole change encore d'aspect; il comprend souvent une région corticale sidérophile et une médulla plus claire; le cortex (1 μ d'épaisseur) est très pyroninophile, nous le voyons granuleux; la médulla, au contraire, très peu riche en acide ribonucléique, semble n'être faite que des seuls « chromosomes nucléoliens » réduits à une gaine délicate enrobant le chromonema. Une telle structure nucléolaire s'expliquerait sans doute en admettant que la substance fondamentale du nucléole qui, jusque-là, imprégnait les gaines, a diffusé pour se condenser à la périphérie de l'organite. Le cortex s'amincit et s'interrompt généralement au pôle antérieur du nucléole; en ce point, les chromonemata de la médulla viennent jusqu'à la surface de l'organite (Pl. III, fig. 5).

Nous interprétons comme suit les phases ultérieures de l'évolution nucléolaire : il y aurait, dans un premier temps (trophonte de 20-30 μ), émiettement, puis fonte (1) de la substance nucléolaire qui serait à l'origine des petites sphérules (nucléolites) dispersées au sein de la masse chromatique. Le nucléole se réduirait à ses seuls organisateurs nucléolaires. Dans un deuxième temps, les chromosomes nucléoliens seraient les promoteurs d'une seconde activité sécrétrice (Pl. III, fig. 6 et 7).

Le nucléole prend tout d'abord une forme irrégulière, boursoufflée, puis il se ramifie en un buisson de cordons massifs, verruqueux, extrêmement colorables à l'éosine et à la pyronine. Dans quelques cas, le produit de sécrétion chromosomique nous a paru disposé à la surface de la gaine selon une hélice très serrée; mais le plus souvent, il est si dense et épais qu'on n'y distingue aucune structure, pas même les filaments chromatiques.

Les colorations au Feulgen ou au vert de méthyle sont négatives. Nous pensons que ces boyaux, pour la plupart, résultent d'ailleurs de la coalescence de plusieurs anses chromosomiques, ce qui expliquerait ramifications et anastomoses. Au terme de la croissance du trophonte, ils se creusent de « vacuoles » qui viennent crever à leur surface, leur donnent un aspect déchiqueté et fragmentent bientôt la substance nucléolaire; celle-ci finit par disparaître au moment où le Protiste devient phagotrophe. Parfois on peut encore reconnaître, surtout dans la région centrale du noyau, les tronçons chromosomiques d'origine nucléolaire. Ils sont un peu plus épais que les autres et

(1) La perte de lapyroninophilie précède la fonte des sphérules.

moins sidérophiles, mais bientôt toute la vésicule nucléaire se trouve occupée par des filaments chromatiques tous semblables entre eux, granuleux, longs et fins (0,2-0,3 μ), entrelacés. C'est l'aspect du noyau « adulte » que nous avons décrit précédemment.

Les filaments chromatiques qui s'enchevêtrent paraissent si nombreux qu'on songe évidemment à une polyploïdisation du stock chromosomique. L'étude des mitoses sporogénétiques va nous montrer que le nombre des chromosomes n'a pas varié durant la croissance; le noyau a seulement accumulé des substances lui permettant, par la suite, une palintomie rapide, sans que, pour autant, ses chromosomes se soient multipliés.

c) *Mitoses sporogénétiques.* — Toutes les divisions nucléaires observées se déroulent selon le même schéma, bien qu'à première vue les mitoses paraissent fort différentes les unes des autres suivant qu'elles ont lieu dans des sporocytes de grande ou de petite taille. Le fait est dû à ce que la spiralisation des chromosomes est très peu importante lors des premières divisions et qu'elle s'accroît progressivement au fur et à mesure que se poursuit la sporogénèse. A aucun moment du cycle, tel que nous l'avons suivi, ne prend place une réduction chromatique.

1° *Première mitose sporogénétique* (Pl. IV, fig. 13, 14 et 16). — Au début de la prophase de la première division s'organise, à partir du centrosome situé tout contre la surface, un aster dont les fibrilles s'irradient dans le cytoplasme; une partie d'entre elles pénètrent dans le noyau dont la membrane disparaît à ce niveau. Au sein du réticulum nucléaire apparaissent à leur contact cinq bâtonnets Feulgen + (1,5 μ de long sur 0,5 μ de diamètre environ). Ils représentent, selon nous, les portions antérieures des bras chromosomiques plus fortement spiralés. Le centromère siège, semble-t-il, dans la portion médiane du bâtonnet qui, parfois d'ailleurs, est arqué. Le raccourcissement des fibrilles aboutit à la localisation des bâtonnets chromatiques au pôle antérieur du noyau.

Le centrosome se divise; les deux centrosomes-fils restent au fond du sillon sagittal que nous avons signalé et s'écartent l'un de l'autre. Entre eux se trouvent tendues des fibres fusoriales peu nombreuses, espacées, superficielles, de part et d'autre de la ligne des blépharoplastes; ces fibres orientent le cytoplasme dans lequel elles baignent. La membrane nucléaire achève de s'estomper et le contour du noyau, à sa partie postérieure, devient très irrégulier. Seule la région centromérique et la portion sidérophile des chromosomes est orientée vers le fuseau. Les branches chromosomiques, elles, restent fort enchevêtrées, mais un clivage longitudinal est déjà apparent. Les fibrilles unissant centrosomes et centromères se sont elles-mêmes dédoublées : elles sont entraînées par le mouvement des centres cinétiques et forment deux cônes qui basculent et viennent dans le prolongement l'un de l'autre en se couchant contre le noyau, parallèlement au

fuseau. Les chromosomes (bâtonnets chromatiques) occupent alors l'équateur du fuseau et un stade de plaque équatoriale paraît s'individualiser. En fait, le terme de plaque équatoriale est impropre, car les chromosomes sont situés d'un même côté du fuseau et ne dépendent pas de lui, mais de fibres spécialisées, réparties en deux faisceaux autonomes et reliant directement chaque centromère au centrosome correspondant.

L'allongement du fuseau, comme chez *Trichonympha* par exemple, a pour effet d'éloigner les deux lots de chromatides; corrélativement s'observe un raccourcissement des fibres « cinétocentrosomiennes ». Contre chaque centrosome se trouvent désormais localisés cinq bâtonnets, mais, fait remarquable, les chromatides, dans leur portion distale, restent très ténues et sont encore emmêlées. Peu à peu, cependant, elles se dénouent et s'orientent en un écheveau touffu qui laisserait croire à l'existence d'un nombre élevé de chromosomes. En réalité, à chaque pôle mitotique, on ne met en évidence — et ce d'une façon constante — que cinq centromères. Il faut donc admettre qu'il n'y a que cinq chromosomes dont les branches sont extrêmement longues et fortement intriquées. La suite du développement (mitoses sporogénétiques des dernières générations) vient confirmer pleinement une telle manière de voir.

À la télophase, tandis que le fuseau disparaît, les portions antérieures des chromosomes se trouvent, en quelque sorte, envacuolées, cependant que, progressivement, se raccourcissent et s'épaississent leurs branches. Se forment ainsi, auprès de chaque centre cinétique, cinq vésicules contenant chacune un chromosome vivement colorable (1). Par coalescence, ces vésicules n'en forment bientôt plus qu'une seule qui devient le noyau-fils. On a l'impression très nette que la membrane nucléaire résulte de l'union des membranes chromosomiques élémentaires. Le fait d'ailleurs a déjà été signalé par certains auteurs (Pl. IV, fig. 18).

Les connexions entre centrosomes et chromosomes persistent jusqu'à la complète individualisation du noyau-fils. La plasmotomie suit de près — mais non toujours — la reconstitution nucléaire.

2° **Autres mitoses sporogénétiques** (Pl. IV, fig. 19 à 22). — Au cours des divisions ultérieures, le fuseau est moins développé et se réduit finalement à une seule centrodesmose; persistent cependant les fibres cinétocentromériennes; la spiralisation prophasique intéresse des portions de plus en plus importantes de chaque chromosome. La région distale, filamenteuse et faiblement colorable, ne s'observe plus. Les chromosomes alors se présentent sous forme de V et leur allure est typiquement syndinienne. Syndinienne aussi est la mitose qui est en quelque sorte comparable à celle de *Merodinium belari*, parasite de

(1) Finalement, la totalité du chromosome se trouve intégrée et pelotonnée à l'intérieur de la vésicule.

Radiolaire (1). En outre, au fur et à mesure que se succèdent les divisions, les chromosomes à la télophase tendent progressivement à se grouper d'emblée sous une même membrane nucléaire. Dans les périodes interphasiques, les chromosomes ont l'aspect granuleux et le noyau répond, *grosso modo*, à la définition classique d'un dinocaryon.

En résumé, il y a cinq chromosomes dans le noyau de *D. aspida* et, en fin de sporogénèse, la mitose est une mitose syndinienne classique. Lorsque, après avoir pénétré dans son hôte, le Péridinien s'accroît, le dinocaryon lui aussi augmente de volume. Mais désormais, il va jouer un rôle important tout au long de la phase trophique du Protiste. Il devient le siège d'une activité physiologique intense. Ainsi s'expliquent ses modifications morphologiques. Il élabore un volumineux nucléole, source d'acide ribonucléique qui sera utilisé pour la synthèse des protéines, tandis que ses chromosomes, voués à une longue période interphasique, perdent leur spiralisation majeure et se réduisent à des chromonemata peu colorables et Feulgen négatifs. Le noyau est, en quelque sorte, dans l'état où se trouve la vésicule nucléaire d'un œuf. Les premières mitoses sporogoniques sont, cela va de soi, affectées dans leur déroulement par la très grande longueur de ces chromosomes qui ne retournent que lentement à leur état condensé si caractéristique des Péridiniens, ne passant pas par une phase synénergide (Syndinides).

Ce que nous tenons à souligner en dernière analyse, c'est que le noyau du trophonte de *D. aspida*, quelle qu'en soit la taille, n'est pas polyploïde, mais conserve, son évolution durant, un même stock chromosomique. Nous reviendrons en détail sur ces données lorsque nous traiterons plus spécialement des structures nucléaires et des mécanismes mitotiques.

DUBOSQUELLA CNEMATA NOV. SP.

Cette nouvelle espèce est également parasite de *Cyttarocylis*. Nous l'avons observée, en avril 1956, période durant laquelle *D. aspida* est relativement très rare. Lorsque nous l'avons récoltée, nous croyions avoir affaire à cette dernière forme, et seules nos préparations nous montrèrent notre erreur. Aussi les observations *in vivo* sont-elles incomplètes (2).

(1) A. HOLLANDE et M. ENJUMET (1953) ont montré que les chromosomes qui paraissent s'insérer au milieu de la centrodesmose (pseudo-métaphase) sont « en réalité reliés à chaque centrosome-fils par l'intermédiaire de filaments chromonématiques ténus, tangents à la figure achromatique ». Nous pensons que ces filaments seraient plutôt des fibres cinétocentromériennes.

(2) Leur examen nous a permis de constater que, antérieurement, nous avions par mégarde considéré certains trophontes de *D. cnemata* comme faisant partie du cycle de *D. aspida*.

D. cnemata diffère principalement de *D. aspida* par la morphologie du bouclier et par certaines modalités de l'évolution nucléaire.

La dépression au fond de laquelle loge le centrosome chez le jeune trophonte est très profonde; elle épouse la forme d'un cône et ne communique avec l'extérieur que par un orifice étroit. Sa ressemblance avec le mastigocèle des *Amæbophrya* est évidente; elle en est d'ailleurs l'homologue (Pl. V, fig. 1 à 4).

La paroi inférieure de la dépression, ébauche du bouclier, est épaisse et très convexe. Elle s'accroît progressivement en refoulant les bords de la cuvette. Du périnéma qui la limite naissent des fibres superficielles beaucoup moins nombreuses que chez *D. aspida* (20 à 30), mais plus fortes, centripètes, régulièrement disposées comme les sillons d'une roue (Pl. V, fig. 5 et 6). Ces fibres déterminent à la surface du bouclier des sillons, profonds et étroits, que séparent autant de côtes à section carrée. Comme précédemment, le centrosome en glissant sous le bouclier donne naissance à une lamina pharyngæ. Cette dernière est relativement peu développée; elle se réduit à un court entonnoir relié au centrosome par un filament vrillé. Il n'y a pas de fibrilles frangeantes. La lamina pharyngæ longe le fond d'un sillon privilégié, plus profond (sillon sagittal) que sous-tend une fibre plus épaisse. Nous n'avons pas vu de blépharoplastes.

Durant tout son développement, le Protiste présente toujours un contour assez régulier: il ne se forme pas de villosités. A sa surface, sauf au niveau du bouclier, s'observent, immédiatement sous la membrane, des corpuscules contigus, en forme de larmes, de 1 μ de long, de 0,3 à 0,4 μ de large, très éosinophiles. Nous inclinons à voir en eux des corps mucifères ou des trichocystes.

La taille du trophonte adulte est plus faible que celle de *D. aspida*: elle est en général inférieure à 60 μ .

Nous n'avons pas observé la formation de la vacuole digestive. Mais il est très vraisemblable que son individualisation se fait selon un processus comparable à celui que nous avons décrit ci-dessus. Les sporocystes ne sont pas agrégés. Ils ne conservent pas les côtes si caractéristiques du trophonte. Seul le sillon sagittal persiste, bien qu'il soit peu marqué. En effet, la fibre qui le sous-tend reste superficielle, les autres fibres s'enfoncent dans le cytoplasme et viennent au contact de la vacuole digestive; elles se résorbent d'ailleurs rapidement, au même titre que la lamina pharyngæ.

Le cytoplasme présente un aspect assez particulier; il est parcouru par des lames fripées, à double paroi, qui semblent devoir être interprétées comme formations ergastoplasmiques. Ces lames pénètrent dans la vacuole digestive qu'elles compartimentent. Cette dernière se partage entre les individus-fils à chaque division et ne disparaît complètement qu'aux ultimes générations.

Seuls cinq trophontes ont pu être suivis en élevage. Ils ne nous ont fourni qu'un seul type de spores, ressemblant beaucoup par la taille

(3-4 μ) et la forme aux macrospores de *D. aspida*. Maintenues en observation, ces spores perdent leur fouet, puis s'entourent d'une membrane hyaline. Il y a là un pseudo-enkystement, mais qui est très temporaire. Le « kyste » bientôt devient turgescant, la membrane s'allonge en un tube qui se déchire à une extrémité et libère la cellule (1). Le phénomène peut se reproduire plusieurs fois de suite. Rappelons que, chez *Diplomorpha*, le même processus s'observe en toute netteté; il est concomitant de divisions répétées (Pl. V, fig. 8).

L'évolution nucléaire est calquée sur celle de *D. aspida*. Il s'individualise rapidement un noyau avec nucléole à cortex et médulla. Toutefois, après émiettement du cortex en nucléolites, il ne s'individualise jamais de « nucléoles rameux ».

Les segments chromosomiques de la médulla restent pelotonnés en un amas sphérique et sécrètent à nouveau une substance fondamentale extrêmement éosinophile. Ce nucléole, très compact, persiste jusqu'au stade adulte, où il finit par s'évanouir, seules demeurant alors les régions chromosomiques qui ont pris part à son élaboration. Les chromosomes se mêlent en un réticulum très sidérophile.

Les mitoses sporogoniques ne nous sont connues que par quelques rares images; celles-ci sont insuffisantes pour nous permettre de reconstituer les principales étapes de la division; toutes, cependant, rappellent beaucoup celles que nous observons chez *D. aspida*. Il y a cinq chromosomes (2).

En résumé, *D. cnemata*, par sa morphologie et son évolution, rappelle beaucoup *D. aspida*. Il s'en écarte essentiellement par le comportement de son nucléole à la division et par la structure de son bouclier. Ce dernier caractère, à lui seul, justifie, selon nous, la distinction de ces deux espèces.

DUBOSQUELLA CARYOPHAGA NOV. SP.

Les Ciliés des genres *Strombidium*, *Strombilidium* et *Prorodon* constituent une part importante du plancton estival des eaux côtières et portuaires de notre région. Ils hébergent sporadiquement une espèce particulière de *Duboscquella* que nous nommons *D. caryophaga*. C'est exceptionnellement que nous avons pu observer ce parasite sur le vivant; outre son extrême rareté, il est très difficile à repérer; son

(1) Des Péridiniens libres, conservés au laboratoire, sont susceptibles de perdre leur cuirasse qui se fend — nous l'avons nous-même constaté pour *Gonyaulax* et *Peridinium*. Ils prennent alors l'aspect de Gymnodinides. Au moment où le Protiste sort de sa coque, il se forme derrière lui un tubule mucilagineux dont une extrémité reste adhérente au fond de la carapace.

(2) Nous regrettons que les circonstances nous aient empêché de poursuivre nos recherches sur ce matériel qui semble particulièrement favorable à une étude nucléaire précise.

hôte a une nage rapide et se désintègre brusquement — surtout s'il est parasité — lorsqu'on cherche à l'isoler à la pipette. De la sorte, nous n'avons pu entreprendre aucune culture, et l'étude de ce Protiste repose surtout sur l'observation d'une cinquantaine d'exemplaires provenant de microplanctons fixés dès la récolte (1) et colorés en masse (Feulgen-vert lumière, hématoxyline-Prenant, Mann biacide, carmin). Les *Duboscquella* des Tintinnides, nous l'avons vu, deviennent, en fin d'évolution trophique, extra-cytoplasmiques mais effectuent leur sporogénèse à l'intérieur de la lorica. Nous pensons, en conséquence, que c'est en pleine eau qu'a lieu la palintomie de *D. caryophaga*, puisque son hôte est dépourvu de coque. Malgré nos efforts, nous n'avons malheureusement jamais réussi à observer ses sporocytes. Par contre, les tout jeunes trophontes (4-5 μ) nous sont connus. Ils logent dans le cytoplasme, mais dès les premières phases de leur croissance, ils s'accolent à la partie postérieure du macronucleus de l'Infusoire, le dépriment et le digèrent. Du noyau, il ne reste bientôt plus qu'une mince calotte très sidérophile, astructurée; chromosomes et nucléoles sont lysés. Le trophonte, sphérique, mesure alors 30 μ et ne s'accroît pratiquement plus. C'est à ce stade seulement que s'individualise le bouclier qui ressemble beaucoup à celui de *D. cnemata*; ses côtes, anguleuses, sont moins nombreuses : nous n'en comptons guère plus d'une dizaine. La lamina pharyngæ est réduite à un filament tordu en hélice lâche et rappelle un tire-bouchon; son extrémité distale est à peine spatulée.

Le noyau, au cours de sa croissance, offre quelques particularités. Au stade infestant, il ne contient pas de nucléole (?). Les chromosomes sont tout d'abord épais, puis ils s'allongent. Plusieurs formations nucléolaires (trois principales, peut-être davantage) apparaissent alors entre les filaments chromatiques. Ces nucléoles fusionnent ensuite en une masse unique, ovoïde, qui, comme dans les autres espèces, occupe le pôle antérieur du noyau. Gainé et chromonemata sont parfois particulièrement nets au sein de la substance fondamentale. Ce n'est que tardivement, lorsque le Protiste atteint une quinzaine de microns, que le nucléole est en entier entouré par les chromosomes. Il s'émiette immédiatement, ne laissant à sa place que des filaments chromosomiques très fins, faiblement Feulgen positif, et quelques sphères éosinophiles dispersées. Contre la face interne de la membrane nucléaire apparaissent des corpuscules hémisphériques ayant une vive affinité pour l'éosine. Par la suite, ils deviennent incolores, puis s'évanouissent. Probablement s'agit-il de nucléolites dont la substance diffuse dans le cytoplasme, mais nous ne pouvons l'affirmer. Nous avons retrouvé des images analogues chez un *Oodinium* et chez *Sticholonche zanclea* (Radiolaire).

(1) Les récoltes sont effectuées selon des techniques assez particulières que nous avons décrites au *Bull. Inst. Océan.*, vol. 54, n° 1, 103, 1957.

LES DUBOSQUELLA DES PÉRIDINIENS

Les Périidiniens eux-mêmes sont attaqués par des *Duboscquella*. Nous avons plus particulièrement étudié *D. melo* nov. sp. de la Noctiluque et *D. nucleocola* nov. sp. du *Leptodiscus*. L'un et l'autre sont différents de ceux que nous avons observés chez de nombreux autres Dinoflagellés libres [divers *Gymnodinium* et *Gyrodinium*, *Plectodinium nucleovolva*, *Peridinium triquetrum*, *Peridinium divergens*, *Peridinium depressum*, *P. cinctum*, *P. steinei* et *Goniaulax* sp. (1)]. Ces derniers parasites ne sont peut-être pas tous de la même espèce : nos résultats ne permettent de l'affirmer. Aussi, pour le moment, préférons-nous ne pas leur affecter de nom spécifique. Nous exposerons d'abord les données que nous possédons sur ces *Duboscquella* sp. parasites de Gymnodinides et de Périidiniens, avant de décrire en détail les deux espèces qui nous sont mieux connues, *D. melo* et *D. nucleocola*.

1° *Duboscquella* sp. parasite de Gymnodinides et Périidiniens.

Les Gymnodinides et Périidiniens n'offrent jamais un pourcentage important d'individus parasités. Le taux d'infestation est au maximum de un pour mille. Pour dépister ces *Duboscquella*, il faut observer le microplancton à l'immersion, après fixation et coloration.

Dans ces conditions, il n'est pas toujours aisé de déterminer avec certitude les Dinoflagellés parasités : souvent, en effet, ces derniers s'enkystent sous une membrane périphérique sans structure, et ne se reconnaissent en tant que Périidiniens qu'à leur noyau.

Malgré nos recherches, nous n'avons pas réussi à observer sur le vivant l'évolution des parasites. Aussi notre étude reste-t-elle fragmentaire et ne porte-t-elle que sur des individus en phase trophique.

Vraisemblablement, la sporogénèse s'effectue hors de l'hôte; ayant conservé quelque temps, au laboratoire, des microplanctons riches en Périidiniens, nous n'avons pu cependant trouver de sporocytes libres au fond des cristallisoirs.

Des Périidiniens parasites des genres *Cocoidinium* et *Amœbophrya* s'attaquent également, on le sait, à divers Gymnodinides ou Périidiniens. Il est impossible de faire la part, aux premières phases du développement, de ce qui est trophonte de *Cocoidinium* ou d'*Amœbophrya* et trophonte de *Duboscquella*. Rien, dans la cytologie de ces Protistes à ce stade, ne permet, en effet, de les distinguer.

Dans l'attribution des jeunes trophontes à un genre plutôt qu'à un

(1) Des formes extrêmement communes, telles que *Peridinium sociale*, *Ceratium*, *Cochlodinium* ne sont apparemment jamais infestées.

autre, nous nous basons sur les fréquences corrélatives, dans un même plancton, des formes adultes. C'est là, nous le reconnaissons, une façon de voir contestable. En ce qui concerne *Coccidinium*, le doute pour nous est levé : nous n'avons jamais observé, à Alger, de rosettes schizogoniques si caractéristiques de la reproduction de ce genre. Nous nous croyons en droit, en conséquence, de supposer que *Coccidinium* n'existe pas dans nos planctons.

Les trophontes jeunes que nous rapportons au genre *Duboscquella* sont sphériques (5 μ environ) (Pl. VI, fig. 11); leur noyau, comme celui des espèces précédemment étudiées, présente un nucléole polaire et une masse chromosomique en croissant. En règle générale, si le Péridinien-hôte est un Gymnodinide, le parasite se développe en respectant le noyau (Pl. VII, fig. 16); si c'est un Péridinide, le stade infestant devient très tôt intranucléaire.

L'ébauche du bouclier n'apparaît que tardivement. Elle détermine, au pôle antérieur du Protiste, la formation d'une cavité conique encore plus importante et plus étalée que celle de *D. cnemata*, et qui ne communique avec l'extérieur que par un orifice étroit. Cet orifice ne s'élargit pas par la suite comme chez les autres *Duboscquella*, et, jusqu'à la fin de la phase trophique, le plafond de la cavité persiste, toutefois il devient très mince et difficilement perceptible. Le bouclier n'est donc jamais en contact direct avec le plasma de l'hôte dont il est séparé par une sorte de poche séreuse (Pl. VI, fig. 12, 13 et 14). Pendant longtemps, il reste lisse, aucune fibrille ne le renforce, sur son bord, le périnéma lui-même est peu visible. Ce n'est qu'au terme de son développement, alors qu'il enveloppe la quasi-totalité de la cellule qu'apparaissent, à sa surface, des côtes nombreuses (une cinquantaine). Chaque côte contient des lamelles (ou des bâtonnets), alignés, perpendiculaires à la membrane et disposés en chevrons. Il s'agit de formations trichocystaires : l'étude de *D. nucleocola* le confirmera. Dans quelques cas, une lamina pharyngæ, rudimentaire, existe peut-être. Le trophonte adulte s'est entièrement substitué à son hôte. Sa taille varie évidemment beaucoup selon les Péridiniens parasités. Jamais nous n'avons observé de phagotrophie. La sporogénèse nous reste inconnue.

Nous n'insisterons pas sur l'évolution nucléaire de ce Protiste; elle est, en effet, très comparable à celle de *D. cnemata* (persistance d'un nucléole sphérique jusqu'au stade adulte). Nous avons réussi à colorer, faiblement il est vrai, par le Feulgen, à la fois les chromonemata du cortex et ceux du nucléole. Nous avons ainsi la certitude que tout le matériel chromatique n'est pas localisé à l'intérieur du nucléole.

Le lecteur, en effet, n'aura pas manqué de comparer l'évolution nucléaire des *Duboscquella* avec celle des *Aggregata*. Chez ces Sporozoaires, on le sait, d'après LÉGER et DUBOSCQ, le noyau, à un moment donné du cycle, serait le seul dépositaire du matériel chromatinien. Selon nous, il n'en est rien, une telle interprétation reposant seulement sur l'existence de segments chromosomiques (organismes nucléolaires), Feulgen positif, dans la médulla du nucléole.

2° Appendice : *Duboscquella* sp. trouvé libre.

Grâce à l'obligeance de M. le Professeur HOLLANDE, nous avons pu étudier des échantillons de microplancton provenant de la région de Santos (Brésil). Nous y avons trouvé, à l'état libre, des Protistes que nous rapportons au genre *Duboscquella*. Longs de 50 μ environ, légèrement comprimés latéralement, ils ont une surface fortement côtelée. On compte une trentaine de sillons méridiens étroits, et un sillon ventral beaucoup plus profond. Le plancher de ce dernier est constitué d'une lame fibreuse, convexe. Les côtes s'estompent progressivement au pôle antérieur; à l'antipôle, le sillon ventral s'élargit brusquement en une dépression ovulaire surplombée par les extrémités postérieures des côtes. Ces dernières, à bord arrondi, logent deux rangées divergentes de trichocystes qui sont éjaculés sous l'influence des fixateurs. Nous n'avons pas vu de flagelles.

Dans le cytoplasme se voit une vacuole digestive contenant divers débris étrangers (fragments de spicules, entre autres). La lamina pharyngæ n'a pas été reconnue en toute certitude.

Le noyau est ovoïde ou réniforme. Mais, fait curieux, il a un aspect bien différent du noyau synénergide caractéristique des autres *Duboscquella*, des *Coccidinium*, *Oodinium* et de certains *Amæbophrya*. Il rappelle beaucoup plus le dinocaryon d'un Péridinien banal. Ce fait, a priori, pourrait laisser croire que cette espèce de *Duboscquella* mène une vie libre. Il est plus vraisemblable, toutefois, de penser qu'elle provient de quelque Protiste, mais l'hôte reste à préciser. L'étude du contenu de la vacuole digestive n'a pu élucider le problème.

DUBOSCQUELLA MELO NOV. SP.

Les Noctiluques (*Noctiluca miliaris*), fort abondantes dans le plancton d'Alger, surtout durant la période hivernale, hébergent très fréquemment un *Duboscquella* pour lequel nous proposons le nom de *D. melo* (1), le trophonte étant pourvu de grosses côtes semblables à celles d'un melon (Pl. VII, fig. 22).

Comme il est facile de conserver en culture les Noctiluques, nous avons réussi à suivre aisément le cycle de *D. melo*. Seule la destinée des spores nous échappe encore, pour nombreuses qu'aient été nos tentatives pour en suivre l'évolution.

Plusieurs trophontes existent le plus souvent dans la même Noctiluque. On en compte parfois plus d'une dizaine. Leur pénétration dans l'hôte se fait vraisemblablement par phagotrophie — ils sont alors dans le cytoplasme périnucléaire —, sans doute aussi par voie active, en perforant en un point quelconque la membrane sous laquelle on les trouve alors initialement. En faveur de cette dernière opinion plaide

(1) Un seul parasite a été décrit jusqu'ici de la Noctiluque. DOFLEIN (cité par NERESHEIMER, 1908) le rapporte au genre *Amæbophrya*. Nous ne l'avons pas observé nous-même. Par contre, nous avons rencontré, à maintes reprises, chez *Noctiluca*, des Bodonidés de petite taille (3 à 4 μ), très abondants dans la gelée et présentant une reproduction sexuée. Nous les décrirons ultérieurement.

la présence, sur la cuticule de l'hôte, de cicatrices sus-jacentes aux jeunes parasites. De plus, des Noctiluques au stade de perlage sont porteuses de très jeunes *Duboscquella*, bien qu'à ce stade elles ne se nourrissent plus.

1° Morphologie et croissance du trophonte.

Aux premières phases de son développement, le trophonte de *D. melo* conserve typiquement des caractères péridiniens : ceinture et sillon, épïcône et hypocône, bien qu'estompés, se laissent reconnaître, mais les flagelles font défaut. Très tôt cependant, l'hypocône se résorbe, tandis que s'accroît de façon considérable l'épïcône qui se creuse de profonds sillons déterminant la formation d'autant de côtes saillantes (Pl. VII, fig. 18 à 22).

Les plus petits *D. melo* examinés (5 μ environ) sont ovoïdes, et limités par une membrane très ténue. Le cytoplasme est incolore. Dans le noyau (2 μ de diamètre), les chromosomes, relativement épais et peu nombreux, n'ont pu cependant être dénombrés exactement. Un tel stade est éphémère. Le noyau ne tarde pas à augmenter de volume, à sécréter un nucléole que nous considérons comme antérieur (cf. p. 41). Le cytoplasme se trouve alors refoulé en une pellicule corticale dense, appliquée tout contre la membrane cellulaire. Le parasite devient sphérique tandis que s'efface la « ceinture ». A l'équateur de l'animalcule, un granule, cerné d'une auréole claire, se voit parfois et correspond sans doute à un centrosome. Il détermine la face ventrale du Protiste.

De ce centrosome naît, dans le plan équatorial, du côté gauche, une fibre périnématique qui, bientôt, ceinture le corps. Celui-ci, à ce niveau, se déprime faiblement. Nous considérons l'hémisphère postérieur du trophonte comme homologue à l'hypocône, l'antérieur à l'épïcône d'un Péridinien libre. L'hypocône présente vers l'arrière une légère encoche subterminale qui serait l'équivalent du sillon sagittal d'un Dinoflagellé. Dans l'épïcône loge la portion nucléolaire du noyau, dans l'hypocône la portion chromosomique.

La membrane de l'épïcône s'épaissit, devient rigide et forme une plaque scutellaire qu'aucune fibrille sous-jacente ne renforce.

La lamina pharyngæ fait toujours défaut. Sous-jacentes au bouclier, dans la région apicale du Protiste, siègent des sphérules de 0,2 μ de diamètre, très régulièrement disposées en quinconce. Ces inclusions ne se colorent ni par le rouge neutre, ni par le rouge de ruthénium ou le vert Janus, mais elles réduisent l'acide osmique et sont solubles dans l'alcool; les lipochromes (bleu BZL ou noir soudan, en solution alcoolique) leur communiquent une teinte diffuse. Nous pensons que de telles sphérules constituent des lipides de réserve; leur nombre s'accroît en effet pendant la phase trophique; elles disparaissent, par contre, peu avant la sporogénèse.

Dans la suite du développement, *Duboscquella melo* s'allonge (15 à 18 μ) par la seule augmentation de volume de l'hypocône; la ceinture se trouve ainsi reportée à l'arrière du Péridinien; et bientôt, à cause de l'extension de la paroi scutellaire, tout le plasma de l'hypocône est en quelque sorte absorbé par la région de l'épïcône qui, seule, persiste. Le corps progressivement se sphérulise, tandis que la ceinture, qui est de plus en plus postérieure, s'estompe. Aux stades intermédiaires du déroulement de ce processus morphogénétique, le trophonte revêt un aspect très caractéristique, la paroi scutellaire imprimant à l'épïcône la forme d'une cloche ou d'une ventouse dont les bords seraient évasés vers l'extérieur. (Nous insistons sur ce point, car chez *Amæobophrya* s'observe un complexe fibreux interne dont la morphologie générale est celle du bouclier de *Duboscquella*.)

Apparaissent alors dans le cytoplasme de nombreuses fibres qui naissent tout au long du périnéma, sur le pourtour du bouclier. Ces fibres ont une orientation méridienne; elles se dirigent vers l'apex de la cellule sans toutefois l'atteindre. Une trentaine environ, équidistantes, restent superficielles; les autres forment, autour du noyau, une sorte de nasse qui délimite un endoplasme finement granuleux d'un ectoplasme de plus en plus vacuolaire et turgescents : la cellule absorbe du liquide et gonfle : le bouclier, bridé par les fibres superficielles, se creuse de profonds sillons et prend un aspect côtelé très particulier.

Les côtes sont convexes comme le dos d'une reliure. Elles sont serrées les unes contre les autres. Vers l'arrière, elles s'arrêtent brusquement sur le périnéma qu'elles surplombent; à l'avant, elles s'estompent progressivement et n'atteignent pas le pôle. Les granules lipidiques, répartis initialement en une calotte, se dispersent par petits groupes. On en retrouve des plages irrégulières à la surface des côtes.

S'individualise à ce stade l'appareil cinétique. En comprimant modérément le parasite, il est possible d'écarter les lèvres limitant les sillons; dans l'un de ceux-ci, morphologiquement semblable aux autres, s'aperçoivent des flagelles homodynames (de 10 à 15 μ de long) dirigés vers l'arrière et insérés obliquement : leurs blépharoplastes sont disposés par couples en nombre variable (4 au maximum) le long de la fibre qui sous-tend le fond du sillon (1). Il est évident que nous devons considérer ce dernier comme l'homologue du sillon sagittal mentionné chez *D. aspida*; toutefois, nous ne voyons pas encore le centrosome. Chaque couple blépharoplastique — nous insistons sur ce point — n'est pas à assimiler au complexe cinétique d'un Péridinien. En d'autres termes, il n'y a pas, dans le trophonte de *Duboscquella*, multiplication des cinétides, comme chez un Péridinien polyénergide, tel que *Polykrikos*. Ici, tous les blépharoplastes ont même valeur et engendrent des fouets identiques, trainants, longitudinaux.

(1) Nous avons assisté à l'individualisation de ces couples blépharoplastiques. Au cours de chaque division, l'un des granules, le postérieur, conserve le flagelle, tandis que l'autre en pousse un de néoformation. Les granules basaux restent reliés par une desmose.

Les flagelles transversaux n'apparaîtront qu'aux dernières générations de la sporogénèse et seront issus d'une bipartition différentielle des blépharoplastes.

Cette observation nous permettra d'interpréter par la suite le système flagellaire des *Amœbophrya* que nous étudierons dans un chapitre ultérieur.

Les fouets, comme il a été dit, sont couchés dans le fond du sillon, très étroit, et seules s'aperçoivent à l'extérieur, vers l'arrière, les extrémités des deux derniers. A première vue, les trophontes paraissent ainsi biflagellés — ce qui est faux. Pendant toute la phase trophique, les flagelles sont inactifs. Ils n'entrent en mouvement que lorsque la Noctiluque est lésée (action de l'eau de mer) ou simplement comprimée entre lame et lamelle. On observe tout d'abord quelques légères oscillations du Protiste qui reste intimement accolé au cytoplasme de son hôte par toute la surface de l'hypocône. Puis le battement flagellaire s'accélère et provoque la rotation très régulière de l'épicône seul autour de son axe antéro-postérieur; le cytoplasme se tord et se délamine au niveau du périnéma et bientôt le Protiste se coupe en deux. Lors des premiers examens, notre attention avait été attirée par ces « couples de cellules hémisphériques », l'une lisse, l'autre côtelée et mobile. Ils rappelaient des syzygies de Sporozoaires. Leur origine et leur évolution montrent qu'ils n'ont rien de comparable : ils résultent d'un phénomène anormal provoqué par les conditions défavorables du milieu. L'hypocône forme une masse cytoplasmique anucléée, douée de mouvements amœboïdes, plus exactement péristaltiques; nous ne pouvons mieux comparer ces contractions, en plus rapides, qu'à celles d'une limace. Il dégénère en quelques heures. En général, l'épicône subit finalement le même sort; cependant, si l'évolution du trophonte est suffisamment avancée, l'amputation de l'hypocône n'entraîne pas de perte cytoplasmique importante, et l'épicône libéré peut entamer immédiatement ses premières divisions sporogoniques.

Dans les conditions physiologiques normales, le bouclier, nous l'avons vu, finit par recouvrir tout le Protiste; le périnéma, jusqu'ici circulaire, devient très elliptique. Il se referme en quelque sorte comme deux lèvres sur l'hypocône. Ce dernier, au terme de l'évolution trophique, n'est plus représenté au pôle postérieur que par une ligne claire, parfois bifurquée, cernée du périnéma.

A la suite de ce pincement, le trophonte adulte n'est plus sphérique. Sa section transversale, selon le cas, est grossièrement elliptique ou triangulaire. Le sens dans lequel le corps est comprimé est indépendant de la position du sillon flagellaire, qui peut se trouver soit à une extrémité, soit sur une face. La vésicule nucléaire, qui avait été refoulée vers l'avant par le cytoplasme provenant de l'hypocône, devient maintenant oblongue.

Par suite de la résorption de son hypocône, le parasite n'adhère plus au cytoplasme de son hôte et tombe dans la gelée de la Noctiluque. A ce stade (trophonte de 50 à 80 μ dans sa plus grande dimension),

son cytoplasme acquiert, comme celui d'autres Péridiniens parasites (*Oodinium*, *Diplomorpha*...), une coloration diffuse jaune, puis brune. Il repose sous la membrane de la Noctiluque où il effectue de brusques sursauts : ceux-ci sont provoqués par des contractions des côtes et par le mouvement des flagelles. On constate, en effet, que les sillons, dont l'espace était jusqu'ici virtuel, sont maintenant susceptibles de s'écarter et de se refermer rapidement, comme les plis d'un soufflet, provoquant par réaction des déplacements saccadés du Protiste. Le sillon flagellaire s'ouvre tout comme les autres, ce qui permet aux fouets qui y logent de se déployer. Ces derniers restent toutefois peu actifs : leurs battements sont insuffisants pour assurer la nage du Protiste à l'intérieur de la Noctiluque; lents, de grande amplitude, ils s'effectuent dans le plan sagittal. Ils sont donc bien différents de ceux qui ont valu leur nom aux Péridiniens, et rappellent plutôt ceux que l'on observe chez une Trichomonadine. Ceci ne doit pas surprendre puisque nous savons qu'il n'existe pas, à ce stade, de fouet homologue du fouet transversal, ondulant, d'un Dinoflagellé typique.

Au cours des mouvements morphogénétiques auxquels nous avons assisté, les fibres se déplacent au sein du plasma qui se creuse de larges vacuoles aux contours irréguliers. L'épibolie, nous l'avons vu, n'a pas pour conséquence, en général (1) du moins, la formation d'une cavité digestive : il n'existe pas de phase phagotrophe dans le cycle de *Duboscquella* de la Noctiluque. Cependant, le parasite provoque de profondes altérations de son hôte et, bien souvent, le tue avant même d'avoir achevé sa croissance. On constate tout d'abord que les tractus cytoplasmiques qui forment normalement un réseau dans la gelée de la Noctiluque se rétractent (il s'agit là seulement d'une réaction physiologique qu'on peut provoquer par des stimuli variés : ébranlement, piqûres, pH acide). Puis flagelle et tentacule disparaissent, la dépression buccale s'efface, le cytoplasme périnucléaire se lyse progressivement. *D. melo* ne s'attaque jamais au noyau, mais ce dernier dégénère lui aussi; parfois il est rejeté par le cytoplasme de la Noctiluque. La membrane, par contre, reste longtemps intacte, devient turgescente, sphérique, et c'est dans cette vésicule inerte que le parasite va effectuer la majeure partie de son évolution sporogénétique.

2° Sporogénèse.

La sporogénèse de *D. melo* comporte une dizaine de divisions palintomiques toutes transversales : les plasmotomies s'effectuent selon un plan perpendiculaire aux côtes. A 20°, on obtient, en 24 heures environ, des cellules typiquement dinoflagellées que nous considérons

(1) Très exceptionnellement, nous avons observé des particules étrangères dans des vacuoles. Nous considérons cette phagocytose comme accidentelle.

comme des spores mais dont nous n'avons pas vu le devenir. L'activité mitotique se ralentit considérablement lorsque la température est plus basse : à 12°, la sporogénèse est bloquée. Pour cette raison, sans doute, alors que les Noctiluques sont surtout abondantes dans le plancton algérois au cours de l'hiver, leurs parasites, eux, s'observent surtout au printemps et en été.

Pendant toute la phase trophique, le centrosome n'est pas discernable, mais dès le début de la sporogénèse, il est visible sous forme d'un granule centriolaire d'un micron à peine, dont la forme rappelle celle d'un diabolito (Pl. IX, fig. 8). Ce centriole est sous-jacent au sillon flagellaire dans la région équatoriale. Une desmose se voit parfois, mais nous ne pouvons préciser si elle aboutit au système fibrillaire dérivé du périnéma (ce serait alors une lamina pharyngæ rudimentaire), ou si elle est en relation avec les granules blépharoplastiques. Cette dernière interprétation est plus vraisemblable.

Autour du grain centriolaire se différencie une sphère archoplasmique volumineuse (jusqu'à 8 μ de diamètre) qui déprime le noyau (Pl. IX, fig. 10 et 11).

Les cinétosomes et les fouets qui en dépendent (il y en a, nous l'avons vu, deux ou quatre couples) se répartissent en deux lots équivalents, l'un dans l'hémisphère antérieur, l'autre dans l'hémisphère postérieur. La cellule s'allonge, s'étrangle à son équateur, et les deux premiers sporocytes, côtelés, s'individualisent (Pl. X, fig. 15).

Les divisions se succèdent sans interruption, elles sont synchrones. Les premières sont très rapides (stade 16 obtenu au bout de 45 minutes, stade 128 en moins de 2 heures), puis leur rythme se ralentit. En général, les sporocytes se séparent à chaque génération, il est rare qu'ils restent accolés par leur région polaire et qu'ils forment, comme ceux de *D. aspida*, des chapelets, plus fragiles encore, qui s'égrènent à la moindre agitation. Il peut arriver aussi que la plasmotomie soit en retard sur la caryogamie et qu'on observe des sporocytes à quatre et même huit noyaux.

A chaque plasmotomie, les fibres qui sous-tendent les côtes se trouvent étirées; elles deviennent très ténues et finissent par se rompre, se répartissant de façon inégale entre les individus-fils. Il en résulte que les côtes sont de moins en moins accusées au fur et à mesure que progresse la sporogénèse et que leur nombre diminue. Seul le sillon flagellaire reste bien marqué. Nous pensons que la fibrille qui se voit alors au fond de ce dernier persiste, doublée et renforcée par les desmosomes interblépharoplastiques.

Division nucléaire et plasmotomies prennent le pas sur la division des granules flagellaires. Ainsi, les sporocytes de la cinquième ou sixième génération, en forme de grain d'orge, ne présentent plus qu'un unique sillon ventral, d'où s'échappent seulement deux flagelles égaux (Pl. VII, fig. 23).

3° Les spores.

Des formes typiquement péridiniennes apparaissent à la huitième génération (8 à 10 μ de long). Le sillon flagellaire qui, jusqu'ici, s'étendait d'un pôle à l'autre du sporocyte s'estompe à leur partie antérieure qui est globuleuse et contient le noyau. Par ailleurs, les deux fouets ne sont plus identiques : le postérieur, traînant, fonctionne à la façon d'une godille; l'autre est devenu nettement transversal. Il bat le long de la face gauche du Protiste; celle-ci s'est déprimée, à partir du sillon, en une ceinture peu profonde qui s'étend sur un demi-tour, sénestre. La question se pose évidemment de savoir la raison pour laquelle des cinétosomes qui, jusqu'ici, engendraient tous des flagelles semblables, produisent dès cet instant des fouets hétérodynamiques. Nous ne savons résoudre ce problème.

Souvent, dans nos élevages, la sporogénèse s'arrête là : mais non moins fréquemment, nous avons observé deux (parfois trois) divisions successives de ces cellules; les individus de cette dixième génération présentent, à la taille près (4-5 μ), une morphologie très comparable à celle que nous venons de décrire. On peut seulement noter que l'épicône est plus proéminent au-dessus de la ceinture qu'il surplombe d'une sorte de visière. Ces faits nous incitent à croire à l'existence de macro- et de microspores (Pl. VII, fig. 24). Cette dualité sporale ne semble pas provenir des conditions expérimentales. A partir d'un unique trophonte, on obtient toujours des éléments d'un même type. Par contre, dans le même récipient d'élevage, la descendance de plusieurs trophontes comporte petits et gros Flagellés.

4° Destinée des spores.

Nous avons cherché à obtenir dans les conditions variées de température, oxygénation et pH, l'évolution de ces éléments; mais malgré tous nos efforts, la destinée des spores nous échappe encore. Placées au contact de Noctiluques saines, elles sont incapables de les infester. Inoculées expérimentalement, elles dégèrent; souvent d'ailleurs, la Noctiluque les rejette en s'autotomisant.

Laissées dans une eau pure au laboratoire, les spores en quelques heures perdent leurs fouets, se sphérulisent, mais leur mort ne survient que beaucoup plus tard. Une semaine après, leurs structures cytoplasmiques et nucléaires sont encore normales.

Signalons qu'une seule fois cependant, nous avons constaté la présence, dans un élevage, d'un couple de cellules de tailles inégales. La plus petite était accolée par son apex au pôle postérieur de l'autre. Nous avons assisté à leur fusion en une masse piriforme sur laquelle ceintures, sillons et flagelles ont disparu, et qui semblait mononucléée. Mais l'examen après fixation, coupe et coloration, n'a révélé que des

structures en voie de lyse. Cette unique observation ne permet pas de conclure à une sexualité hétérogamique de *D. melo*. Peut-être s'agissait-il d'une division sporogonique anormale qui aurait avorté lors de la plasmotomie.

Il convient toutefois de rappeler ici qu'au début de son évolution intracytoplasmique, le parasite a sensiblement la même taille qu'une microspore. Si, comme nos résultats semblent le montrer, la sporogénèse peut aboutir à des macrospores quatre fois plus volumineuses que les microspores, des divisions doivent nécessairement intervenir avant toute infestation. Microspores et macrospores seraient-elles des gamètes et leur copulation serait-elle suivie de deux divisions post-zygotiques ?

Nous n'avons pu trancher le débat. Aucun indice dans l'évolution nucléaire de *D. melo* ne nous a pas permis de préciser cette donnée. Comme on le verra, du stade infestant jusqu'aux spores, le nombre des chromosomes est constant.

5° Structure et évolution du noyau (Pl. VIII, IX et X).

A la phase d'infestation, le noyau du parasite, très petit (2 μ de diamètre environ), est compact, très sidérophile et d'étude délicate. Il est très légèrement ovoïde, nettement délimité, bien que nous n'ayons pas vu de membrane nucléaire. Sa réaction au Feulgen est intense; une hydrolyse faible et une coloration peu poussée permettent cependant de reconnaître les chromosomes courts et massifs, non polarisés. Il n'a pas été possible de les dénombrer exactement, mais il est certain qu'il y en a moins d'une dizaine. On ne voit pas de nucléole, même après coloration au Mann ou application de la technique de Brachet.

Nous ne connaissons pas les tout premiers stades de son évolution. Dans les stades végétatifs un peu plus âgés, qui ne sont guère plus gros, le noyau devenu turgescant comprend déjà, comme dans les autres espèces du genre, deux compartiments : l'un, nucléolien, l'autre fait de chromosomes (Pl. VII, fig. 19 et 20). Diverses observations laissent penser que le nucléole provient de la coalescence de nucléoles-élémentaires, élaborés par des branches chromosomiques distinctes. A l'aide de la technique de Brachet, on arrive d'ailleurs à individualiser, dans le nucléole, six ou huit branches chromonématiques qu'entoure une substance très riche en acide ribonucléique.

Il nous a semblé parfois que ces segments chromosomiques, élaborateurs de substance nucléolaire, ainsi que les filaments chromatiques du compartiment chromosomien, étaient polarisés sur un granule cytoplasmique (centrosome ?) siégeant à l'équateur de la cellule. Selon nous — et nous en discuterons dans la partie générale de ce travail — chaque chromosome possède deux branches; l'une, localisée dans l'hémisphère nucléaire postérieur, est euchromatique; l'autre, dans l'hémisphère antérieur, porte à sa partie terminale un organisateur nucléolaire.

Certes, il est difficile, sur le vif ou sur préparations de mettre en évidence des connexions entre le nucléole et le reste du noyau. *In vivo*, compartiments nucléolien et chromosomique sont intimement appliqués l'un contre l'autre, mais sous l'influence des fixateurs ils se disjoignent. De ce fait, les tractus chromosomiques qui doivent relier ces deux régions sont vraisemblablement rompus. Parfois, sur les préparations, calottes nucléolienne et chromosomique, bien que disjointes, sont presque au contact l'une de l'autre en un point où, précisément, semblent converger les filaments chromonématiques des deux compartiments du noyau. De telles images laissent croire que les chromosomes participent tous pour une part à la constitution des deux régions nucléaires.

Tandis que le parasite augmente de volume et que le périnéma se développe, la « région euchromatique », de moins en moins colorable, prend de l'importance, refoule devant elle le nucléole qui n'occupe plus que le quart antérieur du noyau, et se trouve comprimé en une calotte aplatie. Elle le déborde et finit par l'enrober complètement au moment où apparaissent les côtes sur l'épicône (Pl. VIII, fig. 1). Ultérieurement (trophonte de 20 μ), le nucléole devenu sphérique gagne le centre du noyau. Les chromonemata intranucléoliens, faiblement Feulgen positif, s'allongent considérablement, forment un peloton enchevêtré, mais restent nets. Les gaines de ces éléments (un micron de diamètre) présentent à leur surface des filaments ou plutôt des granules éosinophiles contigus qui semblent disposés en hélice, simulant un nucléolonéma. La pars amorpha du nucléole est relativement peu abondante, mais elle est dense, très pyroninophile.

Dans le cortex nucléaire, beaucoup plus clair, la réaction de Feulgen est négative. On aperçoit cependant des filaments d'une extrême ténuité, gainés d'un tubule cylindrique d'un demi-micron, à paroi très mince; ils représentent les chromosomes très déspiralisés; nos préparations ne sont pas suffisamment délicates pour permettre d'affirmer que toute la vésicule nucléaire est ainsi constituée. Il se peut qu'un réticulum interstitiel plus ou moins abondant sépare les anses chromosomiques les unes des autres. C'est d'ailleurs à cette interprétation que nous nous sommes raliés après étude de la mitose.

La substance de ce cortex nucléaire présente souvent autour du nucléole une certaine orientation radiaire, vraisemblablement due à l'action des fixateurs sur un suc nucléaire. L'examen sur le vivant ne nous renseigne pas à ce sujet : seuls les tronçons chromosomiques nucléoliens sont bien visibles; tout le reste du noyau offre une structure homogène ou très finement granuleuse. On note toutefois l'existence de gouttelettes en nombre variable (une douzaine environ), d'un micron de diamètre, réfringentes, souvent groupées par couples. Un examen prolongé montre qu'elles se déplacent, ce qui indique une lente cyclose nucléaire. Ces inclusions sont éosinophiles. Nous n'y avons pas décelé, à ce niveau, d'acide ribonucléique, mais peut-être s'agit-il néanmoins de petits nucléolites réduits à leur trame protidique.

Le noyau conserve cette structure jusqu'à la fin de la phase de croissance, mais, dès que le parasite se détache du cytoplasme de son hôte, il est le siège de modifications qui sont le prélude des divisions sporogoniques.

LA MITOSE

L'observation vitale ne peut fournir que quelques points de repère de cette évolution. On est, en effet, gêné par l'opacité du Protiste. Les images que nous avons étudiées sur coupes sont extrêmement variées; nous avons évidemment cherché à les sérier, en éliminant celles qui nous ont paru anormales; mais il nous faut reconnaître le caractère provisoire de certaines de nos interprétations.

Dans une première étape, on assiste à la disparition du nucléole.

Les segments chromosomiques nucléoliens augmentent par places de diamètre (1,5 à 2 μ). On a l'impression que seule la gaine du chromosome s'est renflée. Il se forme de gros boyaux reliés entre eux par des filaments chromatiques très ténus. Ces portions dilatées se raccourcissent de plus en plus, et finalement se localisent à la périphérie du nucléole. Ce dernier prend un aspect bien particulier : il est constitué d'un cortex « vacuolaire » (sur coupes) et d'une région médullaire filamenteuse, faite de chromonemata enchevêtrés qui affleurent la surface du nucléole grâce à un goulot aménagé dans le cortex (Pl. VIII, fig. 2, 3 et 4). Dans quelques cas favorables (coupe transversale du goulot), nous avons pu compter environ huit filaments chromosomiques. Cette structure n'est pas sans rappeler celle du nucléole de la Coccidie, *Aggregata eberthi*, décrite par DUBOSCQ et COLLIN. Ici cependant, le goulot ne semble pas avoir d'orientation déterminée, tandis que le micropyle du nucléole de Sporozoaire est toujours antérieur.

Par la suite, dans la région du goulot, la limite du nucléole devient imprécise; ses filaments constitutifs semblent se mêler aux filaments chromosomiques périphériques. Nous n'avons pu reconstituer complètement, d'après nos préparations, les différentes phases de l'extrusion de ces filaments nucléoliens hors du nucléole; mais il est certain qu'à la fin de ce processus, cet organite ne renferme plus aucun filament chromatique; sa cavité est vide, plus exactement elle ne présente que quelques travées faites d'un coagulum très clair. Le cortex est alors assez mince, de structure dense, les « vacuoles » qu'on y observe ne contiennent plus de chromonema, elles s'ouvrent et se vident dans la cavité centrale; cette dernière, elle aussi, se résorbe peu à peu (Pl. VIII, fig. 5 et 6). Nous pensons que le nucléole, à ce stade, est devenu une enclave inerte : sa texture s'homogénéise, sa taille décroît progressivement. Il semble fondre au sein du noyau, libérant un stock important d'acide ribonucléique ou du moins des nucléoprotéines, et disparaît de façon définitive. Sporocytes et spores en sont dépourvus.

Tout le noyau est alors occupé par un réseau à texture grossière,

sidérophile. Ce réseau retient fortement la pyronine, mais cette affinité n'est pas due à la présence d'acide ribonucléique, elle persiste en effet après traitement à la ribonucléase. La réaction au Feulgen est à peu près nulle. Nous pensons qu'un tel réseau a pour substrat les chromosomes revêtus de substances chromatiques d'origine nucléolaire. Ces dernières, métabolisées par les chromosomes pour leurs propres synthèses, ne sont plus des ribonucléoprotéines, et ne sont pas encore des thymonucléoprotéines. Au cours de ce métabolisme, la pyroninophilie s'affaiblit considérablement. La vésicule nucléaire devient très peu colorable (Pl. IX, fig. 7 et 8). C'est à ce moment qu'on commence à distinguer contre le noyau, sous le sillon flagellaire, le granule centriolaire dont nous avons déjà parlé. Peu à peu, le cytoplasme se différencie autour de ce centriole en une aire archoplasmique plus sidérophile, aux contours mal limités, et dont la structure, finement granuleuse, présente une certaine orientation radiaire. La membrane nucléaire disparaît au contact de cet archoplasme. Dans le noyau apparaissent alors, de plus en plus nettement, des filaments chromatiques tordus en hélice, parfois fissurés. La spiralisation n'est pas uniforme; certaines portions du chromosome restent très étirées et peu visibles; d'autres, au contraire, se tordent de façon intense; les spires du chromonema sont jointives, recouvertes dans leur ensemble par la gaine distendue. Il s'individualise ainsi des sortes de prochromosomes qui continuent à se raccourcir et gagnent bientôt le centre du noyau où ils se tassent. Finalement, cet amas central se résout en huit bâtonnets massifs, plus ou moins arqués (1 μ de large, 5 à 8 de long) (Pl. IX, fig. 9, 10 et 11). Chacun d'eux présente une constriction où l'on reconnaît un centromère (insertion atélomitique du centromère). Ils baignent dans une substance claire qui, après fixation, se montre faite de fins filaments enchevêtrés, simulant des chromonemata ténus, mais Feulgen négatif, et n'ayant aucune affinité pour les colorants de la chromatine.

S'agit-il d'un coagulum produit au cours de la confection des préparations ? Existe-t-il, au contraire, dans cette substance, des éléments figurés distincts des chromosomes ? Nous ne pouvons le dire. Chez *D. aspidia*, le noyau revêt une structure semblable, mais, aux filaments interstitiels se mêlent d'authentiques chromonemata.

Entre temps, l'aire archoplasmique s'est nettement circonscrite en une sphère. Elle vient au contact de la surface du Protiste, au fond du sillon flagellaire, où se distinguent deux granules, centrioles dédoublés. Elle est presque complètement encastrée dans le noyau et présente à sa périphérie un cortex plus opaque, de structure homogène. De ce dernier s'irradient dans la vésicule nucléaire de courts prolongements; nous les homologuerons aux plasmodendrites que CHATTON a décrits chez *Blastodinium*. Il convient de souligner la similitude qui existe entre les appareils archoplasmiques de ces deux Protistes.

Nous n'avons décelé aucune connexion entre plasmodendrites et chromosomes; nous ne pouvons cependant en nier l'existence. En effet,

les plasmodendrites se rétractent au moment où, précisément, se dénoue l'amas chromatique central et s'isolent les chromosomes. Toutefois, ceux-ci ne présentent aucune orientation particulière (1). Ils se dédoublent et les images des deux chromatides accolées, parallèles, sont particulièrement nettes. Les deux centrioles s'écartent l'un de l'autre, glissent au fond du sillon flagellaire, entraînant chacun une partie de l'archoplasme; ce dernier perd progressivement d'importance. Il n'y a pas formation de fuseau. Nous n'avons pas aperçu de centrodesmose. Tandis que la membrane nucléaire disparaît, les chromatides se séparent. Apparemment du moins, elles n'ont pas de liaison avec les centrioles et sont dispersées sans ordre dans le suc nucléaire; progressivement, les chromosomes-fils se groupent, au voisinage des pôles mitotiques, en deux lots; chaque chromosome, très fortement Feulgen positif, est dans un état de condensation extrême (Pl. IX, fig. 12). Il comprend deux bras (0,5 à 1 μ de large, 1 à 2 μ de long), très courts et renflés, souvent dans le prolongement l'un de l'autre, et séparés par un centromère bien net. Les chromosomes s'enveloppent alors chacun d'une membrane (gaine). A l'intérieur des vésicules ainsi individualisées, ils se dés spiralisent et forment un lacis de filaments très fins. C'est seulement alors que s'aperçoivent des desmoses reliant le centrosome aux centromères situés à l'apex de chaque « sac chromosomique ». Ces desmoses se raccourcissent et les huit sacs chromosomiques deviennent coalescents (Pl. IX, fig. 13, 14 et 15). De cette fusion résulte, à chaque pôle mitotique, une unique vésicule appliquée contre le centrosome et qui va constituer le noyau des premiers sporocytes. Entre ces deux noyaux-fils s'étale le suc nucléaire du noyau primitif; sa texture filamenteuse est orientée selon l'axe de division du fait de l'étirement du protiste et des déplacements des chromatides. On pourrait croire à l'existence d'un fuseau, mais ces filaments ne sont pas continus d'un pôle à l'autre du noyau; il n'y a pas de véritables fibres fusoriales. Le suc nucléaire résiduel est bientôt envahi par des travées cytoplasmiques et disparaît au moment de la plasmotomie.

L'interprétation de cette mitose paraît délicate puisque, pendant la prophase et l'anaphase, les chromosomes ne montrent ni relation ni polarisation vis-à-vis des centres cinétiques. Les divisions suivantes de la sporogénèse ne diffèrent pas de façon fondamentale de la première. Leur étude nous permettra cependant de dégager les grands traits de la mécanique caryocinétique de ce Protiste.

Dans les noyaux interphasiques des premiers sporocytes, les chromosomes s'étirent et s'amincissent; ils restent toutefois bien visibles. Lors de la prophase, on observe, comme précédemment, dédoublement et spiralisation des chromonemata, mais ceux-ci ne se groupent pas en un amas central; ils restent répartis dans la vésicule nucléaire et leur raccourcissement aboutit directement à des chromosomes massifs, puis

(1) Ils semblent parfois alignés bout à bout, mais nous ne pensons pas qu'il faille chercher une interprétation à cette disposition assez exceptionnelle et vraisemblablement fortuite.

fissurés (1). Dès le dédoublement de l'archoplasme (relativement moins développé), on peut mettre en évidence des desmoses qui relient centrosome et centromères. Tandis que les centres cinétiques basculent de part et d'autre du noyau, ces desmoses se raccourcissent et entraînent les chromatides aux pôles mitotiques. Ces images montrent clairement que la division nucléaire de *Duboscquella* est une pleuromitose qui ne diffère du type syndinien que par la présence d'un centrosome. Lors de la première division, le processus est certainement identique, et si, jusqu'à la fin de l'anaphase on ne peut distinguer de desmoses, c'est qu'elles sont noyées dans un suc nucléaire filamenteux et abondant.

A la télophase, la condensation des chromatides est moins accusée; les sacs chromosomiques ne sont jamais indépendants : dès leur formation, ils sont plus ou moins coalescents.

A chaque génération, le noyau évolue de plus en plus vers un aspect typiquement péridinien. Les chromosomes interphasiques deviennent très apparents, forment, dans un suc nucléaire peu abondant, des chapelets granuleux, entremêlés, comme chez un *Gymnodinium*; la spiralisation des chromonemata persiste au repos. Leur raccourcissement à la prophase est donc relativement peu prononcé. Ils restent intriqués les uns dans les autres, sans orientation, et, la taille des noyaux diminuant rapidement au cours de la sporogénèse, c'est uniquement dans quelques cas favorables que nous avons cru reconnaître une polarisation de leur région centromérique vers le centrosome. A aucun moment, on n'observe les chromosomes en V, bien nets et convergents, comme nous l'avons vu chez *D. aspida*. Les images anaphasiques sont de même assez confuses; on a l'impression — et les anciens auteurs d'ailleurs interprétaient de la sorte l'anaphase péridinienne — que l'écheveau chromatique s'étire et se coupe en deux par son milieu. C'est seulement à la fin de la télophase que les chromosomes se condensent suffisamment pour qu'on puisse constater que, jusqu'aux spores, ils sont toujours au nombre de huit.

Les noyaux quiescents des derniers stades de la sporogénèse et des spores sont compacts. Rien ne les distingue de ceux des formes infestantes que nous avons pris comme point de départ de cette étude. De la sorte, nous ne possédons aucun argument caryologique pour infirmer ou affirmer la possibilité d'une sexualité chez *Duboscquella melo*, mais nous pouvons assurer qu'aucune méiose n'intervient dans la partie du cycle que nous connaissons.

(1) Parfois, dans les noyaux de stade II obtenus en culture, nous avons compté non pas 8 mais 16 couples de chromatides, voire davantage. Nous avons tout d'abord songé à l'existence de tétrades témoignant d'un processus méiotique. Cependant, à la prophase de la première division, nous n'observons — et ce d'une façon constante — que 8 chromosomes. Aussi pensons-nous que ce nombre de chromosomes anormalement élevé tient à une asynchronie entre la division chromosomique et celle du noyau. Il y aurait polyploïdie accidentelle (Pl. X, fig. 17).

DUBOSQUELLA NUCLEOCOLA NOV. SP.

1° Cycle biologique.

Cette espèce n'est pas commune, son étude repose sur l'observation d'une cinquantaine d'exemplaires provenant uniquement de trois récoltes planctoniques (mai 1957 et janvier 1958). Elle effectue son développement trophique à l'intérieur du noyau de *Leptodiscus medusoides*; très exceptionnellement, ce Péridinien peut contenir deux, voire trois parasites. Les différences de taille observées entre ces derniers laissent penser à des infestations successives de l'hôte et non pas à une division végétative de *Duboscquella*. Au cours de sa croissance, le protiste refoule contre la capsule nucléaire le matériel chromatique de l'hôte, chromosomes et nucléole, puis ceux-ci, lysés, disparaissent sans que pour autant l'activité du *Leptodiscus* en paraisse affectée. Par la suite, la capsule nucléaire, très éosinophile, est considérablement distendue, le trophonte adulte atteignant parfois 125 μ de diamètre; elle s'amincit progressivement sans toutefois se rompre; elle devient si ténue qu'on ne peut plus la mettre en évidence; elle finit sans doute par disparaître. Les individus atteints sont alors aisément reconnaissables sur le vivant, même à l'œil nu; en place du noyau s'observe une grosse vésicule d'un blanc laiteux; le parasite n'élabore pas, en effet, comme nous l'avons vu chez les autres espèces, de pigment brun.

Les stades plus jeunes, par contre, masqués par les chromosomes de l'hôte, ne sont visibles qu'après coloration à l'éosine et éclaircissement dans l'essence de girofle. Le plus petit que nous possédions mesure 20 μ . Il est à peu près sphérique mais présente une constriction annulaire que nous considérons comme une ceinture et qui partage très inégalement le corps en un épïcône rudimentaire, de texture dense, et un hypocône globuleux, plus clair, qui contient le noyau. Ce dernier (12 μ) est légèrement piriforme; on y distingue, au sein d'un réseau chromatique serré, un nucléole (6 μ) aux chromonemata bien visibles. Près de l'apex du noyau, nous avons cru reconnaître le centrosome, sous-jacent à un ou deux granules blépharoplastiques, dépourvus de flagelles. Le parasite est entouré d'une enveloppe à laquelle il n'adhère pas et qui l'isole des chromosomes de *Leptodiscus*. Aucune autre espèce de *Duboscquella* (sauf peut-être *D. melo*) ne présente de forme analogue; nous pensons qu'elle résulte d'une réaction de l'hôte à la présence de *D. nucleocola*. Son aspect est d'ailleurs le même que celui de la capsule nucléaire. Il est bien certain que ce stade de 20 μ ne peut être considéré comme la forme infestante; s'il en était ainsi, la capsule nucléaire devrait, croyons-nous, montrer la trace de la pénétration d'un parasite aussi volumineux, relativement; or, celle-ci nous a toujours semblé intacte. Il est vraisemblable que l'individu qui s'introduit dans le

noyau est de dimensions beaucoup plus faibles, mais bien que nous ayons coupé et coloré systématiquement tous les *Leptodiscus* récoltés à la même époque que ceux manifestement parasités, le stade infestant a échappé à nos investigations (1).

Par la suite, la cellule devient turgescente, régulièrement ovoïde, et la ceinture disparaît complètement. Le cytoplasme se creuse de grosses vacuoles: centrosome et blépharoplastes ne sont plus visibles. Le bouclier ne se discerne bien que dans les trophontes de 70 à 80 μ de diamètre (2). Il a la forme d'une petite plaque circulaire, d'abord concave, puis faiblement convexe (Pl. XI, fig. 3). Il est surmonté d'une cavité dont le plafond, appliqué contre la capsule nucléaire de l'hôte, correspond à la paroi primitive du Protiste doublée d'une mince couche cytoplasmique. Ce que nous connaissons des autres *Duboscquella* permet d'affirmer que cette cavité est d'origine externe et résulte d'une invagination de la surface; elle doit présenter à son apex un orifice, que nous n'avons pas vu. A priori, on pourrait croire, ici, que le bouclier est une formation endogène (3): lorsqu'il s'accroît, la cavité dont il forme le plancher, loin de s'ouvrir largement à la surface et finalement cesser d'exister, comme chez d'autres espèces de *Duboscquella*, devient au contraire importante et turgescente (4).

Le bouclier s'étale en une ombrelle très large (jusqu'à 125 μ de diamètre) et occupe toute la face dorsale du Protiste, devenu lenticulaire; du périnéma qui le borde poussent dans le cytoplasme de très nombreuses fibrilles qui se groupent en faisceaux (plus d'une centaine). Chacun de ceux-ci est constitué de 4 à 6 de ces fibrilles, disposées en éventail dans un plan méridien: l'une, assez courte, orientée vers l'arrière, tend à contourner le noyau, les autres remontent en direction de l'apex. Les faisceaux soulèvent le bouclier en autant de côtes, séparées de profonds sillons convergeant vers le centre, où se trouve généralement une vacuole qui fait hernie à la surface (Pl. XI, fig. 4). Ce système fibrillaire paraît ainsi assez différent de ce que nous avons vu jusqu'ici; il forme, en quelque sorte, un squelette à l'intérieur des côtes, au lieu d'alterner avec elles et de tendre, à la surface, le fond des sillons. Il est possible, cependant, de ramener tout à un même plan d'ensemble: chez *D. melo*, par exemple, existent à la fois des fibres superficielles qui sculptent les sillons et des fibres profondes: ce sont les secondes qui se développent chez *D. nucleocola*; nous ne sommes

(1) Récemment, nous avons observé un exemplaire de 7 μ , intranucléaire, de morphologie très comparable à celle d'un *D. aspida* de même taille. A l'apex du noyau de l'hôte, les chromosomes faisaient légèrement hernie au travers d'une perforation de la capsule nucléaire.

(2) Nous croyons qu'une ébauche rudimentaire de cette formation existe déjà sur des individus plus jeunes (25-30 μ), mais nos préparations ne permettent pas d'être affirmatif.

(3) Nous verrons ultérieurement que c'est sur une interprétation erronée très analogue que reposent jusqu'ici les données concernant les *Amæbophrya*.

(4) Elle s'affaisse à la déshydratation et, sur nos préparations, elle est presque virtuelle.

d'ailleurs pas certain que les premières y fassent absolument défaut; elles seraient seulement très ténues. Rien ne permet de distinguer, à ce stade, un sillon privilégié, sagittal, car la lamina pharyngæ fait défaut, et nous n'avons pas vu de blépharoplastes.

La suite de l'évolution du trophonte de *D. nucleocola* ne présente pas d'intérêt particulier : le bouclier devient très convexe; il englobe tout le cytoplasme; puis le périnéma se pince au pôle postérieur où ne subsiste qu'une sorte de suture, linéaire (Pl. XII, fig. 7 et 8). Il ne se forme pas de vacuole digestive. La cavité surmontant le bouclier et limitée par la paroi primitive du Protiste persiste. Elle est topographiquement comparable à la cavité amniotique d'un embryon de Mammifère, le trophonte adulte finissant par se trouver à l'intérieur d'une vésicule remplie de liquide. La paroi de celle-ci se déchire, de même que la cuticule dorsale du *Leptodiscus*, et le parasite est libéré. Il entre aussitôt en palintomie. Les sporocytes restent accolés en chapelets très réguliers. Le nombre de leurs côtes diminue rapidement au cours des générations successives; dans l'un des sillons se montrent deux flagelles longitudinaux et toute la colonie nage en serpentant (Pl. XII, fig. 9).

Le manque de matériel ne nous a pas permis d'étudier la sporogénèse au-delà de la sixième génération; nous nous sommes heurté à de nombreux échecs : nous avons indiqué par ailleurs les précautions qu'il faut prendre pour conserver au laboratoire des *Leptodiscus* en bon état; quand il s'agit d'individus parasités, il ne peut être question de les maintenir dans une grande quantité d'eau, faute de ne pouvoir les retrouver et les suivre; or, en milieu confiné, le plus souvent, les *Dusbosquilla* adultes ne sont pas libérés de leur hôte, et c'est *in situ*, dans des conditions anormales, que s'effectuent les premières mitoses sporogénétiques, mitoses abortives suivies de lyse.

2° Evolution du cytoplasme et du noyau.

Au début, avant la formation du bouclier, le cytoplasme est spumeux, creusé de larges vacuoles périphériques. Par la suite, ces dernières sont cloisonnées par des travées membraneuses, fripées, qui envahissent peu à peu tout le cytoplasme et lui confèrent une texture très grossière. Comme nous l'avons déjà suggéré à propos de *D. cnemata*, ces formations, qui s'observent à une phase de métabolisme intense du Protiste, sont peut-être de nature ergastoplasmique, mais nous devons reconnaître que nous n'avons pas décelé de microsomes. Chez le trophonte adulte, elles deviennent beaucoup plus ténues, et la structure du cytoplasme est finement granuleuse, probablement filamenteuse, plus dense au voisinage du noyau.

Sous le bouclier, le cytoplasme se condense tout d'abord en une couche assez opaque, continue. Les sillons une fois formés, ce plasma s'applique contre leurs parois verticales qui paraissent alors épaissies, et présentent un peu l'aspect de tissu conjonctif; elles se colorent en

bleuâtre par le Mann. A la face dorsale des côtes, par contre, la membrane reste mince, très peu colorable, et sous elle il y a des lamelles très éosinophiles, rectangulaires ($2\ \mu$ sur 5 environ), normales à la surface, disposées en chevrons selon deux séries intriquées les unes dans les autres (Pl. XI, fig. 6, et Pl. XII, fig. 7) : ce sont des organites trichocystiques particuliers qui ne deviennent fonctionnels que plus tard. Chez les sporocytes, sous l'effet des fixateurs ou seulement d'une excitation (pH acide), ils expulsent un nuage de filaments rubanés, très minces. Sur préparation, lorsque la côte est coupée longitudinalement, ces lamelles, très serrées, rangées parallèlement, ressemblent d'une façon frappante à celles qui existent chez *Diplomorpha paradoxa*.

L'évolution nucléaire du trophonte est identique à celle de *D. cnemata*; nous ne la décrirons donc pas. Ce matériel, toutefois, nous a fourni des images particulièrement fines et précises de la structure du nucléole. Comme chez *Leptodiscus*, à la surface des gaines chromosomiques nucléoliennes, s'observent des granules d'abord contigus et disposés en hélice (« nucleolonema » ?), puis qui deviennent coalescents et forment un manchon continu amorphe; ce dernier s'égrène ensuite autour du chromosome, sans dessiner cependant de véritables rosettes radiaires; finalement, cette sécrétion se dissout, le nucléole prend un aspect vacuolaire avant de se diviser en segments chromosomiques que rien ne distingue plus des autres.

Nous possédons peu de renseignements sur la mitose. A l'interphase, le noyau des sporocytes, réniforme, profondément entaillé par le sillon ventral au fond duquel loge le centrosome, présente lui aussi de grandes analogies avec les noyaux de *Leptodiscus* en sporogénèse; les chromosomes sont si étirés et si fins qu'ils semblent très nombreux. En fait, à la division — à l'anaphase notamment — on n'en compte que cinq, en V; d'eux d'entre eux sont relativement plus longs.

B. — GENRE *COLLINELLA* NOV. GEN.

COLLINELLA OVOIDES NOV. GEN., NOV. SP.

Nous créons ce genre pour désigner un Péridinien nouveau, parasite d'Acanthaires et que nous avons découvert au cours de nos recherches sur les *Amæbophrya* de ces Actinopodes.

Le trophonte de *C. ovoides* nov. sp., seule espèce du genre, est enchâssé entre les spicules de l'Acanthaire dont il déforme le corps plasmatique. De contours très réguliers, il est relativement opaque, brunâtre, et, à faible grossissement, se confond facilement avec un

Amæbophrya en cours de croissance. Nous ne possédons que des individus dont le développement est assez avancé (35 μ au minimum); l'adulte, presque sphérique, peut atteindre 110 μ de diamètre. Sa surface, limitée par une membrane mince, est entaillée par quelques stries méridiennes, très fines et superficielles, qui convergent vers le pôle antérieur et qui s'estompent sur l'hémisphère postérieur.

Nous n'avons décelé ni système fibrillaire, ni blépharoplastes. Le périnéma et la lamina pharyngæ paraissent faire défaut. Le cytoplasme périphérique est très lacunaire, l'endoplasme de texture fine; par places s'observent des pelotons de filaments énigmatiques.

Le noyau est relativement volumineux; son diamètre atteint les trois cinquièmes de celui de la cellule en cours de croissance; le rapport nucléo-plasmique est un peu plus faible chez l'adulte.

C'est surtout l'évolution nucléaire qui permet de rapprocher *Collinella* et *Duboscquella*. Il ne semble pas cependant qu'il se forme, au début du développement, de nucléole en calotte. Des individus de 35 à 40 μ possèdent, en effet, répartis parmi les filaments chromatiques enchevêtrés, plusieurs nucléoles (6 à 8) sphériques (Pl. XIV, fig. 1). Dans chacun d'eux on discerne nettement l'organisateur nucléolaire pelotonné avec son chromonema et sa gaine. La substance interstitielle y est peu abondante. On assiste ensuite à la coalescence de ces nucléoles primaires en un amas central mamelonné. Pendant un certain temps, on reconnaît encore, cimenté par la substance interstitielle, les nucléoles constitutifs; puis ceux-ci s'étirent, leurs filaments chromosomiques s'entremêlent; le nucléole complexe qui résulte de ce processus présente la structure que nous lui connaissons chez *Duboscquella* (Pl. XIV, fig. 2).

Lorsque le Protiste atteint une soixantaine de microns, la sécrétion nucléolienne se localise à la périphérie de l'organite en un cortex, mais également au centre, en un bloc très éosinophile. Ce dernier d'ailleurs ne subsiste guère; il se creuse de lacunes; son aspect, aux dimensions près, est alors comparable à celui de la colloïde en voie de résorption dans une vésicule thyroïdienne. Il finit par disparaître au profit sans doute du cortex. Celui-ci s'émiette en nucléolites, petites sphérules de structure homogène qui se répartissent dans le noyau. Les segments chromosomiques de la médulla deviennent plus lâchement entrelacés, tandis que débute un nouveau cycle sécrétoire (Pl. XIV, fig. 4 et 5). Les gaines chromosomiques se recouvrent d'un manchon granuleux, éosinophile. Le nucléole, de contours très irréguliers, rappelle alors le nucléole rameux de *Duboscquella aspida*. Comme lui, il va se fragmenter; la substance nucléolaire se vacuolise et se dissout. Finalement, dans le noyau du trophonte adulte, plus rien ne distingue les portions nucléologènes des autres segments chromosomiques.

La sporogénèse.

La sporogénèse de *Collinella ovoides* s'effectue normalement à l'intérieur de l'hôte (1).

Dans le cytoplasme du trophonte apparaît, à proximité du pôle antérieur, une petite baguette éosinophile, de 3 à 4 μ , perpendiculaire à la surface, et qui représente le complexe centro-blépharoplastique. Elle a la forme d'un tibia; l'une des extrémités (blépharoplastique ?) s'applique contre la membrane cellulaire, l'autre (centrosomienne) est à l'origine d'un cône fibrillaire peu visible, qui vient au contact du noyau. Dans ce dernier apparaissent, par places, des portions épaissies (spiralisées) des chromosomes (Pl. XIV, fig. 7).

A un stade un peu plus avancé, centrosome et cône fibrillaire sont dédoublés. Les centrosomes-fils ne sont plus, semble-t-il, en connexion avec la surface. Entre eux ne s'étend pas de fuseau. Dans le noyau s'individualisent des bâtonnets chromosomiques très massifs, de 2 μ de large, inégalement longs (jusqu'à 15 μ), les uns rectilignes, les autres crochus ou arqués. Ils sont entourés d'une plage claire.

Sur coupes, il n'est pas possible de les dénombrer en toute certitude. Nous en comptons parfois sept, mais le plus souvent huit (2). Ces chromosomes ne présentent pas d'orientation particulière et aucune constriction n'indique la position du centromère. Une observation minutieuse montre qu'ils sont constitués de deux chromatides, étroitement accolées. Chaque chromatide présente une double spiralisation, mais il n'y a pas d'enroulement inter-relationnel (Pl. XV, fig. 8 et 9).

Outre les chromosomes dont il vient d'être question, on trouve, au sein du suc nucléaire, des filaments assez grossiers, enchevêtrés, que nous avons longtemps considérés comme des chromonemata étirés; nous les supposions prolonger les extrémités des chromosomes épaissis. Nous abandonnons actuellement cette hypothèse, ces filaments ne semblent pas intéressés par la mitose. Nous ignorons leur nature, mais nous ne croyons pas qu'ils résultent d'une simple coagulation du suc nucléaire. La question se pose donc de savoir si, dans certains noyaux, outre les chromosomes, il n'existerait pas d'autres formations structurales. C'est là un problème que nous chercherons à résoudre ultérieurement.

Le noyau perd sa membrane, et sa substance interstitielle offre un aspect des plus fins. Les fibrilles des cônes mitotiques envahissent l'aire nucléaire, mais nous ne voyons pas de connexions entre elles et les chro-

(1) Au terme de sa croissance, le trophonte n'est plus recouvert que par une mince couche cytoplasmique de l'hôte; celle-ci peut se rompre facilement et libérer le parasite, mais ce phénomène n'est pas indispensable au déclenchement de la palintomie.

(2) Soulignons que le noyau du jeune trophonte renferme un nombre correspondant de nucléoles primaires. A chaque chromosome correspondrait donc un organisateur nucléolaire.

mosomes; toujours est-il que ceux-ci, sans montrer, à proprement parler, de polarisation, ne sont plus répartis de façon quelconque; ils se rapprochent de la région centrosomienne.

Nous ne possédons pas de stade anaphasique de cette première mitose. A la télophase, chaque chromosome s'entoure, comme chez les *Duboscquella*, d'une vésicule indépendante. Lorsque se reconstituent les noyaux-fils, les chromosomes sont noueux, ont une spiralisation très fine (0, 1-0, 2 μ de diamètre) et s'entourent d'une gaine. A la surface de celle-ci s'accumulent des amas de granules qui semblent disposés selon une hélice irrégulière et donnent à l'ensemble du chromosome un aspect hérissé, semblable à celui d'un chromosome en goupillon (Pl. XV, fig. 10 et 11). Par la suite, cette sécrétion chromosomique se répartit et se dissout dans le suc nucléaire; les chromonemata et leur gaine s'étirent et s'enchevêtrent.

Comme nous l'avons déjà constaté chez les *Duboscquella*, au fur et à mesure que progresse la sporogénèse, les caractères caryologiques deviennent de plus en plus franchement péridiniens. Les chromosomes, à l'interphase, restent bien nets, massifs; lors des divisions, des desmose les relie au centrosome, elles sont de plus en plus courtes; les chromatides paraissent finalement insérées directement sur le centrosome lui-même. La division est en tout point comparable à une mitose syndinienne centrique (Pl. XVI, fig. 14).

En résumé, les premières mitoses sporogoniques sont à rapprocher de celles qui s'observent chez *Aggregata*. Ce que l'on désigne, chez ce Sporozoaire, sous le nom d'hémifuseau, est en somme l'équivalent du cône fibrillaire de *Collinella*. Lorsque ces fibrilles se raccourcissent, au point de ne plus être visibles, les images de division sont très voisines de celles d'une division purement centromérienne.

Le cytoplasme des sporocytes, dès les premières générations, est envahi de travées membraneuses. Nous avons déjà signalé de telles formations chez certains *Duboscquella*, mais ici leur nature ergastoplasmique est particulièrement évidente. Elles sont constituées, en effet, de deux parois très colorables, parallèles, séparées par un espace optiquement vide; sur leurs faces externes s'observent des granules éosinophiles (0,1 μ), les microsomes, disposés très régulièrement (Pl. XV, fig. 12).

Les plans des divisions successives ne paraissent pas avoir d'orientation définie. Les sporocytes restent tassés les uns contre les autres. Ils sont immobiles, dépourvus de fouets. Dans l'unique élevage que nous ayons pu suivre, nous avons obtenu, en 24 heures, l'essaimage d'éléments flagellés de 20 μ de long, 12 μ de large. Leur partie antérieure, arrondie, contient le noyau; ils sont légèrement aplatis dorso-ventralement; la face que nous considérons comme ventrale est bordée de deux lèvres. Celles-ci limitent un sillon sagittal évasé vers l'avant, étroit, et plus profond à l'arrière d'où s'échappe un flagelle traînant d'une douzaine de microns. Nous n'avons pu préciser le point d'insertion de ce dernier. Laèvre gauche est plus courte que la droite; au quart

antérieur du corps, en effet, elle est interrompue par une très faible dépression, transversale, conique, au fond de laquelle prend origine un flagelle sénestre d'une dizaine de microns (Pl. XV, fig. 15).

Ces individus sont restés actifs pendant une journée sans se diviser ni évoluer. Nous les considérons comme des spores, plus précisément des macrospores. En effet, nos préparations nous montrent que la sporogénèse peut mener jusqu'à des éléments beaucoup plus petits (10-12 μ), mais la morphologie de ceux-ci, comme c'est bien souvent le cas pour les spores péridiniennes, est trop altérée par la fixation pour qu'on en puisse faire une description.

C. — GENRE *HOLLANDELLA* NOV. GEN.

HOLLANDELLA MYCÉTOIDES NOV. GEN., NOV. SP.

HERTWIG (1937) a signalé la présence, dans l'endoplasme de Sphærellaires (*Rhizosphæra* Haeckel. = *Arachnorhyza* Hert.), de longs boyaux flexueux; il les considère comme des bourgeons émis par le noyau central au début de l'évolution sporogénétique du Radiolaire. HOLLANDE et ENJUMET ont retrouvé des éléments analogues chez *Spongosphæra* et reconnu leur appartenance à des plasmodes parasites, de Péridiniens vraisemblablement.

En avril et décembre 1955, nous avons récolté de tels *Spongosphæra* infestés. Nous avons pu étudier sur coupes une partie du développement du parasite, connaître par des élevages les premières phases de sa sporogénèse et confirmer sa nature péridinienne. Nous le nommerons *Hollandella mycetoides* (1).

Malgré sa morphologie très particulière, *Hollandella* nous semble apparenté au genre *Duboscquella*.

Le Protiste effectue tout son développement dans l'endoplasme de l'hôte, mais le noyau de ce dernier se lyse à son contact et ne tarde pas à disparaître. L'ectoplasme du Sphærellaire par contre reste intact et les pseudopodes persistent. Extérieurement, rien n'indique tout d'abord la présence du parasite, qui n'est repérable que sur préparations colorées et éclaircies.

Au terme de son évolution trophique, *Hollandella* occupe presque toutes les mailles du squelette du Radiolaire. Il émet alors à l'extérieur un long processus renflé à son extrémité et dans lequel s'engage tout le matériel nucléaire. Il s'agit d'un sporonte qui s'isole, puis se divise

(1) Signalons qu'*Hollandella mycetoides* peut lui-même héberger un *Amœbophrya* que nous décrirons plus loin: il n'est pas toujours facile de distinguer cytologiquement ce qui appartient au parasite ou à l'hyperparasite.

palintomiquement, tandis que le reste du plasmode anucléé dégénère. Il n'est pas rare d'observer sur un même Radiolaire plusieurs sporontes (jusqu'à six). Ils appartiennent à autant d'individus dont les plasmodes sont intriqués et qui, semble-t-il, ne résultent pas de divisions végétatives du parasite, mais d'infestations successives ou simultanées. Assez fréquemment, en effet, s'observent, dans le cytoplasme de l'hôte, indépendants et éloignés les uns des autres, des parasites au tout début de leur développement.

Les plus jeunes stades d'*Hollandella mycetoides* mesurent une dizaine de microns de long, 5 ou 6 μ de large. Ils sont arrondis à un pôle, plus aigus à l'autre, où ils se recourbent faiblement. Dans la concavité ainsi formée, nous avons cru reconnaître blépharoplastes ou centrosome, et une ceinture à peine marquée, sénestre, très oblique, s'étendant sur un demi-tour. Le noyau, sensiblement médian, est ovoïde; les chromosomes sont peu visibles; on note la présence de quelques sphérules nucléolaires plus ou moins coalescentes (Pl. XVII, fig. 1).

Dès que le Protiste s'accroît, il devient irrégulier. Il s'immisce dans les mailles du squelette du Radiolaire et forme de longs boyaux ramifiés que limite une fine membrane, et sur lesquels il n'est plus possible de repérer ni ceinture, ni centrosome (Pl. XVII, fig. 2, 3, 4 et 5). A l'extrémité d'une de ces ramifications, s'observe, lorsque le trophonte est suffisamment évolué, une petite formation squelettique, très éosino-phile. Nous voyons en elle l'homologue non fonctionnel d'une *lamina pharyngæ* de *Duboscquella*. Elle forme un tubule qui débouche obliquement à la surface; des lèvres quelque peu épaissies qui bordent son orifice s'irradient, sous la membrane, des fibrilles très ténues, comme celles qui frangent la *lamina pharyngæ* de *Duboscquella aspida* (Pl. XVIII, fig. 8). Malgré des observations minutieuses, nous n'avons vu ni bouclier ni périnéma (1).

Dans le cytoplasme du trophonte assez âgé, siègent des inclusions acidophiles, comparables à de petites navettes. Elles mesurent 1 μ de large, 5 μ de long, et sont très aiguës à leurs extrémités. Le manque de matériel ne nous a pas permis d'effectuer des colorations vitales pour connaître leur nature chimique. Nous ne pensons pas qu'il faille les considérer comme des formations trichocytaires (trichites); elles sont réparties dans tout le cytoplasme, et n'ont aucun rapport avec la surface du plasmode. Elles sont parfois groupées en mâcles, mais le plus souvent en faisceaux d'une dizaine au plus, bien parallèles, et font songer à un précipité cristallin; elles sont cependant inactives à la lumière polarisée. Nous ignorons leur nature (2).

Le noyau du trophonte, au cours de la croissance du parasite, s'étire

(1) Dans de jeunes individus, on aperçoit parfois un espace lenticulaire situé sous la surface et auquel pourrait correspondre l'ébauche du bouclier, mais nous ne saurions l'affirmer.

(2) Chez certains Péridiniens libres, *Peridinium depressum* notamment, peuvent exister, à côté de trichocystes authentiques, de fines aiguilles ayant peut-être la même valeur. CHATTON (1910) a décrit des spores de *Syndinium turbo*, des inclusions de même aspect.

en un long cordon qui se ramifie en même temps que le cytoplasme. Le cordon nucléaire est fait de filaments chromatiques intriqués et plus ou moins orientés dans le sens de la longueur; entre les filaments logent des formations nucléolaires dont la structure est très variable (dense, filamenteuse, vacuolaire ou variqueuse, substance fondamentale formant un cortex...). Tous ces aspects correspondent à ceux que nous avons décrits chez *Duboscquella*; ils s'observent quel que soit le degré de développement du trophonte. Nous avons l'impression qu'au cours de la croissance du Protiste, les organisateurs nucléolaires sont à l'origine de plusieurs cycles sécrétoires successifs.

Il se peut qu'à chacun de ceux-ci corresponde un clivage endomitotique des chromosomes. En effet, on peut difficilement imaginer qu'un noyau aussi long et aussi ramifié que celui d'un trophonte âgé d'*Hollandella* ne soit pas polyploïde. Toutefois, toute analyse du processus endomitotique est rendue impossible tant sont fins et enchevêtrés les chromosomes. Par contre, nous avons constaté que dans le trophonte âgé les cordons nucléaires s'étranglent par places, puis se rompent; finalement, le parasite contient de nombreux noyaux de dimensions et de formes très variées, indépendants, sans qu'à aucun moment n'aient apparu de figures mitotiques. Un tel appareil nucléaire offre des analogies surprenantes avec le macronucleus, lobé ou fragmenté, de certains Infusoires, des *Ephelotidæ* notamment (Pl. XVII, fig. 6 et 7).

Sporogénèse.

A la fin du développement végétatif, l'un des boyaux plasmodiaux, que rien ne distingue des autres (ce n'est jamais celui qui contient la *lamina pharyngæ*), s'engage dans l'ectoplasme du Radiolaire et fait saillie à la surface. Il se forme ainsi un sporonte pouvant atteindre 200 μ de long et constitué d'une région apicale dilatée portée par un pédoncule cylindrique (Pl. XVIII, fig. 9). Son cytoplasme devient très dense et présente, surtout dans le pédoncule, une certaine orientation structurale longitudinale. Sur le vif, le plasma est animé d'un courant très lent qui entraîne dans le sporonte la majorité, sinon la totalité, des noyaux du plasmode. Il peut ainsi en contenir plus d'une vingtaine, mais seul le premier engagé, celui qui occupe l'apex du sporonte, est à l'origine des noyaux de la lignée sporogonique. Tous les autres deviennent très rapidement pycnotiques avant de disparaître définitivement: leur taille diminue progressivement, leur nucléole se résout en blocs d'aspect homogène qui se dissolvent, leur membrane se lyse; ils ne sont bientôt plus représentés dans le cytoplasme que par des plages plus sidérophiles finissant par s'estomper (Pl. XVIII, fig. 10, 11 et 12).

Nous n'avons pas réussi à trouver les raisons d'un tel comportement nucléaire. Aucun critère morphologique ne permet, dans le trophonte, de reconnaître des autres le noyau qui assurera la reproduction, ni de supposer l'existence d'une sorte de ségrégation nucléaire somato-

germinale (terme d'ailleurs impropre puisque nous ignorons s'il y a sexualité chez *Hollandella*). Nous pensons plutôt que tous les noyaux du plasmode ont les mêmes potentialités. Nous émettons l'hypothèse que le développement de l'un d'eux résulte de sa position privilégiée, à l'apex du sporonte, dans une région où le métabolisme cellulaire serait plus intense : on remarque, en effet, qu'au voisinage immédiat de ce noyau apparaît, dans le cytoplasme, un amas très localisé de formations ergastoplasmiques, tassées les unes contre les autres. Il en résulterait en quelque sorte un gradient physiologique qui entraînerait l'involution des autres noyaux. Nos préparations nous montrent d'ailleurs que, parmi ces derniers, ceux qui persistent le plus longtemps sont les plus proches du noyau reproducteur. Cette observation vient en outre infirmer la possibilité d'une action inhibitrice de celui-ci, premier occupant. Au moment où, pour vérifier notre hypothèse, nous nous proposons d'amputer expérimentalement le jeune trophonte de son noyau antérieur, nous n'avons pu disposer, dans nos récoltes, de parasites à un stade convenable; et depuis, nous n'en avons jamais retrouvé.

Le sporonte, jusqu'ici limité uniquement par une fine membrane qui recouvre tout le plasmode, sécrète une coque transparente, décollée du corps. Le pédoncule s'étrangle à la base, se rompt. Qu'ils soient nucléés ou non, les boyaux cytoplasmiques, qui restent inclus dans les mailles du squelette du Radiolaire, sont incapables de produire une nouvelle poussée sporogénétique; ce ne sont pas des trophocytes (CHATTON, 1920) : d'une façon constante ils dégèrent.

Le pédoncule se résorbe, le sporonte, uninucléé, devient piriforme et n'adhère plus au squelette du *Spongosphæra* que par sa coque. Son noyau, elliptique, morphologiquement semblable à celui d'un *Dubosquella aspidata* adulte, est tangent au pôle antérieur; le nucléole est fait de boyaux verruqueux, buissonnants, et qui se répandent progressivement dans la vésicule nucléaire, avant d'égrener leur substance sous forme de nombreux « nucléolites »; filaments chromatiniens et nucléoliens deviennent inextricablement entremêlés. C'est alors que se spiralisent progressivement les chromonemata et que s'individualisent des chromosomes très massifs, en forme de V, au nombre de huit. Ces derniers se tassent les uns contre les autres, au centre du noyau; des amas plus ou moins compacts de nucléolites les entourent. La membrane nucléaire disparaît. A ce stade, s'observent dans le cytoplasme, immédiatement sous la surface, deux asters polarisés chacun par une minuscule baguette centrosomienne, et reliés par des fibres fusoriales (Pl. XIX, fig. 13). Nous ne possédons pas de préparations montrant le tout début de ces formations, mais nous avons quelque raison de penser qu'il n'existe pas de stade mono-astérien; nous croyons plutôt que, comme chez les Trichonymphines, le dédoublement du centrosome précède toute polarisation du cytoplasme ambiant et que le fuseau se constitue par la suite. Ce dernier ne résulterait pas de l'élongation de desmoses tendues entre les centrosomes-fils, mais de la soudure de certaines fibres astériennes venant à la rencontre les

unes des autres; on constate, en effet, qu'au cours de la prophase, le fuseau s'étoffe de plus en plus. Pour l'instant, ces formations sont bien indépendantes des éléments nucléaires, mais des fibres astériennes extra-fusoriales ne tardent pas à pénétrer dans le noyau. Certaines d'entre elles doivent s'insérer sur les centromères des centrosomes, clivés. D'autres se soudent bout à bout pour constituer de nouvelles fibres fusoriales, celles-là intranucléaires. De la sorte, les chromatides se trouvent progressivement incluses dans la région équatoriale du fuseau, mais elles ne se disposent pas en une véritable plaque métaphasique (Pl. XIX, fig. 14). Il s'agit bien encore d'une pleuromitose : les chromosomes ne s'insèrent pas sur des fibres continues d'un centrosome à l'autre, sur d'authentiques fibres fusoriales, et la majorité de celles-ci, les premières formées, restent extra-nucléaires, immédiatement sous la surface du Protiste. Nous devons toutefois souligner que les différences d'une telle division avec une orthomitose sont bien subtiles.

A l'anaphase, on assiste à une forte élongation des fibres fusoriales et les centres mitotiques se trouvent reportés à deux antipodes de la cellule. Par contre, les desmoses aboutissant aux centromères ne sont pas susceptibles d'un tel allongement; par leur intermédiaire, le mouvement des centrosomes auxquels elles sont liées provoque la séparation des chromatides. Par la suite, elles paraissent jouer un rôle actif en se raccourcissant : elles deviennent plus épaisses, noueuses, ce qui correspond probablement à une spiralisation irrégulière; elles attirent ainsi vers les pôles mitotiques les chromatides. Celles-ci sont précédées dans leur ascension par un nuage de nucléolites entraînés indirectement, semble-t-il, par les fibres fusoriales auxquelles ils sont mêlés. Ces résidus nucléolaires diminuent d'ailleurs progressivement d'importance et se dissolvent. Il n'en subsiste aucune trace lors de la télophase. A ce stade, huit chromatides forment un bouquet qui reste assez distant du centrosome. Chacune d'elles s'entoure d'une auréole très claire, limitée d'une fine pellicule; il se forme des sacs chromosomiques qui deviennent coalescents. Dès la télophase, les filaments chromatiques s'étirent; on peut alors se rendre compte que les chromatides massives du stade prophasique étaient en réalité doublement spiralisées; les spires majeures disparaissent à l'interphase, les spires mineures persistent (Pl. XIX, fig. 15).

La mitose sporogonique de ce Protiste n'est pas sans présenter certaines analogies avec celle de diverses Hypermastigines. Il en est de même pour celle des *Amæbophrya* que nous étudierons plus loin. Nous analyserons plus en détail ces faits dans la partie générale de notre travail.

Pendant que se déroule cette évolution mitotique, le sporonte devient ovoïde. En début de prophase, le fuseau est orienté transversalement, mais, à la télophase, son axe est plus ou moins oblique, et finalement la plasmotomie s'effectue selon un plan équatorial. La cellule subit une constriction très accusée au niveau de laquelle la membrane

s'épaissit et se plisse longitudinalement : lorsque les deux individus se séparent, leur surface, à un pôle, reste marquée de légers sillons (Pl. XIX, fig. 16). Entre temps, l'évolution nucléaire s'est poursuivie, et la seconde mitose est déjà presque achevée. La coque du sporonte se déchire, les premiers sporocytes, binucléés, sont libérés.

La suite de la sporogénèse ne nous est connue que jusqu'à la cinquième génération, et par des observations vitales seulement. Nous avons surtout remarqué que les sillons superficiels longitudinaux deviennent de plus en plus apparents. Ainsi, les sporocytes du stade 32, cellules de 30 à 35 μ de long, en forme de citron, présentent à leur surface, comme ceux des *Duboscquella*, de véritables côtes (5 à 8) s'étendant d'un pôle à l'autre. Deux ou trois d'entre elles sont cependant interrompues aux deux tiers de leur longueur par une dépression transversale que nous considérons comme une ceinture; au fond de celle-ci s'insèrent obliquement deux flagelles (4 à 6 μ) (Pl. XIX, fig. 17). Dans notre élevage, ces flagelles n'étaient susceptibles que de brusques détentes; nous n'avons pu distinguer un fouet transversal d'un fouet traînant; nous ne pouvons, en conséquence, orienter le Protiste. L'évolution des sporocytes, au cours de nos recherches, a été interrompue accidentellement. Nous croyons cependant que les données que nous possédons sur ce parasite, pour incomplètes qu'elles soient, nous autorisent à ranger le genre *Hollandella* au voisinage de *Duboscquella*. Nous pensons que le squelette spongieux de l'hôte est responsable, pour une large part, de la morphologie si particulière du trophonte, et peut-être même de sa nature plasmodiale. La structure nucléaire peut paraître aberrante, mais nous avons observé des noyaux également polyénergides chez d'autres Péridiniens parasites : des *Amæbophrya* à certains stades, des *Haplozoon* et des *Parapodium*.

Pour terminer cette étude des *Duboscquella* et des divers genres que nous groupons dans la famille des *Duboscquellidæ* nov. fam., nous mentionnerons enfin deux parasites de Sphærellaires qui, malheureusement, ne nous sont connus que par leur trophonte. Leur appareil squelettique, comme celui d'*Hollandella mycetoides*, est réduit à la lamina pharyngæ; ils n'ont ni bouclier ni périnéma. Provisoirement, nous les rangerons dans le genre *Hollandella*, sous les noms de *H. lobata* et *H. piriformis*.

HOLLANDELLA LOBATA NOV. SP. (Pl. XIII, fig. 11).

Nous nommerons ainsi un parasite que nous avons rencontré chez *Plegmosphæra coronata*, Sphærellaire dont le squelette, réduit à une coque spongieuse périphérique, ne comporte pas de spicules internes. Le parasite loge dans l'endoplasme, au contact du noyau. En fin de croissance, il dépasse 200 μ de diamètre, détruit le noyau de son hôte et pousse de nombreuses et courtes digitations dans les mailles de la

coque. A l'extrémité de l'une de ces dernières s'observe, couchée sous la surface, une gouttière fibreuse de 1 μ de large, 6 μ de long, frangée de fibrilles très ténues : c'est, sans nul doute, la réplique de la lamina pharyngæ de *Hollandella mycetoides*. Dans les digitations, le cytoplasme est dense et contient de petites navettes éosinophiles disséminées et non groupées en faisceaux ou en mâcles. Au centre, la masse plasmatique fondamentale du Protiste est réduite à des travées étroites qui compartimentent d'énormes vacuoles disposées autour du noyau. Ce dernier (70 μ sur 40), aux contours plus ou moins réguliers, est limité par une fine membrane. Il est constitué de filaments chromatiques finement spiralés, entremêlés, et baignant au sein d'un coagulum sidérophile (suc nucléaire). En son centre s'observe une plage claire où se situent la plupart des nucléolites, nombreux, astructurelés, de dimensions variées (jusqu'à 5 μ), souvent reliés entre eux par de fins tractus. Les nucléolites résultent vraisemblablement de la pulvérisation d'un nucléole dont les fragments se dissolvent peu à peu, et dont les fibres chromonématiques qui leur ont donné naissance se sont déjà mêlées aux autres chromosomes.

La morphologie de la lamina pharyngæ, la présence de navettes dans le cytoplasme nous incitent à rapporter ce parasite de *Plegmosphæra* au genre *Hollandella*. Nous reconnaissons toutefois la fragilité de nos arguments. Le trophonte adulte d'*Hollandella mycetoides* est plurinucléé et l'évolution de son nucléole semble différente de celle de *D. lobata*. Nous devons cependant ajouter que nous avons pu observer dans un *Plegmosphæra coronata*, sous la membrane capsulaire, à côté du volumineux trophonte que nous venons de décrire, un parasite beaucoup plus petit (25 μ) : il s'agit, croyons-nous, d'un stade jeune de *H. lobata*, mais aucun caractère cytologique ou nucléaire ne permet de le distinguer d'un jeune *H. mycetoides* de taille comparable.

HOLLANDELLA PIRIFORMIS NOV. SP. (Pl. XII, fig. 10).

A. HOLLANDE et M. ENJUMET ont signalé (1955) qu'*Actinosphæra* (= *Haliomma*) peut héberger un parasite qu'ils ont provisoirement rangé dans le genre *Duboscquella*. Nous les remercions d'avoir bien voulu nous communiquer leurs préparations; celles-ci, malheureusement, ne concernent que des trophontes au même stade, adultes vraisemblablement.

Le Protiste siège dans l'ectoplasme du Sphærellaire, mais ses dimensions sont telles (70 μ) qu'il déprime très fortement la membrane capsulaire et la refoule jusqu'au centre de l'hôte. Sa morphologie, contrairement à celle de tous les autres parasites de Radiolaires, n'est pas conditionnée par les mailles du squelette : au cours de sa croissance, il enrobe dans son cytoplasme les spicules du Sphærellaire qui peuvent se trouver jusqu'au contact de son noyau. Ainsi son contour

reste régulier, sa forme est celle d'une poire plus large que longue, son pôle aigu, antérieur par définition, est tourné vers la périphérie. Dans le cytoplasme, très dense, s'observe, outre les spicules et de nombreuses petites vacuoles, un tubule fibreux dont les génératrices sont tordues en hélice. Il mesure 20 μ de long, 1,5 μ de diamètre. Il débouche à la surface, latéralement, au tiers antérieur du corps. A ce niveau, sa paroi est plus épaisse. Il s'enfonce obliquement, en s'amenuisant, jusqu'au voisinage du noyau. C'est une lamina pharyngæ qui rappelle davantage par sa morphologie celle de *D. aspida* que celle de *Hollandella mycetoides*, mais les trophontes examinés ne possèdent pas d'autres formations squelettiques : il n'existe ni périnéma ni bouclier. Par ailleurs, la structure nucléaire s'écarte notablement de celle que nous connaissons chez les *Duboscquella* : dans le noyau, ovoïde, se distinguent, de la membrane vers le centre, une zone de texture fine, peu colorable, puis une couche de boyaux basophiles, enchevêtrés, de section variable (par places nous avons pu reconnaître qu'il s'agissait de chromosomes fortement spiralés), une région médullaire enfin, occupée par un coagulum; celui-ci contient des amas de gouttelettes nucléolaires, certaines homogènes, d'autres granuleuses, mais dans lesquelles nous n'avons pas mis en évidence de chromonemata.

Le noyau des *Oodinium* présente, au moment de l'émiettement de son nucléole central complexe, un aspect très comparable; nous avons pu en suivre l'évolution. Ces observations, que nous publierons ultérieurement, nous permettent d'interpréter la structure nucléaire d'*H. piriformis*. Dans la zone périphérique claire se situent les filaments euchromosomiques, trop étirés pour qu'on puisse les distinguer. Les boyaux basophiles sous-jacents sont des organisateurs nucléolaires encore plus ou moins enrobés de sécrétion. Ils étaient, antérieurement, contenus dans le cortex d'un nucléole. C'est la médulla de ce dernier qui subsiste au centre du noyau. Les nucléolites qui s'y trouvent sont en voie de dissolution.

Les résultats de cette étude statique du noyau peuvent donc, dans une certaine mesure, confirmer la nature péridinienne de ce Protiste, mais nous manquons de documents pour préciser sa position systématique qui, plus encore que celle de *H. lobata*, demeure incertaine.

II. — AMŒBOPHRYIDÆ NOV. FAM.

(*Coelomastigina* Chatton et Biecheler, 1935.)

GENRE AMŒBOPHRYA KŒPPEN

GÉNÉRALITÉS : LES AMŒBOPHRYA DE PÉRIDINIENS

Nous avons fait déjà l'historique sommaire de la découverte de ces Protistes : entrevus par BUTSCHLI chez *Ceratium*, ils correspondent, *pro parte*, aux *Hyalosaccus ceratii* de KŒPPEN. DOFLEIN (1905) les signale chez la Noctiluque (*Duboscquella* ?), M. V. LEBOUR (1925) les retrouve chez plusieurs Péridiniens (*Dinophysis*, *Diplosalis* et *Gyrodinium*), CHATTON et BIECHELER les étudient chez *Cryptodinium*, *Plectodinium* et *Oxyrrhis*.

Nous avons recherché systématiquement, pendant six années, ces parasites dans le microplancton de la baie d'Alger. Leur fréquence, très variable, est souvent importante, mais ils sont assez difficiles à mettre en évidence par les méthodes habituelles.

Sur le vivant, les jeunes stades passent inaperçus, et les formes plus évoluées ne se distinguent, à faible grossissement, que par une coloration jaunâtre de l'hôte. Seul l'examen à l'immersion, de préférence au contraste de phase, permet de les observer assez correctement, mais cela suppose évidemment un tri préalable.

Les colorations *in toto*, pratiquées habituellement en Protistologie (glychémalun, hématoxyline ferrique, carmin), donnent en général de ces Protistes très sidérophiles, des préparations trop opaques. La méthode de choix, pour apprécier le degré d'infestation d'une population péridinienne par l'*Amœbophrya*, est le Feulgen en masse, avec ou sans coloration de fond au vert lumière. Lorsque les parasites sont suffisamment fréquents, le microplancton, grossièrement trié à l'aide d'une série de tamis convenablement choisis, est inclus, débité en coupes assez épaisses (double inclusion collodion-paraffine, d'un culot de centrifugation).

Nous en avons observé chez les *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Cochlodinium*, *Plectodinium*, *Leptodiscus*, *Peridinium*, *Glenodinium*, *Gonyaulax*, *Ceratium*, *Goniodoma*, *Oodinium*. Ils peuvent également parasiter d'autres *Amœbophrya*. Cette liste est certainement très incomplète. Bien souvent, en effet, l'hôte, enkysté, distendu, déformé, n'est plus identifiable. Seul son noyau, ou ce qu'il en reste, permet de reconnaître un Péridinien. Malgré de nombreuses recherches, nous ne l'avons jamais rencontré ni sur *Noctiluca*, ni sur *Oxyrrhis*.

Différentes espèces.

La spéciation, dans le genre *Amæbophrya*, est délicate, par suite d'un polymorphisme accusé de ces parasites. Ces derniers, chez les Gymnodinides et les Péridinides, montrent des variations particulièrement importantes qui semblent dépendre, en grande partie, de la taille, de la structure et de la physiologie de l'hôte. En l'absence de données expérimentales concernant leur spécificité parasitaire (1), il vaut mieux, croyons-nous, les désigner tous du nom d'*Amæbophrya (Hyalosaccus) ceratii* (Koeppen). *Oodinium* et *Leptodiscus* toutefois hébergent des espèces propres, à caractères nettement tranchés, et pour lesquels nous proposons les noms d'*A. grassei* et *A. leptodisci*.

AMÆBOPHRYA GRASSEI NOV. SP.

A. grassei a pour hôte *Oodinium poucheti*. Ce dernier, Péridinien fixé sur les Appendiculaires, du genre *Oikopleura*, est sporadique dans la baie d'Alger; mais en janvier 1951 et février-mars 1953, nous l'avons observé en abondance. C'est au brusque déclin de ces infestations que nous avons rencontré les hyperparasites. La disparition rapide des *Oodinium* tenait sans doute à leur destruction par les *Amæbophrya*.

A. grassei s'attaque également à d'autres espèces (2) : les dernières phases de l'évolution sporogonique du Protiste que nous allons décrire ont été suivies chez un *Oodinium* inédit parasite d'Acanthaire.

L'*Amæbophrya* se repère aisément, même à la loupe s'il est assez développé. Il envahit tout le plasma de son hôte dont il refoule le noyau contre la paroi. L'*Oodinium*, de couleur grise ou jaunâtre, prend alors l'aspect d'un sac qui contiendrait une corde lovée. Les Péridiniens indemnes ont, au contraire, un noyau central, sphérique, dont la transparence fait contraste avec le cytoplasme, dense, brun foncé. Les *Amæbophrya* plus jeunes ne sont guère reconnaissables que sur coupes (3).

(1) Nous remarquerons cependant que, pour une récolte donnée, ce sont selon les cas, telles ou telles espèces de Péridinides qui sont parasitées.

(2) Notamment *Oodinium appendiculariæ* (= *Gromia appendiculariæ*) Brooks et Kellner, 1908. Ces auteurs ont pris les *Oodinium* infestés pour des embryons mêmes de l'Appendiculaire (*Oikopleura tortugensis*). L'imagination aidant, ils ont décrit dans ces embryons phorétiques (!) un système nerveux (noyau de l'*Oodinium*), une corde (fibres du pédoncule), des feuillettes, une bouche, un tube digestif et ils ont cru voir la formation du pharynx et des spiracles (orifice et cavité du mastigocœle, crête) !

(3) La coque cellulosique de l'hôte nécessite l'emploi de fixateurs très énergiques, tels que le Bouin ou le sublimé, alcooliques et chauds.

Il est difficile de comprendre la morphologie du trophonte en fin d'évolution si l'on n'a pas suivi auparavant les transformations qu'il subit en cours de croissance. Aussi commencerons-nous notre étude par celle du cycle évolutif.

Cycle évolutif.

La pénétration du germe infestant dans l'hôte n'a pas été observée. Il semble qu'elle ne puisse s'effectuer que chez de jeunes *Oodinium* d'une vingtaine de microns tout au plus. Souvent l'infestation est multiple, et l'on compte parfois plus d'une douzaine de parasites, de tailles variées; ceux-ci se localisent tout d'abord près du pôle de fixation de l'hôte, puis ils se répartissent dans tout le cytoplasme, sans jamais pénétrer dans le noyau (Pl. XXI, fig. 3). Nous estimons que le germe infestant est incapable de perforer la coque cellulosique de l'*Oodinium* et qu'il parvient dans le cytoplasme par la base du pédoncule.

Les plus petits parasites (3 μ de long à peine) ont encore une morphologie nettement péridinienne (Pl. XXI, fig. 4). La ceinture, sénestre, est ouverte; très antérieure, elle limite un épïcône rudimentaire et un hypocône globuleux. Sa lèvre supérieure, plus colorable, est soutenue par une fibre. Le sillon, large et peu profond, s'étend jusqu'au pôle postérieur qu'il contourne. A ce niveau s'ouvre un entonnoir fibreux, fortement éosinophile, qui s'enfonce obliquement dans le cytoplasme jusqu'au contact du noyau. Au carrefour du sillon et de la ceinture se trouvent deux granules blépharoplastiques, reliés par une fine desmose. Ils sont dépourvus de flagelles à ce stade, intracellulaire. L'entonnoir fibreux remonte par son extrémité jusqu'à leur voisinage (sans doute prend-il origine sur un centrosome que nous n'avons pas vu).

Le noyau, ovoïde, est relativement volumineux. Un gros nucléole, d'apparence homogène, en occupe le centre. La définition du microscope ne permet pas de reconnaître de chromosomes dans les amas chromatiques qui tapissent la membrane nucléaire. La polarité du noyau n'est indiquée que par une région antérieure un peu plus acuminée.

Un tel stade suit vraisemblablement de près l'infestation et doit être assez éphémère. Nous ne l'avons rencontré que rarement sur plusieurs centaines d'*Oodinium* parasités. Par la suite, l'évolution est rapide. Il est possible de la suivre aisément sur coupes. Tout d'abord, le sillon s'estompe; puis la ceinture s'allonge et s'enroule en spirale sur l'hémisphère antérieur, réduisant ainsi progressivement l'épïcône. Ce dernier finit par devenir virtuel. L'hémisphère antérieur tout entier s'invagine alors, déterminant la formation d'une cavité cylindrique, à fond plat, le mastigocœle, qui s'ouvre largement à l'avant du Protiste (Pl. XXI, fig. 5). La paroi latérale de ce mastigocœle est constituée

par une crête saillante, hélicoïdale, dextre du fait de l'inversion. L'entonnoir persiste sans modification notable.

Durant ces transformations, blépharoplastes et noyaux se multiplient; les premiers deviennent très nombreux et s'alignent au fond de la ceinture en un chapelet serré. Les divisions nucléaires, bien qu'actives, sont cependant en retard sur celles des blépharoplastes. Les faibles dimensions du Protiste, la sidérophilie de son cytoplasme et la réaction Feulgen négative du noyau ne permettent pas d'observer avec précision les premières mitoses. Voici comment celles-ci semblent se dérouler : le noyau, d'ovoïde, devient piriforme, puis il se clive, la fissuration débutant au pôle antérieur; durant ce processus, le nucléole persiste; aucun mouvement de bascule des noyaux-fils ne se voit, ceux-ci s'écartant parallèlement l'un de l'autre. Les divisions se succèdent sans interruption, et les noyaux se rangent en hélice autour du mastigocœle, sans présenter, apparemment du moins, de connexions avec l'appareil blépharoplastique. La taille des noyaux aux diverses générations reste sensiblement constante (1,5 μ de large, 2 μ de long) en dépit de la rapidité des mitoses. Néanmoins, le rapport nucléoplasmatique ne cesse de décroître; le cytoplasme s'épaississant tout autour du mastigocœle; un individu de 15 μ , dont le volume est environ 100 fois supérieur à celui du germe infestant, ne possède, en effet, qu'une vingtaine de noyaux.

Au cours de leur croissance, les parasites se répartissent dans le cytoplasme périphérique de l'hôte et s'orientent de telle sorte que l'orifice de leur mastigocœle regarde l'extérieur. La cavité mastigocœlienne, très tôt, se comble aux dépens du cytoplasme de l'Oodinium qui, à ce niveau, est très éosinophile, en voie de digestion, semble-t-il.

Lorsque l'infestation est multiple, tous les *Amæbophrya* ne poursuivent pas leur développement : seul l'un d'eux, parfois 2 ou 3, poursuivent leur évolution intracellulaire. Les autres dégénèrent à un stade plus ou moins avancé. Ils sont enrobés dans des vacuoles qui viennent crever à la surface de l'Oodinium en laissant dans le cytoplasme de celui-ci de larges cratères; ces derniers persistent longtemps et confèrent au Péridinien un aspect très particulier, déchiqueté (Pl. XXI, fig. 3).

Progressivement, l'orifice du mastigocœle se rétrécit, sans toutefois se refermer complètement. A son niveau, la cuticule du Protiste est épaisse, plus exactement elle est renforcée d'une cape fibreuse sous-jacente, très éosinophile, formant plusieurs plis transversaux dans la région du col. Cette cape fibreuse déborde l'orifice du mastigocœle et s'étale latéralement, d'une façon plus ou moins dissymétrique. Elle revêt le tiers supérieur de l'*Amæbophrya*, puis se sépare de la cuticule et se rebrousse au sein du plasma. En coupe, cette zone rebroussee forme une sorte de crosse. En fait, il s'agit d'une gouttière interne qui ceinture le corps.

Dans le mastigocœle, la crête hélicoïdale devient de plus en plus saillante (Pl. XX, fig. 1 et 2). Elle est, en effet, soutenue par une lame

fibreuse, interne, puissante, sous-jacente aux noyaux. Cette lame est constituée de très nombreuses fibrilles transversales, accolées, fixée à une fibre plus puissante, longitudinale et marginale, située près du sommet de la crête hélicoïdale. La fibre marginale existe déjà au tout début du développement : c'est elle qui, chez le germe infestant, borde la lèvre supérieure de la ceinture. Elle s'allonge considérablement en même temps que cette dernière et pousse, d'un seul côté, les fibrilles transversales. En raison de sa position, et de son rôle squelettique, nous l'homologuons au périnéma de *Duboscquella*.

La nappe fibreuse qui entoure le col du mastigocœle serait, elle aussi, d'origine périnématique. Elle prendrait naissance dans le dernier tour de spire de la crête, là où n'existent ni noyaux ni blépharoplastes, mais seulement la région terminale du périnéma. Par la suite, il semble qu'elle perde toute continuité avec ce dernier.

La présence d'une lame squelettique dans la crête a pour conséquence la formation d'un canal très aplati qui parcourt cette dernière sur toute sa longueur. En effet, la face supérieure de la lame fibreuse est nettement séparée du cytoplasme par un espace optiquement vide : il ne s'agit pas d'un artefact. Nous l'avons maintes fois observé sur le vivant (des formations vacuolaires homologues, mais annulaires et non hélicoïdales, existent chez d'autres *Amæbophrya*).

Les blépharoplastes se divisent si rapidement qu'ils sont bientôt trop nombreux pour rester alignés au creux de la ceinture. La chaîne blépharoplastique devient sineuse, et, s'allongeant de plus en plus, décrit sur le flanc supérieur (1) de la crête des méandres réguliers qui se couchent les uns sur les autres. Les boucles à convexité tournée vers le mastigocœle sont beaucoup plus larges que celles qui leur sont intercalaires. A l'intérieur des premières, sur le flanc supérieur, se localisent les noyaux, et, à leur niveau, la crête est épaisse; la surface de celle-ci présente donc une succession de mamelons, séparés par de profondes dépressions; mamelons et dépressions que côtoient, à mi-hauteur, tel un chemin de corniche, la ligne des blépharoplastes, et qui se trouvent supportés par la lame fibreuse interne; le bord de la crête reste mince et saillant (Pl. XX).

A ce stade de développement, le flanc inférieur de la crête est lisse; mais bientôt les noyaux devenant de plus en plus nombreux, les mamelons augmentent de volume et comblent à intervalles réguliers la ceinture. Ils débordent, en effet, jusqu'au flanc inférieur du tour suivant de la crête. Les dépressions intercalaires deviennent ainsi des cryptes très étroites, obliques, jusqu'au fond desquelles s'engage, profondément, puis ressort, la ligne des blépharoplastes (Pl. XXI, fig. 6). Dès cet instant, les cinétosomes ont poussé des flagelles. Ceux-ci, tous semblables entre eux, sont immobiles et serrés parallèlement les uns contre les autres.

Au terme de la phase trophique, la paroi du mastigocœle présente

(1) Supérieur morphologiquement, sans tenir compte de l'inversion.

donc un aspect des plus curieux. Une rampe hélicoïdale qui correspond à l'extrémité libre de l'ancienne crête la parcourt. Dans l'intervalle séparant les tours de la rampe sont creusées, régulièrement, de nombreuses niches, comparables à celles d'un pigeonnier. D'un tour de spire à l'autre, elles se disposent approximativement en quinconce. L'ouverture de chacune a la forme d'un triangle couché. Entre les niches, la paroi est galbée. La ligne blépharoplastique passe alternativement d'une niche à un mamelon. Etant donnée la profondeur des niches, les granules flagellaires qui y logent sont plus nombreux que ceux garnissant les mamelons. Aussi voit-on de véritables pinceaux de fouets émerger de chaque orifice cryptique. En fait, la complexité du mastigocœle est encore plus grande. Le parasite, en effet, au lieu de conserver, comme nous l'avons supposé jusqu'ici, un contour ovoïde, s'accroît de façon dissymétrique. Le fait est dû aux compressions imprimées par le noyau et les racines du pédoncule de l'*Oodinium*. Lorsqu'il existe simultanément plusieurs *Amæbophrya*, les déformations observées sont encore plus grandes. Ainsi, la cavité mastigocœlienne, au lieu d'être vaste, comme notre schéma le laisserait croire, est en réalité le plus souvent presque virtuelle; les reliefs de sa paroi s'intriquent au point d'en rendre leur étude fort délicate (Pl. XXI, fig. 7). Si l'on songe que la seule technique d'étude des *Amæbophrya* consiste à faire des coupes sérieées, on imagine aisément les difficultés rencontrées dans la reconstitution de ces Protistes.

C'est sur des coupes de trophontes en fin de croissance que la structure des noyaux s'analyse plus aisément. Les colorations (hématoxyline, Mann, Unna) deviennent plus électives et la réaction de Feulgen positive. Le rythme des mitoses s'est accéléré et a pris le pas sur les divisions blépharoplastiques; le stade interphasique est extrêmement bref ou même supprimé. Les nombreuses images mitotiques permettent de compter à la prophase six chromosomes en V, polarisés sur un centrosome apical et enchâssant un nucléole relativement volumineux (1 μ de diamètre dans un noyau de 1,5 sur 2,5 μ). Lors de la caryotomie, le nucléole se divise; anaphase et télophase sont typiquement syndiniennes, caractère — rappelons-le — qui n'était pas apparent lors des premières mitoses. Il n'existe ni aster, ni fuseau, ni centrosomes décelable. Bien qu'aucune liaison n'existe entre centrosomes et blépharoplastes, on note une certaine juxtaposition des lignes centrosomiales et blépharoplastiques.

Arrivé au terme de son évolution intracellulaire, l'*Amæbophrya* envahit la presque totalité de son hôte qui se trouve ainsi réduit à une mince pellicule cytoplasmique, au noyau et aux fibres pédonculaires.

C'est alors que, brusquement, se mettent à battre les flagelles de l'*Amæbophrya*. Son cytoplasme se contracte; ce qui était primitivement l'épicône se soulève en direction de l'orifice du mastigocœle, s'y engage et le distend, puis le Protiste tout entier se retourne comme un doigt de gant. Cette inversion, très rapide, ne demande que quelques secondes, et il est, en conséquence, assez hasardeux de pouvoir

l'observer. Après éclatement de la coque de l'*Oodinium*, le parasite est libéré dans l'eau de mer (1). Il s'allonge considérablement en se détendant en quelque sorte comme un ressort; un *Amæbophrya* de 130 μ de diamètre, renfermé dans l'hôte, arrive ainsi à dépasser 150 μ de long, 5 minutes après dévagination. L'*Amæbophrya* devient vermiforme. Ce n'est plus qu'un tube cytoplasmique à paroi mince, fermé à l'avant (épicône), ouvert à l'arrière, et limitant une vaste vacuole digestive axiale. Celle-ci renferme les restes de l'*Oodinium*, enrobés lors de l'inversion : fibres du pédoncule, fragments du noyau. Elle peut contenir un autre *Amæbophrya* dans le cas d'une infestation multiple. En général, ce dernier est finalement digéré tout comme les autres ingesta, même s'il a pu, à l'intérieur de la vacuole, se dévagner lui aussi. Parfois, cependant, il est trop volumineux pour être complètement enveloppé, et, se retournant à son tour, il absorde et détruit le premier *Amæbophrya*.

La ceinture décrite à la surface une hélice qui, du fait de la rétroversion, est devenue sénestre; le nombre de tours et le pas de l'hélice ne cessent d'augmenter au fur et à mesure que le Protiste s'étire et se tord sur lui-même. La chaîne des blépharoplastes peut à nouveau trouver place au fond de la dépression cingulaire beaucoup plus longue, et, en conséquence, ses méandres disparaissent. Disparaissent également les mamelons de la crête; celle-ci s'élargit et s'aplanit. Les noyaux se répartissent régulièrement sous les blépharoplastes; serrés les uns contre les autres, ils se disposent en quinconce sur deux ou trois rangs.

La topographie de l'appareil squelettique est, elle aussi, fortement bouleversée lors de la dévagination. L'entonnoir, resté rudimentaire, ne se voit plus. La cape fibreuse qui coiffait la région antérieure du Protiste est maintenant interne; elle tapisse la paroi de la vacuole digestive à la partie postérieure, mais elle s'est effilochée et régresse rapidement; seul persiste, quelque temps, au pôle postérieur, un anneau fibreux à l'emplacement de l'ancien orifice du mastigocœle, complètement refermé. La lame continue qui soutenait la crête chez le trophonte se trouve distendue, elle se déchire en lanières, laissant apparaître nettement la disposition centripète de ses fibres constitutives. Ces lanières pénètrent par leur extrémité profonde dans la vacuole digestive. Celle-ci est en quelque sorte cloisonnée comme un cæcum spiral de Sélacien : les ingesta qu'elle contient sont bientôt lysés et, à la suite des travées fibreuses, le cytoplasme l'envahit et la comble.

Arrivé à ce stade, le Protiste est extrêmement fragile et son étude devient des plus délicates. Il adhère aux parois du vase d'élevage et se déchire au moindre contact. Entre lame et lamelle il meurt très rapidement. Nous avons pu cependant poursuivre son élevage et l'exa-

(1) Parfois, il reste emprisonné dans des capsules kystiques emboîtées secrétées par l'*Oodinium*, bien que ce dernier soit privé de la majeure partie de son cytoplasme. Dans ce cas, néanmoins, l'évolution du parasite se poursuit normalement.

miner sur le vivant grâce à la technique suivante : les *Oodinium* parasites sont déposés sous 1 cm d'eau dans de petites cuves dont le fond est constitué d'une lamelle très mince et dont les parois ont été préalablement enduites d'albumine de Meyer, puis séchées à l'étuve et lavées (élimination de la glycérine et du thymol). On préserve ainsi le Protiste d'un contact direct avec le verre et l'on peut suivre à l'aide d'un microscope inversé, dans une quantité d'eau relativement importante, les diverses étapes de l'évolution.

Bientôt, l'hélice de blépharoplastes, jusqu'ici continue, se rompt en son milieu, puis le Protiste s'étrangle à ce niveau; il se découpe en deux tronçons qui restent accolés par un fin tractus. Chaque tronçon se subdivise à son tour et ainsi de suite jusqu'à formation d'un très long chapelet (2,3 mm) de plus d'une centaine d'éléments. La nage de l'*Amæbophrya*, à ce stade, est particulièrement caractéristique : grâce à ses nombreux flagelles qui forment une frange ondulante et battent synchroniquement, il se visse lentement dans l'eau en serpentant, puis s'élance d'un trait, s'arrête brusquement et reprend une autre direction (1). De tels mouvements saccadés provoquent des élongations et des torsions qui finissent par rompre et dissocier complètement le chapelet amæbophryien.

Chaque tronçon devenu indépendant contient de très nombreux noyaux et blépharoplastes disposés selon plusieurs tours d'hélices. Les cinétosomes, jusqu'ici rangés en une file unique, au fond de la ceinture, se disposent selon deux rangs, en alternant; le dernier plan de clivage des grains flagellaires est en effet oblique par rapport à l'axe longitudinal du Flagellé (Pl. XXI, fig. 9). Le fouet qui pousse du granule cinétosomien nouvellement individualisé est tout d'abord identique et parallèle à celui que porte le granule primitif situé au-dessous; par la suite, il se couche sur la gauche et devient transversal; le fouet initial reste longitudinal. On voit qu'il y a là une évolution de l'appareil cinétique en beaucoup de points comparable à celle que nous avons mentionnée chez *Duboscquella* au cours de la sporogénèse.

A ce stade, le nombre des noyaux, à la suite de nouvelles divisions, correspond à celui des couples blépharoplastiques. L'élongation de la ceinture est telle que les énergides peuvent se disposer maintenant sur une seule rangée, et qu'elles sont nettement séparées les unes des autres. Dans l'ectoplasme apparaissent de petites inclusions à contours irréguliers, surtout localisées au-dessus des noyaux. Elles rappellent, en plus fragmentés, les cristalloïdes des Syndinides, et, comme eux, disparaissent sur les préparations au Mann bi-acide ou à l'hématoxiline.

Le diamètre du Protiste se réduisant de plus en plus, les noyaux

(1) Ces déplacements gênent beaucoup l'étude sur le vivant. Le Protiste se désintègre à la moindre compression, les anesthésiques (cocaïne, nicotine, ammoniacque, Cl 2 Mg, chloréthane, barbituriques) ne parviennent pas à immobiliser l'animalcule sans l'altérer.

font hernie à la surface et forment une rampe continue qui surplombe les flagelles. Cette torsade se sculpte ensuite entre chaque énergide et se découpe en autant de spores mononucléées, biflagellées, qui restent accolées autour d'un axe cytoplasmique (Pl. XXI, fig. 10). Celui-ci contient encore quelques restes fibrillaires. Il ne tarde pas à disparaître complètement. La chaîne de spores, qui n'est plus retenue par ce support, s'étire comme un ressort, puis se disloque.

L'ensemble de cette évolution, depuis la dévagination, demande 2 à 4 jours.

Les spores gymnodiniennes ainsi libérées (Pl. XXI, fig. 11) sont de deux types selon les trophontes : des macrospores de 5 à 6 μ de long, des microspores de 3,5 μ seulement. Les premières ont un épïcône presque sphérique contenant le noyau et les inclusions cristalloïdes, et un hypocône étroit qui se tord pour ménager un sillon profond. Les deux flagelles sont devenus très nettement hétérodynamiques, l'un transversal et sénestre ceinture le Protiste, l'autre, traînant, est axial.

Les microspores ont un épïcône globuleux, proportionnellement plus développé, et un hypocône très réduit; le noyau est à peine plus petit que celui des macrospores (1,5 μ contre 2 μ environ), ce qui explique que rien ne puisse présager, au cours du cycle évolutif, cette dualité sporale.

Nous n'avons jamais constaté de copulation dans des élevages mixtes de macro- et de microspores. Si, dans les premiers temps du moins, il est fréquent d'observer des couples de spores accolées, celles-ci sont toujours du même type : elles pivotent l'une autour de l'autre autour du tractus qui les relie et simulent une isogamie comparable à celle des *Coccidinium*, mais elles finissent toujours par se séparer. Il s'agit donc simplement d'un retard à la ségrégation de la chaîne sporale. Nous avons pu conserver quelques jours ces éléments flagellés bien actifs, mais l'invasion bactérienne gagne l'élevage et les repiquages n'ont pas donné de résultats.

Les spores, du moins les macrospores, sont beaucoup plus grosses que les *Amæbophrya* intracytoplasmiques à l'orée de leur développement. Sans doute se divisent-elles après la sporogénèse, avant de parasiter un nouvel hôte. De telles divisions sont-elles précédées d'une conjugaison ? Nous ne pouvons le dire. Nous ferons en outre remarquer que, dans les spores, c'est l'épïcône qui est développé (ceinture postérieure), tandis que, dans les très jeunes parasites, c'est l'hypocône. Il se pourrait que ces différences soient en rapport avec des mouvements morphogénétiques qui se produiraient lors de l'inoculation (cf. p. 71) : le germe, tout d'abord comparable à un Péridinien ectoparasite (hypocône rudimentaire), se modifierait en pénétrant dans l'hôte : son noyau et la majeure partie de son cytoplasme gagnant la région postérieure du corps.

AMÆBOPHYA CERATHI (KOEPPEN, 1903)

Nous étudierons tout d'abord la forme infestante du parasite, sa pénétration dans l'hôte, puis le trophonte, son développement intracellulaire, sa dévagination et son stade libre, les spores enfin, leur mode d'individualisation et leur structure.

1° *Formes infestantes* (Pl. XIII, fig. 12).

C'est très exceptionnellement, dans les planctons où *Gyrodinium* sp. était atteint de façon particulièrement massive, que nous avons pu observer la pénétration de l'*Amæbophrya* dans le Péridinien. *Gyrodinium* peut porter jusqu'à une douzaine de germes infestants, fichés dans sa membrane, au voisinage surtout de la ceinture ou du sillon. Les parasites ont la forme d'une larme battavique de 6 à 8 μ de long, étroite à l'arrière, plus large et hémisphérique à l'avant. La moitié postérieure du Protiste, terminée en pointe, est creusée d'une gorge peu profonde qui décrit à sa surface une hélice sénestre : il s'agit là d'une ceinture très ouverte et d'un sillon ventral situés dans le prolongement l'un de l'autre. Ceinture et sillon retiennent assez fortement l'éosine, sans qu'on puisse encore mettre en évidence de fibrilles à leur niveau. Le noyau, à peu près sphérique, est situé dans la région antérieure; sa structure est dense, les chromosomes, serrés les uns contre les autres, ne présentent, apparemment, pas de polarisation. Au centre, un nucléole éosinophile semble homogène. En chassant le noyau, une calotte réfringente occupe l'apex du Protiste; cette inclusion rappelle, par son aspect, le cristalloïde des spores de Radiolaires. Elle ne retient aucun colorant vital, est inactive en lumière polarisée; elle persiste après les fixations acides, et se colore faiblement par l'éosine, mais se dissout dès que le pH devient alcalin (elle n'existe plus sur des préparations au Mann différenciées à la potasse ou à l'hématoxyline virée à l'acétate d'ammonium).

Nous n'avons pas pu reconnaître en toute certitude de cinétide; le centrosome serait représenté par une tache éosinophile qu'on observe fréquemment dans une encoche latérale du noyau, contre la ceinture. A proximité s'aperçoivent deux granules contigus, plus superficiels, qui seraient des blépharoplastes, mais à ce stade, fixés sur l'hôte, il n'existe pas de flagelles; nous n'avons pas trouvé, dans le plancton, de stades immédiatement antérieurs libres.

Par son extrémité aiguë, le parasite perce la membrane de l'hôte, et, en se déformant considérablement, c'est au travers d'un orifice d'un micron à peine de diamètre qu'il s'inocule, par diapédèse en

quelque sorte, dans le cytoplasme. Chez les Gymnodinides, c'est là qu'il se développe. Chez les Adinides et les Péridinides, il pénètre en général jusque dans le noyau. Plusieurs parasites peuvent ainsi infester le même hôte. Tous débutent leur développement, mais il est très exceptionnel que plus d'un seul atteigne le stade adulte, tous les autres sont plus ou moins rapidement digérés.

Le germe devient ovoïde, presque sphérique; ceinture et sillons ne sont plus en continuité. De la première ne subsiste qu'une légère encoche subapicale, au fond de laquelle se distingue une petite baguette éosinophile, ébauche de périnéma. Le sillon est représenté par une dépression latéro-postérieure, en forme de coin, sa paroi est nettement fibreuse. Chez *Gyrodinium*, où nous avons suivi l'infestation, cette cellule mesure alors 4 à 5 μ de diamètre.

2° *Développement.*

Le parasite s'accroît rapidement. Le cristalloïde perd sa réfringence (on a pu se rendre compte, lors de la diapédèse, que cette inclusion présente une certaine plasticité, qu'elle est faite d'une substance visqueuse); il se dissout et sa place reste quelque temps indiquée par une plage claire dont le contour s'estompe peu à peu.

Avant même que le Protiste ait atteint une dizaine de μ , s'observent les premières manifestations de la multiplication nucléaire. Cette évolution peut débiter selon deux modalités : si l'*Amæbophrya* est intranucléaire, la caryotomie ne suit pas, en général, immédiatement le clivage des chromosomes. Il y a seulement endomitose, et le parasite passe par un stade polyploïde; si le développement s'effectue dans le cytoplasme de l'hôte, les noyaux-fils s'individualisent à chaque mitose.

Dans le premier cas, le noyau s'allonge tout d'abord en un boyau cylindrique, qui s'enroule en une hélice sénestre (jusqu'à 5 tours). Aucun centre cinétique n'est visible et les chromosomes, tenus et très enchevêtrés, ne montrent aucune polarisation. Des nucléoles, sphériques ou en voie de division — étirés en haltères —, sont répartis dans ce cordon nucléaire, à intervalles réguliers. Leur nombre permet d'évaluer le degré de polyploïdisation du noyau : au maximum, il y en a 16. Plus ou moins tôt, émergent de la masse chromatique, vers l'avant du Protiste, au niveau de chaque nucléole, des cônes mitotiques. Au sommet de chacun d'eux s'observe un granule centrosomien. Le boyau nucléaire se découpe en autant de noyaux-fils et, par la suite, mitoses et caryotomies se poursuivent normalement selon un type syndinien mais centrique. Au cours des divisions successives, les chromosomes se raccourcissent de plus en plus; leur réaction au Feulgen devient positive; à l'anaphase, il est alors possible d'en compter six, polarisés sur le centrosome. Leur insertion sur ce dernier est atélo-

mitique. Mais le plus souvent, leurs deux branches sont étroitement accolées. Nous n'avons pas aperçu de relations entre chromosomes et nucléole. Ce dernier est le siège de manifestations cycliques : il paraît homogène au moment de l'anaphase; entre deux divisions (sans qu'il y ait à proprement parler de stade interphasique), son centre est beaucoup plus clair que sa région corticale. Nous ne pouvons évidemment donner plus de détails d'un organite dont le diamètre n'atteint pas un micron.

L'évolution de l'appareil nucléaire des *Amæbophrya* siégeant dans le cytoplasme du Péridinien est plus banale, puisque, dès le début de la croissance du parasite, s'effectuent mitoses et caryotomies. A la première division déjà, le centrosome est bien visible, situé immédiatement sous l'encoche cingulaire à l'apex du noyau devenu piri-forme.

Les modifications du corps plasmatique n'apparaissent que lorsque le Protiste possède au moins 4 noyaux (ou leur équivalent dans le cas de polyploïdie). Comme chez tous les *Amæbophrya*, c'est l'allongement et l'enroulement en spirale de la ceinture qui sont le caractère essentiel de cette évolution morphogénétique. Cet allongement, chez *A. ceratii*, s'effectue surtout par l'extrémité postérieure de la ceinture, au détriment donc de l'hypocône. De la sorte, l'épicône, bien réduit, il est vrai, dès le début du développement, chez le Protiste mononucléé, persiste sans modification chez le trophonte. La membrane qui le recouvre s'épaissit quelque peu, sans toutefois atteindre l'importance du bouclier des *Duboscquella*.

Plus ou moins tôt, au cours de l'enroulement sur l'hypocône de la ceinture, l'extrémité postérieure de cette dernière vient buter contre la lèvre gauche du sillon longitudinal. Celui-ci, tel une gouttière dont les bords seraient comprimés latéralement, se referme en un tubule qui devient intracytoplasmique et par-dessus lequel passe la ceinture. Nous avons signalé, à la surface du sillon, une nappe de fibrilles longitudinales. Celle-ci se replie en une sorte de cornet : ces deux bords ne se soudent pas et chevauchent l'un sur l'autre. Cette disposition résulte évidemment du mode de formation du tubule. Ce dernier reste largement ouvert à l'arrière. A ce niveau, la nappe fibreuse se décolle de la membrane et se recourbe dans le plasma : il se forme ainsi, tout autour de la base du tubule, une gouttière circulaire qui délimite une vacuole annulaire. A son extrémité antérieure, le tubule peut déboucher dans le mastigocœle par un orifice en boutonnière, pincé entre deux tours de la ceinture (Pl. XIII, fig. 13), mais, le plus souvent, il se termine en plein cytoplasme (Pl. I, fig. 6).

Ce tubule, nous venons de le voir, est l'homologue du sillon sagittal d'un Péridinien libre. Lorsque ceux-ci sont phagotrophes, c'est dans le fond du sillon que s'effectue l'ingestion des proies. Or, précisément chez *A. ceratii*, cet organite devient un véritable cytopharynx. Le plasma de l'hôte, après avoir suivi un début de digestion externe, est aspiré dans ce canal, sous forme de sphérules extrêmement éosinophiles. Les

deux bords de la lame fibreuse s'écartent et les particules alimentaires perlent dans l'endoplasme; elles y sont envacuolées; c'est là que s'achève la digestion.

Ce cytopharynx est-il l'homologue de l'entonnoir d'*A. grassei*? Rappelons que ceinture et sillon du germe infestant d'*A. ceratii* ne forment qu'une seule gouttière dont l'éosinophilie laisse soupçonner un substrat fibreux. Celui-ci, lorsque ceinture et sillon ne sont plus en continuité, se scinde en deux éléments : le périnéma, petite baguette couchée dans la dépression cingulaire, et une nappe fibreuse postérieure.

Cette dernière, chez le parasite de l'*Oodinium*, ne se développe guère; tandis que toute trace du sillon disparaît, elle s'enfonce dans le cytoplasme, et, se repliant sur elle-même, constitue l'entonnoir. Nous considérons donc cet organite comme l'ébauche, rudimentaire, du squelette du cytopharynx, qui, chez *A. grassei*, ne s'individualise pas. Chez *A. ceratii*, par contre, le périnéma, toujours très réduit, ne donne naissance à aucun système fibrillaire, et le trophonte de ce parasite ne possède d'autre formation squelettique que celle de son tubule cytopharyngien.

La ceinture, en s'enroulant, s'approfondit de plus en plus dans le cytoplasme de l'hypocône. Ce dernier prend la forme d'une coupe dont les bords se relèvent; ainsi se forme peu à peu la cavité mastigocœlienne, d'abord évasée, largement ouverte à l'avant. Dans l'axe de cette cavité, l'épicône et les premiers tours de la ceinture restent saillants, soulevés par le cytopharynx; ils forment une éminence que CHATTON et BIECHLER ont nommée « columelle ». Il va sans dire que cette columelle n'est absolument pas, comme le pensaient ces auteurs, d'origine endonucléaire !

Progressivement, l'orifice du mastigocœle se resserre jusqu'à devenir virtuel. L'*Amæbophrya* est alors d'une régularité presque géométrique (Pl. XIII, fig. 14 et 15). Columelle et paroi latérale du mastigocœle sont coniques et s'emboîtent exactement l'une dans l'autre, ne laissant entre elles qu'une cavité réduite. Toute la surface de cette cavité est parcourue par les tours de la ceinture, sauf à l'apex de la columelle (épicône). Le parasite occupe bientôt tout le volume de son hôte dont il épouse la forme. Par la suite, la ceinture continuant à s'accroître dans un espace qui demeure limité, ses tours, de plus en plus nombreux, ne peuvent plus se disposer en une hélice régulière, sénestre sur la columelle, dextre sur la paroi latérale. Leur tracé devient très sinueux, et la surface du mastigocœle, pour augmenter, se boursouffle et se creuse de profondes anfractuosités. Les images cytologiques du parasite sont alors d'une grande complexité (Pl. XIII, fig. 16; Pl. II, fig. 7 et 8).

Corrélativement à l'allongement de la ceinture s'effectue la multiplication des cinétosomes. Rappelons que le germe infestant en possède deux, semble-t-il, au fond de la dépression cingulaire. Ces granules

subissent des divisions répétées, extrêmement nombreuses, ce qui mène à la formation d'un chapelet de blépharoplastes contigus (Pl. I, fig. 6). Ce chapelet se situe dans la lèvre inférieure de la ceinture, non loin de la ligne de crête séparant deux tours; à son niveau, la paroi est marquée d'une légère incision. Il ne devient jamais sinueux comme chez *A. grassei*. Au-dessous de lui, dans l'intérieur de la crête, les noyaux sont répartis très régulièrement. Leur centrosome apical est très proche des blépharoplastes, sans présenter de connexion avec eux. Dans l'intervalle de deux noyaux, on peut compter jusqu'à vingt blépharoplastes, mais chez le trophonte âgé, les mitoses se font de plus en plus actives, et, finalement, à chaque noyau et chaque centrosome correspondent deux granules flagellaires. C'est à ce moment seulement que poussent les fouets, tous semblables, immobiles.

Autour de chaque énergide ainsi constituée se condense le cytoplasme : la crête continue qui tapissait la paroi du mastigocœle se trouve ainsi découpée en autant de bourgeons qui restent disposés en hélice. C'est, en quelque sorte, un perlage, très particulier. La surface de chaque élément se sculpte d'une gouttière oblique qui contient les deux flagelles. C'est à un tel stade que se rapportent les images données par CHATTON et BIECHELER, mais, en aucune façon ces bourgeons ne sont capables de s'isoler dans le mastigocœle. Ce ne sont d'ailleurs pas des flagellisporés; les divisions se poursuivent, simultanément pour les noyaux et les blépharoplastes.

De l'hôte ne subsiste pratiquement plus que l'enveloppe : soit la coque, soit — le plus souvent — aussi bien pour les *Gymnodinides* que pour les *Péridinides*, une membrane kystique sphérique dépourvue d'ornementation. Le parasite se dévagine à l'intérieur de cette enveloppe; il la déchire, et, libéré, nage activement. L'évolution du Protiste est alors comparable à celle d'*A. grassei*, mais beaucoup plus rapide encore, puisque le processus d'individualisation des flagellisporés, au moment de la dévagination, est déjà très avancé.

Le cytopharynx atteint l'apex, ou peu s'en faut, du vermiforme; ses fibres s'étalent à la surface de la vacuole digestive centrale qui s'est formée lors de la dévagination. Il résulte de la présence de cette formation squelettique une certaine rigidité du Protiste, qui, tout d'abord, reste trapu, ne peut s'étirer comme le vermiforme d'*A. grassei*, mais en moins d'une heure toute la région axiale, cytopharynx et cytoplasme, se lyse et disparaît. Aussitôt, la chaîne spirale, constituée par la succession des éléments flagellés, se détend et se fragmente en tronçons d'importance variable, jusqu'à l'individualisation complète des spores.

Ces dernières ne sont cependant pas au terme de leur évolution. Indépendantes, elles continuent à se diviser plusieurs fois encore. Les éléments-fils restent longtemps accolés avant de se séparer. Les couples de spores simulent des copula; aussi longtemps que nous avons pu les suivre, nous n'avons jamais vu de caryogamie; le nombre chromosomique reste invariable, égal à 6.

En général, ces spores sont piriformes : l'épicône, presque sphérique, contient le noyau; l'hypocône, beaucoup plus réduit, est légèrement recourbé au-dessous de la ceinture. Cette dernière, assez large, ne s'étend que sur un demi-tour. C'est à peine si on peut distinguer, à la surface de l'hypocône, le sillon qui lui fait suite. Des deux flagelles, l'un, aussi long que la cellule, est trainant, l'autre, plus court, est transversal et sénestre (cette hétérodynamie des flagelles s'est manifestée peu à peu au cours des dernières divisions). Notons enfin la présence, contre le noyau, dans l'hémisphère antérieur, de deux ou trois gouttelettes très réfringentes, qui, sans doute, sont de même nature que le « cristal-loïde » du germe infestant. La destinée de ces spores nous est inconnue.

Le lecteur n'aura pas manqué de remarquer que dans notre description nous avons presque systématiquement omis de donner des dimensions. C'est qu'en effet, comme nous l'avons rapidement signalé, il existe des différences de taille considérables entre les éléments homologues de ces *Amæbophrya*, selon les hôtes qui les hébergent.

Les *Amæbophrya* de *Gymnodinium*, aussitôt après leur pénétration dans le cytoplasme, mesurent 4 à 5 μ , mais chez de minuscules Péridiniens (12 μ), que nous n'avons pu déterminer parce qu'enkystés, nous en avons trouvé de 1,5 μ . Nous avons, d'autre part, rencontré des formes encore uninucléées qui dépassent 15 μ (*Plectodinium nucleovolvatum*, *Peridinium depressum*).

On pourrait objecter à ceci une confusion toujours possible avec de jeunes *Duboscquella*, si des variations plus grandes encore ne s'observaient dans les dimensions des noyaux de trophontes âgés (0,6 à 10 μ). Les spores correspondantes ont de 1,5 à 15 μ de long.

Il est évident que la taille de l'hôte conditionne, dans une certaine mesure, celle de l'*Amæbophrya* et de ses organites constitutifs. Cela ne permet pas d'expliquer toutefois les écarts importants que peuvent présenter les trophontes parasites d'une même espèce de *Peridinium*, comme nous l'avons constaté notamment chez *P. depressum*. De même, nous avons obtenu, à partir de *P. sociale* infestés, des spores de 4 à 12 μ . Ajoutons enfin que les flagellisporés elles-mêmes sont assez polymorphes; le type que nous avons décrit est le plus fréquent, mais nous en avons observé dont la ceinture est équatoriale, le sillon bien sculpté, l'épicône hémisphérique aussi volumineux que l'hypocône. Si l'on se rappelle, en outre, les différences de modalité que présente l'évolution nucléaire au début du développement du trophonte (polyploïdie ou caryotomie), on peut douter de l'unité de l'espèce *A. ceratii*. Il faut souligner toutefois que dans les limites de ces variations s'observent tous les intermédiaires.

En tant que parasite du Dinoflagellé, nous devrions maintenant étudier l'*Amæbophrya* de *Leptodiscus*. Par son système squelettique, par les modalités de son évolution nucléaire, ce Protiste s'écarte notablement des autres espèces du genre, et nous avons préféré en reporter la description à la fin de ce chapitre.

AMÆBOPHRYA ROSEI NOV. SP.

Amæbophrya rosei a pour hôte des Apostomes parasites de Siphonophores (oléocyte d'*Abylopsis tetragona*, ROSE, 1937, p. 193) ou de Chætognathes (intestin postérieur de *Sagitta*, ROSE et HAMON [1]). Il est au contact de la vacuole lipidique de l'Infusoire, et, sur le vif, se présente sous forme d'une sphérule claire, à l'intérieur de laquelle s'observe difficilement la ceinture spirale (Pl. XXIV, fig. 3). Cette inclusion, bien particulière du Cilié, avait attiré l'attention de M. ROSE, mais cet auteur n'ayant pas disposé d'un matériel abondant n'a pu en préciser la nature. Les préparations sont en effet très délicates à réussir : l'Apostome, extrait de son hôte, monte à la surface de l'eau de mer comme une goutte d'huile et se désintègre. Pour obtenir des résultats satisfaisants, il convient de ne manipuler le Protiste qu'après l'avoir maintenu une dizaine de minutes en pleine eau, sans le heurter, en le préservant de tout contact avec le film de surface du liquide ou avec les parois du récipient. La vacuole lipidique perd alors de sa réfringence et éclate moins facilement, à la suite vraisemblablement de quelques réactions physico-chimiques modifiant sa tension superficielle; élevages, fixations, colorations deviennent possibles.

1° Infestation.

Nous n'avons pas observé la pénétration du parasite dans le Cilié. Elle peut avoir lieu, croyons-nous, à l'intérieur même de l'oléocyte puisque s'observent de jeunes stades intracellulaires dans des Apostomes déjà très évolués.

Les plus petits individus que nous possédions (6-7 μ de diamètre) sont libres dans l'enclave lipidique de l'hôte, mais avant toute évolution ils gagnent le cytoplasme périphérique et s'immiscent entre les ramifications du macronucleus qui, à son contact s'hypertrophie.

Le jeune *Amæbophrya*, uninucléé, est à peu près sphérique. Sous la membrane très mince qui le limite s'observe le centrosome, à l'apex du noyau. Ce dernier est pourvu d'un nucléole homogène, postérieur, non inclus dans la masse chromatique très dense. Il mesure 3 μ de long sur 2 de large. Il se trouve rejeté sur le côté et comprimé par une grosse vacuole réfringente, latérale, sphérique (cristalloïde ?).

(1) Ces Infusoires, ovoïdes ou réniformes, sont couverts de stries flagellaires, tordues en hélice, s'étendant d'un pôle à l'autre. Le cytoplasme, refoulé à la périphérie par une énorme vacuole centrale huileuse (300-400 μ de diamètre), est réduit à une mince pellicule de quelques μ d'épaisseur, où se situent micronucleus en navette et macronucleus réticulé. En fin de croissance, les parasites sont rejetés par l'hôte. A l'état libre, ils affectent la forme d'une larve; ils nagent très activement et subissent des divisions palintomiques.

2° Développement du trophonte.

Bientôt cette inclusion se résorbe et le noyau, qui grossit quelque peu, devient central. Du centrosome descend un faisceau de fibres qui contourne le noyau, s'étale à la surface de ce dernier en une nappe dissymétrique et l'enveloppe presque entièrement; cette nappe est constituée de lames parallèles, longitudinales, se chevauchant plus ou moins comme celles d'une persienne. Au-dessous du noyau, elle se resserre, atteint l'antipôle de la cellule, puis se recourbe vers l'extérieur. Comme chez *A. ceratii*, il se forme ainsi une gouttière annulaire. Dans le cas présent, toutefois, la gouttière est incomplète et a la forme d'un fer à cheval.

Dès que le Protiste s'accroît, les lames fibreuses perdent leurs rapports avec le centrosome, débordent ce dernier vers l'avant et se terminent librement dans le cytoplasme.

Entre temps (*Amæbophrya* de 8 à 10 μ), dans la région du pôle antérieur, s'ébauche le mastigocœle, petite dépression apicale, circulaire (2 μ de diamètre), dont le plancher, très légèrement bombé, représente un épïcône extrêmement réduit : celui-ci ne se développera pas davantage par la suite. Sur le bord de la dépression, le centrosome se dédouble en deux grains dont l'un, blépharoplastique, reste superficiel, tandis que l'autre, centriolaire, est au contact du noyau et migre avec lui au centre du Protiste (Pl. XXIV, fig. 4).

Nous n'avons pas observé de périnéma, mais son existence est probable : il serait trop ténu pour être visible. En effet, une cape fibreuse, superficielle, parfois très importante, est susceptible de s'individualiser; chez le trophonte âgé, elle entoure comme une écharpe l'orifice du mastigocœle; elle est homologue de celle d'*A. grassei*; or, chez ce dernier, nous avons admis l'origine périnématique de cette formation.

Evolution nucléaire et évolution des parois du mastigocœle vont de pair. Nous ne nous étendrons pas sur la première. La séparation des lots chromosomiques, polarisés sur le granule centriolaire, s'effectue à chaque mitose. Il n'y a pas de stade polyploïde. Il nous faut toutefois souligner le fait que le noyau primaire est enveloppé d'une membrane qui persiste. Elle se gonfle de liquide, se décolle largement de la masse chromatique, sauf à l'apex; au cours des divisions, elle s'étire en un tubule qui contient tous les noyaux-fils et s'enroule en hélice, sous la ceinture. Cette enveloppe commune peut renfermer plus de deux cents noyaux avant de se déchirer, au niveau des centrosomes; puis elle disparaît. Les noyaux pénètrent alors, entre deux tours de la ceinture, dans la crête qui fait saillie à l'intérieur du mastigocœle; ils continuent à se diviser sans reformer de membrane.

Le mastigocœle évolue, dans ses grandes lignes, selon le schéma que nous connaissons déjà. Des modalités de détail confèrent toutefois aux trophontes âgés d'*A. rosei* des aspects bien particuliers. Il n'existe

pratiquement pas de columelle, l'épicône étant extrêmement réduit. Selon les cas, le mastigocœle est cylindrique, très profond, presque fermé à l'avant; le Protiste est alors beaucoup plus long que large (Pl. XXII et XXIII); ou bien le mastigocœle est largement ouvert, plan ou même convexe. Le Protiste est alors étalé en disque (Pl. XXIV, fig. 6). Nous n'avons jamais trouvé d'intermédiaire entre ces deux formes. Dans la première éventualité la ceinture décrit sur la paroi du mastigocœle une vingtaine de tours, séparés par une crête mince et saillante. Cette dernière, nous l'avons dit, contient les noyaux, régulièrement espacés. Le fond de la ceinture est souligné par le chapelet continu des blépharoplastes. Ceux-ci, en forme de petits bâtonnets (0,5 μ de long), perpendiculaires à la surface, ne cessent de se diviser par clivage longitudinal. Par suite de cette multiplication, le chapelet, comme chez *A. grassei*, amorce sur la lèvre inférieure de la ceinture des méandres (4 à 6 par tour), mais presque aussitôt il se rompt. Ses tronçons continuent de s'allonger, se chevauchent l'un l'autre et décrivent des spirales concentriques sur le flanc supérieur de la crête. Cette dernière, devenue très large et mince, se trouve ainsi sculptée, sur une face, de sillons parallèles séparés par des crêtes secondaires. Dans celles-ci sont alignés les noyaux.

A ce stade, le trophonte a terminé son évolution intracellulaire. Il peut mesurer jusqu'à 150 μ de long, 70 de large. Son mastigocœle est presque totalement comblé par les crêtes que nous venons de décrire. Les blépharoplastes ont donné naissance à des flagelles immobiles, ainsi qu'à des racines flagellaires très courtes, qui ne sont pas en rapport avec les centrosomes.

Le cytoplasme pariétal est mince. Il contient, dans la moitié postérieure du corps cellulaire, les lames fibreuses qui entouraient primitivement le noyau. Celles-ci se sont développées; elles sont laciniées vers l'avant. Vers l'arrière, elles convergent pour délimiter les parois d'un entonnoir incomplet. Rappelons également qu'il peut exister, à l'avant, autour de l'orifice virtuel du mastigocœle, une cape fibreuse superficielle, d'importance très variable.

A la partie postérieure, le Protiste peut émettre des rhizoïdes courts et trapus, peu ramifiés. Ce sont, croyons-nous, des organites d'absorption; c'est surtout à leur contact que les branches du macronucleus de l'hôte s'hypertrophient et que la structure s'homogénéise.

Les *Amæbophrya rosei* de forme discoïde sont beaucoup plus rares que ceux que nous venons d'étudier. Peut-être ne résultent-ils que d'une anomalie accidentelle du développement ?

Leur ceinture, en effet, au lieu de rester ouverte et de décrire, en s'allongeant, une hélice, se referme sur elle-même en un cercle dont le diamètre s'accroît. Elle refoule vers la périphérie le cytoplasme : le Protiste se développe seulement dans un plan; le mastigocœle n'est représenté que par une cuvette peu profonde mais très large (100 μ), décollée du plasma de l'hôte. Cette morphologie n'est pas sans rappeler celle des *Duboscquella*.

Pour l'instant, le chapelet blépharoplastique suit le fond de la ceinture, puis, comme précédemment, il se découpe en 5 ou 6 tronçons. Ceux-ci prolifèrent en spirale sur le fond de la cuvette mastigocœlienne; lorsqu'ils en ont atteint le centre, la poussée des blépharoplastes les fragmente eux aussi en tronçons secondaires et ainsi de suite. Finalement, tout le plancher du mastigocœle se trouve sculpté de nervures ramifiées, dont la disposition est grossièrement spiralee.

L'évolution nucléaire de ces *Amæbophrya* n'offre rien de particulier. A la fin de la phase trophique, les noyaux sont disposés entre les nervures blépharoplastiques et font hernie dans le mastigocœle.

3° Dévagination. Structure et évolution du vermiforme.

L'*Amæbophrya* ne poursuit son évolution qu'après expulsion de l'Apostome hors du Siphonophore. Il se retourne alors comme un doigt de gant ou, s'il est discoïde, se referme comme une ombrelle. Il déchire la paroi du Cilié qui se désintègre immédiatement; seuls quelques débris restent inclus dans sa vacuole axiale.

Quel que soit le type de trophonte dont il dérive, l'*Amæbophrya* présente toujours sensiblement le même aspect à ce stade. Il est trois à quatre fois plus long que large. A sa surface, les stries flagellaires sont très proches les unes des autres, disposées comme sur une vis à pas multiple, selon plusieurs hélices intercalées; chacune d'elles est trop courte pour faire un tour complet (1). Tous les fouets battent de façon synchronique, avec un léger retard des postérieures sur les antérieures. Ils sont relativement longs (15 μ , les noyaux n'ont que 2 à 3 μ de diamètre). Les lames fibreuses du trophonte se sont rompues et dissociées, seuls s'observe encore un petit entonnoir qui, maintenant, est antérieur.

De même que chez les autres espèces, le vermiforme s'étire : il peut atteindre, avant de se fragmenter, près de 4 mm sur 70 μ de diamètre. On remarquera que son volume s'est considérablement accru : la vacuole centrale, loin de disparaître, absorbe de l'eau. Le cytoplasme, par contre, se trouve réduit à une très fine pellicule. Il contient de nombreuses sphérules osmiophiles d'un micron à peine, inclusions lipidiques provenant de l'assimilation des ingesta de la vacuole centrale.

Le vermiforme, en s'allongeant, se tord sur son axe longitudinal, dans le sens sénestre. Cette torsion a pour effet de faire glisser, les uns par rapport aux autres, les tronçons de chapelet blépharoplastique; en d'autres termes, les hélices intercalées que décrivent ces dernières se dévissent, pour ainsi dire, les unes des autres. Bientôt, sur toute la longueur du vermiforme s'observe une succession d'hélices blépharoplastiques simples, avec des noyaux sous-jacents; elles sont séparées

(1) Chez les vermiformes provenant de trophontes discoïdes, les stries flagellaires sont presque longitudinales.

par des espaces très clairs dépourvus de noyaux et de blépharoplastes, et au niveau desquels le cytoplasme, particulièrement mince, étrangle peu à peu la vacuole centrale. Le vermiforme se trouve alors constitué de tronçons successifs. Dans chacun de ceux-ci élongation et torsion s'accroissent; le diamètre du Protiste diminue. Blépharoplastes et noyaux poursuivent toujours indépendamment les uns des autres, semble-t-il, leur multiplication. L'hélice blépharoplastique se fragmente. Les tronçons se subdivisent un grand nombre de fois.

Nous avons pu suivre cette évolution jusqu'à la formation de longues chaînes d'éléments mononucléés de 5 μ de long et 4 μ de diamètre. Dans nos élevages, la moindre agitation disloque ces chaînes et nous n'en avons pas observé de plus de cent articles, mais il est probable qu'en pleine mer, dans l'eau calme de la profondeur, où vivent les *Abylopsis*, elles restent entières et atteignent plusieurs centimètres de longueur.

Chaque article possède plus d'une quinzaine de blépharoplastes répartis sur un tour d'hélice et autant de flagelles tous semblables, relativement longs (15 μ). Le noyau, comprimé par la vacuole centrale qui subsiste, est réniforme. Nous ne savons pas si l'évolution du Protiste se poursuit jusqu'à la formation de dinospores. Si de tels éléments s'individualisent, ils sont sans doute de taille extrêmement faible. En effet, d'après ce que nous connaissons des autres espèces du genre, il faut pour que se constituent des cinétides hétérodynames, que chaque blépharoplaste subisse une division différentielle. Dans le cas présent, de chaque article seraient donc issus, à la suite de mitoses, plus d'une quinzaine d'individus mononucléés et biflagellés hétérodynames. Comme une croissance compensatrice de ces éléments est peu probable, ils mesureraient moins d'un micron !

AMÆBOPHRYA ACANTHOMETRÆ BORGERT, 1897

Ce parasite a pour hôte divers Acanthaires, *Acanthometra pellucida* notamment. Il est très commun.

Il diffère principalement des *Amæbophrya*, précédemment étudiés, par son trophonte qui conserve, toute l'évolution durant, un unique noyau dont la taille augmente progressivement.

1° Développement du trophonte (Pl. XXVI).

Il est difficile de reconnaître avec certitude les plus jeunes stades du parasite parmi les nombreux ingesta qui se trouvent également dans le cytoplasme de l'Acanthaire. Les plus petits *Amæbophrya* observés sont sphériques (5-7 μ de diamètre) et possèdent un noyau piriforme. Ce

dernier est surmonté par une petite baguette centriolaire qui atteint le pôle antérieur du Protiste. A la partie postérieure du corps s'observent des granules réfringents de forme irrégulière, souvent englobés dans une vacuole commune; ils correspondent sans nul doute au « cristal-loïde » signalé chez les espèces précédentes. Dès le début de la croissance du Protiste, ces inclusions disparaissent.

Le parasite vient au contact des noyaux de l'hôte et les détruit, ne laissant subsister que quelques granulations très chromatiques, appliquées contre sa membrane. Cette dernière, jusqu'ici peu visible, s'épaissit. Dans la région postérieure, il arrive qu'elle se perforé et laisse passage à des crampons éosinophiles, coniques, très courts. Ces organites ne se forment que très exceptionnellement. Ce sont de véritables suçoirs terminés par un bouton qui pénètre à l'intérieur d'un noyau de l'Acanthaire.

La baguette centriolaire s'allonge et ses deux extrémités se renflent, l'une s'enfonce dans le noyau, l'autre, superficielle, donne naissance tout d'abord à des fibrilles, puis simultanément au système blépharoplastique et au périnéma. A son contact, la membrane cellulaire se déprime en une fossette, ébauche de la ceinture.

Les fibrilles se disposent en cône autour du centriole; elles se dirigent vers le noyau, s'étalent à sa surface et s'y incrustent.

Un seul blépharoplaste s'individualise à partir du centrosome; il est situé immédiatement en arrière de ce dernier et occupe le fond de l'ébauche cingulaire. A la suite de divisions répétées et très actives, il fait bientôt place à un chapelet blépharoplastique continu qui s'accroît par ses deux extrémités et s'enroule en hélice, tandis que se développe la ceinture. Le mastigocœle se creuse au fur et à mesure : dès son individualisation, il ne communique avec l'extérieur que par un orifice étroit. La moitié antérieure du chapelet s'enroule dans le sens sénestre autour d'une columelle plus large que haute, et surmontée d'un épiconcône peu développé. L'autre moitié parcourt dans le sens dextre la paroi du mastigocœle. L'hélice blépharoplastique restera toujours régulière chez le trophonte. Il n'y aura ni méandre, ni cassure. Très tôt poussent les flagelles. Fichées sous la membrane de l'épiconcône, apparaissent de minuscules ampoules (1,5 μ de long), serrées les unes contre les autres (corps mucifères).

A la base de la columelle, la baguette centriolaire à laquelle est appendu le noyau affleure la surface du mastigocœle, au fond de la ceinture et légèrement au-dessus de la ligne flagellaire. Une bandelette superficielle, sidérophile, est intimement unie à l'apex du centriole. Elle s'étend de part et d'autre de ce dernier, parallèlement au chapelet blépharoplastique. Elle s'est allongée en même temps que celui-ci, et elle est reliée à chaque granule flagellaire par une racine des plus ténues. Cette disposition rappelle beaucoup celle du système infraciliaire d'un Infusoire. En réalité, cette bandelette est un périnéma (1). En effet, au

(1) Nous discuterons dans notre partie générale de l'homologie possible périnéma-système infraciliaire.

cours de sa croissance, alors qu'elle ne décrit qu'un tour d'hélice, elle donne naissance à des lames fibreuses qui pendent dans le cytoplasme et dont l'extrémité est retournée vers l'extérieur. Ces lames, plus ou moins contiguës, constituent une sorte de fourreau qui ne tarde pas à se détacher du périnéma, descend vers l'arrière, emboîte le noyau en le déformant et atteint l'antipôle. Au-dessous du noyau, ce fourreau se resserre : les lames chevauchent fortement les unes sur les autres, et forment un entonnoir très évasé dont l'orifice inférieur, étroit, est entouré d'une vacuole annulaire. Celle-ci a été creusée dans le cytoplasme par l'extrémité recourbée des fibres. Bien que n'ayant plus de connexion avec le périnéma, ces dernières poursuivent néanmoins leur croissance : elles s'étendent vers l'avant, et remontent, chez le trophonte âgé, le long du mastigocœle en s'écartant les unes des autres.

Autour de l'orifice mastigocœlien, il n'existe pas, comme chez d'autres *Amæbophrya*, de cape squelettique continue et superficielle, mais une dizaine de faisceaux fibrillaires indépendants et internes, disposés radialement. Ils sont courts et puissants, soulèvent la paroi du mastigocœle en autant de côtes et, telles des dents, saillent sur les bords de l'orifice qui peut être comparé à la bouche d'un oursin (Pl. XXVI, fig. 3).

Entre deux tours de la ligne blépharoplastique, la crête est peu proéminente, arrondie. Sous sa surface s'observe une zone extrêmement sidérophile. Ce plasma dense correspond très vraisemblablement à des formations trichocytaires, analogues à celles de l'*Amæbophrya* du *Sticholonche*, mais beaucoup moins importantes et trop serrées pour qu'on puisse les distinguer les unes des autres.

Pour terminer cette description, il resterait à traiter du noyau. Nous préférons réserver un paragraphe spécial à cette étude pour y inclure celle de l'évolution nucléaire durant la sporogénèse.

En fin de croissance, le trophonte, de teinte jaune très clair, mesure 80 μ de diamètre environ, mais sa forme n'est plus sphérique. Il s'encastré entre les spicules de son hôte et se trouve ainsi fortement lobé. L'orifice du mastigocœle est toujours tourné vers l'extérieur.

Il est très exceptionnel que l'hôte héberge plusieurs parasites. Par contre, nous avons observé plusieurs fois, dans le cytoplasme d'*A. acanthometræ* un autre *Amæbophrya* hyperparasite (Pl. XXVII, fig. 6). Ce dernier, plurinucléé, présente les caractères d'*A. ceratii* auquel nous l'identifions. Il siège dans la columelle et détruit le noyau de son hôte. Ce dernier peut néanmoins se dévagner, et c'est à l'intérieur du vermiforme que l'hyperparasite termine sa croissance (Pl. XXVII, fig. 8), puis se dévagine à son tour. Signalons dès maintenant qu'un tel hyperparasitisme d'*A. ceratii* est fréquent chez *A. leptodisci*. Rappelons qu'il se rencontre également chez *Hollandella mycetoides*.

2° Dévagination. Evolution du vermiforme. Sporogénèse.

La dévagination s'effectue selon le processus déjà décrit, mais plus lentement que pour les autres espèces. Cela est sans doute dû au fait que le cytoplasme est rendu plus rigide par suite des importantes formations squelettiques qu'il contient; d'autre part, le volumineux noyau retarde les mouvements d'épibolie. Le vermiforme se détache de l'Acanthaire bien avant que son orifice postérieur ne se soit refermé, et, en nageant, il traîne derrière lui des débris non encore envacuolés de son hôte.

Comme le mastigocœle du trophonte est relativement peu développé, ce vermiforme est assez court et trapu (120 \times 50 μ). Il ne s'allongera que très progressivement.

A l'avant, l'épicône est large et, sous sa surface, les petites ampoules que nous avons signalées deviennent bien nettes. Le périnéma et le chapelet blépharoplastique, situés immédiatement au-dessous, ne décrivent qu'une dizaine de tours au fond d'une ceinture qui se trouve réduite à une rainure à peine perceptible : le contour du Protiste est de la sorte très régulièrement ovoïde (Pl. XXVII, fig. 7).

Le cytoplasme, contrairement à celui des autres espèces, est abondant, vacuolaire. La vacuole digestive est sphérique, entièrement comblée par les ingesta : plasma et noyaux de l'Acanthaire, Xantheles. Elle est à peu près centrale et refoule sur le côté et à l'avant le noyau. Ce dernier reste néanmoins en liaison avec le périnéma, à l'équateur de la cellule, par l'intermédiaire de la baguette centriolaire et de ses fibres. La disposition du système squelettique a été profondément bouleversée lors de la dévagination. Les lames fibreuses dilacérées, plus ou moins vrillées sur elles-mêmes et serrées les unes contre les autres en un faisceau, se retrouvent à la partie postérieure du vermiforme.

A la suite de mitoses s'individualisent de très nombreux noyaux dont la taille est de plus en plus petite; ils se répartissent régulièrement au-dessus du chapelet blépharoplastique. Chacun est fixé au périnéma par son centrosome. Ce dernier, au cours des divisions, se raccourcit et se réduit progressivement jusqu'à devenir un minuscule granule. Le périnéma cesse alors d'être observable. La suite de l'évolution est semblable à celle du vermiforme d'*A. grassei*. Le plasmode se tronçonne, les rythmes des divisions nucléaires et blépharoplastiques sont tels qu'à la fin, à chaque noyau correspondent deux blépharoplastes. Ces derniers portent alors des fouets hétérodynames. Les spores saillent et finalement se détachent du cytoplasme central qui, lui, dégénère. Ces éléments sont des dinospores très nettement caractérisées. Elles sont de deux types : micro- et macros pores (Pl. XXVII, fig. 10 et 11).

Les premières (4 à 5 μ de long) sont étroites. Leur épicône, ovoïde (2 μ de large), contient le noyau et quelques inclusions réfringentes, osmiophiles (lipides ?). Il est prolongé vers l'arrière par un hypocône

vermiculaire (1 μ de large), tordu en tire-bouchon. Les flagelles (8-10 μ de long) s'insèrent immédiatement au-dessous de l'épicône; l'un ondule et s'enroule autour de l'appendice postérieur, l'autre flexueux, presque immobile, est longitudinal.

Les macrospores ne sont guère plus longues que les microspores, mais leur épïcône, sphérique, est relativement très volumineux (4-5 μ de diamètre). Le noyau lui-même est plus gros et les inclusions plus nombreuses. L'hypocône est réduit à une pointe mousse, recourbée vers l'épicône. Ceinture et insertions flagellaires se trouvent ainsi reportées très en arrière.

Ces spores sont extrêmement labiles. Comme celles d'*A. grassei*, il faut les protéger du contact du verre par une pellicule d'albumine, sinon elles collent à la lame et se lysent immédiatement. Dans nos cultures, nous n'avons pu suivre leur évolution.

3° Structure et évolution nucléaires.

a) *Noyau du trophonte*. — Aucune mitose n'intervenant durant la phase trophique, le noyau devient volumineux et se trouve tôt dans une condition synénergide. Au début du développement intracellulaire, rappelons-le, il est piriforme (4 μ de long) et se trouve surmonté d'une petite baguette centrosomienne qui le déprime quelque peu à son apex. C'est sur cette baguette que convergent les chromosomes (au nombre de 6, semble-t-il), épais, fortement spiralés, très serrés. Par leurs extrémités postérieures, ils enserrant un nucléole de structure hétérogène : nous avons cru reconnaître, à l'intérieur de ce dernier, un organisateur nucléolaire (1), gainé de substance pyroninophile, et grossièrement pelotonné au sein d'un suc très clair. Il ne s'agit pas d'un nucléole complexe, il ne dépend que d'un seul chromosome : s'il est le plus souvent sphérique, il arrive qu'il soit en forme de larme, et s'insère directement sur le centrosome; toute une branche chromosomique participerait donc à sa constitution.

Durant toute la croissance du trophonte, les chromosomes ne cessent de s'étirer en se dés spiralant; ils forment tout autour du nucléole, devenu central, un enchevêtrement inextricable qui, contrairement à ce qu'on observe habituellement dans un noyau synénergide (*Duboscquella*, *Oodinium*, cellules germinatives de Métazoaires), reste extrêmement sidérophile. Sur préparations, ce lacis chromosomique, quel que soit le fixateur utilisé, est toujours très nettement décollé de la membrane nucléaire, dont il est séparé par une zone très claire, coagulum du suc nucléaire orienté dans le sens radiaire. Nous pensons qu'il s'agit seulement d'un artefact résultant d'une rétraction.

(1) Nous n'avons pu mettre en évidence de chromonema, ni par le vert de méthyle, ni par le Feulgen. D'ailleurs la réaction à ces deux colorants restera négative, pour tout le noyau, durant la phase trophique. Elle ne deviendra progressivement positive qu'au cours des mitoses sporogoniques.

Il va sans dire qu'apparemment du moins il n'y a plus aucune polarisation des chromosomes. Cependant, la baguette centrosomienne, qui s'est allongée et enfoncée plus ou moins profondément à l'intérieur de la masse chromatique, porte, à son extrémité interne renflée en massue, des granules (de 6 μ de diamètre environ). Ces granules seraient des centromères.

L'évolution du nucléole se rapproche davantage de ce que nous avons vu chez les *Duboscquella*.

Très tôt, la substance pyroninophile, primitivement localisée à la surface de l'organisateur, émigre à la périphérie du nucléole, et elle constitue un cortex colorable. La zone centrale devient très claire. Sans doute renferme-t-elle le chromonema pelotonné très ténu et dépourvu de sécrétions. Par la suite, le cortex disparaît et le nucléole se trouve entièrement occupé par les circonvolutions d'un tubule de 0,5 μ de diamètre, à parois pyroninophiles. Nous pensons qu'il s'agit de la gaine chromosomique, recouverte de substance nucléolaire. Ce tubule paraît optiquement vide. Sa lumière s'amenuise peu à peu, on la perd de vue; le nucléole qui a considérablement grossi, devient uniformément granuleux. Ce nucléole peut persister ainsi jusqu'à la dévagination du trophonte, il conserve sa forme sphérique ou ovoïde. A la prophase de la première mitose, le chromosome nucléogène, tout comme les autres, se raccourcit et augmente de diamètre : gaine puis chromonema axial deviennent bien visibles au sein de la substance fondamentale. Cette dernière disparaît progressivement : à la fin de la prophase, le nucléole se présente comme une vacuole incolore (Pl. XXVI, fig. 5, et Pl. XXVII, fig. 9). On y observe seulement, mais en toute netteté, deux filaments chromatiques parallèles : ce sont deux chromonemata; l'organisateur nucléolaire, en se dédoublant, a perdu sa gaine.

Pendant toute la sporogénèse, ces portions spécialisées du chromosome ne manifesteront pas leurs potentialités élaboratrices particulières, les noyaux du vermiforme et celui des spores sont dépourvus de nucléole.

Souvent le nucléole disparaît bien avant la fin de l'évolution trophique, en l'absence de toute préparation à la mitose, et, de ce fait, son évolution est notablement différente. Il prend un contour irrégulier, puis forme d'épais cordons (2-4 μ) enchevêtrés. Ces cordons sont tordus sur eux-mêmes; ils se séparent les uns des autres (1), chacun d'eux représente un tronçon du chromosome nucléogène, enrobé et masqué par une substance fondamentale très éosinophile (Pl. XXVI, fig. 4). Cette sécrétion s'éclaircit progressivement et permet d'apercevoir en son sein le filament chromatique enroulé en hélice, puis finit par s'évanouir complètement. Plus rien ne permet alors de reconnaître parmi les autres chromosomes les segments nucléogènes.

(1) Sans doute restent-ils reliés par un filament chromatique que nous n'avons pas vu.

b) *Mitoses.* — La première mitose intervient quelques heures après la dévagination. Dans le lacis très fin des chromosomes apparaissent des zones de spiralisation qui, peu à peu, s'étendent jusqu'aux centromères (on peut alors s'assurer que le nombre des chromosomes est bien égal à 6). Le raccourcissement n'intéresse toutefois que la portion antérieure des branches chromosomiques, les régions postérieures de ces dernières restant, durant toute la division, étirées et entremêlées.

La baguette centrosomienne, devenue très importante, peut atteindre 10 μ de long. A son insertion sur le périnéma, elle s'épanouit largement (il n'existe d'ailleurs aucune différence de structure, ni aucune discontinuité entre périnéma et centrosome). C'est au niveau de cette insertion en éventail que débute le clivage. Le centrosome se fend dans sa longueur et les extrémités superficielles des centrosomes-fils s'écartent l'une de l'autre, en glissant sur le périnéma, entraînant chacune la moitié du cône qui coiffe le noyau. Lorsque le clivage des baguettes centrosomiennes gagne la région intranucléaire, centromères et chromosomes sont déjà dédoublés. Les deux lots chromatidiens, entraînés par les centrosomes, se séparent peu à peu. Il ne se forme ni aster, ni fuseau. La membrane nucléaire ne disparaît pas.

Cette mitose serait très banale, en somme, si les centrosomes ne s'éloignaient pas l'un de l'autre en suivant le trajet hélicoïdal du périnéma : avant que la caryotomie ne soit achevée, les pôles mitotiques ont effectué, l'un par rapport à l'autre, deux ou trois tours. Les noyaux-fils, en conséquence, s'étirent et se tordent. Lorsqu'ils sont séparés, leur centrosome continue à les entraîner le long du périnéma tandis que débute immédiatement, selon le même processus, les mitoses suivantes, sans qu'il y ait de stade interphasique (Pl. XXVII, fig. 7).

A chaque cinèse, les fibres supranucléaires qui accompagnent le centrosome se répartissent également auprès des nouveaux noyaux-fils, mais finalement il devient impossible de les observer (1).

Au cours des divisions successives, les chromosomes se raccourcissent de plus en plus et deviennent intensément Feulgen-positifs; la taille des noyaux diminue évidemment beaucoup. Le centrosome, comme nous l'avons signalé, se réduit jusqu'à devenir un simple granule apical, le périnéma lui-même devient extrêmement ténu et finalement n'est plus visible.

Rien dans l'évolution nucléaire ne laisse présager l'existence de deux types de spores, si ce n'est que, dans le cas de la macrosporogénèse, les divisions nucléaires semblent moins nombreuses. Au début de l'individualisation des spores, les 6 chromosomes de leur noyau sont encore reconnaissables, mais, par la suite, toute la masse nucléaire est uniformément colorable.

(1) Il faut se garder de considérer comme formation astérienne ces cônes fibrillaires. Ils se forment, rappelons-le, au tout début du développement du trophonte, appartiennent au système squelettique et n'interviennent en aucune façon dans les processus mitotiques.

AMÆBOPHRYA TINTINNI NOV. SP.

Nous n'avons observé ce Protiste que chez un seul Tintinnide, *Xystonella lohmanni* (Brandt). Comme ceux du *Sticholonche*, les trophontes peuvent être plurinucléés (Pl. XXX, fig. 4) ou synénergides (Pl. XXIX, fig. 1 et 2).

Les premiers ressemblent beaucoup à ceux d'*A. ceratii* (1). Ils n'en diffèrent guère que par le développement important de leur cytopharynx. Celui-ci est cylindrique, largement ouvert à ses extrémités, l'antérieure étant située sur l'épicône. Les fibres de la paroi de ce cytopharynx peuvent néanmoins s'écarter pour permettre la pénétration des ingesta dans le cytoplasme. Notons aussi qu'au cours des mitoses, le nucléole, relativement volumineux au début, régresse peu à peu; il disparaît dans les noyaux du trophonte âgé.

Les trophontes mononucléés sont beaucoup plus rares, et nous ne connaissons pas toutes les étapes de leur développement. En fin de croissance, ils sont aplatis en un disque qui n'atteint pas 50 μ de diamètre. Dans le mastigocœle étalé, la ceinture ne décrit que 4 ou 5 tours. Au fond de la ceinture, les blépharoplastes alternent sur deux rangées, par suite des divisions obliques de ces granules, mais tous ont mêmes potentialités : ils portent des flagelles identiques. Nous n'avons pas vu de périnéma. Le complexe centrosomique est constitué d'une sphère superficielle (2 μ) située à proximité du chapelet blépharoplastique et d'une sphère plus petite (1 μ), à l'apex du noyau. Ces deux sphères sont reliées par un filament plus colorable, tordu comme un tire-bouchon. La sphère centrosomienne profonde est contenue dans un cône très évasé, fait de courtes fibrilles (2 à 3 μ), qui s'appliquent contre la vésicule nucléaire.

Cette dernière (12 μ sur 8) renferme des chromosomes épais, spiralés; ils sont enchevêtrés et leur polarisation sur le centrosome n'apparaît que dans la région tout antérieure du noyau. Le nucléole, central, est de structure très variable; nous ne possédons pas suffisamment d'éléments pour en décrire l'évolution. Il peut être de structure homogène ou présenter un cortex éosinophile en forme de coupe, ouverte vers l'avant, et contenant un organisateur nucléolaire des plus nets.

Il n'existe pas de formation fibreuse sur le pourtour de l'orifice mastigocœlien. Par contre, les lanières fibreuses postérieures sont fort développées. Certaines très serrées constituent, dans l'axe du Protiste, le squelette d'un cytopharynx tubulaire, cylindrique, dont l'ouverture postérieure est évasée et qui se termine librement dans le cytoplasme. D'autres forment une nappe fibreuse, disposée selon un demi-tour d'hélice et tangente à l'origine, à la base du cytopharynx. A proximité

(1) Il s'agit bien cependant d'une espèce distincte : lorsque le Tintinnide phagocyte un Péridinien parasité par *A. ceratii*, ce dernier est toujours digéré.