

LES  
PÉRIDIINIENS PARASITES

MORPHOLOGIE, REPRODUCTION,  
ETHOLOGIE

PAR

ÉDOUARD CHATTON

Chef de laboratoire à l'Institut Pasteur, Paris.  
Maître de Conférences à la Faculté des Sciences, Strasbourg.

SOMMAIRE GÉNÉRAL

(Voir en tête de chaque chapitre le sommaire des paragraphes)

AVANT-PROPOS .....	2
Historique ; état de nos connaissances.....	3
Conditions, lieux, matériaux et méthodes de recherches .....	12
PREMIÈRE PARTIE : ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DES GENRES ET DES ESPÈCES	
A. <i>Péridiniens stricts</i> .....	22
I. Parasites à siège externe : Genre <i>Oodinium</i> (p. 23). — Genre <i>Apodinium</i> (p. 58). — Genre <i>Parapodinium</i> (p. 84).	
II. Parasites à siège intestinal : Genre <i>Gymnodinium</i> (p. 85). — Genre <i>Blastodinium</i> (p. 87). — Genre <i>Schizodinium</i> (p. 251). — Genre <i>Haplozoon</i> (p. 255).	
III. Parasites à siège ectolomique : Les Péridiniens parasites ectolomiques et les Paradinides (p. 277). — La cavité générale, les glandes génitales des hôtes et leurs parasites (p. 279). — Genre <i>Syndinium</i> (p. 289).	
IV. Parasites des œufs ou des Protistes : Genre <i>Chytriodinium</i> (p. 310). — Genre <i>Paulsenella</i> (p. 320). — Genre <i>Dubosquella</i> (p. 322). — Genre <i>Trypanodinium</i> (p. 325). — Existence de Péridiniens parasites chez les Radiolaires (p. 327).	
B. <i>Parasites présentant avec les Péridiniens des affinités probables ou possibles</i> .....	356
I. Les Paradinidae : Genre <i>Paradinium</i> (p. 338). — Genre <i>Atelodinium</i> (p. 352).	
II. Les Blastuloidae : Genre <i>Neresheimeria</i> (= <i>Lohmannella</i> ) (p. 363).	
III. Les Ellobiopsidae : Genre <i>Ellobiopsis</i> (p. 384). — Genre <i>Staphylocystis</i> (p. 388). — Genre <i>Ellobiocystis</i> (p. 390). — Genre <i>Parallobiopsis</i> (p. 395).	
DEUXIÈME PARTIE : GÉNÉRALITÉS	
A. Le parasitisme des Péridiniens et les adaptations qu'il entraîne.....	407
B. Essai de classification des Péridiniens parasites et des flagellés affins.....	440

(Fin du sommaire, p. 2.)

## DOCUMENTS ANNEXES

Faits originaux essentiels et principales notions nouvelles contenus dans ce mémoire.....	447
Liste des hôtes des parasites .....	452
Liste des coupures systématiques nouvelles.....	455
Explication de quelques termes spéciaux.....	455
<i>Index bibliographique</i> .....	456
<i>Explication des planches</i> .....	468

## AVANT-PROPOS

La presque totalité du matériel mis en œuvre dans ce travail, fait surtout d'observations prises sur le vif, a été recueillie à Banyuls-sur-Mer, grâce aux moyens que m'a fournis, chaque année depuis 1905, le Laboratoire Arago.

L'accueil tout familial que j'y reçois de ses deux directeurs, MM. Pruvot et Racovitz, qui furent mes premiers maîtres à la Sorbonne, les liens de camaraderie que j'y ai noués, d'autres plus étroits encore qui m'attachent au pays, sont, avec le temps forcément restreint de mes séjours à la mer, autant de raisons qui m'ont empêché d'étendre à d'autres localités le champ de mes investigations. Je n'ometts point cependant les courts, mais profitables séjours que j'ai faits en juillet 1907, à la Station Zoologique de Cette, auprès du maître O. Duboscq et de mon ami Bernard Collin, et en mars-avril 1911, à la Station Zoologique Russe de Villefranche-sur-Mer.

C'est au Laboratoire de Protozoologie de l'Institut Pasteur, auquel j'appartiens depuis 1907, que j'ai étudié tout le matériel conservé et mis la dernière main à ce mémoire. La pleine liberté que j'ai eue d'y poursuivre des recherches que leur but et leur méthode écartaient quelque peu des tendances pastoriennes, ajoute à la reconnaissance déjà grande que je dois à M. le Docteur Roux, et à l'affection qui me lie à mon cher maître M. Félix Mesnil, de qui je ne séparerai point dans ce témoignage d'attachement M. Maurice Caullery.

Ce travail a été honoré d'une subvention de 2.000 francs de l'Académie des Sciences (fonds Roland Bonaparte) et l'Institut Pasteur a généreusement pris à sa charge les frais d'élaboration.

Metlaoui (Tunisie), Mai 1914<sup>1</sup>.

1. Le texte définitif et l'iconographie du mémoire ont été arrêtés à cette date. La composition a commencé quelques jours plus tard et les premières épreuves ont été corrigées en juin-juillet 1914. L'achèvement a été empêché par la guerre.

Il n'a été tenu aucun compte de ce qui a pu paraître sur la question, ou y touchant, depuis mars 1914. Il m'eût été d'ailleurs impossible, dans les conditions où je me suis trouvé, d'en prendre une connaissance suffisante. (Institut Pasteur de Tunis, décembre 1918).

## HISTORIQUE

## État de nos connaissances

Origine du travail, p. 3. — La question du parasitisme des Péridiniens avant 1906 ; observations méconnues de Pouchet, p. 3. — L'uniformité apparente du groupe, p. 5. — La période récente ; revue rapide des travaux, p. 6. — Existence du parasitisme à tous les degrés chez les Péridiniens, p. 10. — Utilité d'une étude d'ensemble, p. 11. — Plan du travail, p. 11.

ORIGINE DU TRAVAIL. — Le début de ces recherches remonte à l'automne de 1905. Elles ont pour origine la découverte au Laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer, de Péridiniens vivant en parasites dans l'estomac de Copépodes pélagiques, brièvement décrits dans une note préliminaire du 19 décembre 1906.

La figure 36, pl. IV montre trois de ces parasites en situation dans leur hôte et l'aspect déconcertant qu'ils offraient tout d'abord. Par le nombre élevé de leurs cellules étroitement adjacentes, disposées en feuillets emboîtés ménageant à l'un des pôles comme une sorte de blastopore, ils en imposaient pour des métazoaires à l'état larvaire ou dégradé. Mais la résolution périodique du feuillet externe en ses cellules constituantes expulsées de l'intestin, et la reconstitution de nouveaux feuillets par la multiplication de grosses cellules centrales, témoignaient d'une autre nature. Dans ces conjonctures, une solution s'offrait, honnête et confortable, mais illusoire : reléguer le parasite des Copépodes sous un nom de classe nouveau, propre à le bien singulariser, dans l'embranchement des Mésozoaires, où voisinaient déjà métazoaires dégradés, larves de souche inconnue et protozoaires agrégés, parmi lesquels nous reconnaitrons même plus loin de véritables Péridiniens.

L'observation prolongée des éléments de multiplication issus du parasite et libérés dans le milieu extérieur, fournit heureusement la clef de ses affinités. Expulsés du Copépode à l'état immobile, ils acquièrent en effet, après un séjour plus ou moins prolongé dans l'eau de mer, et dans de bonnes conditions, une forme bien exprimée de Péridiniens nus, semblable à celle de certaines espèces du genre *Gymnodinium* STEIN. La figure 99<sup>bis</sup>, pl. IX montre l'un de ces petits éléments avec les deux sillons en croix et les deux flagelles différents, l'un dirigé en arrière, l'autre ondulant autour du corps, tout à fait caractéristiques des Dinoflagellés ou Péridiniens.

LA QUESTION DU PARASITISME DES PÉRIDIINIENS AVANT 1906. OBSERVATIONS MÉCONNUES DE POUCHET. — Le fait de parasitisme chez les

organismes de cette classe, essentiellement libres, et qui constituent comme l'on sait, une bonne part des faunes pélagiques marines et d'eau douce, était alors, à en croire les traités les plus documentés, chose inconnue.

G. POUCHET (1884 et 1885 a) avait cependant observé à Concarneau des kystes ovoïdes et pédiculés, fixés sur la queue des Appendiculaires (fig 1a) ou sur des Siphonophores, et qu'il avait vu produire après leur libération de très nombreuses spores gymnodiniennes. Il avait nommé cet organisme *Gymnodinium pulvisculus*<sup>1</sup> et l'avait qualifié de parasite sans faire d'ailleurs la preuve qu'il se nourrissait aux dépens de l'hôte.

Voici comment BÜTSCHLI, qui est seul à la relever, rapporte cette observation dans son chapitre très détaillé des *Dinoflagellata* du « Bronn's Tierreich » (1887) quelques mois après qu'elle fut publiée. « Parasitische Dinoflagellaten sind bis jetzt nicht gefunden worden. Das was POUCHET neuerdings als eine parasitische auf den Schwänzen gewissen Appendicularien befestigte Form beschrieb, kann nur als ein ruhender Zustand betrachtet werden, der hier Befestigung suchte aber sicherlich nicht als wahrer Parasit lebt. »

BÜTSCHLI fait moins de cas encore d'une observation d'ailleurs plus douteuse de PERTY (1852) qui avait vu *Gymnodinium fuscum* (?) dans une planaire, fait que MAGGI (1880), considéra comme un cas de parasitisme.

Je discuterai à leur place la nature parasitaire du *Gymnodinium Poucheti* et l'interprétation de BÜTSCHLI. Quoi qu'il en soit, son assertion dogmatique a eu pour résultat de discréditer l'importante observation de POUCHET, à tel point qu'à peine publiée elle disparut à peu près complètement de la littérature jusqu'en 1906, époque à laquelle d'autres observations vinrent s'y ajouter, la rappeler, et il faut bien dire aussi, la renforcer.

C'est à la méconnaissance de cette observation qu'est due l'erreur — répétée plus tard — de BARGONI (1894), décrivant comme Foraminifère sous le nom de *Salpicola amylacea*, un parasite des salpes très voisin de *G. Poucheti*. L'oubli dans lequel tombait ainsi le travail de POUCHET était d'autant plus injustifié qu'on y trouvait au moins le premier exemple — et pour longtemps encore le seul — d'une reproduction par spores nombreuses chez les Péridiniens.

1. Devenu depuis pour raison d'homonymie *G. Poucheti* LEMM. 1899.

On sait en effet que le mode fondamental et général de reproduction de ces flagellés est la simple bipartition, que celle-ci s'effectue à l'état mobile ou enkysté, à l'état nu ou cuirassé, qu'elle intéresse la cuirasse chez les formes qui la possèdent, ou qu'elle ait lieu à son intérieur et sous sa protection.

Et cette bipartition est, rappelons-le tout de suite, au contraire de celle des autres flagellés, qui à quelques exceptions près est longitudinale, considérée chez les Péridiniens comme transversale ou très oblique et donnée comme telle pour un de leurs caractères les plus importants<sup>1</sup>.

Dans quelques cas cette bipartition peut se répéter sans intervalles de croissance et produire alors sous la même enveloppe quatre (genre *Peridinium*) rarement huit (genre *Pyrophacus*) exceptionnellement seize individus fils. Ce dernier cas n'avait été observé qu'une seule fois par SCHÜTT (1887), qui figure seize individus gymnodiniformes inclus dans une sphère gélatineuse d'origine inconnue.

A côté du travail de POUCHET il faut mentionner une série d'observations relatives au parasitisme possible d'un Péridinien bien connu en tant que forme libre, le *Prorocentrum micans*. G. POUCHET (1885 b) trouve de nombreux *Prorocentrum micans* indemnes dans les excréments des comatules (*Antedon rosaceus*) de Concarneau. E. PERRIER (1889) et CUÉNOT (1891) signalent ces Péridiniens dans les diverticules intestinaux de ces mêmes comatules et ce dernier savant les retrouve encore dans l'ectoderme des gouttières ambulacraires d'*Echinaster sepositus*. Il insiste sur leur disposition régulière en piles, et les considère comme des parasites temporaires. Je dirai tout de suite, que M. CUÉNOT m'a récemment autorisé et engagé à déclarer qu'à la suite de nouvelles observations, il pensait n'avoir eu à affaire qu'à des individus ingérés<sup>2</sup>.

Les rares travaux que je viens de passer en revue constituaient au moment où j'entrepris mes recherches, l'historique strict de la question du parasitisme chez les Péridiniens.

L'UNIFORMITÉ APPARENTE DU GROUPE. — Les Dinoflagellés étaient alors justement considérés comme un des groupes les plus homogènes,

1. Voir la remarque, p. 433.

2. Les Péridiniens lenthiques paraissent constituer un élément important de la nourriture des Comatules, STEIN (1833) signale qu'il a découvert quatre espèces de *Pyrgidium* chez *Comatula mediterranea*. POUCHET (1885 b) a vu les *Prorocentrum* abonder dans les excréments des comatules de Concarneau. CERTES (1882) en a vu aussi dans l'intestin des huîtres.

les plus uniformes parmi les flagellés, au triple point de vue de leur morphologie de leur évolution et de leur éthologie<sup>1</sup>.

Uniformité morphologique à peine masquée chez les Périidiniens cuirassés par la luxueuse variété des sculptures et des expansions du test, moyens de flottaison, évidente de prime-abord chez les formes nues dont beaucoup ne sont que des stades en mue ou en division d'espèces protégées, et chez lesquelles elle s'allie à une variabilité individuelle telle que la systématique en est à peu près illusoire. Seuls les *Prorocentrum* et les *Exuviella* troublaient quelque peu cette uniformité.

Uniformité d'évolution que cette bipartition subtransversale à produits égaux et homodynames, seul mode de reproduction connu jusqu'alors.

Uniformité éthologique, cette existence pélagique commune aux formes marines et aux formes d'eau douce, à celles pigmentées qui absorbent et assimilent selon le mode végétal, et à celles incolores qui ingèrent et digèrent selon le mode animal.

LA PÉRIODE RÉCENTE ; REVUE RAPIDE DES TRAVAUX. — L'année 1906 marque le début d'une période nouvelle où s'étend aux Périidiniens le mouvement qui a porté tant de biologistes vers l'étude des Protistes.

C'est l'histoire de cette courte mais féconde période que je vais essayer de résumer, tant en ce qui concerne les faits relatifs aux formes libres, que ceux d'ailleurs de beaucoup les plus nombreux et les plus saillants relatifs aux parasites.

En 1906, paraissaient simultanément et tout à fait indépendamment quatre travaux de APSTEIN, CHATTON et DOGIEL.

APSTEIN et DOGIEL (1906 b) étudient tous deux l'évolution d'une forme libre, le *Pyrocystis* (= *Gymnodinium*) *lunula* SCHÜTT, et décrivent la formation par bipartitions, à partir de la forme sphérique initiale, de huit ou seize corps en croissant, dans lesquels se forment les spores gymnodiniennes déjà vues et figurées par SCHÜTT (1896). Ces faits sont confirmés et complétés l'année suivante par OKAMURA et RAMSAY WRIGHT. Ils sont le premier exemple certain d'une sporulation chez une forme libre.

CHATTON fait connaître les *Blastodinium*, (*B. Pruvoti*) parasites du tube digestif des Copépodes pélagiques, leurs rapports avec l'hôte et

1. Il m'a paru superflu de rappeler ici les notions générales sur les Périidiniens, connues de tous, qui sont exposées dans les traités de Zoologie et de Botanique, et qui ne se rapportent d'ailleurs qu'aux formes libres. J'ai négligé délibérément aussi l'histoire ancienne des Périidiniens depuis leur découverte par O. F. MÜLLER en 1773, histoire que BÜTSCHLI a écrite dans ses *Dinoflagellata* du Bronn's Thierreich, très complète et en partie véne. Je la considère comme une œuvre définitive.

leur action sur lui, et insiste particulièrement sur leur mode de sporulation qui n'a point d'équivalent chez les Protozoaires : production par scissions périodiques d'une même cellule initiale, de poussées sporales successives, dont les éléments très nombreux forment autour d'elle autant d'assises, limitées par autant de coques emboîtées. Ces éléments évacués par rupture des coques externes acquièrent, sortis de l'hôte, la forme gymnodinienne. Ce mode de sporulation assure l'infection prolongée de l'hôte. Dans deux notes ultérieures (1908 et 1912) CHATTON décrira une dizaine d'autres *Blastodinium*.

DOGIEL (1906 a) découvre chez une Annélide, *Travisia forbesi* un singulier organisme, *Haplozoon armatum*, fixé à la paroi intestinale par un stylet et des pseudopodes, et dont la cellule fixatrice produit, comme la cellule initiale des *Blastodinium*, des poussées successives de cellules plus ou moins régulièrement disposées en chaîne, mais dont l'auteur n'a pas vu la forme définitive. Il fait de cet organisme un Mésozoaire, mais suivant les suggestions de CHATTON (1907 et 1908) il reconnaîtra dans deux mémoires ultérieurs (1908, 1910) où il étudiera d'autres espèces et leur cytologie, qui est bien celle des Péridiniens, que les *Haplozoon* sont des Dinoflagellés très déformés. Et cependant se laissant aller à une inexplicable contradiction, DOGIEL n'en continuera pas moins à en faire un groupe spécial de Mésozoaires, les *Catenata*, étiquette qu'ils portent encore aujourd'hui dans la littérature<sup>1</sup>.

Le même auteur, dans son mémoire sur *Gymnodinium lunula* (1906 b) décrit des Gymnodiniens parasites des œufs de Copépodes pélagiques : *G. roseum*, *G. affine*, *G. parasiticum*, qui s'accroissent sous forme de sphères et donnent par bipartitions successives égales seize ou trente-deux spores gymnodiniennes.

En 1907, CHATTON fait connaître l'*Apodinium mycetoïdes* Péridinien parasite sur la peau de l'Appendiculaire *Fritillaria pellucida*, dans laquelle il se fixe par un pédoncule muni de rhizoïdes. C'est un organisme très différent du *Gymnodinium Poucheti*, qui sporule aussi comme les *Blastodinium* par poussées successives de sa cellule fixatrice. Mais il peut, attiré dans le pharynx de l'Appendiculaire y évoluer sous une forme non pédonculée rappelant celle de ces parasites. En 1912, CHATTON fera connaître un autre *Apodinium* parasite des *Oikopleura*.

C'est dans sa note de 1907 que l'auteur attire pour la première fois

1. Aucun traité de zoologie ou de protistologie n'a jusqu'ici incorporé les *Haplozoon* aux Protozoaires et ils figurent dans les répertoires bibliographiques au chapitre des Mésozoaires.

l'attention sur les analogies étroites qui rapprochent l'*Haplozoon* de DOGIEL des *Blastodinium* et des *Apodinium*.

La même année paraît une note de KELLNER, qui décrit, comme embryons d'une Appendiculaire (*Oikopleura*) des parasites semblables ou identiques au *G. pulvisculus* de POUCHET (*G. Poucheti*). Sans abandonner complètement cette singulière interprétation, BROOKS et KELLNER (1908) reconnaissent l'année suivante qu'une partie de ces parasites sont des Protozoaires, mais répétant l'erreur de BARGONI (1894) ils les rangent dans les Foraminifères et en font la *Gromia appendiculariae*.

La liste n'est pas close de ces Périidiniens qui s'offraient sous des apparences trompeuses aux observateurs qui ne connaissaient que leurs stades végétatifs. Ainsi LOHMANN retrouve en 1908 des inclusions du cytoplasme des Tintinnides vues déjà par LAACKMANN (1906) et données par lui comme les gamètes du Cilié. Il en affirme la nature parasitaire, et y reconnaît un Périidiniien qu'il nomme *Gymnodinium tintinnicola*. Ce parasite est retrouvé et considéré aussi comme parasite par ENTZ junior (1909) et par JORGENSEN. Enfin l'année suivante DUBOSCQ et COLLIN (1910) reprennent à cette l'étude de ce protiste chez *Cyttarocylis Ehrenbergi* CL. et LACH. et font à son sujet la très importante découverte des gamètes et de leur copulation.

La même année, CHATTON (1910) fait connaître l'existence de Périidiniens parasites dans la cavité générale des Copépodes pélagiques, les *Syndinium*, tellement déformés qu'ils végètent — condition nouvelle et inattendue pour un Périidiniien — à la manière d'un mycetozoaire, sous forme d'un plasmode d'abord accolé à la face externe du tube digestif, qui envahit ensuite toute la cavité générale et s'y résout à maturité tout d'un coup, en une infinité de spores gymnodiennes (dinospores).

Le même auteur (1910 b) retrouve et réétudie un autre parasite de la cavité générale d'*Acartia clausi*, observé par G. POUCHET en 1890. Il voit comme POUCHET le plasmode s'éliminer par masses qui s'enkystent dans l'eau de mer et se résolvent elles aussi en flagellisporés. Il montre l'existence, au début de la végétation et au moment de la sporulation, de stades où le plasmode est filamenteux comme celui d'un Labyrinthulé. CHATTON rapproche ce parasite des *Syndinium* sans toutefois le considérer comme un Périidiniien strict et en fait le genre *Paradinium*.

Toujours en 1910, puis en 1911, CAULLERY étudie un ectoparasite de *Calanus finmarchicus*, déjà entrevu par TH. SCOTT (1896) qui le tient

pour un Infusoire. Ce parasite offre l'habitus général d'un *Apodinium*, dont il possède d'ailleurs la division transversale. La structure du pédoncule est celle d'un *Gymnodinium Poucheti* telle que l'ont décrite BARGONI (1894), puis DOGIEL (1909). Mais la structure cytologique, sans noyaux différenciés, distingue cet organisme des Péridiniens vrais. C'est le genre *Ellobiopsis*.

Le travail de CAULLERY est bientôt suivi de ceux de COUTIÈRE (1911) qui fait connaître toute une série de formes (genres *Staphylocystis* et *Ellobiocystis*, ectoparasites des Crevettes bathypélagiques) et de B. COLLIN (1913) qui décrit le *Parallobiopsis Coutieri* ectoparasite des Nébalies de Cotte.

Toutes ces formes dont le nombre et la variété s'annoncent considérables semblent bien en dépit d'importantes variations structurales, (existence de noyaux chez *Ellobiocystis*, *Staphylocystis* et *Parallobiopsis*) former un ensemble naturel : les *Ellobiopsidae*, qui ne sont certes pas des Péridiniens stricts, mais dont les affinités avec ceux-ci paraissent actuellement plus étroites qu'avec n'importe quel autre groupe de Protistes.

Signalons enfin pour terminer cet historique, les travaux suivants : PAULSEN (1911) observe un parasite qu'il considère comme un Péridinien et qu'il rapporte au genre *Apodinium*, sur les Diatomées pélagiques du genre *Chatoceras*. APSTEIN (1911) donne une liste avec figures et très brèves descriptions, de parasites non identifiés de *Calanus finmarchicus* et d'autres Copépodes, parasites parmi lesquels CHATTON (1911) reconnaît des Dinoflagellés, en particulier des *Blastodinium* et des *Syndinium*.

SENN (1911), démontre la nature péridinienne d'*Oxyrrhis marina*, forme libre jusque-là rangée dans les Euflagellés, et discute les affinités de deux espèces parasites rapportées à tort selon lui au genre *Oxyrrhis* : *O. phaeocysticola* SCHERFFEL (1900) qui n'est point un Péridinien, et *O. parasitica* POCHE (1903), parasite des Siphonophores, qui serait bien un Dinoflagellé.

Enfin CHATTON (1912) fait connaître de nouvelles espèces de *Blastodinium* et d'*Apodinium*, ainsi qu'une forme voisine du *Gymnodinium Poucheti*. Pour les parasites de ce dernier type il crée le genre *Oodinium*. Pour ceux du type *G. roseum* de V. DOGIEL, le genre *Chytriodinium*, séparant ainsi du grand genre de STEIN des formes qui s'écartent nettement par leur évolution végétative du type du genre : *G. fuscum* EHRBG. Il crée ensuite le genre *Trypanodinium* pour un parasite des œufs

de Copépodes, connu seulement par ses dinospores, mais très différent des *Chytriodinium*.

En 1913, le même auteur donne un très bref aperçu qu'il complète ultérieurement (1914 a) de la cytologie très spéciale des *Blastodinium*<sup>1</sup>.

Il faut signaler enfin un important mémoire de KLEBS (1912), relatif aux Péridiniens libres, où cet auteur fait connaître plusieurs formes sédentaires et crée nombre de genres nouveaux, en particulier un genre *Diplodinium* pour le *Gymnodinium lunula*, auquel il veut annexer aussi les *Gymnodinium* de DOGIEL parasites des œufs (genre *Chytriodinium* CHATTON).

EXISTENCE DU PARASITISME A TOUS LES DEGRÉS CHEZ LES PÉRIDINIENS. — Ainsi, les recherches récentes confirment l'existence du parasitisme chez les Péridiniens. Elles mettent au jour des organismes arrivés à tous les degrés différents de cette condition : parasitisme tégumentaire dérivant de la simple phorésie (*Oodinium*, *Apodinium*), parasitisme intestinal chez les *Blastodinium* et les *Haplozoon*, parasitisme ecclomique succédant probablement au parasitisme intestinal chez les *Syndinium*, et enfin parasitisme épicyellaire (*Chytriodinium*) et endocellulaire (*Gymnodinium tintinnicola* et *Trypanodinium*). Et correspondant à ces divers degrés toute une série d'adaptations trophiques (appareils de fixation, d'absorption) et de transformations régressives (végétation plasmodiale).

Elles apportent une nouvelle et démonstrative confirmation à cette loi que le parasitisme a pour conséquence une élévation considérable du pouvoir de multiplication. Cette élévation est réalisée ici par le passage d'une division binaire simple à une sporulation multiple, s'effectuant en une seule fois, ou se répétant périodiquement chez un même individu qui, assuré de ce fait d'une existence prolongée, est en même temps pour son espèce une souche d'expansion d'une puissance incomparable.

Au point de vue plus général ces recherches fournissent la notion certaine d'une sexualité ((DUBOSCQ et COLLIN) dans ce groupe où elle n'était certes pas hors de conteste, malgré les observations de ZEDERBAUER (1904) sur *Ceratium hirundinella* et de JOLLOS (1910) sur *Gymnodinium fucorum*.

L'étude des *Paradinium* et celle des *Ellobiopsidae* révèle l'existence entre ceux-ci et les Péridiniens de caractères communs dont la discussion

1. Démonstration faite à la Soc. Zool de France, Séance du 26 février 1913. (*Bull. Soc. Zool. Fr.* XXXVIII p. 68).

réouvrera et élargira la question encore très obscure des affinités, des limites, et peut-être même de l'origine des Dinoflagellés.

UTILITÉ D'UNE ÉTUDE D'ENSEMBLE. — Mais tous ces matériaux si rapidement accumulés ne forment aujourd'hui qu'un ensemble chaotique et flottant, dont il devient utile de tenter la systématisation. Ce sera le but général de ce mémoire. Celui-ci n'en est pas moins essentiellement l'exposé développé et complété des faits que je n'ai fait connaître jusqu'ici que sous forme de notes préliminaires très succinctes et celui de nombreux faits inédits : en particulier dans l'étude des *Paradinium*, dont j'aurai à décrire plusieurs formes nouvelles et qui nous amènera à discuter de la nature des *Neresheimeria* (= *Lohmanella*) ces curieux parasites des Fritillaires découverts par LOHMANN (1836) et étudiés par NERESHEIMER (1904) et rangés par lui, eux aussi, dans les Mésozoaires (1908). Des *Oodinium*, des *Blastodinium*, des *Syndinium* et des *Paradinium*, je ferai ici l'étude cytologique qui n'a été qu'à peine effleurée dans mes publications préliminaires et pour le second de ces genres seulement.

PLAN DU TRAVAIL. — Il me reste, après avoir défini le but et l'objet de ce mémoire, à en justifier le plan. Après deux chapitres d'introduction viendra une partie spéciale, suite de monographies de genres et d'espèces, puis une partie générale.

Suivant quel ordre convenait-il d'étudier les genres et les espèces dans la partie spéciale ?

En présence d'un groupe constitué, dont la systématique représenterait, autant qu'il est possible, les relations naturelles des êtres qu'il comprend, il suffirait d'intercaler à sa place chaque étude d'une forme nouvelle, ou toute observation relative à une forme connue; ou bien si dans ce même groupe les grandes lignes de l'organisation et du cycle évolutif se trouvaient fixées, l'on pourrait suivant l'ordre anatomique ou évolutif exposer les faits nouvellement acquis.

Mais dans l'état actuel de nos connaissances sur les Péridiniens parasites, ni l'une ni l'autre de ces conditions n'est réalisée. Ils ne forment point un groupe naturel et leur systématique est à établir de toutes pièces; ses bases mêmes font défaut, car la classification des formes libres nues est indécise et toute provisoire. L'autonomie même de beaucoup de ces dernières reste douteuse.

Encore moins peut-il s'agir actuellement d'une anatomie comparée des Péridiniens parasites. Nous verrons combien il est délicat d'affirmer

l'homologie d'organes même très semblables de forme et de fonction comme, par exemple, les appareils de fixation et d'absorption.

Systématique et anatomie comparées ne pourront être abordées, et d'une manière très prudente, que dans la partie générale du mémoire.

L'ordre adopté a été le suivant : les parasites seront rangés suivant leur siège par rapport à l'hôte dans un ordre qui, par conséquent, est plus topographique qu'éthologique : parasites externes, parasites intestinaux, parasites cœlomiques, et enfin, parasites sur ou dans les œufs et les protozoaires.

On me reprochera peut-être de ne pas avoir adopté un ordre de monographies de genres et d'espèces fondé sur le mode de nutrition des parasites. Cet ordre-là, plus scientifique que le premier n'eut point été cependant l'ordre éthologique intégral. Ce dernier doit tenir compte à la fois du siège du parasite et de son mode de nutrition et nous aurions dû pour l'établir et le justifier instituer une discussion dont nous ne posséderons les éléments qu'à la fin du mémoire. Elle fera l'objet d'un important chapitre de la partie générale. L'ordre topographique, au contraire, peut être établi d'emblée.

Mais avant d'aborder l'étude monographique des genres et des espèces, je dirai dans quelles conditions ce travail a été effectué, où et comment le matériel a été recueilli, par quelles méthodes il a été mis en œuvre, afin que mes observations puissent être facilement reprises et complétées, car les lacunes y sont encore considérables. Je ne manquerai d'ailleurs pas de les faire ressortir.

## CONDITIONS, LIEUX, MATÉRIAUX ET MÉTHODES DE RECHERCHES

Lieux et dates, p. 12. — Investigations dans la faune benthique, p. 13. — Investigations dans la faune pélagique le plancton dans la baie de Banyuls ; *a*, plancton océanique, p. 14. — *b*, plancton néritique, p. 16. — Les Copépodes holopélagiques néritiques, p. 17. — La pêche, p. 18. — Conservation et tentatives d'élevage, p. 19. — Fixation, coupes, coloration, p. 20.

**LIEUX ET DATES.** — Comme je l'ai dit dans mon avant-propos, c'est presque exclusivement à Banyuls-sur-Mer, au Laboratoire Arago ou à bord du « Roland » vapeur du Laboratoire, que les matériaux de mon travail ont été recueillis et étudiés. J'ai passé en outre une quinzaine de jours à la station zoologique de Cette, en juillet 1907, et un mois environ à la station zoologique Russe de Villefranche-sur-Mer, en mars-avril 1911.

Il ne me paraît pas superflu de donner ici les dates de mes séjours à Banyuls, ne serait-ce que pour fixer les chercheurs futurs sur l'étendue des

lacunes qui ont entrecoupé mes recherches au cours de ces huit années. Nous verrons en effet la plupart des Péridiniens parasites offrir les indices d'un rythme évolutif annuel. Voici donc ces dates :

- 1905 5 septembre-7 octobre ;
- 1906 28 juin-26 juillet ; 4 septembre-1<sup>er</sup> décembre ;
- 1907 24 mars-1 novembre ;
- 1908 17 septembre-17 novembre ;
- 1909 17 juin-17 août ;
- 1910 15 septembre-15 novembre ;
- 1911 24 août-15 octobre ;
- 1912 4 août-2 novembre ;

Sur la période de décembre à mars, les documents me font donc complètement défaut. Je n'en ai que peu sur celle d'avril à juillet.

INVESTIGATIONS DANS LA FAUNE BENTHIQUE. — La condition pélagique des organismes chez lesquels j'avais rencontré les *Blastodinium* et les *Apodinium* qui est aussi celle des Dinoflagellés libres, orientait naturellement mes investigations vers le domaine planctonique.

Cependant les mentions faites par PERTY (1852), E. PERRIER (1889), CUÉNOT (1891), de Dinoflagellés dans le tube digestif d'une Planaire, et de deux Echinodermes, et plus récemment la découverte chez les Annélides par V. DOGIEL (1906) des *Haplozoon*, et l'interprétation de leur nature dinoflagellée (CHATTON, 1907) faisaient présumer que les êtres pélagiques n'étaient pas les seuls qui pussent servir d'hôtes aux Péridiniens.

Mais pour ne pas étendre sans limites le champ de mon travail, j'ai voulu me borner dans la recherche des Dinoflagellés parasites chez les êtres benthiques, à examiner spécialement à cet égard les Copépodes limicoles et arénicoles, et ceux qui vivent dans les algues du littoral, les uns et les autres appartenant en majeure partie aux Harpacticides et aux Asterochirides.

La comparaison valait d'être faite à ce point de vue entre les pélagiques, qui offraient au développement des Péridiniens intestinaux et cœlomiques des conditions si favorables, et les benthiques que leur existence plus sédentaire et apparemment plus confinée, semblait exposer plus encore que les premiers aux hasards de la contamination.

Chez aucun de ceux-ci que j'ai examinés je n'ai rencontré de parasites dinoflagellés, non plus que chez les autres Crustacés (Isopodes, Amphipodes, Cumacés, Schizopodes) non plus que chez les Acariens, les Anné-

lides, les Nématodes et les Nématoïdes, les Chaetognathes, les Planaires et les Némertiens, qui en même temps que les Copépodes sortaient du sable, de la vase et des algues où ils vivaient côte à côte.

A plusieurs reprises à Banyuls et à Villefranche, j'ai examiné des *Antedon rosaceus* et des *Echinaster sepositus* dans l'espoir d'y retrouver les singulières agglomérations de *Procoentrum micans* que E. PERRIER, puis CUÉNOT avaient signalées chez ces Echinodermes. Ce fut aussi sans succès.

J'ajouterai enfin que chez les Ascidies simples et surtout chez les composées que mon ami E. BRÉMENT et moi, avons beaucoup scrutées au cours de nos recherches sur les Copépodes ascidicoles, aucun Périadinien parasite ne s'est jamais révélé.

Mais ceci n'est point pour décourager les chercheurs futurs, car il ne s'agit pas là d'observations répétées et méthodiques comme celles que j'ai faites sur les organismes pélagiques.

INVESTIGATIONS DANS LA FAUNE PÉLAGIQUE. LE PLANCTON DANS LA BAIE DE BANYULS. — a. *Plancton océanique*. A de rares exceptions près, toutes mes pêches au filet fin ont été effectuées dans la baie de Banyuls à moins d'un mille de la côte, par conséquent dans la zone du plancton néritique, la seule qui me fut journallement accessible. Les quelques tentatives que j'ai faites pour aller chercher plus au large le plancton océanique ne m'ont donné que de maigres résultats.

La région de Banyuls si favorisée sous le rapport de sa faune terrestre et de sa faune marine littorale et benthique ne l'est guère quant à l'ensemble de la faune pélagique. Cela tient à la configuration de la côte et au régime des vents qui y règnent.

Banyuls<sup>1</sup> occupe le fond d'une baie largement ouverte à l'est, en un angle droit dont un côté à direction S.O.-N.E., long de 4 kilomètres est constitué par les falaises du Cap Béar, et l'autre N.O.-S.E., plus réduit par celles du cap l'Abeille, tous deux contreforts des Albères.

Mais cette baie n'est elle-même qu'une anfractuosité d'un golfe plus large limité au nord par la côte du Languedoc et du Roussillon, et au sud par l'énorme saillie du cap Creux, qui dévie vers le large les courants du sud.

Jusqu'à 12 milles de la côte, en moyenne, s'étend le vaste plateau continental qui s'abaisse progressivement à 150 m. pour faire place brusquement à des fonds de 600 à 800 m. et p'us.

1. Consulter la carte détaillée du littoral et des fonds, dressée par G. PRUYOT (1894), et le mémoire qui l'accompagne.

Ceux-ci sont trop éloignés du littoral pour que, comme à Villefranche, à Naples ou à Messine, leur faune puisse l'atteindre, et ce n'est pas là la moindre cause de la pénurie de la baie de Banyuls en pélagique hauturière. On sait en effet, — BOUTAN et RACOVITZA (1895) l'ont montré spécialement en ce qui concerne les parages de Banyuls — que celle-ci effectue, sous l'influence des conditions, qui règnent à la surface : agitation, température, lumière, des mouvements d'ascension et de plongée dont l'amplitude atteint plusieurs centaines de mètres, mouvements que l'élévation du plateau continental paraît rendre ici impossible.

Une autre raison de cette pénurie est sans doute l'agitation exceptionnelle, redoutée des navigateurs, des eaux du Golfe du Lion, due à la fréquence et à la violence du mistral. Ce vent qui souffle du N.-N.E., règne surtout à la fin de l'hiver, parfois durant des semaines entières et au printemps non sans faire de fréquentes apparitions en été et en automne. Sa violence se dépense en pure perte pour toute activité maritime. Au travailleur du plancton, il n'amène aucun être du large. Il souffle de terre. Le déchet des jours de travail que je lui dois est considérable, surtout en 1907. Le vent du Sud vient pour la fréquence et la violence, après le vent du Nord. N'était la barrière du cap Creux, il pousserait peut-être jusqu'à Banyuls le plancton hauturier. Ceci se produit quelquefois lorsque sa direction s'incline vers l'Est. On assiste alors à des arrivages de Cténophores : *Beroë* et *Hormiphora*, d'Acalèphes de Siphonophores : Diphyidés, Vélelles, *Agalma* toujours disloquées, de Carinaires, de Salpes. Je n'ai vu qu'une seule fois des Cestes, des *Eucharis*, des Hesperides, jamais de *Praya*, de *Forskalia*, d'*Halistemma*, de Physalies, de Cymbulics, de Pterotrachées, de Pyrosomes que l'on pêche communément à Villefranche.

Lorsque c'est le vent d'Est franc qui s'établit — ce qui arrive quelquefois entre septembre et avril — il soulève une grosse houle qui rend toute pêche impossible et brise contre la côte tout ce qu'elle transporte.

La vague n'est d'ailleurs pas le seul véhicule de la pélagique hauturière. Les courants jouent à cet égard un rôle beaucoup plus important et le matériel qu'ils transportent est en meilleur état. Mais les courants ne paraissent soumis dans la baie de Banyuls à aucun régime fixe. Je ne manquais jamais quand il s'en montrait d'y traîner le filet, mais le plus souvent sans y trouver autre chose que des débris d'origine terrestre.

Mais il est à remarquer ici que c'est pendant l'été et l'automne, c'est-à-dire durant la période, où dans les stations à faune pélagique riche, celle-ci

atteint ses minima quantitatifs et qualitatifs, que j'ai effectué mes pêches à Banyuls. Déjà à l'approche de l'hiver, se montrent certaines formes hauturières comme *Fritillaria pellucida*, que j'ai pêchée les 21, 22, 23 novembre 1906 et les 27, 28, 29 octobre 1912.

En avril 1910, M. CAULLERY a retrouvé cette appendiculaire assez abondante, tandis que je ne l'ai jamais observée moi-même d'avril à novembre.

La même remarque s'applique à *Calanus helgolandicus* que M. CAULLERY a recueilli à Banyuls le 15 avril et le 12 mai 1910 et que je n'ai jamais vu moi-même en été et en automne dans cette station.

Et il serait à rechercher, d'une manière méthodique, pendant les beaux jours d'hiver et de printemps, s'il n'est pas quelque lieu dans les parages de Banyuls, en rapport avec certains accidents du littoral, et la direction des rechs ou abîmes qui coupent le plateau continental, où le plancton du fond ou celui du large se montrerait d'une manière à peu près constante.

J'ai pris part à bord du *Roland*, en 1909, à une campagne de pêches bathypélagiques par 800-1000 mètres au large du cap Creux et du cap des Mèdes, dirigée par M. RACOVITZA.

Aucun des organismes que j'ai examinés tant à bord qu'au retour au laboratoire : copépodes (*Augaptilus longicaudatus* GIESBR.), nombreux schizopodes, amphipodes (Hespérides, Phronimes) *Tomopteris*, *Sagitta gigantea*, ne m'a fourni de Péridiniens parasites.

Des pêches faites en surface, aux mêmes lieux, ne m'ont donné qu'une faune très peu dense de Copépodes (principalement *Eucalanus*, *Hemicalanus* et *Mecynocera*, d'Appendiculaires : *Oikopleura*) également indemmes de parasites.

b. *Plancton néritique*. Dans les eaux de Banyuls, la pénurie du plancton océanique est compensée par la richesse du plancton néritique. Mais ce qu'il faut entendre par là est à préciser.

D'après la nomenclature des océanographes, le district néritique est la région qui s'étend au-dessus du plateau continental. Partout ailleurs c'est le district océanique. La limite géographique des deux districts est donc très précise, mais on conçoit que celle de leur faune flottante le soit beaucoup moins.

S'il est vrai que les formes littorales n'émigrent guère au large, celles du large sont, par contre, souvent poussées à la côte. D'où la distinction que HÄCKEL (1891) a dû faire dans le plancton néritique entre les êtres qui sont des pélagiques vrais, qui ne vivent sur le fond à aucune époque

de leur existence, et ceux qui, plus ou moins longtemps benthiques, ont cependant une phase de vie flottante. Ce sont pour la plupart des larves ou des formes de dissémination (Méduses métagénétiques, formes épitoques d'Annélides, etc.). Les premières constituent le *holoplancton*, les secondes le *meroplancton* de HÄCKEL. Or il semble que très souvent l'on ait tendance à confondre les termes holoplancton et plancton océanique en tenant pour originaires et émigrés de la haute mer tous les pélagiques vrais du district néritique.

Cette manière de voir ne me paraît pas conforme à ce que j'ai pu observer moi-même à Banyuls, et je puis dire que dans cette localité il existe une faune holopélagique néritique bien définie, qu'il vaudrait même mieux appeler faune holopélagique littorale, car elle est loin de s'étendre jusqu'aux limites du plateau continental.

Ce n'est pas que les animaux qui la composent ne puissent se rencontrer jusque là et même dans le district océanique, non plus qu'ils soient toujours présents en un point déterminé de la côte. Mais jamais je ne les ai rencontrés d'une manière aussi constante, et en aussi grande abondance au large que dans la baie. Ce sont les Copépodes à adaptations pélagiques peu accentuées, ayant pour la plupart conservé la forme trapue, cyclopoïde, et médiocrement transparents, qui forment la majeure partie de cette faune.

LES COPÉPODES HOLOPÉLAGIQUES NÉRITIQUES. — Les plus constants à Banyuls sont :

- CALANIDAE : *Calanus helgolandicus* CL.  
*Paracalanus parvus* CL.  
*Calocalanus styliremis* GIESBR.  
*Clausocalanus furcatus* G. BRADY.  
*C. arcuicornis* DANA.
- CENTROPAGIDAE : *Centropages typicus* KRÖYER.  
*Temora stylifera* DANA.
- CANDACIIDAE : *Candacia simplex* GIESBRECHT.
- PONTELLIDAE : *Anomalocera patersoni* REMPLÉTON.  
*Acartia clausi* GIESBR.
- CYCLOPIDAE : *Oithona similis* CLAUS.  
*O. nana* GIESBR.  
*O. plumifera* BAIRD.
- HARPACTICIDAE : *Microsetella atlantica* BRADY et ROBERTSON.  
*Clytemnestra scutellata* DANA.

- ONCAEIDAE :      *Onca media* GIESBR.  
                           *O. minuta* GIESBR.  
 CORYCOEIDAE :   *Corycæus rostratus* CL.  
                           *C. venustus* DANA.

Ce sont précisément ces Copépodes qui m'ont fourni la plupart des matériaux de ce travail : les *Blastodinium* et *Schizodinium*, les *Syndinium*, les *Paradinium* et *Trypanodinium ovicola*.

LA PÊCHE. — Chaque matin, lorsque le temps le permettait, entre 5 et 8 heures, le filet était traîné dans la baie, à l'aviron, à une distance de la côte variant entre 500 et 1.000 mètres, quelquefois à la voile ou au moteur, à un mille et plus.

Voici les caractéristiques du filet employé : Diamètre de l'ouverture : 30-40 centimètres ; Longueur : 2-3 mètres ; Maille d'environ 0 mm. 02 à 0 m. 1. Poche terminale souple, en toile très serrée, fermée par une pince à forcipressure. L'expérience des récipients métalliques en usage m'a amené à leur substituer cette poche souple, qui a sur eux, et surtout sur ceux qui sont à fond plat, l'avantage, étant donnée sa forme irrégulière, de ne pas réfléchir l'eau, en déterminant dans le filet un courant de sortie qui entraîne toujours une partie de la pêche. Ceci est d'autant plus important à éviter que le filtre est plus dense, et que la vitesse de l'embarcation est plus grande. Or, la densité du filtre a un double avantage : celui de retenir les très petits organismes, et celui de réduire la vitesse de filtration, par conséquent la violence du choc qu'ils donnent à la paroi du filet. Sous l'effet de ce choc, divers parasites peuvent être chassés de leur hôte : les *Apodinium* du pharynx des Fritillaires, les sporocytes dissociés des *Blastodinium* de l'intestin des Copépodes, et les masses plasmodiales des *Paradinium* du cœlome des *Acartia*.

Beaucoup d'animaux trop comprimés sont tués et la survie des autres dans les bocalx d'observation se trouve réduite. Dans une mer très ventée, où l'on est exposé à pêcher le plus souvent dans la brise, ou lorsque l'on traîne le filet à la voile et au moteur, chaque fois, en un mot que l'on ne commande pas avec précision la vitesse de son embarcation, un filet dense est indispensable si l'on tient à conserver vivants les animaux les plus délicats.

La plongée du filet variait de 0 à 15 mètres, mais le plus souvent elle ne dépassait pas 4 mètres. L'agitation superficielle due à une brise moyenne ne modifie pas sensiblement la richesse des couches superficielles en organismes pélagiques. Mais dès que les particules du fond sont

soulevées par la houle, ils diminuent considérablement de nombre.

CONSERVATION DE LA PÊCHE. TENTATIVES D'ÉLEVAGE. — La plus grande partie de ce travail est faite d'observations et de dessins pris sur le vif. Si l'expérimentation n'y tient pas plus de place, c'est à cause de l'extrême fragilité des organismes pélagiques dont l'élevage n'est pas encore pratiquement réalisable.

Aux chaudes journées d'été : juillet, août, septembre, la survie du plancton en masse ne dépasse guère 5 ou 6 heures. J'ai essayé de plusieurs procédés pour la prolonger. Agitation par agitateurs solides, par courant d'air, circulation d'eau, ne m'ont pas donné de résultats satisfaisants. Le mieux est de fragmenter la pêche en plusieurs bocaux que l'on immerge à peu près complètement, dans un bac à eau fraîche, autant que possible à l'obscurité. De temps à autre on enlève le sédiment des organismes morts. On peut ainsi utiliser l'après-midi une partie de la pêche faite le matin.

Lorsqu'on isole les organismes intéressants dans de petits cristallisoirs bien propres, en eau bien pure, à l'abri des poussières, de la lumière et de la chaleur, on peut les conserver plusieurs jours. Des *Fritillaria pellucida* ont ainsi survécu deux jours ; des *Paracalanus* et des *Clausocalanus*, douze et dix-sept jours ; un *Oodinium*, détaché de son hôte, a pu être amené au bout de 24 heures jusqu'à la sporulation. Mais bien que la durée de la survie obtenue pour les Appendiculaires et les Copépodes dépasse de beaucoup le temps nécessaire pour saisir chez les parasites d'importantes transformations évolutives, les résultats de semblables tentatives sont toujours médiocres. Les hôtes ne se nourrissent pas, ils dégénèrent et leurs parasites avec eux, presque toujours même avant eux. Toutes les tentatives que j'ai faites pour nourrir les hôtes ont abouti, par l'introduction de matière organique putrescible, à leur destruction bactérienne rapide. On conçoit que dans ces conditions toute expérience et toute observation à échéance quelque peu prolongée ait été impossible. Personnellement je ne me suis pas attaché à étudier d'une manière méthodique une technique qui permît de faire l'élevage tout au moins des *Paracalanus* et des *Clausocalanus*, ce que je considère cependant comme parfaitement réalisable. Mais je n'ai jamais été assuré de pouvoir faire à la mer un séjour assez prolongé pour mener à bien pareille entreprise qui eût exigé beaucoup de temps et surtout de la continuité dans l'effort.

A priori, il me paraît moins difficile d'élever, au moins pendant un

certain temps, des Copépodes pélagiques, que de mener jusqu'à l'oursin, comme l'a fait DELAGE, un pluteus issu de l'œuf.

L'examen *in vivo* chez des êtres aussi translucides que le sont les pélagiques révèle la plupart des détails de leur organisation, et il dispense même jusqu'à un certain point de l'emploi des méthodes cytologiques. Ceci est heureux, car pour certains d'entre eux, les *Apodinium*, par exemple, je n'ai pas eu suffisamment de matériel pour pouvoir en fixer en vue d'une étude sur coupes.

Il est cependant des cas où pareille étude est absolument indispensable. Elle seule m'a permis de distinguer parmi les parasites célo-miques dont les stades végétatifs plasmodiaux, et même pour certains, d'entre eux les flagellispores, sont si semblables, *in vivo*, les deux types si différents que sont les *Syndinium* et les *Paradinium*.

FIXATION. COUPES. COLORATION. — Les organismes intéressants de cette pêche étaient fixés isolément, mais quand la pêche en contenait une proportion assez élevée, une partie était fixée en masse. Il importe dans cette opération de la fixation en masse d'éliminer tous les animaux morts qui pourraient fournir sur les coupes des images pouvant prêter à des interprétations erronées. Il suffit pour cela de laisser reposer le bocal dont on veut fixer le contenu pendant une dizaine de minutes, jusqu'à ce que tous les organismes morts et immobiles soient sédimentés. Cette sédimentation a en outre l'avantage d'éliminer les particules solides, les Radiolaires et les Diatomées qui gênent le triage ultérieur par les enchevêtrements qu'ils forment, et dont les squelettes siliceux peuvent être nuisibles à la perfection des coupes en masse.

On filtre sur un tissu dense (soie à bluter, par exemple) la partie non sédimentée du bocal, que l'on immerge sans laisser égoutter et sans retourner le filtre, dans un cristalliseur contenant le fixateur.

Les Périдиниens parasites sont d'une texture extrêmement délicate qui ne supporte pas l'effet des fixateurs sans altérations considérables, ce qui tient à la grande quantité d'eau contenue dans leur cytoplasme, soit dans les lacunes comme chez les *Apodinium*, soit intimement mélangée à ses particules comme chez les Périдиниens plasmodiaux.

Les fixateurs qui m'ont le mieux réussi sont le liquide de Bouin à base d'eau de mer ou d'alcool (Bouin-Duboseq) et les solutions osmiques, en particulier le Flemming fort. Le mélange faible, même préparé à base d'eau de mer, ne m'a donné que des fixations très insuffisantes. Ces derniers ont un inconvénient. Ils conservent mal les tissus des Copépodes.

Je n'ai d'ailleurs pas trouvé de mélange qui me permît d'obtenir des fixations parfaites à la fois pour les cellules des parasites et pour les tissus des hôtes. A ces derniers c'est le liquide de Bouin à base d'eau de mer, ou celui de Bouin-Duboscq, qui conviennent le mieux.

Les organismes fixés sont coupés soit isolés, soit en masse. Dans ce dernier cas, un triage est toujours nécessaire. Il importe de n'inclure ensemble que des Copépodes de même espèce, car si les adultes d'espèces différentes sont à la rigueur reconnaissables sur coupes, les formes jeunes ne le sont pas du tout. J'effectue le triage dans l'alcool, puis deshydrate, éclaircis à l'essence de cèdre. Une vingtaine d'individus sont réunis dans une petite goutte de ce produit suspendue à une aiguille lancéolée. L'excès d'essence est absorbé au moyen de papier buvard; les Copépodes sont alors portés par l'aiguille lancéolée à la surface du bain de paraffine, qui doit être assez profond (la hauteur d'une capsule en étain suffit) pour qu'en gagnant lentement le fond ils abandonnent progressivement la majeure partie de l'essence de cèdre. Ils se couchent côte à côte sur le flanc, sur le dos ou sur le ventre et si le bloc est coupé parallèlement à son fond, les Copépodes le sont, sans qu'il soit nécessaire de les orienter, parallèlement soit à leur plan frontal, soit à leur à leur plan sagittal, sens tous deux très favorables à l'étude des rapports du parasite avec les organes de l'hôte.

Ce procédé des coupes en masses permet d'épargner beaucoup de temps, sans faire courir aucun risque aux objets que l'on prépare. Il crée la possibilité de couper un grand nombre d'individus, dont certains, en apparence non parasités, peuvent montrer sur les coupes des stades fort intéressants.

Comme colorations j'emploie : après fixation osmique la safranine ou le Magenta suivis de vert lumière, l'hématoxyline au fer de Heidenhain; après fixation picrique, la même hématoxyline ferrique, le glychémalun de Mayer avec différenciation par l'eau acidulée, l'une comme l'autre seules ou suivies de coloration plasmatique, simple ou double. Je pratique beaucoup depuis longtemps déjà une double coloration éosine-vert lumière particulièrement brillante et instructive pour les tissus des Copépodes. Dérivée de la méthode de Prenant, elle en est une simplification : faire dissoudre dans l'alcool à 95° de l'éosine W. G. et du vert lumière F. S. jusqu'à saturation des deux couleurs (Le mélange se conserve indéfiniment). Plonger dans la solution les lames pendant cinq minutes. Les coupes en sortent roses, les plonger dans un bain d'alcool absolu contenant 5 p. 100 d'acide acétique, en surveillant de temps à autre au micros-

cope jusqu'à différenciation nettement verte du tissu conjonctif (s'il s'agit de vertébrés) ou de la chitine (s'il s'agit d'arthropodes). Laver au toluène ou au xylol. Monter au baume neutre. C'est surtout, en somme, une méthode topographique, très utile pour l'étude de la répartition des plasmodes parasites.

Comme méthode cytologique, je lui préfère, après fixation picrique, la coloration de Mann que je pratique aussi d'une manière très simplifiée, qui ne le cède en rien comme résultats à la méthode originelle : faire dissoudre dans l'eau distillée du bleu de méthyle, et de l'éosine W. G. jusqu'à saturation des deux couleurs (Le mélange est inaltérable). Plonger les lames dans la solution pendant un quart d'heure. Les passer aussi vite que possible dans l'eau et les immerger aussitôt dans un tube d'alcool à 95°, de là dans un tube d'alcool absolu contenant une goutte d'ammoniaque par 10 cmc. Les coupes ayant pris dans cette solution une teinte nettement rose (elles étaient violettes), les plonger dans l'essence de girofle, où au bout d'une à deux minutes les éléments cyanophiles (tissu conjonctif, chitine, chromatine nucléaire non associée à la plastine) deviennent nettement bleus, tandis que la substance musculaire, les nucléoles, les caryosomes restent d'un rose brillant. L'examen dans l'essence de girofle permet de bien se rendre compte du degré de différenciation que l'on peut accentuer, s'il est insuffisant, en repassant de l'essence de girofle à l'alcool alcalin et inversement. La coloration a le grave inconvénient de n'être pas très fixe, mais elle est très précise.

J'ai été amené dans plusieurs cas à user de techniques spéciales que j'indiquerai dans le cours du mémoire.

## PREMIÈRE PARTIE

### Etude monographique des genres et des espèces PÉRIDINIENS STRICTS

#### I. PARASITES A SIÈGE EXTERNE

Dans cette catégorie se rangent les genres *Oodinium*, *Apodinium* et *Parapodinium* qui comprennent des parasites des Appendiculaires ou d'autres Métazoaires pélagiques. On pourrait y introduire aussi les genres

*Chytriodinium* et *Paulsenella* qui renferment des parasites qui se développent sur les œufs des Copépodes ou sur les Diatomées, plutôt qu'à leur intérieur. Mais leur place est aussi bien dans les parasites de la quatrième catégorie (parasites des œufs et des protistes).

### Genre OODINIUM CHATTON 1912<sup>1</sup>

Fig. 1-16, pl. I.

*Gymnodinium* POUCHET (1885 a, p. 33).

*Gymnodinium* LEMMERMANN (1899, p. 358).

*Salpicola* BARGONI (1894, p. 43); non RICHARDI (1880, p. 147).

*Oikopleura* KELLNER (1907, p. 653).

*Gromia* BROOKS et KELLNER (1908, p. 93).

*Gymnodinium* V. DOGIEL (1910, p. 433).

*Oodinium* CHATTON (1912, p. 85).

*Diplodinium* KLEBS (1912, p. 442).

### Espèce type du genre : *Oodinium Poucheti* LEMMERMANN 1899

#### Sommaire

Compréhension du genre (p. 23). — Historique (p. 24). — Le genre *Gymnodinium* est un complexe de formes disparates (p. 25). — Les caractères des spores et des stades végétatifs dans la classification; nécessité de genres spéciaux pour les parasites; le genre *Oodinium* (p. 25).

*Oodinium Poucheti* = *Gymnodinium pulvisculus* (p. 27).

I. Rappel et critique des observations de Pouchet (p. 27). — Le cycle évolutif du parasite (p. 27). — La dénomination spécifique (p. 30).

II. *Oodinium Poucheti* à Banyuls-sur-Mer (p. 31). — L'hôte (p. 31). — Localisation, mode de fixation, structure, pigmentation et croissance (p. 32). — Libération, mues, bipartitions (divisions longitudinales), (p. 33). — Caryodiérèse mitotique (p. 35). — Différenciation et structure des flagellispores (p. 36). — Conclusions; homologues avec les Périidinien libres (p. 37).

*Oodinium fritillariae* (p. 38). — Hôte, localisation (p. 38).

I. Stade jeune (p. 39). — Forme, structure (p. 39). — Rhizoïdes de fixation et disque adhésif (p. 39).

II. Stades « adultes » (p. 40). — Forme, coloration, structure du cytoplasme (p. 40). — Noyau (p. 40). — Structure du pédoncule et du disque (p. 42). — Conjectures sur le cycle évolutif (p. 43).

*Oodinium amylaceum* (= *Salpicola amylacea*) Observations de Bargoni (p. 43).

Hôte; localisation (p. 44). — Forme, structure, (p. 44). — Rhizoïdes de fixation (p. 45). — Sporogénèse, division transversale (p. 45.). — Périidinien ou foraminifère ? (p. 47). — Observations de Caullery (p. 48).

Espèces douteuses.

*Oodinium* sp., parasite d'*Aleiopse* sp., (Observations de V. Dogiel) (p. 48). — *Oodinium* sp. de *Criseis acicula* (p. 50).

*Oodinium appendiculariae* (Observations de Kellner, Brooks et Kellner). Tunicien, foraminifère ou périidinien ? (p. 50).

Conditions d'existence et parasitisme des *Oodinium* (p. 54). — Preuves du parasitisme trophique (p. 54). — Divers états de l'appareil fixateur absorbant (p. 55).

Valeur des espèces (p. 56). — *O. Poucheti* et *O. amylaceum* (p. 56). — *O. Fritillariae* et *O. Poucheti* (p. 57).

COMPRÉHENSION DU GENRE. — Nous groupons dans ce genre toute une série de formes, parasites externes de divers animaux pélagiques, dont l'évolution est loin d'être bien connue, mais dont la nature dinoflagellée ne fait point de doute, encore que certaines d'entre elles aient été interprétées soit comme des Foraminifères parasites (BARGONI 1894,

1. Pour la discussion de la nomenclature, voir p. 25.

BROOKS et KELLNER 1908) soit comme les œufs des Appendiculaires qui en étaient porteuses (KELLNER 1907, BROOKS et KELLNER 1908).

Elles ont en commun les caractères suivants, saisissables au premier abord sur les figures :

Leur corps fixé à l'état végétatif, de grande taille (150-200 $\mu$ ) ovoïde ou sphérique, sans sillons ni flagelles, à cuticule bien individualisée, à noyau volumineux vésiculeux.

Leur appareil de fixation, tronc court et robuste à structure fibrillaire, rétractile ou caduc, qui leur permet de se libérer.

Leur reproduction par dinospores nombreuses résultant de segmentations égales et répétées du corps à l'état libre.

Tous caractères d'adaptation au parasitisme qui les différencient nettement du type du genre *Gymnodinium* STEIN, le *Gymnodinium fuscum* (EHRBG.), forme libre.

HISTORIQUE. — Le type du genre *Oodinium* a l'avantage d'être la forme à la fois le mieux et le plus anciennement connue. C'est le parasite découvert par POUCHET en 1883 (1885 a) sur les Appendiculaires de la baie de Concarneau, et qu'il a appelé *Gymnodinium pulvisculus*.

Des formes analogues, dont les liens spécifiques avec le type sont actuellement difficiles à préciser, ont été fortuitement observées dans la suite, sur des animaux pélagiques appartenant à des groupes variés : sur des Siphonophores par POUCHET (1885 a) lui-même à Concarneau ; sur la branchie des Salpes de Messine, par BARGONI (1894) qui les tient pour des Gromidés d'un genre nouveau (*Salpicola*) ; sur la queue d'une Appendiculaire des Antilles : *Oikopleura tortugensis* BR. et KELL., par BROOKS et KELLNER (1908) qui, renouvelant à leur sujet l'erreur de BARGONI, les décrivent sous le nom de *Gromia appendiculariae* ; enfin à Naples, sur les Salpes, les *Alciope* et sur des Ptéropodes indéterminés, par V. DOGIEL (1910) qui les identifie à l'espèce de POUCHET.

A Banyuls j'ai moi-même observé, fixées sur la queue d'*Oikopleura dioica* FOL., des formes que je crois identiques aux parasites de POUCHET et qui, comme eux se rencontraient aussi à l'état libre. J'en ai vu aussi végéter dans la cavité palléale de *Criseis acicula* RANG (Ptéropodes).

A Villefranche, puis à Banyuls, j'ai pu étudier quelques individus d'un parasite du même groupe, fixés sur le corps d'une autre Appendiculaire, *Fritillaria pellucida* BUSCH, et que pour des raisons exposées plus loin, je considère comme spécifiquement distinct du type. Je dois enfin

à M. CAULLERY des notes et dessins inédits sur le parasite des Salpes, qu'il a revu lui-même à Naples.

LE GENRE *GYMNODINIUM* EST UN COMPLEXE DE FORMES DISPARATES. — POUCHET a classé le parasite des Appendiculaires dans le genre *Gymnodinium*, en raison de la condition nue des petits Péridiniens auxquels abou-tissait son évolution. Ce genre comprenait alors, à l'exception des *Hemidinium* et des *Polykrikos*, bien caractérisés par certaines particularités de structure, et il comprend encore maintenant, bien qu'on en ait distrait depuis quelques autres formes de grande taille à caractères morphologiques tranchés (*Spirodinium*, *Pouchetia*, *Cochlodinium*), la très grande majorité des Péridiniens nus, et parmi ceux-ci, cette infinité de petites formes éparses dans la mer, et si peu différenciées qu'on ne sait les distinguer ni génériquement ni spécifiquement, lorsqu'on les trouve en liberté. Il y a là de tout : des formes nues de petite taille, des dinospores de grands Péridiniens nus ou cuirassés et toute la série des spores des parasites.

Pouchet a d'ailleurs dit lui-même à satiété l'extrême difficulté de classer tous ces Péridiniens : « Si les *Gymnodinium* de grande taille peuvent être facilement classés d'après leur caractère, il n'en est plus de même pour une infinité de petites formes, véritable poussière d'êtres, auxquels EHRENBURG avait appliqué déjà avec juste raison la désignation de *pulvisculus*<sup>1</sup>. Il suffit d'avoir reconnu chez eux une forme nettement péridinienne. Bien certainement tous ceux qui se sont présentés à nous, avec des caractères presque identiques de forme et de dimension n'appartenaient pas à la même espèce ; il est probable au contraire que les espèces en sont fort nombreuses. »

LES CARACTÈRES DES SPORES ET DES STADES VÉGÉTATIFS. DANS LA CLASSIFICATION. NÉCESSITÉ DE GENRES SPÉCIAUX POUR LES PARASITES. LE GENRE *Oodinium*. — Comment POUCHET, qui reconnaissait aussi explicitement la pluralité des espèces parmi les petites formes, et qui se plaisait à montrer l'impossibilité de les classer, ne s'est-il pas avisé, en présence du parasite des Appendiculaires, qu'on pourrait le faire d'après les caractères des stades végétatifs ? Pourquoi a-t-il laissé celui de tous les Péridiniens que son évolution éloignait des formes connues jusqu'alors, dans ce *Gymnodinium pulvisculus* qu'il tenait lui-même pour un complexe inextricable : « Il demeurera donc entendu que nous appliquons ce nom *Gymnodinium pulvisculus* à tous les Péridiniens qui nous ont

1. On verra un peu plus loin que le *Peridinium pulvisculus* EHRH. n'a pas du tout le sens que lui prête POUCHET.

offre la petite dimension et la forme générale que nous venons de décrire. »

C'est qu'à cette époque, où l'on ne connaissait les Périidiniens qu'à l'état flagellé, le cas tout nouveau et absolument isolé d'un organisme effectuant la majeure partie de son évolution et toute sa croissance à l'état fixé, ne suffisait pas à faire naître cette idée, qui s'imposera à nous au cours de ce mémoire, que la majeure partie des Périidiniens nus de petite taille ne représentent qu'une forme éphémère du cycle, la forme de reproduction indifférenciée, gamète ou flagellispore asexuée, et non pas, comme les Périidiniens cuirassés, un état végétatif hautement spécialisé par ses adaptations à la vie pélagique.

Etant donnée cette importance exclusive que l'on attribuait à la forme flagellée, c'est d'elle seule que l'on pensait pouvoir tirer les caractères de la classification.

Mais il n'est pas discutable aujourd'hui que l'on ne puisse ranger dans un même genre bien qu'il soit souvent impossible de les distinguer par leurs dinospores, des formes aussi différentes par leurs conditions d'existence, leur morphologie, leur évolution végétative et leur sporogénèse que le sont, par exemple, les *Apodinium*, les *Blastodinium*, les *Syndinium* et les formes affines au *Gymnodinium Poucheti*, et que ces dernières elles-mêmes doivent être séparées des *Gymnodinium* pour constituer un nouveau genre.

Pour les Périidiniens libres même, KLEBS (1912) vient de s'engager plus avant encore dans cette voie en créant un certain nombre de genres qu'il caractérise par leurs formes de repos (kystes, stades sédentaires). Et il reconnaît lui aussi la nécessité de démembler le genre *Gymnodinium* : « Ich halte die Gattung *Gymnodinium* für ein buntes Gemisch verschiedenartiger Formen, die nach Kenntniss ihrer Entwicklungsganges mehr und mehr in gesonderte Gattungen zu trennen sind. Wir stehen hier vor der gleichen Tatsache wie bei den Algen, deren Schwärmzellen nach dem gleichen Typus gebaut, deren ruhende Zuständen aber äusserst verschiedenartig sind. »

L'espèce type du genre *Gymnodinium* est en effet le *Gymnodinium fuscum* (EHRENBERG) extrait par STEIN (1878) du genre *Peridinium*, forme dulçaquicole.

Je propose donc pour le parasite découvert par POUCHET et les formes qui seront à classer à ses côtés, le nom de genre *Oodinium*. On ne saurait objecter que BARGONI a appliqué en 1894 le nom générique de *Salpicola*

à un parasite des Salpes que je reconnais moi-même être un *Oodinium* (voir p. 43). Le nom générique de *Salpicola* est en effet préoccupé par RICHARDI (1880) qui l'a employé pour désigner un Copépode parasite des *Salpes* qui n'était d'ailleurs qu'une *Sapphirina*.

### Oodinium Poucheti LEMMERMANN 1899.

Fig. 1-7, pl. I.

*Gymnodinium pulvisculus* POUCHET (1885, p. 33), pl. III, fig. 15-26, non EHRENBERG (1830, p. 33).

*Gymnodinium Poucheti* LEMMERMANN (1899, p. 353).

*Oodinium Poucheti* CHATTON (1912, p. 85).

Type de l'espèce : Parasites fixés sur la queue d'une *Oikopleura* ? indéterminée à Concarneau. Printemps. Été.

#### I. RAPPEL ET CRITIQUE DES OBSERVATIONS DE POUCHET

LE CYCLE ÉVOLUTIF DU PARASITE. — « Vers le milieu de septembre 1883, dit POUCHET, les Appendiculaires étaient très nombreux et mon attention fut attirée par les corps bruns pédiculés, qu'un très grand nombre portaient fortement attachés sur leur queue, et que les mouvements incessants de celle-ci ne parvenaient pas à détacher. Les mêmes conditions se sont présentées au milieu de mai 1884, puis ensuite se sont retrouvées à la fin de la saison. »

« Ce parasite, ajoute-t-il, semble avoir échappé aux observateurs : FOL, RAY-LANKESTER, HELLER, USSOW, LANGERHANS, HARTMANN, REICHERT n'en parlent pas. Au reste, il n'est pas spécial aux Appendiculaires, et nous en voyons un dans nos préparations fixé à un Siphonophore... Sur les Appendiculaires il est toujours attaché à la queue, sans doute en raison des mues du reste du corps. Il est fréquent d'en trouver plusieurs sur le même Appendiculaire. »

POUCHET n'a pas identifié l'Appendiculaire en question, mais dans l'image qu'il en a donnée (fig. 1 a) on peut reconnaître à peu près à coup sûr une *Oikopleura*, sans naturellement pouvoir s'arrêter à une espèce déterminée.

Voici les faits essentiels relevés par l'auteur, quant à la morphologie et au cycle de cet organisme. Les formes jeunes sont de petits corps piriformes, de 20  $\mu$  de long sur 10  $\mu$  de large, insérés par leur pointe sur le tégument de l'hôte, d'abord hyalins, avec un noyau sphérique. Durant la croissance, le cytoplasme, qui est finement granuleux, brunit, devient de plus en plus opaque, mais laisse toujours voir en son centre un noyau

clair, devenu ellipsoïdal. Une mince cuticule enveloppe à la fois le corps et le pédicule, s'insérant au pourtour de la partie adhérente de celui-ci, qui s'étale en forme de disque sur le tégument de l'Appendiculaire. Ce pédicule devient fibreux et semble se prolonger à l'intérieur du cytoplasme replié en bourrelet autour de lui.

La surface de l'Appendiculaire est un peu déprimée au niveau de l'insertion pédiculaire et présente très souvent un système de plis très

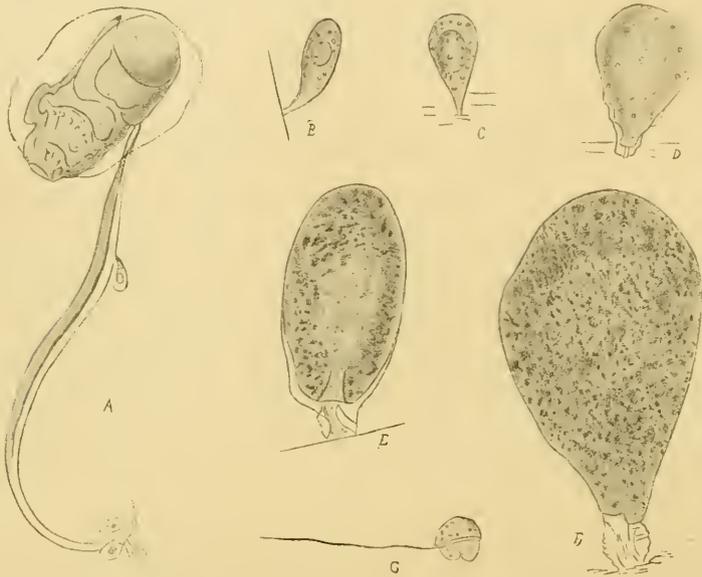


FIG. 1. *im* POUCHET (1885). *Oodinium Poucheti* (LEMM.); a, appendiculaire (*Oikopleura* sp.) portense de 4 parasites très jeunes; b, c, parasites très jeunes; d, e, plus âgés; f, subadulte; g, dinospore mûre, figurée ici par erreur. Est à rapporter à la figure II.

réguliers; « d'autres fois, on pourrait croire, en observant l'insertion du pédicule obliquement ou de profil, à l'existence de digitations, de prolongement de celui-ci comparables à des racines ou à des griffes. Mais ce n'est qu'une apparence due aux changements survenus dans l'épithélium de l'Appendiculaire. »

Le parasite développé atteint les dimensions considérables de 170 à 180  $\mu$ , sans que son état unicellulaire se modifie.

Alors il se détache et devient libre, il flotte dans la mer. On le retrouve dans le filet fin en très grande abondance conservant sa figure p'iforme. La cuticule l'enveloppe exactement par sa grosse extrémité; du côté de la petite, au contraire elle se prolonge en cône effilé et fermé.

« L'être devenu libre va subir une évolution qui est commune au parasite manifestement détaché de l'Appendiculaire, et à d'autres corps qui ne sont sans doute qu'une variété du précédent, qu'on trouve en même temps dans la mer et qui vont passer exactement par les mêmes phases, ce qui permet d'identifier les uns et les autres ». Ils sont régulière-

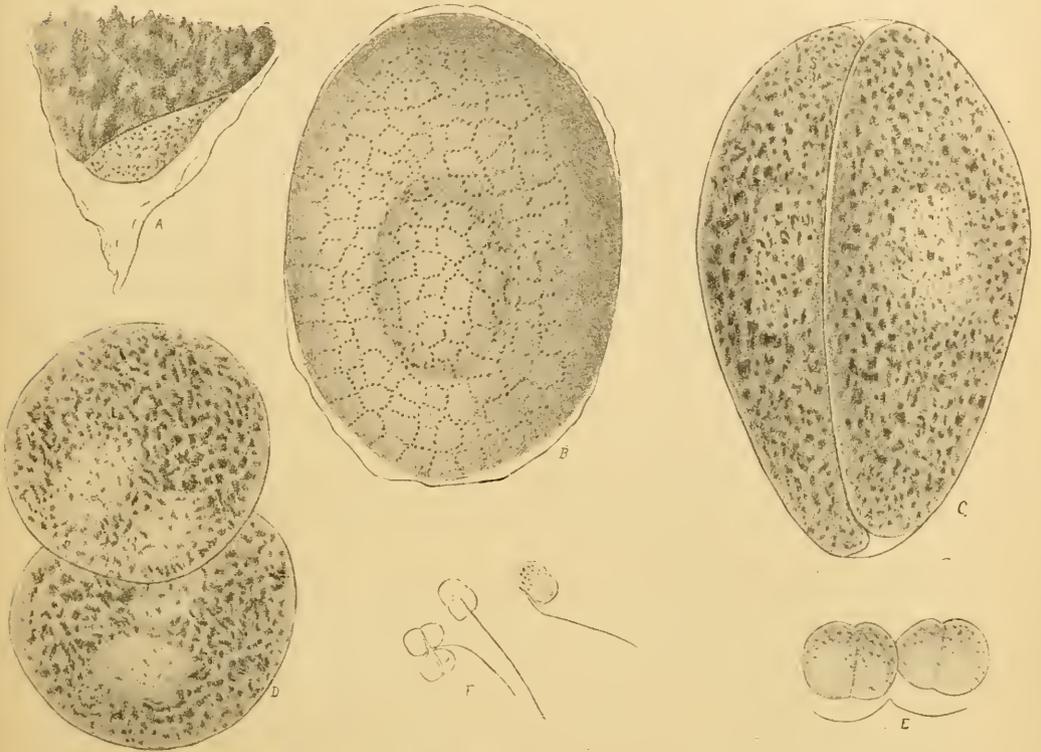


FIG. II. *in* POUCHET (1885). *Oodinium Poucheti* (LEMM.); *a*, extrémité d'un parasite récemment détaché; *b*, parasite libéré, à mince cuticule et gros noyau central. Les granulations dessinent dans le protoplasme un reticulum rappelant l'aspect d'un épithélium; *b*, parasite détaché venant de subir une première segmentation en long (à comparer avec la figure VII *b* de BARGONI); *c*, chaque moitié s'est scindée en deux et dans chaque nouvelle cellule les noyaux sont déjà divisés; *d*, produits ultérieurs des segmentations avec leurs coques. Spores gymnodiniennes, l'une mûre (figurée par erreur en *g*, figure I), les autres encore imparfaites.

ment ovoïdes au lieu de présenter la figure piriforme qu'ont les autres; ils ont à peu près les mêmes dimensions, sont recouverts d'une cuticule et présentent dans leur centre un gros noyau ovoïde, clair, mais leur cytoplasme, quoique brun, est toujours moins foncé que celui des corps parasites. « Ce sont sans doute des parasites accidentellement détachés de bonne heure de l'animal quelconque sur lequel ils étaient fixés. »

En tout cas, l'évolution des uns et des autres ne présente aucune

différence. C'est une segmentation dont les produits restent indépendants. Elle est « ordinairement » longitudinale et divise le corps en deux moitiés. « On remarquera, dit l'auteur, cette disposition du premier plan de segmentation, passant par le grand axe du noyau ovoïde primitif. On peut voir également cette segmentation se faire transversalement, mais cela est plus rare ».

Les deux cellules se dégagent de leur enveloppe et se séparent. Elles le font à chaque division nouvelle, et pendant leur période de repos elles peuvent se sécréter une ou plusieurs cuticules et les rejeter successivement. Ces cellules diminuant progressivement de volume et perdant leur pigmentation finissent par ne plus mesurer que 11  $\mu$ . ou moins. « On les voit alors s'agiter et on s'assure facilement que le produit ultime de tout ce processus est une multitude de petits *Gymnodinium pulvisculus* qui se répandent bientôt dans tout le liquide. » Leur corps est hyalin, légèrement bistré ; le noyau ovoïde est situé au niveau du sillon transversal.

Toute cette segmentation demande environ vingt-quatre heures.

Une seule fois dans ses travaux ultérieurs (1885 b) POUCHET fait à nouveau mention du *Gymnodinium pulvisculus* : il signale qu'au commencement de septembre 1884, « les corps ovoïdes détachés des Appendiculaires, étaient abondants, mais de petite dimension comme s'ils se trouvaient arrêtés dans leur développement. »

LA DÉNOMINATION SPÉCIFIQUE. — Discutons maintenant rapidement la question de savoir quelle dénomination spécifique il faut lui appliquer. Bien que POUCHET déclare explicitement avoir emprunté le nom de *pulvisculus* à EHRENBURG, il a toujours écrit le nom du parasite des Appendiculaires : *Gymnodinium pulvisculus* POUCHET, nom que la plupart des auteurs ont transcrit ensuite de la même façon. C'est *Gymnodinium pulvisculus* (EHRBG.) qu'il fallait écrire.

Mais POUCHET a commis en plus une erreur manifeste de détermination en appliquant le nom d'EHRENBURG à son parasite. *Peridinium pulvisculus* EHRENBURG (1830) est en effet un Péridinien d'eau douce. EHRENBURG ne fait pas, il est vrai, mention de son habitat dans l'ouvrage où il propose ce nom. Mais dans son mémoire de 1831 et dans les *Infusionsthierchen* de 1838 il le signale comme ayant été trouvé près de Berlin. STEIN (1878) qui le classe dans le genre *Glenodinium* l'a observé dans des eaux stagnantes à Prague. KLEBS (1883) qui en fait en fin de compte un *Gymnodinium* n'en indique pas l'habitat précis, mais il le comprend dans une liste de flagellés d'eau douce.

Au surplus rien dans le texte de ces auteurs, si ce n'est l'étymologie même du nom, ne justifie cette idée de POUCHET, que l'appellation de *pulvisculus* désigne une infinité de formes disparates, caractérisées seulement par leur petite taille. Il semble au contraire que ces auteurs se soient accordés à attribuer ce nom à un seul et même Périadinien d'eau douce.

Le nom de *pulvisculus* ne pouvait donc être appliqué au parasite des Appendiculaires. C'est ce qu'a fait remarquer LEMMERMANN en 1899, qui, invoquant la priorité du *Gymnodinium pulvisculus* KLEBS 1883 (! *sic*) a proposé pour l'espèce de POUCHET le nom de *G. Pouchetii* que nous écrirons maintenant conformément aux règles établies : *O. Poucheti* LEMM.<sup>1</sup>

## II. *O. Poucheti*, A BANYULS-SUR-MER.

L'HOTE. — Le 25 mai 1907 quelques *Oikopleura dioïca* FOL, espèce ubiquiste et commune en tout temps dans le plancton de la baie de Banyuls, montrèrent pour la première fois, fixés sur la queue, des corps jaunes ovoïdes ou piriformes qu'à première vue l'on pouvait assimiler aux parasites des Appendiculaires de Concarneau. Le 28 mai, je les observais non seulement sur les *Oikopleura* sur lesquelles ils étaient d'ailleurs très rares, mais encore à l'état libre, avec ou sans traces de leur pédicule d'attache.

Le 6 octobre 1911, un très petit nombre d'exemplaires en tous points semblables aux précédents se trouvaient à l'état libre dans le bocal de pêche. Aucun sur les *Oikopleura dioïca* très nombreuses pourtant ce jour là. De même le 24 octobre 1912.

Ces organismes se présentaient à Banyuls dans les conditions mêmes où POUCHET les avait observés à Concarneau. Ils se sont, à l'observation prolongée, comportés de la même façon et je ne doute point qu'ils leur soient identiques, tout au moins ceux des pêches de 1907. L'identité de ceux de 1911 et 1912 est plus difficile à établir puisqu'il n'en a pas été vu d'exemplaires en place sur les *Oikopleura*.

Mes recherches n'ont pu porter que sur un matériel très restreint : une dizaine d'*Oikopleura* parasitées en tout, et une trentaine de formes libres. Aussi, leur résultat n'est-il guère autre chose qu'une confirmation, avec certaines précisions, des faits relatés par POUCHET, mais confirmation que l'on ne trouvera pas superflue étant donnée la suspicion où l'on

1. LEMMERMANN (1899), n'a pas lui-même observé *O. Poucheti*. Il ne le cite que d'après Pouchet (1885) et il lui attribue par erreur l'habitat méditerranéen, comme à tous les autres Périadiniens cités d'après l'auteur français

tenait les observations de ce savant, et l'oublia dans lequel elles étaient tombées dès l'époque de leur publication.

Préoccupé tout d'abord d'assister moi-même à l'évolution de ces Périidiens, j'ai consacré tous ceux dont je disposais à l'étude de leur développement et de leur sporogénèse.

Je regrette cependant d'avoir négligé de conserver par les méthodes cytologiques quelques-uns des individus de 1907 fixés sur les *Oikopleura*, individus qui m'auraient servi pour étudier la structure de l'appareil fixateur; je le regrette d'autant plus que ces individus n'ont point évolué jusqu'à la différenciation des dinospores.

Je n'ai obtenu celles-ci qu'à partir de quelques exemplaires recueillis en 1911. Mais il convient de noter que l'identité de ces exemplaires avec le type ne peut-être rigoureusement établie puisque aucun d'eux n'a été observé en place sur les *Oikopleura*. C'est cependant, d'après eux que je décrirai la marche de la sporogénèse et la forme des dinospores, car l'une et l'autre sont conformes à ce qu'à fait connaître POUCHET.

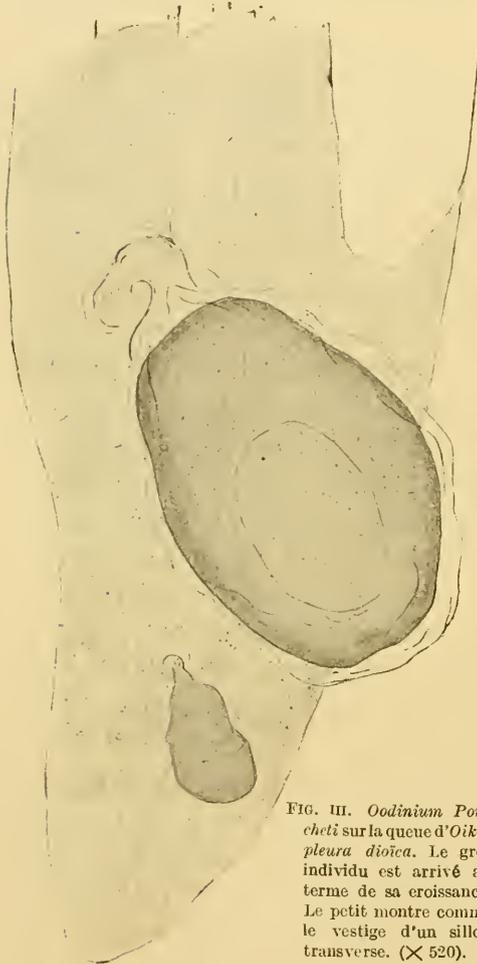


FIG. III. *Oodinium Poucheti* sur la queue d'*Oikopleura dioica*. Le gros individu est arrivé au terme de sa croissance. Le petit montre comme le vestige d'un sillon transverse. (X 520).

LOCALISATION. MODE DE FIXATION. STRUCTURE. PIGMENTATION ET CROISSANCE. — Tous les individus que j'ai observés sur les *Oikopleura* étaient localisés sur la queue; ils y adhéraient par un pédicule robuste et court, parfois tordu, d'apparence mucilagineuse, incolore, s'étalant sur le tégument et formant bourrelet à sa périphérie. Ce pédoncule est recouvert par la cuticule générale du corps laquelle est anhyste et translucide.

Il ne m'a pas paru pénétrer le tégument de l'hôte. Mais je dois dire

qu'à l'époque où ces observations ont été faites, mon attention n'avait pas été spécialement attirée sur ce point que je considère actuellement comme l'un des plus importants qui soient à préciser pour élucider la biologie et le mode de parasitisme des *Oodinium*, et pour expliquer les variations que l'on constate d'une forme à l'autre dans la marche des segmentations sporogénétiques.

Les jeunes individus sont translucides et incolores. Leur cytoplasme est finement granuleux. Le pigment qui s'y accumule au fur et à mesure de la croissance lui donne une couleur d'un bel ocre. Je n'ai pas, faute de matériel, essayé de le caractériser par ses propriétés physiques, mais je suis certain que ce n'est point un pigment assimilateur, mais un lipochrome.

A partir d'un certain degré de développement des individus, la charge de ceux-ci en pigment est telle qu'ils en sont devenus opaques. Il est alors très difficile de se rendre compte de la distribution du pigment dans le cytoplasme. On a l'impression qu'il s'y trouve à l'état diffus comme c'est le cas chez beaucoup de Péridiniens libres et surtout chez les Gymnodiniens. Mais en examinant les individus de plus en plus petits qui proviennent des segmentations sporogénétiques, ou les dinospores elles-mêmes, on voit qu'il est bien à l'état figuré. Il se présente sous forme de petits globules réfringents, entièrement et vivement colorés en jaune orangé. Et là surtout on a l'impression qu'il ne s'agit pas de chromoplastes imprégnés de pigment, mais de liposomes colorés comme on en connaît chez beaucoup de Péridiniens libres.

LIBÉRATION. MUES. BIPARTITION. DIVISION LONGITUDINALE. — Au terme de leur croissance, les parasites qui peuvent mesurer jusqu'à  $170 \mu$  de long sur  $100 \mu$  de large, se détachent des Appendiculaires et commencent à se diviser. Mais dans le produit d'une pêche on trouve des *Oodinium* ainsi détachés, de toute taille, qui sont tous capables de se segmenter. Je crois que les chocs qu'ils subissent dans le filet pélagique et durant les manipulations de la pêche suffisent à séparer de leur support des individus qui n'ont pas encore atteint leur complet développement.

La cuticule de protection est rejetée dès la première division et la cicatrice pédonculaire disparaît du même fait. Aux stades suivants, les parasites sont donc régulièrement ovoïdes, et plus rien ne révèle leur condition sessile originelle.

J'ai vu les premières divisions s'effectuer toujours suivant un plan parallèle au grand axe du corps et du noyau, c'est-à-dire longitudinal.

A cause de l'opacité du corps à ce stade les phénomènes nucléaires n'apparaissent pas sur le vivant. On voit simplement qu'à un moment donné la tache claire qui représente le noyau au centre du corps est dédoublée. Durant chaque phase de repos le corps se recouvre d'une fine pellicule qui est muée à la division suivante. Dans les conditions de parfaite tranquillité du liquide où l'on observe ces segmentations, les coques successives ainsi dépouillées restent emboîtées. On peut s'assurer, à les voir, qu'il n'y



FIG. IV. *Oodinium Poucheti* détachés des *Oikopleura*, et libres dans la mer. La plupart des formes n'ont pas mué et montrent la cicatrice pédonculaire. D'autres ont mué et sont en division. ( $\times 230$ ).

a pas croissance des individus entre deux divisions successives, au moins dans les conditions, certainement défavorables, de l'observation. Les *Oodinium* diminuent de taille en raison inverse de leur multiplication.

A mesure que la taille des individus se réduit, la structure intime, particulièrement celle du noyau apparaît de plus en plus nette, ce qui tient d'abord à la moins grande épaisseur du corps, et probablement aussi à ce qu'une partie des inclusions qui opacifiaient le cytoplasme est digérée pour être utilisée dans le travail des segmentations.

C'est alors qu'on distingue nettement, comme je le disais plus haut, les liposomes pigmentaires et à côté d'eux des inclusions réfringentes

incolores, mais peu nombreuses que je n'ai pas non plus caractérisées, mais qui correspondent vraisemblablement aux grains amylocés que BARGONI (1894) a observés chez l'*Oodinium* des Salpes. (Voir p. 44).

CARYODIÉRÈSE MITOTIQUE. — Et l'on peut ainsi sur le vivant suivre sans peine le processus de la caryodiérèse. Il est à remarquer d'abord que durant les segmentations sporogénétiques, l'activité nucléaire est telle que le noyau ne passe entre chaque division par aucune phase de repos, de sorte que les deux cellules filles ne sont pas encore séparées lorsque le noyau dans chacune d'elles s'est déjà dédoublé. Tous ces éléments sont donc binucléés et c'est là une règle générale pour tous les Péridiniens parasites. Nous verrons même que chez tous ceux que nous étudierons plus loin, cet état binucléé se conserve pendant les périodes de repos (trophocyte des *Blastodinium*). Chez les *Haplozoon*, il peut même passer à un état quadrinucléé temporaire.

Il y a au surplus une grande analogie de structure entre les noyaux de tous ces organismes et ceux des Péridiniens libres. Mais pour bien comprendre les images que l'on observe chez les *Oodinium* en segmentation, il faut se représenter que ce sont toujours à des noyaux en division, jamais au repos complet, que l'on a affaire. Une scission succède à l'autre sans qu'il y ait eu reconstitution intégrale du noyau de la cellule mère. Le stade le plus avancé de cette reconstitution, qui est aussi le plus prolongé et par conséquent celui que l'on observe presque toujours, correspond à ce que dans la mitose classique on appelle souvent le stade *diaster* (début de la métaphase) c'est-à-dire celui où les deux plaques équatoriales filles sont nettement séparées et en voie de migration vers les pôles. Voici ce qu'on observe (fig. v) : dans un parasite ellipsoïdal on voit de part et d'autre d'une zone cytoplasmique équatoriale, de même structure que le cytoplasme pariétal, deux espaces clairs sans inclusions ni pigment qui ne sont pas entièrement occupés par les noyaux. Chacun de ceux-ci est constitué par une plaque formée de chromosomes rangés parallèlement sur une seule assise, au contact même de la zone cytoplasmique équatoriale. Du côté des pôles, ces chromosomes sont en rapport avec des fibres achromatiques qui convergent toutes vers un point qui marque l'emplacement du centre de division, invisible lui-même.

La figure 6 représente un stade un peu plus avancé où l'on voit les chromosomes qui ne sont plus aussi régulièrement agencés en plaque se rapprocher des centres suivant les fibres du fuseau. Dans une mitose ordinaire ce stade conduirait à la reconstitution des noyaux fils. Chez les

*Oodinium*, le phénomène s'arrête là, et tout de suite une nouvelle division commence, dans un sens perpendiculaire à la première. Vers la fin de la sporogénèse, les divisions ne se font donc plus dans un sens toujours longitudinal. Elles s'effectuent, au contraire, normalement les unes aux autres. Je ne sais pas à partir de quel degré de la segmentation ces scissions perpendiculaires les unes aux autres commencent à se produire.

Tandis que la cellule mère s'étrangle dans sa région équatoriale, on voit dans chacun des noyaux les chromosomes se ranger, perpendiculairement à leur direction primitive, en une plaque serrée de part et d'autre de laquelle se voient les fuseaux achromatiques. Cette plaque de chromosomes se dédouble à son tour, et le cytoplasme pariétal s'insinue aussitôt, avec les inclusions qu'il contient, entre ses deux moitiés. C'est alors le stade dont nous sommes partis. Quelquefois, la scission de la cellule mère n'est pas encore achevée que déjà ses deux noyaux sont en voie de dédoublement. La durée d'une de ces divisions n'excède pas une demi-heure. Dans notre chapitre général nous comparons cette mitose à celle très semblable des Périдиниens libres, particulièrement à celle des *Peridinium* avec laquelle elle offre les plus grandes analogies.

Pour l'instant notons seulement que dans le cas présent, comme dans tant d'autres déjà, l'observation attentive des phénomènes a révélé qu'il fallait substituer la notion de mitose à celle de division directe, notion à laquelle en était resté BARGONI en ce qui concerne l'*Oodinium* des Salpes. Quant à celui des Oikopleures, POUCHET ne s'était pas prononcé sur le mode de sa caryodiérèse.

DIFFÉRENTIATION ET STRUCTURE DES FLAGELLISPORES (DINOSPORES). — Sur une trentaine d'individus que j'ai mis en observation, dans des salières couvertes contenant de l'eau de mer très pure, deux seulement ont évolué jusqu'à la différenciation des dinospores. Encore quelques-unes seulement des cellules provenant des segmentations répétées avaient-elles abouti à ce stade ultime. Les autres restées à un stade assez avancé de la multiplication se sont altérées. Pouchet a eu d'ailleurs les mêmes difficultés à observer ses petits Gymnodiniens et les auteurs venus après lui ne les ont point revus. BARGONI (1894), BROOKS et KELLNER (1908), DOGIEL (1910).

Comme POUCHET l'a lui-même noté, c'est 24 heures après la mise en observation d'individus récemment détachés, porteurs de leur première cuticule avec la cicatrice pédonculaire, que la sporogénèse est achevée.

Les dinospores ont la forme de petits champignons, à pied bul-

beux. Le chapeau correspond à la moitié antérieure du Péridinien. Dans le sillon, très profond, qui est sous le chapeau, on voit, en y regardant à un très fort grossissement, le flagelle ondulant transversal, et le long du pied, le dépassant postérieurement, mais non contenu dans un sillon marqué, le flagelle axial. Dans le cytoplasme, antérieurement et surtout postérieurement, mais très raréfiées, les inclusions que nous connaissons déjà (fig. 7, pl. I).

Au centre du corps, et occupant près de la moitié de son volume, le noyau unique, sphérique, incolore, formé de microsomes alignés en files. Plus de traces du centre de division, même au point d'insertion des flagelles.

Ces dinospores se meuvent comme les autres Péridiniens en tournant sur elles-mêmes autour de leur axe longitudinal. Il est d'ailleurs impossible d'analyser ce mouvement dans ses détails, car aussitôt que l'on recouvre d'une lamelle la goutte qui les contient, pour user d'un objectif fort — cela sans les comprimer — on les voit s'arrêter, se gonfler et en moins d'un quart d'heure prendre la forme d'une sphère limitée par une fine pellicule et creusée d'une grosse vacuole, dans laquelle s'agitent des granules animés d'un intense mouvement brownien.

Je n'ai pas observé chez ces dinospores de figures de division, ni de figures qui puissent être interprétées comme des copulations.

CONCLUSIONS. HOMOLOGIES AVEC LES PÉRIDIINIENS LIBRES. — Voici les conclusions principales que l'on peut tirer de cette étude encore très fragmentaire d'*Oodinium Poucheti*.

1° La confirmation qu'il s'agit bien là d'un Péridinien ;

2° Les corps jaunes ellipsoïdaux que l'on trouve libres dans la mer, en même temps que ceux fixés sur les *Oikopleura* sont bien des individus détachés de ces Appendiculaires ;

3° La certitude qu'*Oodinium Poucheti* effectue sa croissance sur les Appendiculaires puisqu'il y passe d'une taille de 20 à 30  $\mu$  à une taille de 170  $\mu$  avec des modifications de forme et de structure. Ce n'est pas là à vrai dire une preuve indiscutable qu'il vive au dépens de l'hôte, qu'il soit comme le veut POUCHET un vrai parasite ; mais c'est une preuve qu'il ne représente pas sous sa forme fixée un état de repos, une forme latente d'un Péridinien libre, comme l'avance BÜTSCHLI (1887) et le répète LEMMERMANN (1894), mais bien un état de végétation active qui correspond exactement à ce tronçon du cycle que chez les Sporozoaires on nomme le trophozoïte. Nous en trouverons l'équivalent chez les autres Péridi-

niens parasites dans la cellule initiale des *Apodinium*, des *Blastodinium* et des *Haplozoon*.

Chez ceux des Périдиниens libres dont la phase d'accroissement ne se confond pas totalement avec la phase de reproduction (genre *Peridinium*, par exemple), c'est dans la forme cuirassée que l'on doit voir l'homologue de la forme fixée des *Oodinium*. Et chez ces mêmes Périдиниens, ce sont les éléments nus, gymnodiniformes, qui se différencient sous la cuirasse après une ou deux segmentations du contenu, que l'on doit regarder comme équivalent aux dinospores des *Oodinium*.

### *Oodinium fritillariae* CHATTON 1912

Fig. 9-16, pl. I.

*Oodinium fritillariae* CHATTON (1912, p. 87, fig. 2).

Type de l'espèce parasite sur le tégument (région stomacale) de *Fritillaria pellucida* BUSCH, à Villefranche-sur-Mer. Hiver. (Fig. 9-16, pl. I.)

NOTE. LOCALISATION. — Parmi les nombreuses *Fritillaria pellucida*

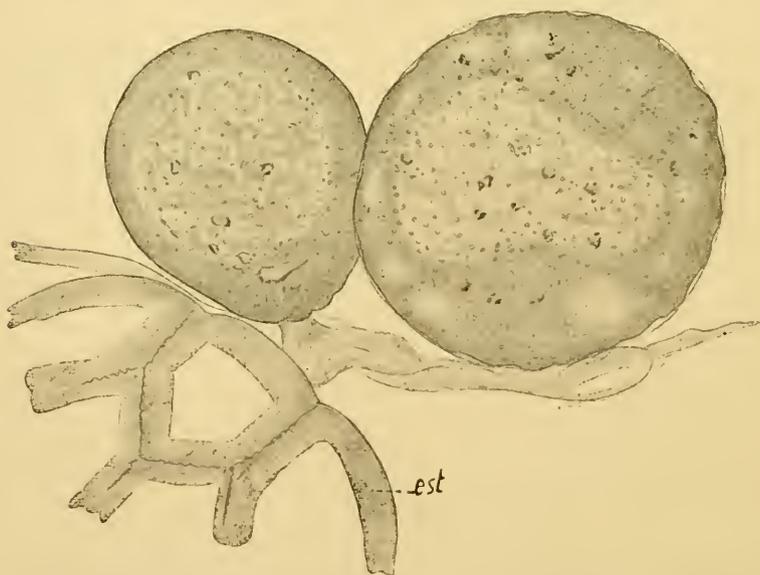


FIG. V. *Oodinium fritillariae* sur *Fritillaria pellucida*. Deux individus fixés au niveau de l'estomac (est.) ( $\times 5.0$ ).

BUSCH (= *F. furcata* FOL) que j'ai examinées au cours de mes recherches, en quête d'*Apodinium* et de *Neresheimeria* (= *Lohmanella* NERESHEIMER). je n'en ai vu qu'une vingtaine porteuses d'*Oodinium*, dont cinq en mars

1910 à la Station zoologique russe de Villefranche et les autres au Laboratoire Arago du 27 au 29 octobre 1912. Je n'en ai pas vu sur les très rares *Fritillaria formica* et *Fritillaria megachile* qui se sont trouvées dans mes bocaux de pêche.

La plupart des Fritillaires parasitées ne portaient qu'un seul *Oodinium* ; trois seulement en présentaient deux. Elles ne les portaient d'ailleurs pas, en général, sur leur queue, comme font les Oikopleures. A l'exception de deux individus, tous se trouvaient fixés sur le corps. Et là même leur localisation n'est pas quelconque. C'est au niveau des poches stomacales et intestinales, et plus particulièrement à l'endroit où la poche intestinale postérieure est sous-jacente au tégument, sur la marge droite du corps, un peu au-dessus de l'anus, qu'est le lieu de prédilection des parasites (fig. 9 et v). En dehors de cette région, je n'ai observé qu'un seul *Oodinium* qui était implanté sur la lèvre supérieure.

#### I. STADES JEUNES.

FORME. STRUCTURE. — L'individu le plus petit que j'aie pu rencontrer est figuré en 1°. Il était piriforme et complètement incolore, comme les jeunes *O. Poucheti*. Il mesurait 15  $\mu$ . de long sur 10  $\mu$ . de plus grand diamètre.

Le cytoplasme était homogène et réfringent et ne renfermait que de rares grains brillants et quelques concrétions. Dans la partie distale renflée du corps se voyait un gros noyau sphérique de 7  $\mu$ . de diamètre, clair, dont la masse, non entourée d'une membrane individualisée, était entièrement constituée de fins éléments sphérolaires également calibrés, et plus ou moins nettement alignés en files. C'est là l'aspect caractéristique du noyau au repos des Péridiniens et que nous retrouverons chez tous nos parasites.

Le corps était complètement enveloppé dans une fine pellicule lisse et translucide qui en était légèrement décollée au pôle proximal.

RHIZOIDES DE FIXATION ET DISQUE ADHÉSIF. — L'appareil de fixation consistait en un tronc très court pénétrant le tégument de l'Appendiculaire et s'épanouissant brusquement sous celui-ci, en une infinité de très fins filaments divergents, peu ramifiés. La plupart de ces rhizoïdes atteignaient la poche intestinale sur laquelle ils s'épandaient sans paraître y pénétrer. On avait d'ailleurs l'impression que, prenant appui sur elle, ils avaient entraîné le parasite en déprimant fortement le tégument qui se trouvait presque être à son contact.

Au bout d'une heure environ les rhizoïdes s'étaient notablement rétractés. Ils se comportent donc comme des pseudopodes. Nous verrons cependant en étudiant les individus adultes qu'ils ne leur sont pas tout à fait assimilables, et qu'ils présentent un degré de complexité un peu plus élevé.

Toujours est-il qu'à ce stade le parasite rappelle à s'y méprendre, avec sa coque, son gros noyau et ses rhizoïdes filamenteux quelque gromidé qui aurait poussé ses pseudopodes dans le corps de la Fritillaire. Et l'on conçoit fort bien que les naturalistes (BARGONI, BROOKS et KELLNER) qui ont vu ces formes sans en connaître les germes, se soient arrêtés à cette interprétation.

Mais chez *O. fritillariae* ce stade à rhizoïdes étalés n'est qu'éphémère, à l'encontre de ce qui se passe chez l'*Oodinium* des Salpes où, d'après BARGONI (1894), et aussi d'après CAULLERY (documents communiqués), il persiste pendant toute la croissance. Le très jeune individu que j'ai décrit était le seul en effet qui présentât cette structure de l'appareil de fixation.

Le parasite que représente la fig. 11, et qui mesurait  $95\mu$ , était attaché à l'Appendiculaire, non plus par un système pénétrant, mais par un large disque hyalin, étalé sur le tégument. Il en était de même chez tous les autres individus observés (fig. v).

Il semble à première vue qu'il n'y ait rien de commun entre l'arborisation de rhizoïdes du tout jeune parasite et le large pavillon des autres *Oodinium*. Et l'on peut être tenté de se demander si le premier était bien de même espèce que les seconds. Je crois que sa situation au niveau de la poche intestinale, exactement là où les autres se rencontrent le plus souvent, est déjà une forte présomption en faveur de leur identité. D'ailleurs, nous verrons plus loin, en étudiant sur coupes la structure de l'appareil de fixation chez les gros individus, qu'il ne diffère par rien de fondamental de celui des petits, et qu'il est facile de concevoir le mécanisme de la transformation de celui-ci en celui-là.

Etudions maintenant les individus les plus développés sans nous arrêter à décrire le stade intermédiaire que représente la fig. 12.

## II. STADES « ADULTES ».

FORME. COLORATION. STRUCTURE DU CYTOPLASME. — La forme varie de celle d'un ellipsoïde peu allongé, mesurant  $130\mu$  de long sur  $80\mu$  de diamètre, à celle d'une sphère parfaite de  $80\mu$  à  $115\mu$  de diamètre.

Huit des onze individus observés étaient sphériques. Les autres n'avaient nullement le pôle de fixation atténué, c'est-à-dire le galbe piriforme d'*O. Poucheti*. Ils n'en avaient pas non plus la forte pigmentation ocracée, et par conséquent l'opacité que présente également *O. amy-laceum*. Cinq d'entre eux étaient complètement incolores et en fait d'inclusion ne contenaient que des concrétions peu nombreuses, volumineuses et irrégulières de forme. Pas de grains amy-lacés, et partant un cytoplasme très translucide laissant voir avec la plus grande netteté le contour du noyau, les tronçons du spirème, et les vacuoles du cytoplasme. Les autres individus ne présentaient qu'une légère teinte jaunâtre qui paraissait due à un pigment diffus. Comme inclusions quelques globes réfringents formant amas plus ou moins dense en certains points du corps. Chez certains individus, ils étaient régulièrement répartis dans la couche cytoplasmique sous-jacente à la cuticule.

Il y a toujours dans le cytoplasme des vacuoles. Quand il y en a peu, elles sont généralement au pôle proximal, au voisinage du pédoncule. Aucune d'elles ne m'a semblé constante, aucune d'elles ne m'a montré de pulsations rythmiques comme celles que DOGIEL (1909) a observées chez son *Oodinium* des Alciopes.

Ces vacuoles peuvent prendre chez certains individus, et particulièrement, m'a-t-il semblé, chez ceux qui sont fixés en dehors de la région intestinale, un tel développement que le noyau est presque complètement séparé par elles de la paroi du corps, et ne lui est plus rattaché que par de minces lames cytoplasmiques. Ces individus présentaient en même temps une surface cabossée, et un défaut presque complet de pigmentation, tous caractères qui semblent témoigner de conditions d'existence précaires.

Sur les coupes colorées à l'hématoxyline au fer, le cytoplasme apparaît comme une masse homogène semée d'une infinité de granules très sidérophiles, et qui chez l'individu représenté en 15 était assez régulièrement creusée de vacuoles.

NOYAU. — La partie distale du parasite est occupée par un noyau très volumineux de forme générale sphérique, mais dont le pôle proximal m'a paru constamment déprimé, même légèrement invaginé (fig. 15). Il mesure jusqu'à 75- $\mu$ .

Bien que ce noyau soit très nettement délimité par une couche cytoplasmique légèrement condensée, il ne possède point de membrane individualisée ; rien de semblable à la coque que figurent BARGONI (1894) chez l'*Oodinium* des Salpes, et DOGIEL (1910) chez celui des Alciopes. A son

intérieur on distingue assez bien un peloton qui le remplit tout entier.

Le suc nucléaire est représenté sur les coupes par un coagulum homogène, incolore ou à peine teinté de gris, parcouru en tous sens par des filaments qui sont les tronçons d'un cordon pelotonné, d'un véritable spirème. Ce cordon est manifestement formé, à ce stade d'un fil axial peu colorable sur lequel sont alignés des microsomes chromatiques. (Fig. 15). Je n'ai vu ni nucléole, ni appareil kinétique. Dans l'individu que représente la fig. 16 ce cordon se présentait plutôt comme un boyau.

STRUCTURE DU PÉDONCULE ET DU DISQUE. — L'intérêt qui s'attache à l'*Oodinium* de *Fritillaria pellucida* réside surtout dans la structure de son appareil de fixation.

C'est bien comme l'a vu superficiellement POUCHET (1885 a), chez *O. Poucheti*, « un pédicule qui s'étale en forme de disque sur le tégument de l'Appendiculaire ». Mais souvent le pédoncule lui-même n'est perceptible que par sa silhouette car il est complètement engainé par un bourrelet que fait le corps tout autour de lui, de sorte que celui-ci paraît sessile. Mais le disque qui peut mesurer jusqu'à 60  $\mu$  de diamètre, est toujours bien visible. Chez un certain nombre d'individus, le pédoncule lui-même se dresse bien dégagé. L'un et l'autre sont formés par une substance hyaline, tout à fait homogène, beaucoup plus réfringente que l'eau. Ils paraissent revêtus de la cuticule même du corps, mais la gaine qu'elle leur constitue ne s'en décolle jamais. Le pédoncule montre toujours à sa base quelques gros plis, grâce auxquels il jouit malgré son épaisseur d'une grande souplesse qui permet au parasite d'osciller en tous sens autour de son point de fixation. La marge du disque montre elle-même souvent de fins plis concentriques.

Examinés à un très fort grossissement, le disque et le pédoncule apparaissent très finement striés, l'un selon son axe, l'autre perpendiculairement à son bord et à sa base. Mais pour se faire une idée exacte de leur structure, il faut l'examiner sur coupes.

Le pédoncule est formé, comme l'ont vu BARGONI (1834) et DOGIEL (1910), par un faisceau dense d'innombrables et fines fibrilles, très peu colorables qui, d'une extrémité, s'épanouissent en gerbe sous le noyau, venant presque à son contact, et se terminent dans le cytoplasme, et de l'autre rayonnent dans toute l'étendue du disque, où elles prennent fin chacune, au contact de la cuticule de l'hôte par un bâtonnet sidérophile.

Les bâtonnets du centre du disque sont, comme les fibres elles-mêmes du centre du pédoncule, normales à la surface d'insertion; ceux de la périphérie sont d'autant plus inclinés vers le centre qu'ils en sont plus éloignés.

L'ensemble de ces bâtonnets forme une sorte de revêtement en brosse au tégument très mince et d'ailleurs anhyste de la Fritillaire<sup>1</sup>.

Entre ces deux gerbes de fibres le pédoncule présente une région moyenne renflée en une sorte de bulbe contenu dans la cavité proximale du corps comme un condyle est contenu dans sa cavité cotyloïde.

Il n'y a pas pénétration des fibrilles dans la cavité du corps de l'Appendiculaire comme nous l'avons constaté au stade jeune et comme BARGONI (1894), puis CAULLERY (documents communiqués) et DOGIEL (1910) l'ont observé aux stades les plus développés, chez l'*Oodinium* des Salpes et celui des Alciopes. Nous consacrerons un paragraphe spécial à la comparaison de ces formations.

CONJECTURES SUR LE CYCLE ÉVOLUTIF. — Manquant de matériel, je n'ai rien pu voir de l'évolution de cet *Oodinium*, pas même le sens des scissions du corps lors des premières bipartitions, ce qui eût été particulièrement intéressant à cause des divergences existant sur ce point entre les observations de POUCHET et les miennes d'une part sur *O. Poucheti* (division longitudinale), et celles de BARGONI d'autre part sur *O. amylaceum* (division transversale).

Je n'ai jamais rencontré aucune forme à l'état libre que j'aie pu rapporter à *O. fritillariae*. D'ailleurs les parasites, qui cependant semblaient tous avoir atteint leur complet développement, étaient peu caducs.

L'un d'eux seul s'est détaché spontanément par une constriction de plus en plus profonde du pédoncule au niveau où celui-ci s'épanouit dans le cytoplasme. La figure 14 représente cette constriction achevée. Le pédoncule est réduit à une sorte de tête qui après la chute du corps forme avec le disque, qui reste adhérent à l'hôte, un appareil en forme de bouton de sonnette. J'ai trouvé sur deux Fritillaires de ces vestiges d'*Oodinium*.

Il n'est donc pas douteux que l'évolution d'*O. fritillariae* ne soit conforme dans ses grandes lignes à celle d'*O. Poucheti* : parasitisme et croissance sur l'hôte sans multiplication, libération, puis sporogénèse.

#### ***Oodinium amylaceum* BARGONI 1894**

*Salpicola amylacea* BARGONI (1894, p. 43-63, pl. III et IV).

Parasite sur la branchie des Salpes. Messine. Naples.

Je ne fais ici que résumer brièvement les observations de BARGONI, dans ce qu'elles ont d'essentiel à notre point de vue, en leur ajoutant celles

(1) Voir p. 62 ce que l'on sait sur la structure du tégument chez *Fritillaria pellucida* BUSCH.

que M. CAULLERY a faites à Naples en mars 1906 et qu'il m'a très aimablement communiquées.

NOTE. LOCALISATION. — Aux mois de mars et d'avril 1893, BARGONI a observé qu'à certains jours les Salpes (*S. mucronata* et *S. democratica*)

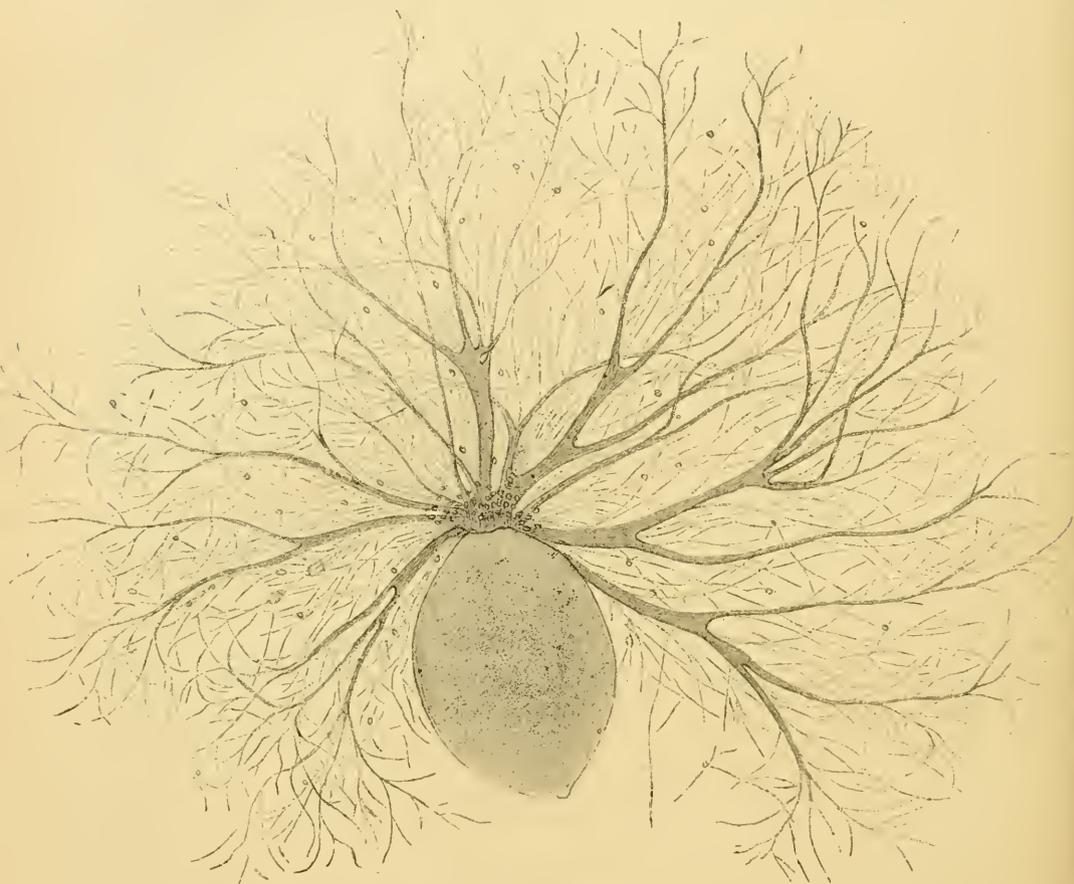


FIG. VI. *in.* BARGONI (1894). *Oodinium amylicum* (BARGONI). Individu subadulte.

que le courant amenait dans le port de Messine se présentaient comme piquetées de jaune, et il reconnut qu'elles devaient cet aspect singulier à la présence dans leur cavité branchiale de corps jaunes piriformes adhérents à la paroi par leur pôle aminci. Très caducs, ces corps se rencontraient aussi au fond des bœux de pêche, détachés des Salpes.

FORME. STRUCTURE. — Les plus petits (dimensions ?) étaient d'un jaune pâle, les plus gros d'un jaune brun opaque et de texture granuleuse. Leur cytoplasme renfermait un très grand nombre des grains auxquels

l'auteur a reconnu les caractères de l'amidon. Dans tous, un gros noyau vésiculeux ellipsoïdal. Ce noyau est formé d'une masse uniformément granuleuse entourée d'une membrane bien individualisée. Après fixation, il est presque toujours contenu au centre d'une vacuole due à une contraction artificielle. Le corps est entouré d'une pellicule hyaline que l'auteur a vu se colorer en bleu par l'action successive de l'acide sulfurique et de l'eau iodée.

Tout cela en somme très semblable à ce que nous connaissons des *Oodinium* des Appendiculaires.

RHIZOÏDES DE FIXATION. — Ce qui paraît propre au parasite des Salpes c'est le développement considérable de l'appareil de fixation. Vu sur l'animal vivant, c'est aussi un tronc court et robuste, hyalin, mais dont on distingue mal les rapports avec l'hôte. Étudié sur coupes, ce tronc apparaît comme formé d'un faisceau dense de fibrilles, qui prend naissance au voisinage du noyau tout comme chez *Oodinium fritillariae*, mais qui s'épanouit dans les tissus de la Salpe en une riche arborisation de rhizoïdes, dont les plus longs atteignent la double longueur du grand axe du parasite. Chez les jeunes individus, les rhizoïdes sont moins nombreux, mais tout aussi longs. Il est à noter qu'ils sont, dit l'auteur, invisibles à l'état vivant. Ils sont formés de fines fibrilles qui prolongent directement celles du tronc pédonculaire. Celui-ci contient donc théoriquement autant de fibrilles qu'il y en a dans l'ensemble des rhizoïdes.

À l'endroit où le pédicule pénètre dans le corps, la surface de celui-ci, recouverte de sa cuticule, s'invagine le long du tronc sur une certaine partie de sa longueur, comme chez l'*Oodinium* des Fritillaires.

SPOROGENÈSE (SCISSION TRANSVERSALE). — La reproduction rappelle exactement ce que nous connaissons chez *Oodinium pulvisculus* et *O. fritillariae*. Le parasite se libère en rétractant ses rhizoïdes qui se comportent comme des pseudopodes. Il s'encapsule complètement de sorte que toute trace de cicatrice pédonculaire s'efface, de même, semble-t-il, que toute trace du faisceau fibrillaire interne.

BARGONI dit explicitement que les divisions sont transversales, et c'est ainsi qu'il les figure. Mais il y a lieu de faire des réserves sur cette observation, car tous les individus en division représentés par l'auteur avaient déjà mué leur première coque avec la cicatrice pédonculaire, qui, seule, permet d'assigner à l'organisme détaché une orientation précise. Au moment où débute la scission, même si elle est longitudinale, le corps peut être étiré dans le sens transversal, de telle sorte qu'à n'en

juger que par la forme, on prend l'axe transversal pour l'axe longitudinal.

Le noyau se diviserait lui-même par simple étranglement et certaines images montrent une avance notable de la division nucléaire sur la divi-

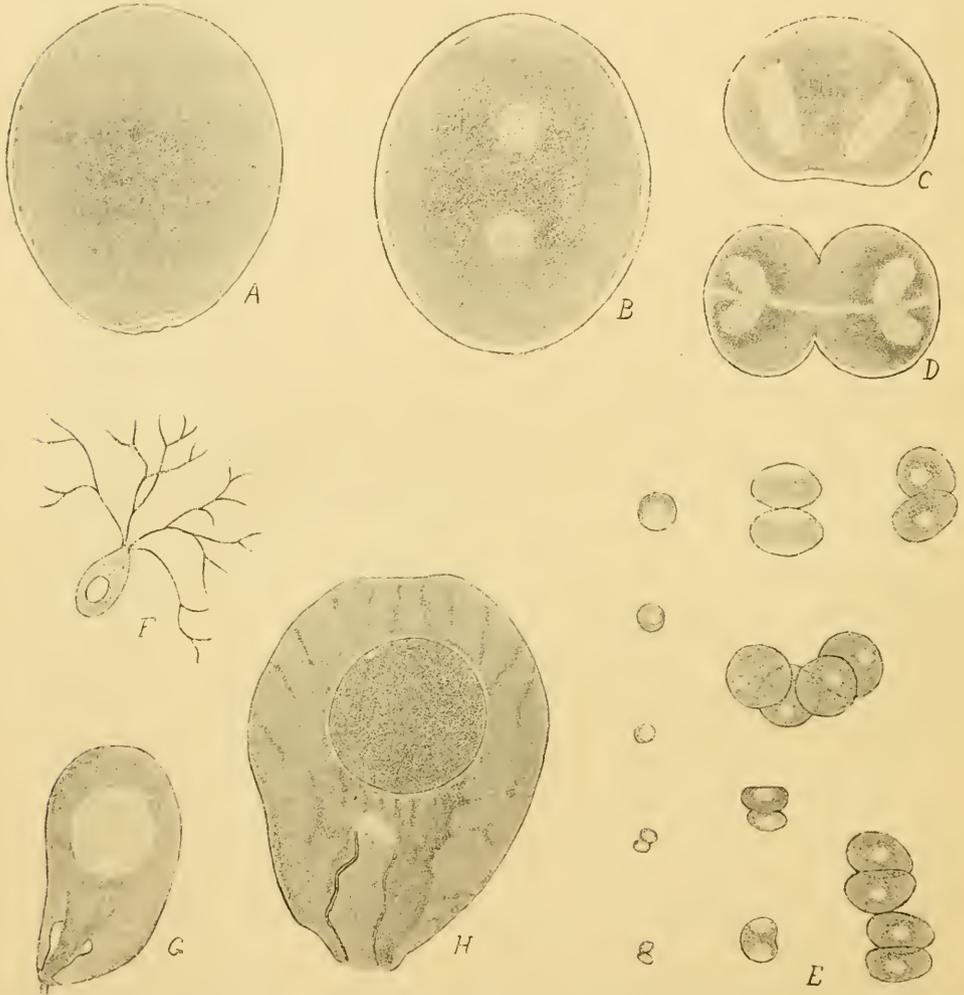


FIG. VII. *im.* BARGONI (1894), *Oodinium amylaceum* (BARGONI) : a, individu détaché d'une salpe; b, scission binaire presque achevée; c, d, e, stades successifs de la division à l'état libre; f, très jeune individu fixé; g, h, coupes d'individus fixés.

sion cytoplasmique, de sorte que les éléments paraissent souvent binucléés.

BARGONI n'a vu aboutir ces divisions répétées, où les cellules filles se séparent les unes des autres, qu'à de petits éléments subsphériques, immobiles.

PÉRIDIINIEN OU FORAMINIFÈRE? — Impressionné par la forme du corps, par son revêtement cuticulaire dont la nature cellulosique lui donne cependant à réfléchir, et surtout par les rhizoïdes ramifiés dans lesquels il voit de véritables pseudopodes, l'auteur a la conviction qu'il a affaire à un Foraminifère imperforé, monothalame, un gromidé qu'en raison de ses caractères spéciaux : nature cellulosique de la cuticule<sup>1</sup>, mode de vie, il considère comme devant former le genre nouveau *Salpicola*.

En plus de ces deux derniers caractères, je ferai valoir contre l'annexion du parasite des Salpes aux Foraminifères les arguments suivants :

1° La taille et la structure du noyau. Celui-ci est chez tous les monothalames un noyau vésiculeux à caryosome central, plus ou moins volumineux, et à chromatine fixée sur un réseau qui encombre tout l'espace nucléaire périphérique ;

2° Les divisions successives et rapides du corps sans croissance intercalaire ;

3° La nature des rhizoïdes de fixation. Encore qu'ils soient rétractiles et que sous ce rapport ils se comportent bien comme des pseudopodes, ils

s'en différencient nettement par leur structure fibrillaire et le fait qu'ils ne s'anastomosent point, comme font ceux de tous les Foraminifères.

L'existence de pseudopodes, fussent-ils anastomosés, ne pourrait être regardée comme caractérisant plutôt un Foraminifère qu'un Dinoflagellé. SCHÜTT (1895) en a décrit et figuré de très développés chez les *Podolampas*.

Le parasite des Salpes rappelle au contraire par l'ensemble de sa mor-

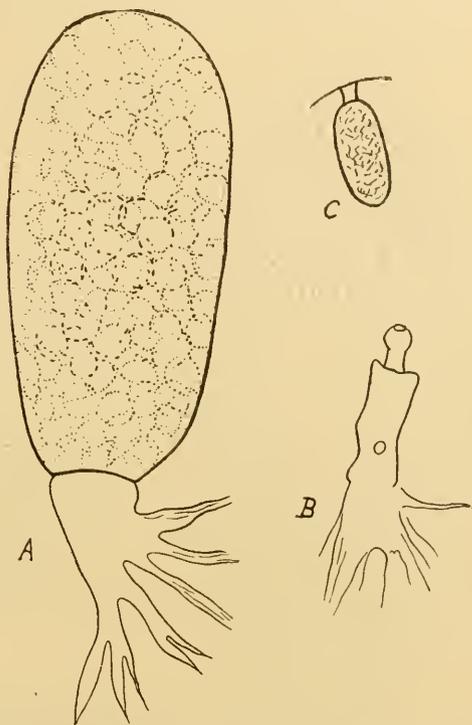


FIG. VIII. *Oodinium amylaceum* sur *Salpa africana* d'après des croquis communiqués par CAULLERY : a, gros individu dont le cytoplasme contenait des granules bruns par paquets, répartis plus ou moins en réseau ; b, pédoncule d'un parasite après chute de celui-ci ; c, petit individu fixé.

1. Les gromidés ont une coque chitineuse.

phologie et de son évolution l'*Oodinium Poucheti* et les formes affines. C'est aussi ce qu'a reconnu DOGIEL (1910).

J'ai tenté moi-même de retrouver ces parasites des Salpes. A Banyuls, ces Tuniciers sont peu communs, du moins aux périodes où je m'y trouvais. Aucun de ceux que j'ai examinés ne m'a montré d'*Oodinium*. Je n'ai pas été plus heureux à Villefranche, où à la Station zoologique russe j'ai eu à ma disposition en mars et avril 1910 un assez grand nombre de ces tuniciers.

C'est à M. CAULLERY, qui les a recueillis pendant un séjour à la Station de Naples, en mars 1906, que je dois les renseignements originaux suivants dont je me fais un plaisir de le remercier ici :

Les parasites ont été rencontrés dans la cavité branchiale de *Salpa africana*. Leur forme générale était ellipsoïdale, à pôles aplatis plutôt que piriformes. Ils étaient colorés en jaune plus ou moins foncé, et dans certains d'entre eux le cytoplasme était très vacuolaire. Ils étaient fixés sur l'hôte par un gros tronc fibrillaire ramifié en rhizoïdes dans les tissus. Le corps était très caduc. L'un de ces individus (fig. VIII b) s'est, après un certain temps d'observation, détaché de son pédoncule qui est resté en place dans le tégument de la Salpe avec la forme que montre la figure. Le bouton terminal représente la partie du tronc interne au corps de l'*Oodinium*. Les parasites intacts sont d'ailleurs capables de rétracter leurs rhizoïdes à la manière de pseudopodes. M. CAULLERY n'a jamais vu à cet *Oodinium* de disque adhésif analogue à celui d'*O. fritillarice*.

#### ESPÈCES D'IDENTITÉ INCERTAINE

##### *Oodinium* sp.

*Gymnodinium pulvisculus* V. DOGIEL (1910, p. 433, fig. E).

parasite d'*Alciopé* sp. (annélide)

Les *Oodinium* passés en revue jusqu'ici étaient parasites des Tuniciers pélagiques : Salpes et Appendiculaires. J'ai rappelé que POUCHET (1885) avait déjà observé un de ces Périдиниens sur un Siphonophore à Concarneau.

V. DOGIEL (1910) rapporte qu'il en a vu à Naples sur divers animaux pélagiques qu'il a négligé de mentionner avec précision. Voici tout ce qu'il en dit : « Diese Peridinee... parasitiert an Salpen, aber auch an andern pelagischen Tieren, so Z. B. den Alciopidae, Pteropoden u. a. m. ». Il les identifie ainsi que *Salpicola amyllacea* BARGONI à *Gymnodinium*

*pulvisculus* POUCHET. Il semble que sa description s'applique uniquement à des parasites d'Annélides du genre *Alciope*, Annélides qu'il n'a d'ailleurs pas spécifiquement déterminées. Le matériel étant rare, c'est seulement quelques individus adultes qu'il a pu étudier, principalement sur coupes.

Le cytoplasme affecte exactement la même structure que chez le parasite des Salpes.

Le noyau ellipsoïdal, qui ne se colore que très faiblement, est cons-

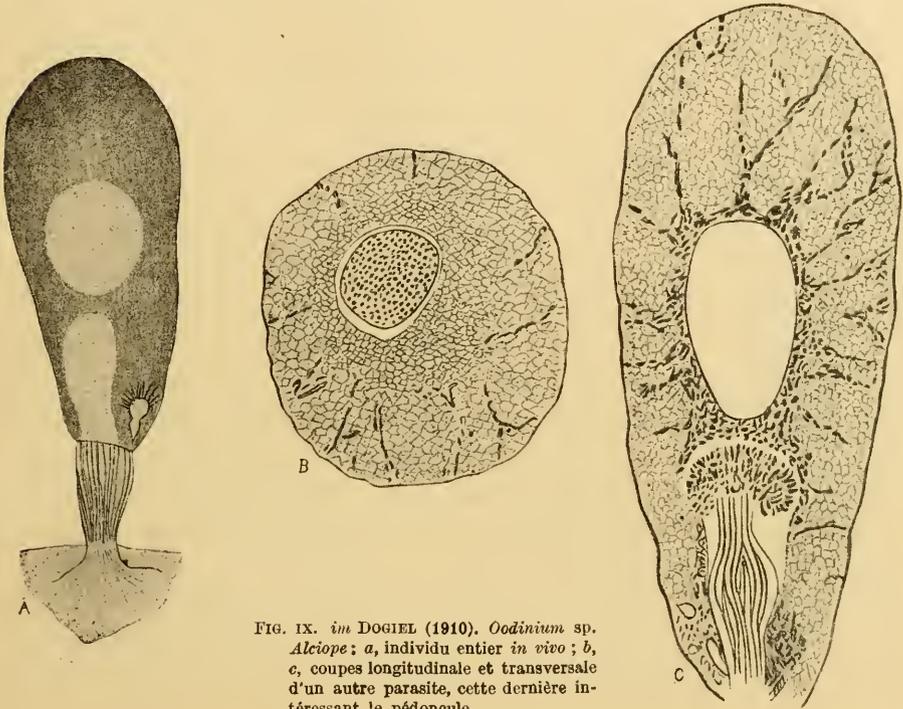


FIG. IX. *in* DOGIEL (1910). *Oodinium* sp. *Alciope*; a, individu entier *in vivo*; b, c, coupes longitudinale et transversale d'un autre parasite, cette dernière intéressant le pédoncule.

titué par une masse finement granuleuse, dans laquelle sont un grand nombre de fibres plus sombres ou de bâtonnets anastomosés. La seule figure que l'auteur ait donnée du noyau coloré ne montre qu'une teinte plate uniforme.

Il aurait vu aussi une vacuole pulsatile située à la partie proximale du corps et qu'il assimile aux pusules des Périidiniens libres décrites par SCHÜTT (1895). Il décrit un pédoncule fibrillaire analogue à celui des autres *Oodinium*, mais il ne définit pas clairement quels sont ses rapports avec le tégument de l'hôte : « Die Pseudopodien dringen nicht sofort nach ihren Austritt aus der Scheide in die Haut von *Alciope* ein, sondern bilden

zuvor gleichsam einen Stiel, vermittels dessen der Parasit an dem Körper des Wirtstieres aufgehängt ist. » La figure qu'il en donne n'est pas plus instructive que ce texte.

### Oodinium sp.

de *Criseis acicula* (ptéropode) (fig. x)

J'ai observé à plusieurs reprises à Banyuls des *Criseis acicula* très fréquentes en automne dans le plankton de la baie, qui présentaient dans leur cavité palléale un corps ovoïde jaune semblable d'aspect aux parasites des appendiculaires (fig. x). Extraits par dissection, ces corps pouvaient être, en effet, reconnus pour des *Oodinium* indubitables. Ils sont toutefois plus allongés que ceux décrits jusqu'ici (170  $\mu$  de long sur 55  $\mu$  de large). Jamais ils n'ont montré de cicatrice pédonculaire. Ils ne paraissent pas fixés à l'hôte. Il y avait dans le plankton en même temps que ces *Criseis* porteuses d'*Oodinium* des parasites libres, mais aucun animal porteur de formes fixées. Il me semble donc qu'on peut jusqu'à plus ample informé considérer ces *Oodinium* comme des parasites des *Criseis*, qui se nourriraient par osmose, et non par absorption radiculaire, des sécrétions de l'épithélium palléal. Rappelons que DOGIEL (1910) a signalé un *Oodinium* adhérent au tégument d'un



FIG. X. *Oodinium* sp. extrait de la cavité palléale de *Criseis acicula*. ( $\times 400$ ).

ptéropode indéterminé. (Voir ci-dessus.)

### *Oodinium appendiculariae* BROOKS et KELLNER 1908

*Oikopleura* sp. KELLNER (1907, p. 653, fig. 1, 2, 3 (embryons).

*Oikopleura tortugensis* BROOKS et KELLNER (1908, p. 90 et 93, fig. 6, 12-25 (embryons).

*Gromia appendiculariae* BROOKS et KELLNER (1908, p. 93).

parasite sur la queue d'*Oikopleura tortugensis* BROOKS et KELLNER, Iles Tortugues, Floride.

TUNICIER, FORAMINIFÈRE OU PÉRIDINIEN ? — C'est une histoire bien troublante que celle de ce parasite. En 1907, paraissait dans le *Zoologischer Anzeiger* une note de KARL KELLNER qui, en quelques lignes et trois croquis, décrivait d'étranges organismes de forme ovoïde fixés par

un pédoncule sur la queue d'une *Oikopleura* des parages de la Floride.

Que l'auteur ait vu dans ces formations des parasites plutôt que des cellules glandulaires, cela nous paraît raisonnable. Mais pour qu'il en fit des œufs et des embryons d'*Oikopleura*, de sérieuses raisons devaient lui

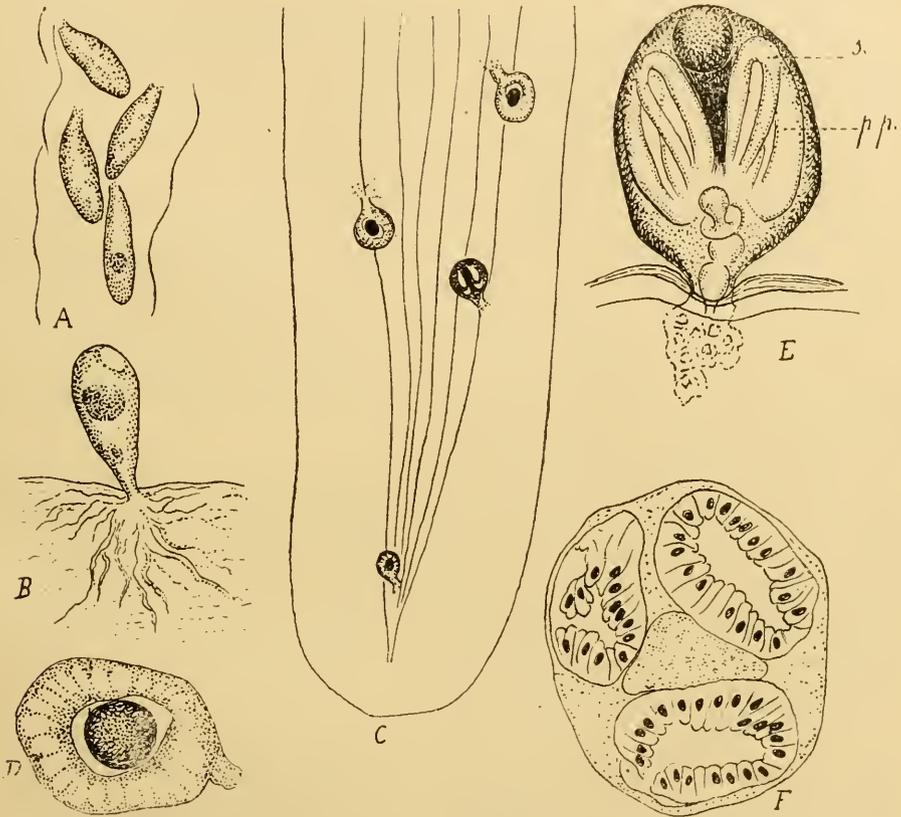


FIG. XI. *in.* BROOKS et KELLNER (1908). *Oodinium appendiculariae* (BROOKS et KELLNER). A, Gregarine like parasites in the house. B, Rhizopod *Gromia* rooted to the tail of *Oikopleura*. C, Part of the tail  $\times 13$  (?) showing eggs and embryos rooted as parasites upon it. D, Egg within its follicle attached to the tail. E, Ventral view of embryo  $\times 300$ . p. p., poches pharyngiennes; s., spiracula, remarquer le condyle pédonculaire. F, Coupe transversale d'un semblable « embryon ».

sembler nécessaires, d'autant plus nécessaires qu'à la larve d'aucun Tunicien l'on ne connaissait jusqu'alors semblable habitus et semblable habitat. Voici d'ailleurs toute la description : « Bei genauerer Untersuchung in dem Laboratorium der Johns Hopkins Universität unter der Leitung von Professor W. K. BROOKS, stellte es sich heraus, dass diese Körperchen, welche irrtümlich als Drüsenzellen bekannt waren, Tunicaten in eiförmigen und embryonalen Zustände sind. Da die Eier jedoch kleiner

sind als diejenigen aller anderer bis jetzt bekannten Arten von Tunicaten, so sind es wahrscheinlich die Eier und Embryonen von einer *Oikopleura*. Aus Mangel an Material und wegen des nicht gut konservierten Zustandes der Objekte kann leider nur weniger über die Entwicklungstufen berichtet werden.

« Die Tiere befinden sich in parasitenartigen Zustände und sind in dem Ruderschwanz des alten Tieres eingewurzelt, aus welchem sie Nahrung zu ihrer Weiterentwicklung beziehen.

« In der Abbildung 1 sehen wir den Ruderschwanz mit *a* zwei Eiern und *b* einen in Entwicklung befindenden Embryos.

« In der ventralen Ansicht sehen wir in *a* die beiden später nach auszen mündenden Kiemenöffnungen und in *b* die Verbindung mit dem branchialen Pharynx. Der Mund befindet sich auf der dorsalen Seite nahe der Basis der sogenannten Wurzel und ist nicht sichtbar, jedoch zeigt ein Querschnitt durch diesen Teil des Embryos eine Verbindung der Pharyngalkräume, und eine sich scheinbar nach auszen bildende Öffnung. *c* bildet den Magen ? und *d* die Chorda ?<sup>1</sup> »

En lisant KELLNER, il y a cinq ans, j'avais été frappé de la ressemblance des corps fixés sur la queue de l'Appendiculaire avec le parasite de POUCHET. Mais bien qu'aux dires de l'auteur lui-même, le matériel fut mal conservé, j'avais été impressionné par les croquis représentant l'ébauche des organes, et quelque peu aussi par l'autorité du professeur BROOKS dont KELLNER se couvrait. Je fis néanmoins une fiche pour ne pas perdre la trace de cette découverte.

En 1910, j'appris l'existence d'un mémoire de BROOKS et KELLNER, paru en 1908, et dont le titre à lui seul paraissait significatif : « *Oikopleura tortugensis*, a new appendicularian from the Tortugas, Florida, with notes on its embryology. [With a note on a species of *Gromia* (*G. appendiculariae*)].

L'auteur et son maître reconnaissaient leur erreur. C'était, il est vrai, pour retomber dans celle de BARGONI, mais nous savions ce qu'il en fallait penser ; l'essentiel était d'être assuré que c'était à un Protozoaire et non à un Tunicier que l'on avait affaire.

Provisoirement satisfait, je ne pris connaissance du mémoire de BROOKS et KELLNER qu'en 1911. Quelle ne fut pas ma surprise, lorsque je vis que du parasite de KELLNER, les auteurs faisaient deux organismes ;

1. J'ai jugé inutile de reproduire les figures de KELLNER, celles de BROOKS et KELLNER (fig. XI) étant plus complètes.

l'un était la prétendue Gromie, l'autre restait la larve d'une *Oikopleura*, de celle-là même qui la portait.

Comment ce miraculeux dédoublement s'était-il accompli ?

BROOKS et KELLNER distinguent, à part l'oikopleure qui les porte, trois organismes différents :

1° Des corps grégariniformes (XI A) abondants dans toutes les coques.

Il semble, à examiner les figures, que ces corps soient fixés à la coque par leur pôle atténué. Ils rappellent beaucoup l'image donnée par POUCHET d'un tout jeune *Oodinium* (fig. 1 B). Si ce sont bien des *Oodinium* — et ce serait la première fois qu'on les observerait sur la coque et non sur le corps même des appendiculaires — on peut les considérer comme des individus égarés et incapables faute d'un substratum suffisamment nutritif de croissance ultérieure.

2° Une « gromie » (XI B) en laquelle nous reconnaissons sans hésitation un *Oodinium* à rhizoïdes étalés, tout à fait comparable aux jeunes *O. fritillariae* (fig. 10). Ni mensuration, ni grossissement.

3° Les œufs (C D) et Embryons (E F) de l'oikopleure. Le texte et les dessins donnent à ces organismes tout ce qui leur faut pour justifier cette nature, en particulier la franche structure épithéliale des feuilletés.

Mais ne serait-ce pas là, cependant, le curieux effet d'une imagination trop prompte et d'une technique trop simple appliquées à un matériel trop pauvre ?

Ces embryons ne sont-ils pas des *Oodinium* adultes dont la taille (si toutes les figures sont au même grossissement) est bien en rapport avec celle du jeune individu B ? (130  $\mu$  et 65  $\mu$ ) et de l'ordre de celle des *Oodinium* en général.

L'« œuf » D avec son follicule ne rappelle-t-il pas fidèlement la structure de notre *O. fritillariae* (fig. 15) à ectoplasme aréolé et à volumineux noyau central ?

Dans l'« embryon » E, la série des « cellules nourricières » de l'axe d'insertion ne représente-t-elle pas le pédoncule lui-même, invaginé comme il l'est normalement, dans la base du parasite, et vu par transparence ? Et le bouton qui termine cette série n'a-t-il pas exactement la forme et la situation du bouton pédonculaire d'*Oodinium fritillariae* (fig. 14) et d'*O. amylaceum* (fig. VIII b, de CAULLERY?).

Le corps sphérique du pôle libre, prétendue ébauche du système nerveux, ne serait-il pas le noyau du parasite, que l'on retrouve comme tel sur la coupe F?.

Mais que penser des spiracules et des poches pharyngiennes et surtout de leur structure épithéliale si caractéristique ? Je ne puis qu'évoquer la figure de POUCHET qui montre un *Oodinium* comme cloisonné en un grand nombre de cellules (II B). Ces deux cas devraient peut-être éveiller l'idée qu'un phénomène de sporulation multiple peut intervenir chez les *Oodinium*, par exemple chez ceux d'entre eux qui terminent normalement leur évolution sur l'hôte, le mode que nous connaissons représentant une évolution propre aux formes prématurément détachées. La coexistence du noyau et des feuilletts sporaux ferait songer à une palisporogénèse analogue à celle que nous étudierons chez les *Apodinium*, les *Blastodinium* et les *Haplozoon*. Ce ne sont là que des suggestions et c'est aussi l'interprétation la plus favorable aux auteurs. Car, à défaut de cela, il ne nous reste qu'à attribuer à des altérations les images produites (Cf. fig. 13).

#### Conditions d'existence et parasitisme des *Oodinium*

PREUVES DU PARASITISME TROPHIQUE. — Bien que l'on n'ait pu constater chez les animaux parasités par les *Oodinium* ni lésion autre que celle déterminée par la pénétration des rhizoïdes, ni préjudice général tel que la castration parasitaire, on peut affirmer que ces organismes ne demandent pas seulement à leur hôte un support, comme le pensait BÜTSCHLI, mais qu'ils en tirent aussi les éléments de leur nutrition. Ce ne sont pas des parasites phorétiques, mais des parasites trophiques. Voici les raisons de cette certitude :

1° Le parasite s'accroît considérablement pendant toute sa période de vie sédentaire ;

2° L'organe de fixation pénètre le corps de l'hôte et s'y résout en fins rhizoïdes formés de cytoplasme et non d'une substance squelettique, comme en témoigne leur contractilité. Même chez les formes, où aux stades avancés les rhizoïdes sont rétractés (*O. fritillariae*), le tronc fixateur est étalé en un large plateau qui présente la structure en brosse caractéristique des surfaces d'échanges (brosses des cellules intestinales, brosse des myxosporidies (MERCIER 1908, MRAZEK 1910) brosse du kyste sarcosporidien (auct.) brosse de la cellule pariétale du kyste de Gilruth (CHATTON 1910 c), etc.

Ce tronc est tout à fait comparable aussi à celui que CAULLERY (1910) a décrit chez son *Ellobiopsis Chattoni* et que ce savant considère comme un appareil d'absorption, autant que de fixation ;

3° Le parasite n'a point de pigment assimilateur. Le lipochrome dont il est souvent chargé et qui peut d'ailleurs faire défaut chez certaines formes (*O. fritillariae*) ne doit pas, cela va sans dire, être considéré comme tel. Il n'a donc point une nutrition holophytique. Il n'a pas non plus une nutrition animale. Il ne peut donc se nourrir que par osmose. Trouvè-t-il dans l'eau de mer les substances qui lui sont nécessaires ? On pourrait à la rigueur le supposer quand il s'agit de l'*Oodinium* des Salpes ou de ceux des Appendiculaires. Dans la cavité branchiale des premières, comme dans la cavité de la coque des secondes, l'eau peut se trouver enrichie des quelques déchets de la nutrition de l'hôte ; mais à quel état de dilution ! Quant aux parasites des Alciopes et des Siphonophores, ils vivent en pleine eau<sup>1</sup>.

LES DIVERS ÉTATS DE L'APPAREIL FIXATEUR-ABSORBANT. — Cet appareil est particulièrement intéressant à considérer au point de vue physiologique chez *O. fritillariae*, à cause de la transformation qu'il subit au cours de son développement. J'ai montré que chez le parasite très jeune, le tronc encore peu épaissi se subdivise en quelques rhizoïdes qui pénètrent le corps de l'Appendiculaire, comme c'est le cas pour le parasite des Salpes à tous les stades de son évolution sédentaire. Chez le parasite des Fritillaires accru, les rhizoïdes sont rétractés et ne franchissent plus la cuticule. Par contre, le nombre des fibrilles qui leur correspondent est considérablement augmenté et le tronc est fortement épaissi. A quoi peut tenir cette transformation, qui, disons-le en passant, met bien en lumière la complète homologie qui existe entre l'arborisation de rhizoïdes d'*O. amylaceum* et le « disque » d'*O. Poucheti* et d'*O. fritillariae* ? Je pense qu'au moment de sa fixation sur l'hôte le très jeune parasite ne peut pousser pour se tenir à l'hôte que quelques filaments, qui doivent avoir d'autant plus de prise qu'ils sont moins nombreux. Au fur et à mesure qu'il s'en différencie d'autres renforçant le tronc et élargissant le disque, la fixation se trouve assurée par le seul contact de celui-ci à la cuticule.

Quant à concevoir pourquoi chez *O. amylaceum* les rhizoïdes sont épanouis dans les tissus de la Salpe, alors qu'ils sont rétractés chez les parasites des Fritillaires, c'est plus difficile. La consistance du tégument

1. On nous objectera peut-être le cas de beaucoup de *Peridinium*, qui libres, sont cependant complètement dépourvus de pigment assimilateur et dont la cuirasse semble leur interdire toute nutrition animale. La nutrition des *Peridinium* n'a pas fait que je sache l'objet de recherches spéciales qui sont certes nécessaires. Mais ne peut-on pas supposer que par l'orifice même de la cuirasse, où passent les flagelles de fines particules dirigées par ceux-ci ne puissent être ingérées ? Chez les *Oodinium* semblable phénomène est impossible à cause de la continuité complète de la membrane d'enveloppe.

n'est probablement pas sans influence sur cet état de l'appareil fixateur. On conçoit que pour réaliser une fixation à un tégument mou ou visqueux, la pénétration soit nécessaire, tandis que l'adhérence à une pellicule rigide peut se faire par simple contact.

#### Valeur des espèces

En plus d'*Oodinium Poucheti* LEMM. qui est l'espèce type du genre, nous avons admis l'existence de deux autres espèces. *O. amylaceum* BARGONI, des Salpes et *O. fritillariae* CHATTON de *Fritillaria pellucida*. Nous considérons comme d'espèces douteuses le parasite à nature double de BROOKS et KELLNER, le parasite des *Alciopé* de DOGIEL et notre *Oodinium* de la cavité palléale des *Criseis*, encore insuffisamment connus.

#### O. POUCHETI ET O. AMYLACEUM.

Je reconnais que la distinction des deux premières espèces repose sur des caractères tout contingents et qu'elle est toute provisoire :

La forme, la taille, la pigmentation, la structure, autant qu'on en peut juger d'après les descriptions des auteurs sont identiques. Il ne subsiste que deux caractères, auxquels on l'a vu, nous n'attachons pas grande importance :

1° Le sens de la division, qui est longitudinal chez *O. Poucheti* et qui serait transversal chez *O. amylaceum*. Si cette différence était confirmée, elle aurait, certes, la plus grande valeur, non seulement au point de vue taxonomique, mais encore au point de vue de la conception générale de la sporogénèse chez les Péridiniens parasites (v. p. 434). Mais, il est plus probable qu'elle est le fait d'une illusion d'observation (v. p. 45) ;

2° La structure de l'appareil de fixation : disque adhésif, chez *O. Poucheti*, arborisation de rhizoïdes chez *O. amylaceum*. J'ai pu, grâce à l'observation des stades jeunes d'*O. fritillariae*, montrer qu'il ne s'agit pas là en réalité de deux structures différentes, mais de deux états d'un même organe, très polymorphe, aussi polymorphe que le sont les pseudopodes des Rhizopodes, et dont l'état de contraction ou d'extension n'est probablement qu'une conséquence de la consistance du tégument sur lequel le parasite est fixé (v. p. 55). On n'en devra pas moins tenir compte de ce fait que chez les *Oodinium* des Appendiculaires (je pense qu'à cet égard *O. Poucheti* se comporte comme *O. fritillariae*) le parasite commence par pousser des rhizoïdes, et qu'il les rétracte ensuite. Ceci prouve que

la cuticule de l'hôte n'est point un obstacle à leur épanouissement, que le parasite peut développer ses rhizoïdes, mais qu'il ne le fait pas et que la nature de l'hôte ne détermine pas seule l'état de l'appareil fixateur. Nous ne savons pas si les germes d'*O. Poucheti* sont capables de s'adapter d'emblée aux conditions nouvelles qu'exigeraient la fixation au tégument de la cavité branchiale d'une salpe et la nutrition aux dépens des tissus de ce nouvel hôte.

C'est pour ces raisons que nous croyons pouvoir jusqu'à plus ample informé, continuer à désigner d'un nom propre l'*Oodinium* des salpes. Le langage ne peut qu'y gagner en précision et en concision, cela n'impliquera nullement que nous croyions à la fixité de l'espèce et à la spécificité parasitaire rigoureuse. Je tiens à dire ceci dès maintenant. D'autres cas de conscience taxonomiques se présenteront au cours de cette étude, comme il s'en présente à tout parasitologue.

De combien a-t-on pu donner une solution définitive ?

Nous soumettrons donc au lecteur toutes les données utiles à la discussion de ces cas difficiles. Si d'une manière générale, nous conservons, même dans le cas probable d'unité spécifique (v. le cas *Blastodinium spinulosum*-*B. crassum*, p. 241) deux noms différents aux formes en cause c'est par ce que nous pensons être encore — et pour longtemps — dans une période de travail analytique, où il faut employer un langage analytique, chaque fois que l'identité n'est pas définitivement démontrée.

#### O. FRITILLARIAE et O. POUCHETI.

Pour distinguer *O. fritillariae* d'*O. Poucheti*, nous avons des caractères plus nombreux et plus sérieux. La taille plus petite d'*O. fritillariae*, sa forme généralement arrondie aux stades avancés, sa pigmentation toujours faible, le volume plus considérable du noyau et surtout la forme toujours déprimée de celui-ci du côté du pédoncule, chez le parasite bien développé.

J'attache une grande importance à ce fait que sur les *Oikopleura dioïca*, hôtes d'*O. Poucheti*, qui ont été pêchées en même temps que les Fritillaires infestées, il n'y avait point d'*Oodinium*. Il n'y en avait pas non plus à l'état libre dans la mer comme dans tous les cas où il s'en trouvait sur ces appendiculaires.

Notons que chez ces trois formes, les stades jeunes, ainsi que la marche de la sporogénèse, au moins jusqu'à la différenciation des dinospores, sont exactement semblables. Quant à la morphologie des dinospores, on

ne peut actuellement en tirer aucun caractère taxonomique, parce qu'elle n'est connue avec précision que chez *O. fritillariae*. Les dinospores d'*O. amylaceum* sont encore inconnues.

### Genre **APODINIUM** CHATTON 1907

Fig. 9, pl. I (*Apod.*); fig. 17-30, pl. II; fig. 31-34, pl. III.

*Apodinium* CHATTON (1907, p. 981).

non *Apodinium* PAULSEN (1911, p. 317).

Espèce type genre : *Apodinium mycetoïdes* CHATTON 1907.

#### Sommaire :

*Apodinium mycetoïdes* (p. 59).

- I. L'hôte et son parasite (p. 59). — L'hôte, son régime saisonnier (p. 59). — Fréquence du parasite (p. 60). — Localisation, hypothèse sur ses causes (p. 60). — Orientation des parasites; facteurs de leur orientation; le régime des courants respiratoires chez *Fritillaria pellucida* (p. 62).
- II. Organisation et croissance du parasite (p. 66). — L'individu jeune (p. 66). — Structure du pédoncule (p. 67). — Structure du corps; état biénergide (p. 68).
- III. Reproduction du parasite : la sporogénèse itérative ou palisporogénèse (p. 69). — L'« état adulte » (p. 69). — Division transversale du corps (p. 69). — Hétérodynamie des cellules filles; nomenclature des éléments et notation des stades de la sporogénèse (p. 71). — Poussées sporogénétiques successives (suite de la notation) (p. 72). — Déhiscence des coques; collerettes résiduelles (p. 73). — Structures des dinospores (p. 73). — Conjectures sur la destinée des dinospores (p. 74). — Cycle sporogénétique dans le pharynx et l'intestin de l'hôte (p. 75).

*Apodinium rhizophorum* (p. 77).

L'hôte (p. 77). — Situation et organisation du parasite (p. 78). — Structure du pédoncule (p. 78). — Structure du corps (p. 79). — Sporogénèse (p. 79). — Comparaison avec *A. mycetoïdes* (p. 80).

Conditions d'existence et parasitisme des *Apodinium* (p. 81).

Nutrition (p. 81). — Pénétration des rhizoïdes dans la glande pharyngienne (p. 81). — Rôle absorbant des rhizoïdes (p. 81). — Nutrition des formes pharyngiennes (p. 82).

Reproduction (p. 83). — La palisporogénèse, unique mode de reproduction (p. 83). — La palisporogénèse est dérivée de la division binaire simple. Ses avantages pour l'espèce et pour l'individu (p. 83).

A l'espèce type, parasite de *Fritillaria pellucida* (BUSCH) = *Fritillaria furcata* (VOGT), j'aurai à ajouter ici une forme nouvelle vivant sur une autre Appendiculaire, *Oikopleura cophocerca* GEGENB.

PAULSEN (1911) a tout récemment introduit dans le genre un *Apodinium chaetoceratis* parasite des Diatomées pélagiques : *Chaetoceras boreale* et *Ch. decipiens*, non sans faire lui-même d'expresses réserves sur les affinités de cet organisme avec l'espèce type. Le savant protistologue ne sera donc pas surpris que, partageant ses doutes, j'aie distrait ce parasite du genre *Apodinium*. J'en ai fait le genre nouveau *Paulsenella*. Sa position systématique sera discutée à la page 320 de ce Mémoire.

**Apodinium mycetoides CHATTON 1907**

Fig. 9, pl. I; fig. 17-30, pl. II.

*Apodinium mycetoides* CHATTON (1907, p. 282, fig. 1).

Type de l'espèce fixé sur le tégument de *Fritillaria pellucida* (BUSCH) (= *Fritillaria furcata* VOGT) à Banyuls-sur-Mer. (Fig. 9, pl. I; 17-30, pl. II).

**I. L'HÔTE ET SON PARASITE.**

L'HÔTE. SON RÉGIME SAISONNIER. — Le 21 novembre 1906, la pêche quotidienne au voisinage de la côte fournit en grand nombre une Appendiculaire que je n'avais pas rencontrée jusque-là. C'était *Fritillaria pellucida* (Busch) = *Fritillaria furcata* (Vogt) qui n'est d'ailleurs pas une forme rare, mais seulement très sporadique. Le 22 novembre, nous la pêchions à bord du *Roland* sur tout l'espace parcouru depuis la côte jusqu'à deux milles environ au large de Collioure. Le 23 novembre, il ne s'en trouvait plus dans la baie de Banyuls que de rares individus et le lendemain elle avait complètement disparu. En 1907, elle fit une courte réapparition, nombreuse, le 26 mars.

M. CAULLERY<sup>1</sup> l'a observée en avril-mai 1910. Un essaim dense vint dans la baie le 12 octobre 1911, d'autres plus clairsemés entre le 22 et le 27 octobre 1912.

A Villefranche-sur-Mer, on la pêche d'une façon intermittente de novembre à mai, et en 1910, du 17 mars au 7 avril, je l'ai trouvée à peu près quotidiennement dans le produit de la pêche au filet fin, mais jamais en essaims aussi denses que ceux observés à Banyuls.

Le régime de *Fritillaria pellucida* paraît donc être un régime hivernal en Méditerranée. C'est aussi de novembre à février que VOGT (1854) l'a pêchée à Nice, de décembre à avril que GEGENBAUR (1855) et FOL (1872) l'ont observée à Messine. Mais ces observations sont en contradiction au moins apparente avec celles recueillies à Madère par LANGERHANS (1874) qui l'y trouve de mai à septembre, et aux Canaries par MICHAELSEN qui l'y a rencontrée au mois d'août, en contradiction aussi avec les documents recueillis par la *Plankton Expedition* [LOHMANN (1896)] d'où il ressort que cette Appendiculaire est essentiellement une forme des mers chaudes. Elle paraît même manquer totalement dans la mer du Nord.

1. Communication orale.

LOHMANN (1911) n'en fait point mention dans ses *Appendicularien du Nordisches Plankton*.

Il n'est donc guère permis de supposer que *Fritillaria pellucida* ne prolifère qu'en hiver en Méditerranée, pour disparaître en été. Il vaut mieux penser, jusqu'à plus ample informé, que c'est une forme essentiellement hauturière, habituée des profondeurs moyennes qui n'est amenée à la côte et à la surface qu'en hiver, par les courants du large prédominant en cette saison.

FRÉQUENCE DU PARASITE. — Je n'ai trouvé nulle part dans les mémoires des auteurs qui ont étudié cette Appendiculaire la mention d'un parasite qui puisse se rapporter à *Apodinium mycetoides*. La présence de ce Péridinien dans les essaims de *Fritillaria pellucida* m'a paru cependant assez constante. J'en ai observé chaque fois que les Fritillaires se sont montrées en nombre, mais avec d'assez grandes variations dans la proportion des individus parasités. Dans l'essaim de novembre 1907, cette proportion atteignait dix pour cent environ. Elle était beaucoup moindre dans les autres essaims<sup>1</sup>.

LOCALISATION. HYPOTHÈSES SUR SES CAUSES. — La figure 9 où l'on a déjà vu un *Oodinium* attaché à une *Fritillaria pellucida*, au niveau de l'estomac, montre aussi plusieurs *Apodinium*, à divers degrés de développement, les uns très jeunes, sphériques, les autres peu développés, piriformes, tous fixés par un long pédoncule, grêle et flexueux, sur la face ventrale de l'hôte au niveau des spiracula branchiaux (s. d. s. g.). La plupart ont leur pédoncule dirigé vers le spiraculum droit, et l'un d'eux, gros individu, s'y trouve même engagé et l'obture à peu près complètement.

S'il est aisé, comme l'on verra, de mettre en évidence la cause de cette orientation presque constante des parasites vers le spiraculum droit, il est beaucoup moins facile de saisir dans l'état actuel de nos connaissances celle qui détermine la localisation si précise des *Apodinium* sur la zone ventrale interbranchiale.

Il faut dire que cette localisation souffre quelques rares exceptions : j'ai noté quelques *Apodinium* fixés sur la marge du corps au niveau des fentes branchiales, ou même sur la face dorsale, mais dans ce dernier cas

1. Les Fritillaires de novembre 1907 étaient aussi infestées dans une proportion de 3 sur 10 environ, par l'énigmatique *Neresheimeria (Lohmanella) catenata* NERESHEIMER (1904) qui se substitue aux glandes génitales. Elles l'étaient aussi, mais celles-là très peu nombreuses, par un Protiste qui se développe en masses plasmodiales autour des organes et qui fera l'objet d'une étude spéciale. Je rappelle que cette Appendiculaire est aussi l'hôte d'*Oodinium fritillariae* (v. p. 38).

toujours en dehors de la large plage invaginée des oikoplastes ou cellules sécrétrices de la coque.

J'avais cru d'abord que c'était surtout dans les rapports de la substance mucilagineuse qui constitue la coque, d'ailleurs très réduite, de ces Appendiculaires, avec le corps, qu'il fallait chercher l'explication de cette répartition des parasites. Je n'avais d'ailleurs pu trouver dans la littérature de données très précises à ce sujet. LOHMANN (1899), qui a étudié avec beaucoup de détails la structure de la coque et son élaboration par les oikoplastes chez les *Oikopleura* n'est ni très complet ni très explicite en ce qui concerne les *Fritillaria*, *F. pellucida* en particulier.

Je n'ai pu savoir, par exemple, si la substance mucilagineuse entourait comme d'une ceinture toute la partie péribranchiale du corps, ou si elle était localisée à la région ectodermique invaginée de la face dorsale qui est exclusivement constituée d'oikoplastes. LOHMANN parle bien d'un ectoderme oikoplastique ventral qui est réduit chez les *Fritillaria* et les *Kowalewskia* à une très étroite bande antérieure, mais il ne précise ni sa position, ni la part qu'elle prend à la sécrétion de la coque.

Ces oikoplastes ventraux, ERICH MARTINI (1903) les a décrits dans un travail où il s'est attaché à dénombrer toutes les cellules du corps chez *Fritillaria pellucida*. Il met en évidence une bande antérieure de ces cellules qui s'étend latéralement en arrière jusqu'aux spiracula, et une autre bande située postérieurement à ceux-ci et qui ne les atteint pas. Mais l'auteur ne fournit aucune indication sur l'extension que prend à la surface du corps la substance sécrétée par ces éléments.

Remarquons simplement que la plage ventrale limitée par ces zones à oikoplastes et dépourvue de ces cellules, zone qui circonscrit les spiracula, est précisément celle sur laquelle se fixent les *Apodinium*.

Cette constatation, si suggestive qu'elle soit, ne suffit cependant pas à expliquer la répartition des parasites sur le corps des Fritillaires. Car, en dehors du thorax, il n'existe nulle part ailleurs sur le corps d'ectoderme oikoplastique, et nulle part ailleurs cependant les *Apodinium* ne se trouvent fixés ! Et dès lors, il faut avoir recours aux hypothèses.

Les germes des parasites sont-ils dirigés, canalisés, vers le champ interbranchial et amenés à son contact par le courant d'eau que déterminent les ondulations de la queue ?

C'est l'hypothèse à laquelle je me rallie provisoirement par élimination.

Les parasites sont-ils attirés vers le champ interbranchial par un appel d'eau résultant du mouvement ciliaire des spiracula ? On verra que

cet appel d'eau existe, mais qu'il se produit surtout du côté droit, rarement du côté gauche. Il ne permettrait donc pas d'expliquer la fixation des parasites qui a lieu également des deux côtés. Au surplus, les parasites attirés seraient entraînés à travers le spiraculum droit dans le pharynx, comme je le démontrerai un peu plus loin.

Le tégument du champ interbranchial jouirait-il de propriétés physiques spéciales qui favoriseraient l'adhérence des parasites ? Ici nous sommes en plein inconnu. Nous ne savons même pas ce qu'il faut entendre par tégument chez *Fritillaria pellucida* : « Verlassen wir nun das Oikoplastenepithel und gehen zum übrigen Körperepithel weiter, so treffen wir auf noch sehr unbekanntes gebiet », voilà ce qu'en dit MARTINI. Le corps en dehors des zones à oikoplastes, des franges ciliaires et des glandes éparses, n'est revêtu que d'une cuticule anhiste très ténue, recouvrant une masse absolument hyaline, d'apparence mucilagineuse. C'est toujours à cet état que j'ai observé le tégument des Fritillaires. D'après FOL (1872), il existerait chez les individus jeunes un ectoderme recouvrant cette cuticule (qui devrait donc être considérée comme une membrane basale), ectoderme qui, au cours de la croissance, serait mué par lambeaux et persisterait quelquefois par places. E. MARTINI émet la même opinion. La cuticule serait donc en réalité plutôt une basale. Quant à la substance mucilagineuse, que représente-t-elle ? Vraisemblablement, un mésoderme très modifié.

ORIENTATION DES PARASITES. FACTEURS DE LEUR ORIENTATION. LE RÉGIME DES COURANTS RESPIRATOIRES CHEZ *Fritillaria pellucida*. — A voir les *Apodinium* presque toujours orientés du côté du spiraculum droit, et ceux-là même dont le pédoncule s'attache au tégument tout près du spiraculum gauche, il devait venir tout de suite à l'esprit que la cause en était un appel d'eau de l'extérieur vers l'intérieur, à travers le premier de ces orifices. Cette idée que je n'eus pas de peine à vérifier était en contradiction avec ce que les auteurs ont écrit sur le régime des courants respiratoires chez les Appendiculaires.

Voici, par exemple, ce que FOL (1872) dit à ce sujet dans ses généralités : « La direction du courant dépend de la volonté de l'animal ; le plus souvent l'eau pénètre par la bouche et sort par les branchies, mais on voit aussi la direction inverse régner pendant plus d'un quart d'heure ou les deux directions alterner à de courts intervalles. Les deux fentes agissent toujours ensemble et l'on ne voit jamais l'eau entrer par une fente et ressortir par l'autre. »

J'ai pu vérifier que cette assertion était parfaitement exacte pour ce qui est d'*Oikopleura cophocerca*. Vraisemblablement, l'est-elle aussi pour toutes les *Oikopleura*. J'ai quelque doute qu'elle le soit en ce qui concerne les Fritillaires autres que *pellucida* ; quoiqu'il en soit, elle est en défaut pour cette dernière. Voici l'expérience qui le démontre et que j'ai répétée avec des résultats identiques, sur 11 individus. Ceux-ci sont choisis dans des bocaux de pêche, très mobiles et sans aucune altération manifeste. Ils sont placés délicatement, la face ventrale en haut, sous

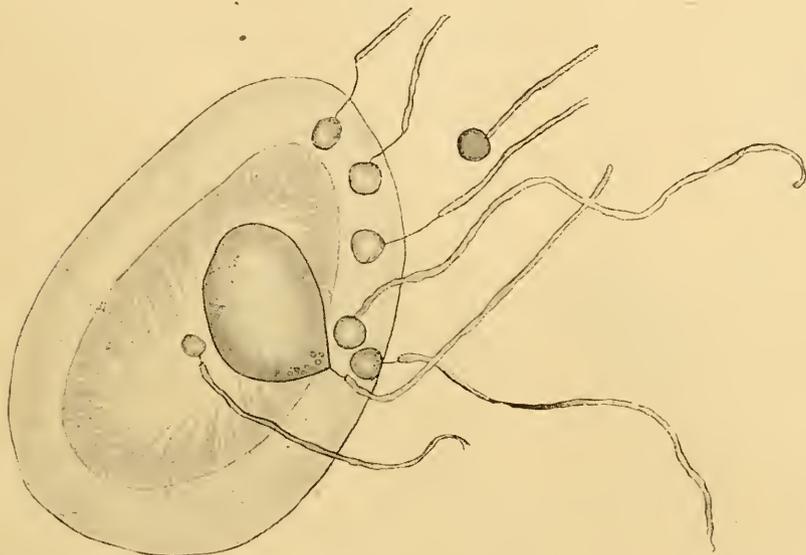


FIG. XII. *Apodinium mycetoides* sur *Fritillaria pellucida*. Nombreux individus attirés vers le spiraculum droit.  
(× 530.)

une lamelle soutenue par des cales et sans compression. La lamelle dont il serait préférable d'éviter l'usage, est nécessaire pour empêcher que l'appendiculaire, dont le tégument est mal mouillé par l'eau ne se colle à la surface de la goutte qui la contient.

Dans celle-ci a été préalablement mise en suspension de la poudre de carmin dont le transport permet de suivre avec la plus grande netteté le sens des courants. Ceux-ci sont de trois sortes. Comme chez les *Oikopleura*, il y a un courant entrant par la bouche et sortant par les deux spiracula. Je l'appellerai courant antéro-postérieur. Le courant inverse, postéro-antérieur, ne paraît pas exister chez *Fritillaria pellucida*. Jamais, chez cette espèce, je n'ai vu l'eau sortir par la bouche, d'une façon durable et autrement que par brusques et très courtes poussées. Le courant pos-

téro-antérieur des *Oikopleura*, dont l'effet est de purger le pharynx des particules qui peuvent s'y être arrêtées, est remplacé ici par des courants

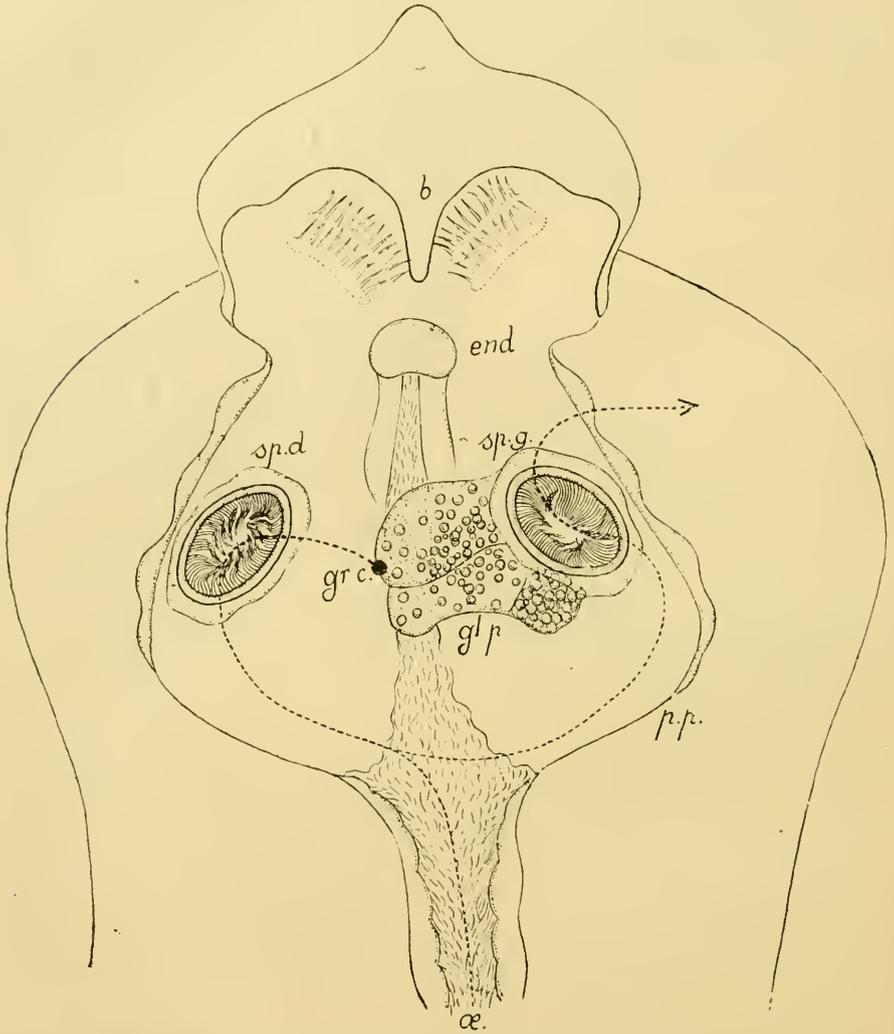


FIG. XIII. *Fritillaria pellucida*. Figure demi-schématique de la région antérieure, face ventrale, pour illustrer l'expérience des grains de carmin. Le point noir *gr. c.* représente un grain de carmin sitné à l'extérieur et le circuit qu'il fait en pénétrant dans le pharynx par le spiraculum droit (*sp. d.*) (courant de purge droit-gauche) et en sortant par le spiraculum gauche (*sp. g.*); *p. p.*, paroi du pharynx; *end*, endostyle; *b*, bouche; *œ*, œsophage; *gl. p.*, glande pharyngienne. ( $\times 150$ ).

latéraux, de spiraculum à spiraculum, mais avec une prédominance très marquée du courant de droite à gauche sur le courant de gauche à droite. Cette prédominance est très apparente à l'observation simple au moyen

de la poudre de carmin. J'ai tenu cependant à prendre note des temps pour objectiver les constatations faites sur deux Fritillaires.

Première Fritillaire, courant antéro-postérieur.....	3 minutes
— — droit-gauche.....	21 minutes
— — gauche-droit.....	6 secondes
— — droit gauche.....	13 minutes
— — gauche-droit.....	2 minutes
— — droit-gauche.....	14 minutes
Totaux.....	53 minutes
sur lesquelles durent : courant droit-gauche.....	48 minutes
— — antéro-postérieur.....	3 minutes
— — gauche-droit.....	2 minutes
Deuxième Fritillaire, courant droit-gauche.....	7 minutes
— — antéro-postérieur.....	4 minutes
— — arrêt.....	? secondes
— — gauche-droit.....	indéfiniment
Totaux.....	24 minutes
sur lesquelles durent : courant droit-gauche.....	20 minutes
— — antéro-postérieur.....	4 minutes
— — gauche-droit.....	0 minutes

Je ne tiens pas compte dans ces observations de la durée du dernier courant de gauche à droite. J'ai en effet toujours constaté que le courant gauche-droit tendait à s'établir chez les Appendiculaires qui commençaient à souffrir d'avoir été maintenues longtemps en observation. Dans ces conditions, ce courant est entrecoupé de stases complètes dues à l'arrêt du mouvement des franges ciliaires buccales et branchiales. Il m'a semblé aussi, et le premier tableau ci-contre confirme dans une certaine mesure cette impression, que le courant antéro-postérieur était plus fréquent au début des observations qu'à la fin. Cela tient à ce que rapidement le pharynx est encombré de grains de carmin dont la présence, peut-être par un acte réflexe, a pour effet l'établissement des courants de purge. La charge de l'eau en particules solides influence certainement d'une manière directe le régime des courants respiratoires chez les Appendiculaires.

Au point de vue particulier qui nous occupe, ce que l'on peut déduire des observations qui précèdent est ceci :

Lorsque joue le courant antéro-postérieur, un corps comme un *Apodinium*, porté sur un long pédoncule souple et attaché par lui dans la

région intermédiaire aux spiracula est repoussé également par les courants qui sortent de chacun d'eux. L'action du courant antéro-postérieur n'imprime donc à ce corps aucune direction et il n'y a pas intérêt à rechercher si ce courant prédomine sur la somme des courants latéraux, ou sur l'un de ceux-ci. C'est uniquement le courant latéral le plus fréquent, qui doit déterminer l'orientation des pédoncules. Effectivement, l'analyse du jeu des courants respiratoires montre que c'est le courant d'entrée par le spiraculum droit qui prédomine de beaucoup sur le courant inverse, et c'est aussi ce qui explique que c'est vers ce spiraculum que les pédoncules sont presque tous orientés.

Si j'ajoute qu'un pédoncule couché par l'appel d'eau sur le tégument peut s'y accoler à cause de la consistance plus ou moins glutineuse de celui-ci, on s'expliquera que les *Apodinium* puissent conserver l'orientation qui leur a été donnée et qu'ils ne soient pas le jouet de toutes les oscillations des courants. Cette faculté d'adhérence du pédoncule au tégument suffit aussi à expliquer les exceptions assez nombreuses à l'orientation générale. Il est fréquent de voir des *Apodinium* ayant leur pédoncule couché dans une direction quelconque. Mais je dois dire qu'il ne m'est jamais arrivé d'en voir directement orientés vers le spiraculum gauche, ni d'observer des parasites engagés dans sa lumière comme il s'en trouve dans le spiraculum droit, très fréquemment. Nous verrons plus loin ces individus happés par le spiraculum être le point de départ d'une évolution dans le pharynx, au cours de laquelle leur forme et les conditions de leur parasitisme sont notablement modifiées.

## II. ORGANISATION ET CROISSANCE DU PARASITE.

L'INDIVIDU JEUNE. — A première vue, surtout lorsqu'on se trouve en présence d'individus jeunes, l'on serait tenté de les prendre pour quelque spore de champignon en germination. Au stade le plus reculé que j'aie pu observer sur les Fritillaires, *Apodinium mycetoïdes* se présente sous la forme d'un petit kyste sphérique réfringent de 10 $\mu$  de diamètre, à paroi épaisse, porté sur un long pédoncule à axe creux, d'aspect mycélien, qui s'attache sur le tégument et enfonce des rhizoïdes dans son épaisseur (fig. 17).

Le kyste à une paroi épaisse, nettement à double contour qui laisse voir peu de détails de la structure interne. On distingue seulement une grosse vacuole centrale circonscrite par une couche cytoplasmique d'apparence assez homogène, contenant seulement quelques grosses inclusion très réfringentes.

STRUCTURE DU PÉDONCULE. — Le pédoncule sans les rhizoïdes a une longueur qui, selon les individus, varie de  $60\ \mu$  à  $200\ \mu$ .

Son diamètre est également variable, non seulement d'individu à individu, mais d'un point à l'autre de sa longueur ( $2$  à  $6\ \mu$ ). Il est généralement plus grand dans la portion proximale (voisine du point d'attache) que dans la portion distale (voisine du corps). Ce pédoncule se compose de deux parties : un axe cytoplasmique central et une gaine protectrice.

L'axe cytoplasmique central est très ténu, son diamètre qui est uniforme depuis le point d'attache jusqu'au corps du parasite ne dépasse pas  $0\ \mu\ 2$  à  $0\ \mu\ 6$ . Sa structure est homogène. Il est en continuité directe avec la couche cytoplasmique périphérique du corps. A l'extrémité opposée, il se prolonge, presque toujours dégagé de sa gaine, au-delà du point d'attache, et pénètre dans la tunique de la Fritillaire. Généralement, il s'y bifurque et ses branches s'effilent progressivement jusqu'à devenir imperceptibles. La longueur totale de l'axe cytoplasmique du corps à l'extrémité de la branche la plus longue peut être évaluée à  $50\ \mu$ . Nous verrons, lorsqu'il sera question plus loin du mode de nutrition du parasite, que les rhizoïdes du pédoncule s'insinuent profondément dans le corps de la Fritillaire, jusqu'à atteindre l'endostyle ou la glande pharyngienne.

La gaine du pédoncule ne le protège généralement que sur sa portion externe, entre le corps du parasite et le point de pénétration. Elle est constituée par une substance homogène réfringente dont je n'ai malheureusement pas pu étudier la nature.

La surface de la gaine est verruqueuse, son épaisseur est inégale. Au voisinage du point de pénétration, elle est quelquefois renflée en une sorte de bulbe. A ce niveau, la cuticule de la Fritillaire est plissée radiairement. La gaine présente aussi fréquemment des ressauts annulaires qui marquent des périodes de croissance irrégulière. Il y a des parasites chez lesquels la gaine ne recouvre pas la portion de l'axe cytoplasmique voisine du kyste. Une autre anomalie est la bifurcation du pédoncule protégé par sa gaine dans sa partie externe au corps de l'hôte.

Je n'ai pas pu étudier objectivement le mode de croissance du pédoncule.

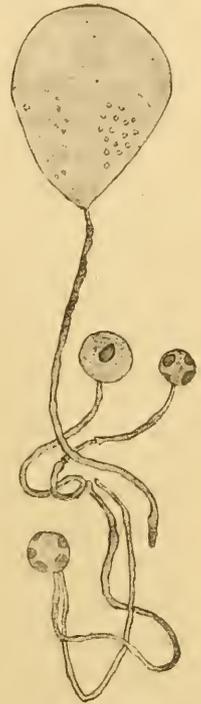


FIG. XIV. A. *Apodinium mycetoides* sur *Fritillaria peltucida*. Quatre individus attachés au même point. L'un des petits a poussé deux pédoncules. ( $\times 670$ .)

Voici quelle conception je m'en suis fait en interprétant les différentes images fournies par les parasites à pédoncule complètement développé : Une spore amenée au contact du tégument de la Fritillaire s'y trouve retenue et germe. Elle germe comme le fait une spore de champignon en poussant un tube, dans lequel, disons-le tout de suite, il n'y a point de noyaux. Mais alors qu'un tube mycélien effectue sa croissance à peu près exclusivement par sa partie terminale, le tube pédonculaire d'*Apodinium* croît sur toute sa longueur, de part et d'autre d'un point fixe qui est le point d'adhérence primitif de la spore. Vers l'extérieur, le pédoncule s'allonge en sécrétant sa gaine, tandis que vers l'intérieur il se développe sous forme de filaments nus. Fréquemment cependant l'on voit des pédoncules munis de leur gaine pénétrer profondément dans le tégument, mais toujours ils se terminent par une portion nue de l'axe cytoplasmique. Il se peut que ces pédoncules engainés, observés au sein du tégument aient été secondairement enveloppés par lui du fait de sa croissance.

STRUCTURE DU CORPS. ETAT BIÉNERGIDE. — La croissance du cordon est déjà terminée lorsque le corps commence seulement à augmenter de volume. Cet accroissement du corps s'accompagne de changements de forme et de structure. De sphérique qu'il était, le parasite devient nettement piriforme. La membrane d'enveloppe qui était à double contour s'amincit jusqu'à n'être plus qu'une fine pellicule. Et de ce fait, la structure du contenu devient plus apparente.

Au point où l'axe du pédoncule pénètre dans le corps, on voit que la couche cytoplasmique est chargée de fins granules disposés comme s'ils fusaient du pédoncule. Les inclusions grossières contenues dans la couche pariétale, restes probables des réserves de la vie latente, sont résorbées. Dans le cytoplasme pariétal, en un point voisin de l'insertion pédonculaire, on voit apparaître une masse à surface arrondie, écrasée contre la surface d'enveloppe, et qui paraît constituée de granules sombres inclus dans une masse fondamentale hyaline, granules de taille égale, régulièrement ordonnés en files parallèles, cette masse n'est séparée du cytoplasme ambiant par aucune membrane définie. Une coloration ménagée au vert de méthyle acétique lui donne, en la contractant légèrement, une teinte vert-brillant, qui la met fortement en évidence par rapport au reste du corps. Cette masse est le noyau.

Sa grande masse, sa structure en files de granules, l'absence de membrane limitante individualisée, sont autant de caractères qu'il a en commun avec le noyau des Péridiniens normaux.

Déjà dans les *Apodinium* très jeunes, le noyau apparaît comme formé de deux lobes et il conserve cet aspect durant toute l'évolution. Cet aspect correspond à un état permanent de bipartition que nous retrouverons au même degré chez les *Blastodinium*. Durant toute la période végétative de leur cycle évolutif, tous les éléments cellulaires de ces Péridiniens sont binucléés, du fait de l'avance qu'a la division nucléaire sur la division cytoplasmique. Une exagération considérable de cette avance aboutit chez les *Syndinium*, parasites du coelome des Copépodes, à la réalisation d'un état plasmodial parfait.

L'accroissement du corps à cette période est dû pour une grande part à l'augmentation de volume du cytoplasme central de consistance très fluide, et dont les propriétés physiques sont très voisines de celles de l'eau. Lorsqu'on écrase le parasite, ce liquide fuse au dehors sans produire avec l'eau de mer le moindre spectre. L'existence d'une semblable vacuole n'est pas une exception parmi les Péridiniens. Si en dehors des *Apodinium*, elle paraît faire généralement défaut chez les parasites<sup>1</sup>, elle est au contraire un élément cytologique normal, presque constant chez les formes libres où on la désigne généralement sous le nom de *lacune aqueuse*.

A ce stade le parasite mesure de 50 à 60  $\mu$ . de long sur 40 à 60  $\mu$ . de diamètre.

### III. REPRODUCTION DU PARASITE : LA SPOROGÉNÈSE ITÉRATIVE OU PALISPOROGÉNÈSE.

« ÉTAT ADULTE ». — Il est difficile de définir, chez les *Apodinium*, l'état de complet développement autrement que par le début de la sporulation, car celle-ci peut s'effectuer chez des parasites de tailles très variées. Néanmoins, on peut considérer comme ayant atteint cet état les individus qui sont représentés par les figures 18 et 19. La masse nucléaire volumineuse occupe toute la partie du corps attenant au pédoncule, où se trouvent aussi les granulations dont j'ai parlé plus haut. Tout le reste du corps est occupé par la lacune aqueuse qui n'est séparée de la pellicule d'enveloppe que par une mince couche de cytoplasme pariétal.

DIVISION SUBTRANSVERSALE DU CORPS. — Bien que les individus 19 soient plus petits que les individus 18 ils sont plus près de sporuler. Le premier indice de ce phénomène est une modification dans la répartition

1. Elle existe chez certains *Blastodinium* (*B. Mangini*, p. 161, *B. elongatum*, p. 172).

des éléments cellulaires que l'on saisit en comparant les deux sortes d'individus. On voit que la masse nucléaire s'est étalée le long de la paroi cellulaire en refoulant d'un côté la lacune aqueuse, de sorte qu'un des lobes du noyau occupe la région distale du corps, tandis que l'autre en occupe la région proximale. Et de la région intermédiaire à ces deux lobes nucléaires, d'ailleurs bien individualisés, une lame cytoplasmique s'est développée, qui a scindé en deux la lacune aqueuse, entraînant dans son épaisseur tous les granules primitivement situés au voisinage de l'insertion pédonculaire.

Cette lame transversale marque la direction du premier plan de segmentation qui est subtransversal, légèrement oblique.

Par sa structure à l'état végétatif, *Apodinium mycetoïdes* semble prédestiné à subir la division longitudinale. C'est du moins l'hypothèse à laquelle conduit la loi de Richard Hertwig, et aussi la comparaison de notre parasite avec les *Oodinium*. Chez des individus comme ceux de la fig. 18 le plan de symétrie interne coïncide avec le plan de symétrie externe, c'est un plan sagittal. Mais immédiatement avant la division, et d'une manière inattendue, survient une brusque déviation du plan de symétrie interne, de près de 90° d'amplitude, qui met perpendiculaires le plan de symétrie interne et le plan de symétrie externe (fig. 19). Et c'est là précisément qu'apparaît la valeur de la loi de Hertwig : c'est le plan de symétrie interne qui détermine le plan de scission transversal. Ce dont la cause reste pour l'instant tout à fait inconnue, c'est la brusque déviation du plan de symétrie interne. Nous verrons que le mode si particulier de sporulation des *Apodinium* apparaît comme une conséquence directe de cette déviation, et du mode de division transversal qui en résulte.

Il y a lieu dès maintenant de noter les différences qu'offrent sous le rapport du sens de leurs segmentations les *Apodinium* et les *Oodinium*, ou du moins celui de ces derniers dont le mode de division a été vu avec certitude : *O. Poucheti*.

J'aurai l'occasion d'y revenir plus loin, lorsque je discuterai l'origine et la signification du phénomène de la schizogonie périodique dont nous allons avoir un premier exemple dans la sporulation d'*Apodinium mycetoïdes*.

Au moment où se forme la lame cytoplasmique transversale, chacun des deux noyaux commence à s'étrangler en biseau. C'est la préparation de la seconde bipartition qui s'effectue avant que la première soit déjà

indiquée dans la masse cytoplasmique. Elle est même souvent plus précoce encore ; c'est ainsi que dans les individus 18, elle précède la déviation du plan de symétrie interne. La scission du corps s'opère par une constriction annulaire qui va s'approfondissant, comme guidée par la lame cytoplasmique. Mais, fait important, cette constriction n'intéresse pas la pellicule d'enveloppe, à l'intérieur de laquelle le corps s'est contracté et qui conserve la forme générale de celui-ci ; de sorte que, la scission étant achevée, le parasite se trouve constitué par deux cellules, l'une distale (par rapport à l'insertion du parasite), l'autre proximale contenue dans une coque piriforme commune.

HÉTÉRODYNAMIE DES CELLULES FILLES. (NOMENCLATURE DES ÉLÉMENTS ET NOTATION DES STADES DE LA SPOROGÉNÈSE.)

Ces deux cellules ne sont pas d'égale valeur.

Chez les *Oodinium*, les deux cellules résultant de la première segmentation sont équivalentes. Elles continuent à se segmenter parallèlement et fournissent en définitive un grand nombre de dinospores toutes identiques et contemporaines. Et cette segmentation simultanée est le mode tout à fait fondamental et général suivant lequel se forment chez les Protozoaires et les Protophytes les spores dans les sporanges, que la multiplication des énérgides se fasse à l'état plasmodial ou à l'état dissocié, et quelles que soient les variantes qu'elle comporte.

Chez les *Apodinium*, les choses se passent différemment. La cellule distale et la cellule proximale ne sont point homodynames. Tandis que la cellule distale va subir sans délai une première division, la cellule proximale va traverser une courte période de repos durant laquelle elle s'accroîtra et s'entourera d'une nouvelle pellicule périplastique.

Nous conviendrons dès maintenant d'appeler *trophocyte*<sup>1</sup> la cellule initiale ou proximale, *gonocyte* la cellule distale, et *sporocytes* les cellules résultant des divisions du *gonocyte*.

Nous poserons dès maintenant les bases d'une notation qui nous sera d'une grande utilité au cours de cet exposé, pour représenter en signes abrégés les différents stades de l'évolution des *Apodinium*, des *Blastodinium* et aussi des *Haplozoon*. Nous conviendrons de représenter par I le trophocyte et par 1 le gonocyte. Le stade à deux cellules auquel nous

1. Je ne donne pas à trophocyte la signification de cellule nourricière, ce qui serait inexact, et correspondrait d'ailleurs à une impossibilité puisque les cellules distales sont séparées de la proximale. Le sens de ce mot sera, cellule qui se nourrit, qui végète et s'accroît. C'est le sens que l'on attache en protozoologie et particulièrement en sporozoologie au terme *trophocyte* qui sert à désigner la forme de végétation et de croissance par opposition aux formes de reproduction.

sommes arrivés sera représenté ainsi : I-1. L'indice du chiffre I exprimera le nombre de divisions subies par la cellule initiale.

Après la première division du *gonocyte*, le parasite sera constitué par le trophocyte et deux sporocytes : I<sub>1</sub>-2.

POUSSÉES SPOROGENÉTIQUES SUCCESSIVES. — Les deux sporocytes 2, binucléées dès leur formation, vont se diviser une seconde fois, pendant que le trophocyte I<sub>1</sub> reprenant son activité fait de même. Et cette seconde bipartition, transversale comme la première, respecte la nouvelle pellicule d'enveloppe, nouvelle coque emboîtée dans la précédente, et enfermant deux cellules, l'une proximale, *trophocyte* 2, l'autre distale, ou *gonocyte* I<sub>2</sub>. C'est le stade I<sub>2</sub>-1-4. — Si les divisions des différentes cellules continuaient à s'effectuer suivant la même loi, l'on arriverait aux stades successifs suivants : I<sub>2</sub>-2-8-, I<sub>3</sub>-1-4-16, c'est-à-dire que le nombre des éléments de chaque génération suivrait une progression géométrique dont la raison serait le nombre 4 (fig. 21). Mais les phénomènes n'offrent pas cette régularité mathématique. Il arrive même qu'au stade I<sub>1</sub>-1, le trophocyte et le gonocyte se divisent simultanément ou presque simultanément, et que cette marche des segmentations se poursuive ainsi, réalisant alors une progression géométrique ayant 2 pour raison : I<sub>1</sub>-1, I<sub>2</sub>-1-2, I<sub>3</sub>-1-2-4, I<sub>4</sub>-1-2-4-8, etc.

Dans ce dernier cas, le trophocyte se comporte à la vérité comme le gonocyte puisqu'il se divise exactement le même nombre de fois. Ce qui seulement l'en distingue, c'est la faculté qu'il tient de ses rapports avec le pédoncule, de se nourrir et par conséquent de s'accroître entre chacune de ses bipartitions, et d'être ainsi la souche permanente, théoriquement indéfinie, de nombreuses générations de spores. Ainsi la sporogénèse si particulière des *Apodinium* se trouve ramenée en dernière analyse à sa cause première apparente : la division transversale de la cellule initiale.

Il est utile, pour atténuer ce que l'usage de formules introduit toujours de trop absolu dans le langage biologique, de dire qu'entre la marche de la sporogénèse, telle que l'exprime la première progression, et celle qu'exprime la seconde, on observe tous les intermédiaires (fig. 22).

Aucun des individus figurés ne montre, on le voit, plus de quatre poussées de sporocytes coexistantes, et beaucoup ne les présentent point. Je n'ai pas observé non plus que la poussée la plus ancienne comptât plus de huit éléments. Seul, le parasite représenté en 22 fait exception ; mais il est difficile de savoir si tous ses sporocytes appartiennent à la

même poussée ou si quelques-uns d'entre eux, d'une précédente génération, ne sont pas restés adhérents à la souche.

**DÉHISCENCE DES COQUES. COLLERETTES RÉSIDUELLES.** — Ce qui commande la libération plus ou moins précoce, très variable avec les parasites, des spores les plus anciennes, c'est l'élasticité de la coque qui les enferme. Cette élasticité atteint, on le voit, un haut degré.

La rupture de la coque n'est d'ailleurs pas toujours immédiatement suivie de la dispersion des sporocytes qu'elle contenait. Ceux-ci ont acquis du fait de leur compression réciproque une adhérence qui ne s'atténue pas d'une manière immédiate et j'ai pu voir quelquefois des dinospores avec leurs flagelles en activité ne se libérer qu'au bout de plusieurs minutes.

Les coques éclatées ne sont pas entièrement caduques. Leurs vestiges se voient sous forme de collerettes à bords libres déchiquetés, emboîtées les unes dans les autres et soudées par leurs fonds, constituer à l'extrémité du pédoncule une sorte de calice dans lequel sont contenus les éléments restants du parasite. Si l'on était toujours assuré de pouvoir compter ces collerettes résiduelles avec précision, et si l'on était certain qu'il n'en manque point, l'on pourrait connaître le nombre des poussées de spores issues d'un parasite.

Le nombre des collerettes le plus élevé que j'aie compté est de 5.

Il dépasse comme on voit le nombre des poussées sporogénétiques d'un même parasite, mais il semble indiquer aussi que l'activité reproductrice des *Apodinium* est loin d'être indéfinie.

Des individus tels que 23-24 sont manifestement épuisés et touchent à la fin de leur évolution.

**STRUCTURE DES DINOSPORES.** — J'ai déjà dit plus haut dans quelles conditions se faisait la libération des spores. Il me reste à décrire leur forme et à discuter de leur sort ultérieur que je n'ai pu suivre objectivement. Lorsqu'on examine un parasite qui présente une poussée de sporocytes avancés, en forme de biscuit, on a presque toujours l'occasion

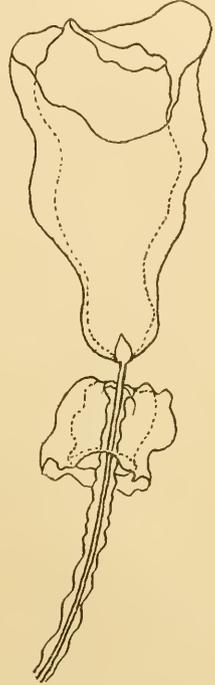


FIG. XV. *Apodinium mycetoïdes*. Pédoncule portant quatre coques vides, dont deux dressées et deux réfléchies. ( $\times 670$ ).

d'en voir qui au lieu d'une simple constriction équatoriale, montrent un sillon plus accusé à profil en gouttière. Souvent, quelques-uns de ces sporocytes sont animés de soubresauts dus à l'activité des flagelles naissants. Ces flagelles apparaissent d'abord très courts de part et d'autre du sillon équatorial, et sans direction bien déterminée. Dans d'autres éléments, on voit l'un des deux flagelles engagé dans le sillon, où il ondule, tandis que l'autre oscille dans une direction perpendiculaire à celle du premier. Je ne l'ai jamais vu contenu dans un sillon longitudinal bien marqué. Ainsi les sporocytes se sont transformés en dinospores. Il y a lieu de douter que les dinospores, observées dans de telles conditions, se présentent sous leur forme parfaitement normale. Et j'ai de bonnes raisons de penser aussi qu'elles n'ont pas atteint leur état de complète maturité. Nous verrons, en effet, que chez les *Blastodinium*, les spores mises en liberté à l'état binucléé subissent dans l'eau de mer un certain nombre de divisions au cours desquelles l'avance qu'avait la division nucléaire sur la division cytoplasmique se trouve regagnée par cette dernière.

CONJECTURES SUR LA DESTINÉE DES DINOSPORES. — Qu'advient-il des spores libérées ? Lorsqu'on les conserve en chambre humide, on les perd le plus souvent, à cause de leur petite taille et de leur petit nombre, et si l'on a la bonne fortune de les suivre pendant quelques heures, on les voit se déformer, se gonfler, se vacuoliser et s'immobiliser à l'état de corps sphériques remplis de granules animés d'un mouvement brownien très intense. Je ne pouvais songer à résoudre le problème par l'observation directe ou l'expérience. J'en suis donc réduit à tirer des conjectures des faits relatés dans cet exposé.

Il en est deux qui dominent tous les autres : 1<sup>o</sup> Les dinospores sont dépourvues de tout pigment assimilateur et de dépression buccale. Leur existence dans l'eau de mer ne peut être qu'éphémère. 2<sup>o</sup> Les parasites les plus jeunes se présentent sur les Fritillaires à l'état d'éléments de résistance.

Il est très peu vraisemblable que ces kystes se forment au moment même où le parasite prend contact avec son hôte. Leur formation doit être beaucoup plus précoce, et peut-être suit-elle même de près le moment de la libération des spores. La figure 24 montre par exemple un *Apodinium* dont la cellule proximale complètement altérée porte adhérents, à sa surface, trois kystes dont l'un à deux éléments, formés sur place. Pour ne pas multiplier les conjectures, j'émettrai tout de suite l'hypothèse qui me semble la plus probable quant au sort des dinospores. Celles-ci, après

leur dispersion, vivent un certain temps à l'état libre et mobile. Elles subissent une ou plusieurs divisions, au cours desquelles elles passent de l'état binucléé à l'état uninucléé, phénomène qui aurait la valeur d'une réduction chromatique quantitative, puis copulent deux à deux.

Le zygote s'enkyste et s'il se trouve amené au contact d'une Fritillaire, dans les conditions probables que j'ai exposées et discutées plus haut, il s'y fixe et pousse son pédoncule.

Cette hypothèse trouve un appui sérieux dans les observations que DUBOSQ et COLLIN (1910) ont faites sur le flagellé gymnodiniforme parasite des Tintinnides, qu'ils ont étudié à Cette.

#### CYCLE SPOROGENÉTIQUE DANS LE PHARYNX ET L'INTESTIN DE L'HÔTE.

— Le cycle que nous venons de suivre est celui qu'effectuent la majorité des *Apodinium* fixés sur une Fritillaire. Il s'accomplit tout entier à l'extérieur de l'hôte. Mais il est une autre évolution dont une partie a lieu dans le pharynx de l'appendiculaire, et à laquelle sont prédestinés certains individus de par la situation qu'ils occupent sur l'hôte. Ce sont de ces individus, comme ceux que représentent les figures 9 et XII qui sont fixés assez près du spiraculum droit pour que lorsque joue le courant respiratoire droit-gauche, ils soient aspirés dans le pharynx à travers l'orifice.

J'ai pu observer une fois, pendant près de trois quarts d'heure, un de ces individus, celui de la figure 28, qui, lors d'un renversement du courant, se trouvait violemment rejeté hors du pharynx, puis happé de nouveau non moins brusquement. En fin de compte, il s'est détaché de son pédoncule au point d'insertion sur celui-ci et fut entraîné dans le pharynx où il vint s'arrêter dans le cul-de-sac latéral gauche, ayant suivi exactement le cours des grains de carmin dans l'expérience que j'ai rapportée au début de ce chapitre (fig. XIII). Mais le grain de carmin, particule minime, lorsqu'il n'est pas retenu par les cils du plancher pharyngien et entraîné par eux vers l'estomac, se trouve expulsé par le spiraculum gauche. Le parasite, beaucoup plus gros, vient se coincer dans l'espace surbaissé du sinus pharyngien latéral.

Je n'ai assisté à ce phénomène qu'une seule fois, mais il est facile de se convaincre qu'il se reproduit très fréquemment. Nombreuses, on le sait, sont les Fritillaires où l'on observe, couchés vers le spiraculum droit, des pédoncules décapités dont l'extrémité libre est plus ou moins engagée dans le détroit branchial. Si celles où l'on peut observer le parasite en place dans le sinus pharyngien gauche sont plus rares, cela tient à deux

causes au moins. Cela tient d'abord à ce que, probablement, tous les *Apodinium* entraînés dans le pharynx ne s'y trouvent pas retenus, surtout lorsqu'ils sont de petite taille; en plus, à ce qu'un parasite coincé dans le sinus pharyngien ne l'est pas toujours assez solidement pour qu'une secousse un peu violente ne puisse l'en chasser. Ce n'est pas là, on va le voir, une pure supposition. En novembre 1906, lors des arrivées de Fritillaires, je pêchais avec deux filets, l'un à large ouverture, à poche en mousseline, à mailles larges, l'autre, beaucoup plus fermé, à poche longue, en linon, à mailles fines. La filtration de l'eau étant naturellement plus lente dans le second filet, le choc des animaux et la pression qu'ils subissaient contre la poche étaient plus faibles que dans le premier engin. Or, j'ai noté le 22 novembre 1906 que toutes les Fritillaires, 9 en tout, qui présentaient des *Apodinium* pharyngiens, provenaient du filet le plus fin. Et cependant, j'ai examiné ce jour-là un nombre beaucoup plus considérable de Fritillaires de la pêche au filet de mousseline, parce que celui-ci, filtrant beaucoup, en avait pris en très grande quantité.

Quelle est la destinée des parasites arrêtés dans le pharynx ? L'examen de la figure 29 permet de répondre effectivement à cette question. Elle montre un *Apodinium* dessiné en place dans le sinus pharyngien droit, et qui ne diffère pas des parasites externes au terme de leur croissance. On y voit encore la trace de l'insertion pédonculaire. La position de la masse nucléaire indique une prochaine bipartition. Le vestige de l'insertion pédonculaire est une preuve que nous avons bien affaire à un parasite externe détaché, preuve qui n'est pas superflue, car chez les parasites pharyngiens, la forme du corps se modifie notablement. L'insertion pédonculaire s'efface, le galbe conique de la région postérieure devient ellipsoïdal, sans que toutefois il devienne impossible de distinguer les deux extrémités. Chez les parasites avancés dans leur développement, le corps a une tendance à s'allonger fortement, mais le mécanisme de la sporulation reste fondamentalement le même. Ainsi l'*Apodinium*, dont la forme est particulièrement allongée, se trouve à un stade à peu près exactement superposable ( $I_3-1-2-4$ ) à celui du parasite externe de la figure 21. Il est vraisemblable que les éléments épars à ses côtés dans le pharynx en sont issus. Je n'ai cependant pas vu de vestiges de la coque qui devait les contenir. Il se peut que les coques crevées soient ici entièrement caduques, n'étant plus retenues au niveau de l'insertion pédonculaire, et qu'elles puissent être éliminées, comme elles le sont chez les *Blastodinium* des Copépodes.

Je tiens d'ailleurs à attirer dès maintenant l'attention sur l'homologie saisissante que l'on peut établir sous tous les rapports, entre un parasite pharyngien, comme celui de la figure 29 et les *Blastodinium* du tube digestif des Copépodes au début de leur sporogénèse.

Les spores immatures dispersées dans le pharynx sont vraisemblablement évacuées par le spiraculum gauche. C'est là, du moins, car je n'en ai pas de preuve objective, l'hypothèse que suggère la connaissance du jeu des courants respiratoires de l'hôte. Voici cependant une observation qui semble aller à l'encontre de cette hypothèse. Une Fritillaire hébergeant un *Apodinium* pharyngien en sporogénèse, montrait dans son œsophage une série de sept dinospores, d'une forme presque parfaite, entraînées vers l'estomac. Mais il se peut que ces dinospores aient été entraînées par un courant gauche droit, ou antéro-postérieur dans la région médiane du pharynx et de là, par le plancher cilié, dirigées vers l'œsophage. Je les ai vues arriver dans l'estomac, y demeurer sans subir d'altération manifeste avant que l'hôte en montrât lui-même du fait du confinement. En dehors de ce cas, je n'ai jamais observé de spores d'*Apodinium* dans le tube digestif des Fritillaires.

Mais si rare qu'il puisse être, ce circuit des spores d'*Apodinium* n'en est pas moins une condition des plus favorables à une adaptation future de ces organismes au parasitisme intestinal chez *Fritillaria pellucida*.

#### *Apodinium rhizophorum* CHATTON 1912

Fig. 31-34, pl. III

*Apodinium rhizophorum* CHATTON (1912, p. 88, fig. 3).

Type de l'espèce parasite d'*Oikopleura cophocerca* GEGENB., Banyuls-sur-Mer, Automne. Fig. 31-34, pl. III.

L'HÔTE. — Le 3 octobre 1908, un essaim de ces Appendiculaires fit son apparition dans la baie de Banyuls, où jusqu'alors je n'en avais rencontré çà et là que de rares individus solitaires.

J'ai revu à Villefranche un assez grand nombre de ces Appendiculaires les 2 et 5 avril 1911, mais aucune n'était parasitée. C'est seulement sur les *Oikopleura* de l'essaim de Banyuls que se trouvait *Apodinium rhizophorum*. Autant que l'on en peut juger par de si rares observations, ce parasite ne semble pas se présenter sur son hôte aussi constamment qu'*Apodinium mycetoïdes* sur les Fritillaires.

Le matériel dont j'ai disposé pour son étude fut très restreint et sans

la connaissance assez complète que j'avais de l'espèce précédente, je n'aurais pas pu comprendre la morphologie et la reproduction, et encore moins me faire la moindre idée des affinités du parasite d'*Oikopleura cophocerca*. Je n'ai, en effet, observé ni individus très jeunes, ni individus près de sporuler. La forme des spores m'est donc inconnue. Je pense néanmoins que l'on ne pourra élever de doutes sur l'étroite parenté du parasite des Oikopleures avec celui des Fritillaires. L'étude détaillée que je viens de consacrer à ce dernier me permettra de limiter l'exposé qui va suivre à une brève comparaison des deux formes.

SITUATION ET ORGANISATION DU PARASITE. — Tous les *Apodinium rhizophorum* observés étaient fixés sur la queue des *Oikopleura* par le moyen d'un pédoncule à partie libre très réduite, mais à rhizoïdes internes très développés. Le corps est piriforme, mais d'un galbe plus élancé que celui d'*A. mycetoides*. Il atteint aussi un volume plus considérable. Le plus petit des individus mesurait 60  $\mu$  selon son grand axe, et 35  $\mu$  selon son plus grand diamètre, le plus grand 110  $\mu$  et 60  $\mu$  suivant les mêmes dimensions.

Mais on verra que chez cette espèce la région proximale du corps est constituée par une ou plusieurs loges complètement vides, et sous le rapport de leur masse cytoplasmique les deux espèces d'*Apodinium* s'équivalent sensiblement.

STRUCTURE DU PÉDONCULE. — Le pédoncule d'*A. rhizophorum* est d'une structure plus complexe que celui d'*A. mycetoides*. Il y a lieu d'y distinguer trois parties : la columelle, la cupule et les rhizoïdes.

La columelle et la cupule ne sont en réalité qu'une seule et même pièce, celle qui est externe au corps de l'appendiculaire.

La columelle elle-même est une tige robuste de 35  $\mu$  de long sur 3 à 4  $\mu$  de diamètre moyen. Elle est rarement cylindrique ; les figures en montrent différentes variétés de forme. Cette columelle est constituée par une substance réfringente qui me paraît analogue à celle qui constitue la gaine pédonculaire d'*A. mycetoides*. Elle est parcourue par un canal central très fin qui se continue dans les rhizoïdes, mais qui paraît disparaître, en s'effilant, du côté du corps. La columelle n'atteignait le corps cytoplasmique sur aucun des parasites examinés. Elle lui était reliée par un tube à paroi mince et membraneuse à contenu hyalin. La paroi de ce tube paraît en continuité avec la très mince pellicule qui recouvre la columelle. Il y a là, on le voit, quelque chose de beaucoup plus compliqué que dans l'espèce précédente. La complexité

n'est pas moindre à l'autre extrémité de la columelle. Celle-ci s'effile brusquement en un col étroit, qui aboutit à une cupule dans le fond de laquelle il s'ouvre par un orifice. La cupule a une paroi épaisse et un col rétréci. Sa cavité est directement en continuité avec celle de l'axe pédonculaire. Du col de la cupule émerge un tronc, qui est l'origine du système des rhizoïdes. C'est aussi le point précis où ceux-ci pénètrent dans le corps. Ce tronc est d'ailleurs quelquefois bifurqué dès son origine. Il est constitué par un tube de 1  $\mu$ .5 de diamètre à paroi relativement mince, protégeant un axe cytoplasmique central. On se souvient que chez *A. mycetoides*, cet axe cytoplasmique est complètement nu. Une autre différence entre les deux espèces est qu'ici les rhizoïdes présentent plusieurs bifurcations dont les branches sont d'importance fort inégale. Il n'y a cependant jamais plus de cinq ou six branches à un même système. Elles vont et se terminent en s'effilant progressivement, entre les faisceaux musculaires de la queue ou même à leur intérieur.

On conçoit que le parasite soit solidement attaché à l'hôte par cet appareil, mais il jouit d'une certaine liberté d'oscillation autour du condyle.

STRUCTURE DU CORPS. — Le corps protoplasmique diffère à première vue de celui d'*Apodinium mycetoides* par une définition beaucoup moins accusée des éléments de sa structure. C'est ainsi que les noyaux y sont tout à fait invisibles sur le vivant. Il n'est cependant point douteux qu'ils soient au nombre de deux dans chaque cellule, car l'aspect de celles-ci témoigne nettement d'une structure biénergide. Dans les figures 31-32, on reconnaît cette plage de granules réfringents qui, chez *A. mycetoides*, marque la région intermédiaire aux deux masses nucléaires.

De part et d'autre de cette plage, on voit bien des espaces clairs, quelquefois à peine granuleux, qui correspondent peut-être aux noyaux. Mais n'ayant pu faire de colorations de ces organismes, même d'une manière extemporanée par le vert de méthyle acétique, je n'affirmerai point qu'il ne s'agisse pas là de lacunes aqueuses, les deux noyaux étant confondus, soit avec ces lacunes, soit avec le cytoplasme. Mais, je le répète, on peut déduire à coup sûr leur dualisme de la répartition des substances cytoplasmiques dans les éléments cellulaires du parasite.

SPOROGENÈSE. — De l'évolution, peu de stades se sont présentés à moi. L'un des plus jeunes est représenté par la figure 31 et l'on voit qu'il a déjà dépassé de beaucoup la période d'accroissement végétatif. Son corps cytoplasmique est en voie de division et cette division qui est comme chez

*A. mycetoides* nettement transversale, s'accomplit encore à l'intérieur d'une coque qui s'insère à l'extrémité distale de la columelle. Cette division n'est pas la première qu'ait subi le parasite. On remarque, en effet, qu'à la columelle sont attachés les vestiges de deux autres coques, qui s'insèrent l'une à l'extrémité proximale de la columelle, l'autre vers son milieu. Ces coques sont réduites à une collerette membraneuse qui, du côté du bord libre, se réfléchit deux fois sur elle-même vers l'extérieur, par deux plis très marqués. Cette duplicature régulière de la collerette dont la cause et le mécanisme m'échappent, est un phénomène à peu près constant chez *A. rhizophorum*, et qui n'existe point chez *A. mycetoides*.

La figure 31 montre bien cette duplicature de la première coque. Dans la figure 32, on voit que la première coque est simplement retournée et fripée, la seconde et la troisième sont encore en situation normale, comme le sont aussi les cinq coques emboîtées de l'individu représenté en 32.

Mais ce qui différencie, bien plus encore que ce mode de réflexion des coques, les deux espèces d'*Apodinium*, ce sont les rapports de ces coques entre elles. Chez *A. mycetoides*, toutes les collerettes s'insèrent au même point, à l'extrémité du pédoncule. Il en résulte qu'elles sont étroitement adhérentes par leurs fonds, tandis qu'elles se séparent vers leurs bords libres. Ces rapports sont exactement inverses chez *A. rhizophorum*. Les coques s'insèrent indépendamment les unes des autres, à intervalles quasi réguliers, tout le long de la columelle. Elles forment ainsi, avec la columelle pour axe, un système de loges très comparable non seulement par sa disposition, mais aussi par son mode d'édification à celui que présente la coquille cloisonnée des céphalopodes tétrabranchiaux.

Il est manifeste que cet agencement des coques est le fait de l'allongement continu de la columelle durant la sporogénèse. Le peu de stades différents de la sporogénèse que j'ai pu examiner suffit à montrer que celle-ci s'effectue par un mécanisme identique à celui que nous connaissons chez *A. mycetoides*. Le parasite 32 est au même stade que l'individu 11 d'*A. mycetoides* : stade I<sub>2</sub>-1-2. Il n'y en avait pas de plus avancés.

COMPARAISON AVEC *A. mycetoides*. — Entre *A. mycetoides* et *A. rhizophorum*, il n'y a que d'insignifiantes différences d'organisation. L'une d'elles cependant est à retenir au point de vue qui nous occupe. Il s'agit de la discontinuité qui s'établit dans la partie distale de la columelle entre l'axe du système pédonculaire et le cytoplasme du corps, chez

*A. rhizophorum*. On se souvient qu'à ce niveau cet axe s'évanouit en s'amincissant progressivement. C'est du moins l'apparence que fournit le seul examen sur le vivant. Peut-on en conclure que l'axe du système pédonculaire ne peut jouer aucun rôle dans la nutrition du parasite ? Il ne me semble pas. L'existence même de cet axe ne peut se concevoir sans que l'on admette qu'il est en continuité effective avec le cytoplasme ou pour le moins qu'il l'a été pendant toute la période du développement, où il s'est lui-même accru.

Nous ne connaissons rien de la nature de la substance qui constitue la columelle ni du rôle qu'elle peut jouer dans le transport des nutriments. Tout, d'autre part, dans l'organisation du parasite, dans son évolution et dans ses rapports avec l'hôte plaide en faveur d'une interprétation de son parasitisme, identique à celle que nous a suggérée l'étude d'*A. mycetoides*. Je n'ai pas constaté que les fibrilles musculaires de la queue cotoyées par les rhizoïdes fussent altérées. La nutrition se ferait donc aux dépens des sucs interstitiels.

### Conditions d'existence et parasitisme des Apodinium

#### I. NUTRITION.

J'ai qualifié d'externe le parasitisme des *Apodinium* fixés sur le champ ventral péribranchial des Fritillaires, et d'interne celui des individus retenus dans le pharynx, voulant exprimer par là seulement des rapports d'ordre topographique. C'est surtout de rapports physiologiques, trophiques, dont nous avons à nous occuper maintenant.

PÉNÉTRATION DES RHIZOÏDES DANS LA GLANDE PHARYNGIENNE. — J'ai dit sans y insister que le pédoncule des *Apodinium* externes pénétrait profondément dans le corps des Fritillaires. Chez un certain nombre d'individus, les deux branches terminales du pédoncule se terminent en pleine substance anhiste, mais chez beaucoup d'autres, elles atteignent la glande pharyngienne et les cellules endostylaires dans lesquelles elles s'engagent en s'y pelotonnant parfois (fig. 29).

Leur présence ne paraît d'ailleurs provoquer aucune altération structurale de ces cellules, bien que manifestement elles ne se comportent pas comme de simples crampons.

ROLE ABSORBANT DES RHIZOÏDES. — Qu'ils se comportent comme des organes absorbants, cela ne fait point de doute et l'on peut en donner comme preuves : leur pénétration profonde, souvent au sein même des

cellules ; la croissance du parasite consécutive au développement des rhizoïdes, l'amas de granules cytoplasmiques qui se trouve dans le corps au voisinage de l'insertion pédonculaire, et qui témoigne d'une activité élaboratrice localisée en ce point ; la résorption de ces grains au cours des segmentations du trophocyte, la faculté d'accroissement prolongé du trophocyte opposée à la division rapide, sans accroissement notable de volume, du gonocyte et des sporocytes, et enfin l'absence chez le parasite d'un pigment assimilateur qui lui permette une existence indépendante.

La seule hypothèse à opposer à la conception que je viens d'exposer est celle-ci : les formés externes pourraient trouver les éléments de leur nutrition au contact même de la tunique, ou de la coque, par une absorption d'éléments solubles émanés des substances qui constituent ces parties. Cette hypothèse ne rend pas compte de la polarité accentuée des *Apodinium* et des particularités de leur sporogénèse qui lui sont liées.

NUTRITION DES FORMES PHARYNGIENNES. — Par contre, il semble que l'évolution des formes pharyngiennes puisse fournir un appui à cette seconde hypothèse. Comment expliquer en effet que celles-ci conservent, après s'être détachées de leur pédoncule, cette polarité que nous avons tendance à attribuer précisément au rôle important, joué par cet organe dans la nutrition du parasite ?

Sans avoir à faire intervenir ici rien qui ressemble à l'hérédité des caractères acquis, étant donné qu'une forme pharyngienne et la forme externe dont elle provient sont un seul et même individu, nous pouvons penser qu'un caractère aussi accentué que la polarité des *Apodinium* ne peut se modifier pendant le temps toujours court de l'évolution pharyngienne, d'autant que cette évolution ne se reproduit vraisemblablement pas chez tous les individus d'une même lignée. La cellule distale conserve donc la propriété d'assimiler et de croître, et si elle peut le faire sans l'intermédiaire de ses rhizoïdes, c'est qu'elle se trouve dans le pharynx au contact même des substances que de l'extérieur elle puisait à travers la tunique, le plus souvent dans la glande pharyngienne. Le parasite se trouve en effet dans le sinus pharyngien gauche, tout à côté de la glande pharyngienne, qui, périodiquement, y déverse ses produits, et il les absorbe directement.

Abstraction faite de l'évolution pharyngienne qui n'est somme toute dans le cycle d'*Apodinium mycetoïdes* que la conséquence d'un accident, ce qui ne lui enlève rien de son intérêt, le parasitisme de ce Périidien peut être défini comme « parasitisme intracellulaire (cas de la

glande pharyngienne) ou intercellulaire (*A. rhizophorum*) médiate ».

Ce mode est peu répandu chez les Protozoaires. On n'en peut guère trouver l'équivalent que chez les grégarines polycystidées sédentaires à épimérite très développé : Actinocephalides, Stylorhynchides, Dactylophorides. Il est, au contraire, très répandu chez les Protophytes, particulièrement chez les Chytridinées et les Laboulbéniaées.

Je m'étendrai plus longuement sur ce point de parasitologie générale dans le chapitre de ce mémoire consacré aux caractères généraux du parasitisme des Péridiniens.

## II. REPRODUCTION.

LA PALISPOROGÉNÈSE, UNIQUE MODE DE REPRODUCTION. — La reproduction paraît ne comporter qu'un seul mode : la sporogénèse. Ici, non plus que chez les *Oodinium*, le parasite ne semble capable de se multiplier par simple division binaire dont les deux produits, ou l'un d'eux seulement pourraient se fixer à nouveau sur l'hôte. Il est fort possible cependant que le gonocyte puisse, dans certains cas, se libérer entier. Mais rien ne nous permet de dire qu'il puisse adhérer tel quel à une autre appendiculaire et pousser un pédoncule. Je pense que cette cellule est perdue pour la reproduction de l'espèce si elle ne subit pas à l'état libre une série de divisions sporogénétiques semblables à celles qu'elle eût produites si elle était restée liée à la souche. Notons d'ailleurs que dans l'un et l'autre cas, elle se trouve exactement dans les mêmes conditions, c'est-à-dire privée des moyens de se nourrir. Ce que je viens de dire de la cellule distale me semble vrai pour toutes les cellules d'*Apodinium*, qui se libèrent avant d'avoir subi la série complète des divisions sporogénétiques. Nous avons vu que le trophocyte lui-même pouvait dans certains cas quitter son pédoncule avant de s'être divisé (fig. 26). Il serait fort intéressant de savoir comment dans ce cas il se comporte à l'état libre. Je ne serais pas étonné d'apprendre qu'après une ou deux divisions à produits hétérodynamiques, l'homodynamie des cellules filles se rétablisse rapidement du fait de la suppression de la nutrition polaire.

LA PALISPOROGÉNÈSE EST DÉRIVÉE DE LA DIVISION BINAIRE SIMPLE. SES AVANTAGES POUR L'ESPÈCE ET POUR L'INDIVIDU. — La sporogénèse des *Apodinium*, bien qu'elle soit d'un degré de complexité plus élevé que celle des *Oodinium*, n'est elle-même qu'une division binaire répétée sans croissance intercalaire. Elle procède donc du mode habituel de reproduc-

tion des Périдиниens libres, où l'on trouve aussi tous les passages de la division binaire à la sporulation.

Mais si au point de vue morphologique, il n'y a qu'une différence minime entre ces différents modes, la sporogénèse itérative est au point de vue de l'exploitation de l'hôte et du rendement génétique, d'un bénéfice considérable pour les *Apodinium*. Le parasite arrivé au terme de sa croissance, au lieu de perdre contact avec son hôte, comme fait un *Oodinium*, et de cesser ainsi toute vie végétative pour se résoudre en une poussée de spores unique, ce parasite, par son trophocyte, continue à tirer parti de son hôte, à se nourrir et à s'accroître, tandis que par ses cellules distales successives il produit de nombreuses poussées sporogénétiques, qui sont pour lui un puissant moyen d'expansion. Et ce moyen est d'autant plus puissant, que les spores sont plus nombreuses, et que leur production non simultanée multiplie les chances que quelques unes d'entre elles ont de rencontrer les conditions nécessaires à leur développement.

La pal'sporogénèse réalise ainsi non seulement un perfectionnement avantageux pour l'espèce, mais aussi pour l'individu. Chez un *Oodinium*, l'existence de l'individu prend fin avec la reproduction. Chez un *Apodinium*, elle peut se prolonger, au moins en théorie, tant que l'hôte offre des conditions favorables au parasite. Mais que l'on ne me reproche pas ici de me payer de mots et de faire de l'anthropocentrisme en assimilant l'individu d'*Apodinium* à l'individu métazoaire supérieur. Il y a des degrés dans l'individualité, et c'est un des plus bas dans l'échelle que nous offre le cas des *Apodinium*. C'est précisément là son intérêt.

#### Genre **PARAPODINIUM** n. gen.

Fig. 35, pl. III.

Espèce type du genre: *Parapodinium stylipes* n. sp. (Fig. 35, pl. III).

Je crée ce genre pour un parasite qui offre d'étroites affinités avec les *Apodinium*, mais qui en diffère par la structure plus simple de son pédoncule.

#### **Parapodinium stylipes** n. sp.

Type de l'espèce fixé sur le tégument d'*Oikopleura dioïca* FOL., à Banyuls-sur-Mer, Printemps. Fig. 35, pl. III.

J'ai observé une seule fois ce parasite au mois de mai 1907 à Banyuls-

sur-Mer. Il était représenté par quatre individus, tous au même stade, fixés sur la queue d'*Oikopleura dioïca*, et qui rappelaient beaucoup par leur aspect général les *Apodinium*.

Comme chez ceux-ci, le corps, piriforme, mesurant jusqu'à  $60\mu$  de long sur  $30\mu$  de large, est porté sur un pédoncule. Mais ce pédoncule est une simple tigelle rigide, pleine, plus courte que le corps, et qui, au lieu de pénétrer le tégument de l'hôte et de s'y ramifier, s'écrase légèrement à sa surface en un petit disque adhésif.

Le corps est comme chez les *Apodinium* protégé par une mince cuticule lisse et continue, il est creusé d'une vaste lacune aqueuse qui rejette le cytoplasme pariétalement. Les noyaux ne sont pas visibles *in vivo*. Il semble qu'ils soient au nombre de deux, à en juger d'après la disposition même du cytoplasme. Ces individus ne présentaient aucun indice d'une sporulation prochaine.

KLEBS (1912) a décrit un Péridinien libre sessile, porté sur un pédoncule rigide : *Stylodinium globosum*. C'est un organisme pigmenté, à nutrition holophytique, auquel son pédoncule ne sert probablement que de support.

## II. PARASITES A SIÈGE INTESTINAL

Ce sont deux espèces du genre *Gymnodinium*, parasites plus ou moins douteux, les genres *Blastodinium* et *Schizodinium*, parasites des Copépodes pélagiques et le genre *Haplozoon*, parasite des Annélides benthiques. C'est aussi en tête de ce chapitre qu'il faut rappeler les observations relatives au pseudoparasitisme des *Prorocentrum* chez les Echinodermes. (V. p. 5).

### Genre GYMNODINIUM (?) STEIN 1878

*Peridinium* EHRENBURG (1830).

*Oxyrrhis* POCHE (1903).

non *Oxyrrhis* DUJARDIN (1841).

Espèce type du genre *Gymnodinium fuscum* (EHRENBURG).

### *Gymnodinium fuscum* (EHRENBURG)

Je rappelle ici l'observation que fit PERTY (1852), de *Gymnodinium fuscum* (?) dans une planaire (*Gen. sp.?*) fait relevé et interprété par MAGGI (1880) comme du parasitisme.

**Gymnodinium parasiticum** POCHÉ 1903, non V. DÖGIEL 1906 b*Oxyrrhis parasitica* POCHÉ (1903, p. 344, pl. I, fig. 18-24).

Parasite dans les canaux gastrovasculaires des siphonophores : *Cucubalus Kochi* (WILL.), *Monophyes gracilis* CLAUS. et *Halistemma tergestinum* CLAUS. Golfe de Trieste. Toute l'année.

J'ai développé p. 25 les raisons qui m'ont fait distraire du genre *Gymnodinium* tous les genres chez lesquels l'adaptation au parasitisme a retenti profondément sur la forme et l'habitus des stades végétatifs, et en a fait un tronçon du cycle très distinct des éléments libres ou dinospores.

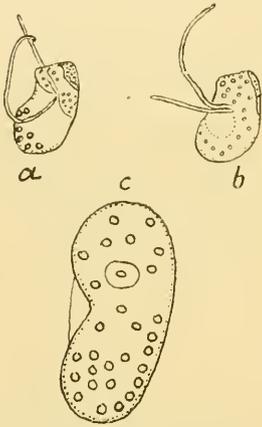


FIG. XVI. in POCHÉ (1903). *Gymnodinium (Oxyrrhis) parasiticum* (POCHÉ). a et b individus dessinés *in vivo* ( $\times 1500$ ); c, individu coloré au Romanowski « type de l'espèce » ( $\times 2000$ .)

Quoique les conditions dans lesquelles il a été rencontré permettent de penser que l'organisme dont il s'agit ici est véritablement un parasite, nous ne trouvons chez lui aucun de ces caractères adaptatifs. Il vit et se multiplie dans la cavité gastro-vasculaire des siphonophores sous une forme gymnodinienne qui n'est nullement altérée.

POCHÉ (1900), qui l'a découvert l'a rapporté au genre *Oxyrrhis* DUJ. dont le type est l'*Oxyrrhis marina* DUJ.<sup>1</sup>, que l'on considérerait comme un Euflagellé (Cryptomonadine). Les recherches de KEYSSELITZ (1908 b) et surtout celles très précises de SENN (1911) ont montré qu'*Oxyrrhis marina* était un dinoflagellé vrai, ainsi qu'*Oxyrrhis*

*parasitica*, mais qu'il manquait à ce dernier les caractères essentiels du genre *Oxyrrhis* : situation postérieure de la bouche et des sillons individualisation de ceux-ci, existence d'un promontoire les séparant.

Le parasite des siphonophores revient donc provisoirement au genre *Gymnodinium*.

D'après POCHÉ, ce parasite nage librement dans les canaux du stolon, où il vit en compagnie du *Trypanophys Grobbeni*. On ne le rencontre pas avec ce dernier dans les cloches natatoires. Il est commun dans les trois espèces, un peu moins dans la troisième que dans les deux autres.

1. Au même genre a été rapporté un flagellé parasite de l'algue pélagique *Phaeocystis Poucheti* (HARLOT) que SENN (1911) se refuse à considérer comme un Dinoflagellé. Ce flagellé avait été considéré par POUCHET comme la zoospore de l'algue. SCHERFFEL (1900) et OSTENFELD (1901) ont démontré qu'il s'agit d'un organisme autonome.

Il y est plus abondant lorsque les animaux sont en bon état que lorsqu'ils sont altérés (ce qui semble bien indiquer qu'il en est un parasite normal).

Le corps est réniforme mesurant au maximum  $12\mu$ . 1 sur  $5\mu$ . 2. Dans le hile de ce rein se trouve la bouche et s'insèrent les flagelles, inégaux, dont l'un est assimilable au flagelle axial et l'autre au flagelle transversal des Périidiniens. Le cytoplasme contient des liposomes réfringents, qui au pôle antérieur peuvent se condenser en une plaque massive.

Noyau vésiculeux à caryosome central.

Scission inconnue.

### Genre **BLASTODINIUM** CHATTON 1906

Fig. 2°-9, pl. IV; 4°-53, pl. V; 54-65, pl. VI; 67-77 bis, pl. VII; 78-90, pl. VIII; 92-104, pl. IX; 105-121, pl. X; 122-127, pl. XI.

*Blastodinium* CHATTON (1906, p. 981).

*Blastodinium* CHATTON (1908, p. 134).

*Blastodinium* PAVILLARD (1909, p. 277).

Parasit I. APSTEIN (1911, p. 206).

*Blastodinium* CHATTON (1911, p. 474).

*Blastodinium* CHATTON (1912, p. 85).

*Blastodinium* CHATTON (1914 a, p. 191).

Espèce type du genre : *Blastodinium Pruvoti* CHATTON 1906. (V. p. 149).

#### Sommaire :

(En raison de l'importance de l'exposé consacré à ce genre, l'étude de chaque espèce est précédée de son sommaire.) Historique. Extension du genre, p. 87. — Difficultés de la spécification; méthode statistique, p. 89. — Iconographie, p. 91. — Plan de l'exposé, p. 92.

*B. spinulosum*, p. 92; *B. crassum*, p. 121; *B. crassum* var. *inornatum*, p. 135; *B. oviforme*, p. 139; *B. Pruvoti*, p. 149. *B. Mangini*, p. 161; *B. Mangini* var. *oncuae*, p. 166; *B. navicula*, p. 169; *B. elongatum*, p. 172; *B. contortum*, p. 175; *B. contortum* var. *hyalinum*, p. 193. Formes d'identité incertaine, p. 202.

Cytologie des *Blastodinium*, p. 207.

Conditions d'existence et parasitisme, p. 220.

Relations des espèces entre elles, p. 235.

### HISTORIQUE. EXTENSION DU GENRE.

Dans ma note préliminaire du 10 décembre 1906, j'ai confondu sous le nom de *B. Pruvoti*, deux espèces d'ailleurs très voisines, que j'ai pu par la suite distinguer avec certitude.

L'une est parasite de *Clausocalanus arcuicornis* DANA et de *Clausocalanus furcatus* G. BRADY. C'est à elle que se rapportent les figures 3 et 4 de ma note, qui représentent des individus à développement avancé, et c'est à elle que, pour cette raison, je crois devoir réserver le nom de *B. Pruvoti*.

L'autre espèce est parasite de *Paracalanus parvus* CLAUS, mais elle

se rencontre aussi fréquemment chez les deux *Clausocalanus* précités. C'est en partie à l'interférence des cycles de ces espèces chez les mêmes hôtes que je dois de les avoir confondues. A cette seconde espèce caractérisée principalement par la ligne hélicoïdale de spinules qui orne ses coques, et que j'ai décrite ultérieurement (1912) sous le nom de *B. spinulosum*, se rapportent les figures 1 et 2 de ma note, qui représentent des individus aux premiers stades de leur évolution.

Quant à la dinospore de la figure 5, elle peut être attribuée indifféremment à l'une ou à l'autre des deux formes. Nous verrons en effet qu'à de rares exceptions près les dinospores des *Blastodinium* ne peuvent servir à caractériser les espèces, car elles sont à la fois très semblables de l'une à l'autre, très variables dans la même et au surplus fort difficiles à observer dans des conditions parfaitement normales.

Dans d'autres notes préliminaires, j'ai décrit et sommairement figuré<sup>1</sup> les formes suivantes :

En 1908 :

*B. crassum*, parasite de *Paracalanus parvus* CL., de *Clausocalanus arcuicornis* DANA et de *Cl. furcatus* G. BRADY.

*B. contortum* des mêmes hôtes.

*B. Mangini*, parasite des *Corycæus rostratus* CL. et d'*Onca media* GIESB.

En 1911, montrant que le « Parasit I », signalé par APSTEIN (1911) chez *Calanus finmarchicus*, *Paracalanus* sp., *Pseudocalanus* sp. *Acartia Clausi* et *Centropages* sp. de la mer du Nord, et de la Baltique méridionale, était un *Blastodinium*, je l'ai identifié à une forme méditerranéenne voisine de *B. contortum* en la désignant sous le nom de *B. hyalinum*.

Enfin, en 1912, j'ai établi la distinction *B. spinulosum* — *B. Pruvoti* et donné la diagnose de la première espèce, parasite de *Paracalanus parvus* et des deux *Clausocalanus*.

J'ai fait connaître en outre :

*B. elongatum*, parasite de *Scolecithrix Bradyi* GIESBR.

*B. navicula*, parasite de *Corycæus venustus* DANA.

*B. oviforme*, parasite d'*Oithona nana* GIESBR., *Oithona plumifera* BAIRD et *Oithona similis* CL.

Dans ce mémoire, je n'ajouterai à cette série de formes que deux variétés, l'une de *B. crassum* : *B. crassum inornatum*, de *Paracalanus parvus* et des *Clausocalanus*, l'autre de *B. Mangini*, *B. Mangini onca* spéciale

1. Sauf une, *B. hyalinum*.

aux *Onca*, *O. media* GIESBR. et *O. minuta* GIESBR. *B. hyalinum*, que j'avais un moment considéré comme une espèce distincte de *B. contortum*, n'aura plus ici que le rang d'une variété. Je signalerai en outre brièvement quelques formes qu'en raison de leur rareté ou de leurs ressemblances avec les précédentes je n'ai pu caractériser d'une manière satisfaisante.

DIFFICULTÉS DE LA SPÉCIFICATION. STATISTIQUE. — On se rendra compte que, même pour les formes qui paraissent aujourd'hui bien définies, la spécification des *Blastodinium*, qui était à élaborer de toutes pièces, n'allait pas sans de grosses difficultés.

C'était d'abord l'extrême intrication chez un même hôte de stades appartenant à des parasites différents, témoin cette interférence chez les *Clausocalanus* des cycles de six *Blastodinium* : *B. spinulosum*, *B. crassum*, *B. crassum inornatum*, *B. Pruvoti*, *B. contortum*, *B. contortum hyalinum* ; c'était la multiplicité de leurs stades, et la variété concomitante des aspects sous lesquels ils se présentaient. C'était enfin la variabilité de tous leurs caractères. Tout ceci aggravé de l'impossibilité d'élever les Copépodes dans des conditions qui eussent permis de suivre un même parasite tout le long de son développement.

Ainsi, dès le début de mes recherches, la nécessité m'était apparue de suppléer au défaut de la méthode expérimentale par l'usage étendu de la statistique.

Pour un grand nombre de Copépodes parasités, les caractéristiques suivantes ont été relevées : 1<sup>o</sup> concernant l'hôte : noms générique et spécifique, âge, état des glandes sexuelles, sexe, longueur du céphalothorax, coloration ; 2<sup>o</sup> concernant le parasite : nombre des individus, stades exprimés par la notation dont j'ai exposé le principe au chapitre des *Apodinium*, dimensions en longueur et largeur, type morphologique, coloration, et en plus des observations lorsqu'il y avait lieu.

Cette statistique porte sur 1.324 individus.

Elle a donné des résultats d'ordre qualitatif — comme l'aurait fait aussi et à moins de frais l'observation directe et prolongée d'un même individu. — mais elle a fourni en plus de précieux documents d'ordre quantitatif que celle-ci eût laissé complètement échapper. Les premiers, ce sont : la distinction d'un certain nombre de types morphologiques, la sériation des stades du développement, des notions sur la spécificité parasitaire ; les seconds : pour une forme donnée, considérée en elle-même, la fréquence et la variabilité des principaux caractères, ce qui exprime la valeur taxonomique de ces caractères, la proportion des indi-

vidus aberrants par rapport aux individus normaux, ce qui exprime la variabilité globale, les limites et par conséquent la valeur de l'espèce ; pour cette même forme considérée dans ses rapports avec ses hôtes, des relations numériques entre le galbe et la taille des individus d'une part et d'autre part leur nombre dans l'hôte, la taille de cet hôte, et de plus des pourcentages indiquant le degré de spécificité parasitaire ; encore pour cette même forme considérée dans ses rapports avec le milieu, un aperçu de ses variations saisonnières, exprimé par la fréquence des individus et des divers stades aux différentes saisons.

Il est une notion que cette statistique ne fournit pas, c'est ce que l'on pourrait appeler *les indices d'infection* des Copépodes, c'est-à-dire les pourcentages d'individus de chaque espèce parasités par les diverses espèces de *Blastodinium*. Le travail de dénombrement auquel il eût fallu se livrer chaque jour pour que les chiffres à obtenir eussent quelque valeur, était hors de proportion avec l'intérêt qui pouvait s'attacher à la connaissance de ces indices. J'ai fait cependant plusieurs dénombrements dont les résultats seront consignés à leur place dans ce chapitre.

Les Copépodes étaient placés, dans très peu d'eau pour les empêcher de se déplacer, sur une lame marquée au diamant de stries transversales, écartées d'un peu moins du diamètre d'un champ de microscope, au grossissement de 30 diamètres. Je comptais en faisant défiler tous les segments de la lame successivement sous l'objectif.

Mais, sauf ces rares exceptions, je me suis contenté d'user de mentions : nombreux, rares, assez rares, etc., et qui traduisent d'une manière suffisamment approximative les variations quotidiennes et saisonnières de l'infection.

D'ailleurs, les résultats fournis par la statistique n'ont eux-mêmes, malgré leur forme arithmétique qu'une valeur relative, de nombreux facteurs, surtout d'ordre subjectif, intervenant pour les fausser.

Ainsi lorsqu'on examine le produit d'une pêche, pour y rechercher les copépodes parasités, à moins que l'on ne regarde tous les individus successivement — ce qui est fastidieux, vu le faible pourcentage d'infectés — l'attention est d'abord attirée par les parasites de grande taille et de couleurs brillantes, tandis que lui échappent les formes incolores et de taille réduite.

De ce fait, la statistique accuse un chiffre de *Blastodinium* pigmentés trop élevé par rapport à celui des incolores. Cette erreur n'est cependant pas restée sans compensation, car en 1907 et 1908, j'ai consacré de nom-

breuses journées à la recherche spéciale des parasites incolores et de petite taille, dans l'espoir, d'ailleurs déçu, de rencontrer les tout premiers stades de l'évolution parasitaire.

Mais cet exemple montre que l'on ne doit pas donner ici de chiffres sans les commenter, dût-on reconnaître que dans certains cas leur signification s'en trouve complètement dénaturée.

A la statistique, et la complétant dans une large mesure, se trouve annexée une collection de croquis ou de dessins à la chambre claire, représentant au moins les contours des parasites avec leurs coques. Au début de mes recherches, presque tous les parasites indifféremment étaient ainsi figurés. Mais dès qu'un certain nombre de types furent reconnus qui communément se répétaient à peu près rigoureusement superposables, seules furent dessinées les formes qui s'en écartaient par quelque caractère.

ICONOGRAPHIE. — Les parasites étaient figurés soit contenus dans l'hôte, quand celui-ci était assez transparent, ou lorsque leur nombre ou leur masse ne gênait point leur observation, soit extraits du Copépode par dilacération. Comme cette opération ne va pas sans aléa, les formes intéressantes étaient toujours préalablement dessinées en place. Dans presque tous les cas, la compression entre lame et lamelle, qui modifie considérablement le galbe des parasites, a été évitée. Tous les parasites représentés dans les planches ont été dessinés après leur extraction du Copépode.

Les différents *Blastodinium* supportent inégalement bien le contact direct de l'eau de mer. Certaines formes bien colorées s'y montrent indifférentes. *B. spinulosum*, *B. crassum* et *B. contortum* continuent même à se segmenter. Au contraire, *B. Mangini* s'altère très rapidement. Cette altération rapide est la règle chez les formes incolores et en rend la figuration finie fort difficile. Chez toutes les formes d'ailleurs, le contact de l'eau de mer a pour effet presque immédiat une contraction des cellules qui les constituent, de sorte que ces cellules qui, dans le parasite normal, semblent associées en lames cellulaires aussi denses, aussi solidement agrégées que le sont les épithéliums, apparaissent après l'extraction formées de cellules, arrondies et simplement juxtaposées, comme le sont des billes dans un sac.

On ne s'étonnera donc pas que ce soit cet aspect que mes dessins reproduisent presque toujours. Il ne modifie d'ailleurs en rien l'allure et les caractères généraux du parasite.

Il y aurait eu grand intérêt à exécuter tous les dessins de *Blastodinium* à la même échelle. Mais il en serait résulté ou bien que les grosses espèces

eussent occupé une place énorme, ou bien que les images représentant les petites eussent été trop réduites pour y faire figurer les détails de structure. J'ai donc adopté pour les moyennes et petites espèces le grossissement de 36) et pour les grosses le grossissement de 250 diamètres.

Tous ces dessins ont été faits dans des conditions comparables. Mais, selon que l'éclairage du champ microscopique était plus ou moins intense, les contours cellulaires apparaissaient plus ou moins vifs, et plus ou moins ombrés. C'est à cela que tiennent des différences comme celles que l'on constate par exemple entre les dessins 78 et 90, pl. VIII.

PLAN DE L'EXPOSÉ. — L'étude du genre *Blastodinium* comprendra d'abord l'étude des espèces. Comme la structure cytologique est la même chez toutes, comme leur mode d'existence et l'action qu'elles ont sur leurs hôtes ne varient pas non plus de l'une à l'autre, nous en traiterons dans deux chapitres spéciaux. Un cinquième chapitre sera consacré à l'examen de leurs relations mutuelles, d'où nous tirerons une conception générale du genre.

### *Blastodinium spinulosum* CHATTON 1912

Fig. 38, pl. IV; 43-49, pl. V; 105-113, pl. X.

*B. Pruvoti pro parte* CHATTON (1906, p. 981, fig. III et IV).

*B. Pruvoti pro parte* CHATTON, (1908, p. 135).

*B. spinulosum* CHATTON (1912, p. 89).

Type de l'espèce parasite de *Paracalanus parvus* Cl., à Banyuls-sur-Mer. Été. Automne. Fig. 38, pl. IV, et fig. 43-49, pl. V.

#### Sommaire

Hôtes; indice d'infection, p. 93. — Condition grégaire du parasite, p. 94.

- I. — Le parasite chez *Paracalanus parvus* en tant qu'individu isolé, p. 94. — Forme, dimensions, p. 94. — Orientation par rapport à l'hôte, p. 95. — Cuticule ou coque, p. 96. — La crête hélicoïdale de spinules cuticulaires, p. 96. — Rapports de la coque avec le corps, sillons hélicoïdaux et sillon intermédiaire, p. 97. — Aspect général du corps. Etat biénergide, p. 97. — Structure cytoplasmique, p. 98. — Centrosphères, figure achromatique; métaphase permanente, p. 98. — Pigment, réseau chromoplastique, p. 99. — Indice de pigmentation, p. 100. — Interprétation de la forme et de la structure, p. 100. — Caractères généraux de la reproduction. Sporogénèse itérative. Scissiparité simple, p. 101. — Division du trophocyte, p. 101. — Hétérodynamie des deux cellules filles; trophocyte secondaire et gonocyte, p. 102. — Régularité de la sporogénèse itérative. Longueur de la période. Sporocytes, p. 103. — Divisions du gonocyte; formation des sporocytes, p. 103. — Situation respective du trophocyte et des sporocytes; hile, p. 104. — Temps des divisions, p. 105. — Croissance pendant la sporogénèse: limites de la taille, p. 105. — Libération des sporocytes, p. 106. — Acquisition de la forme gymnodinienne (dinospore) en dehors de l'hôte, p. 106. — Labilité des dinospores; enkystement, p. 108. — Seconde poussée sporogénétique, p. 108. — Poussées successives; leur nombre; leur durée; rythme nyctheméral probable, p. 109.
- II. — Le parasite considéré comme unité d'un groupe dans ses rapports avec les autres individus, et avec l'hôte, p. 111. — Groupes; leur importance absolue et relative, p. 111. — Rapports de contact des individus, p. 112. — Homogénéité et unité d'origine du groupe, p. 112. — Multiplication endogène

par scissiparité simple, p. 112. — Caractère et marche des divisions simples, p. 113. — Influence des parasites les uns sur les autres ; influence de l'hôte en tant qu'individu, p. 115.

III. — *Blastodinium spinulosum* chez les *Clausocalanus*, p. 116. — Dimensions, p. 119. — Galbe, p. 120. — Groupes, p. 120.

IV. — Conception générale de l'évolution de *B. spinulosum*, p. 120.

HOTES. INDICE D'INFECTION. — Ce *Blastodinium* parasite également deux autres Calanides : *Clausocalanus arcuicornis* DANA et *Clausocalanus furcatus* G. BRADY.

Chez *Paracalanus parvus*, on rencontre aussi *B. crassum*, et sa variété *inornatum*, *B. contortum* et sa variété *hyalinum* ; chez les *Clausocalanus* : *B. crassum* et *B. crassum inornatum*, *B. contortum*, *B. contortum hyalinum*, et enfin *B. Pruvoti*<sup>1</sup>.

Mais c'est une règle à laquelle je n'ai trouvé aucune exception certaine<sup>2</sup>, que deux *Blastodinium* d'espèces différentes ne parasitent jamais en même temps un même copépode.

Le parasite des *Clausocalanus* diffère de celui de *Paracalanus parvus* par sa taille moyenne plus élevée, son galbe plus épaissi, et sa pigmentation. Mais il existe entre les deux formes une série complète de passages. Nous lui consacrerons une courte étude spéciale après avoir décrit *B. spinulosum* chez *Paracalanus parvus*.

Je me contenterai pour l'instant de donner une idée de la fréquence relative des différentes formes chez leurs hôtes.

Sur 413 Copépodes infestés par *B. spinulosum*, la statistique donne :

*Paracalanus parvus*, 205.

*Clausocalanus furcatus*, 189.

*Clausocalanus arcuicornis*, 17.

Mais si l'on tient compte de ce que *Cl. parvus* est plus commun à Banyuls que *Cl. furcatus*, on conclura que le dernier est infecté dans une plus forte proportion d'individus que le premier.

Une numération très grossière<sup>3</sup>, faite le 8 octobre 1908, jour où les *Paracalanus parvus* étaient assez nombreux, a donné 10 individus infectés sur environ 2.500 examinés, soit 4 p. 1.000 seulement. Une autre numération faite le 21 septembre 1910, jour où les *Clausocalanus* étaient en prédominance a donné :

*Paracalanus*, 300 environ, individus infectés : 2, soit 66 p. 1.000.

*Clausocalanus*, 1.900 environ, individus infectés : 17, soit 8-9 p. 1.000.

1. J'ai dit comment j'avais tout d'abord confondu ce dernier avec *B. spinulosum* en une même espèce et j'ai indiqué aussi brièvement comment je fais actuellement le départ des deux formes.

2. V. page 90 le seul cas, douteux d'ailleurs, de coparasitisme de deux *Blastodinium* différents.

3. Voir le procédé employé p. 204.

L'indice d'infection semble donc plus élevé chez les *Clausocalanus* que chez les *Paracalanus*. Mais ces chiffres n'ont de valeur que pour le jour même où ils ont été établis.

CONDITION GRÉGAIRE DU PARASITE. — *Blastodinium spinulosum* est une forme essentiellement grégaire, ce qui veut dire que dans un même hôte adulte, on trouve toujours plusieurs individus du parasite qui au surplus offrent cette remarquable particularité, j'y reviendrai plus loin, d'être toujours semblables entre eux.

Cette condition grégaire suffira presque toujours à différencier *B. spinulosum* des autres *Blastodinium*, qui infectent les mêmes hôtes, à l'exception de *B. Pruvoti*, qui est, lui aussi, grégaire. Mais ceci n'est vrai qu'autant que l'on a affaire à des Copépodes adultes ou ayant effectué leur avant-dernière mue, c'est-à-dire ayant au moins quatre segments abdominaux. Chez les Copépodes à deux segments abdominaux, le parasite est au contraire toujours solitaire, et il l'est encore souvent chez les *Paracalanus* à trois segments.

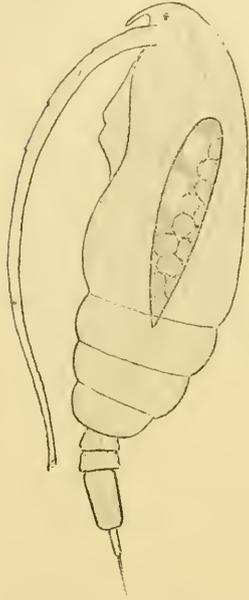


FIG. XVII. *Paracalanus parvus* à trois pléonites parasité par *Blastodinium spinulosum* solitaire, stade 1-16 ( $\times 150$ ).

La première partie de l'étude qui va suivre, où le parasite est considéré en tant qu'individu isolé, s'applique aussi bien à ces individus solitaires parasites des Copépodes jeunes (fig. XVII) qu'à un individu pris isolément dans le groupe des parasites d'un Copépode adulte (fig. XVIII). Dans une deuxième partie, nous considérerons le parasite en tant qu'unité d'un groupement,

dans ses rapports avec les autres coparasites.

#### I. LE PARASITE CHEZ *Paracalanus parvus* EN TANT QU'INDIVIDU ISOLÉ.

FORME. DIMENSIONS. — La figure 43 représente un individu qui n'est pas en sporogénèse<sup>1</sup>. Il est donc constitué par une cellule unique.

Cette cellule a la forme d'un fuseau ou mieux d'une navette élançée, mesurant 200  $\mu$ . environ, selon la longueur et 30  $\mu$ . environ suivant le diamètre équatorial, la longueur du céphalothorax de l'hôte étant 550  $\mu$ . Nous verrons que ces dimensions sont sujettes à d'assez grandes varia-

1. Je n'ai jamais eu la chance de rencontrer des individus solitaires au stade 1. Sauf par leur taille de tels parasites ne doivent différer en rien des parasites grégaires à ce stade.

tions, qui sont principalement fonction du stade sporogénétique et de la taille de l'hôte. (Voir p. 105 et 116).

Mais leur rapport qui exprime grossièrement le galbe ne dépasse pas  $\frac{1}{7}$  et ne tombe pas au-dessous de  $\frac{1}{5}$ , ceux de  $\frac{1}{6,25}$  et  $\frac{1}{6,5}$  étant les plus fréquents.

Les deux extrémités sont dissemblables ; l'une est arrondie, l'autre effilée et pointue. Le corps est toujours légèrement incurvé de sorte qu'il n'a qu'un plan de symétrie. L'une des traces de ce plan sur la surface du corps est une ligne à peu près droite ou une courbe à sinuosités légères ; l'autre est une parabole à tension assez accentuée. Cette forme est tout à fait constante et caractéristique de l'espèce.

ORIENTATION PAR RAPPORT A L'HÔTE. — Celle-ci est moins constante que la forme : toujours cependant l'extrémité arrondie est dirigée vers le cul-de-sac antérieur de l'estomac, qu'elle encombre en partie, l'extrémité effilée atteignant le détroit pylorique qu'elle dilate plus ou moins. Cette orientation constante permet de définir au moins provisoirement le pôle arrondi comme antérieur et le pôle effilé comme postérieur ; on conviendra d'appeler ventrale la face subrectiligne ou concave, et dorsale la face convexe.

Comme tous les *Blastodinium* ont une forme et une orientation faciles à ramener à celles de *B. spinulosum*, ces appellations vaudront pour toutes les espèces.

Mais elles ne sont pour l'instant que purement arbitraires et provisoires. L'orientation propre des parasites, définie par celle de la forme pourrait en effet ne pas coïncider avec celle de l'hôte. Or j'ignore complètement quelle est l'orientation de la forme flagellée. Je n'ai pu découvrir, malgré beaucoup de persévérance, les stades qui sont entre la dinospore et les parasites déjà très modifiés que nous étudions maintenant.

Les parasites ne sont nullement solidaires les uns des autres, et ils

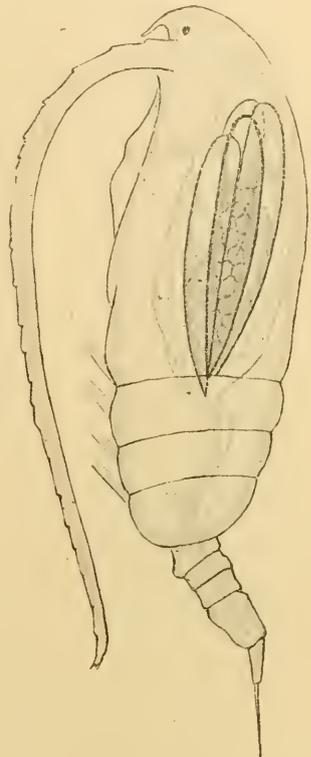


FIG. XVIII. *Paracalanus parvus* ♀ pénultième parasitée par *Blastodinium spinulosum*. Groupe IV ( $\times 150$ ).

n'adhèrent par aucun moyen à l'épithélium de l'estomac. Ils sont le jouet des contractions péristaltiques qui les projettent alternativement d'arrière en avant jusqu'au fond du cul-de-sac antérieur, et d'avant en arrière jusqu'au pylore. Durant les oscillations qu'ils subissent ainsi, ils glissent les uns sur les autres. Ils ne se maintiennent dans la cavité stomacale que grâce à leur volume.

**CUTICULE OU COQUE.** — Le corps cellulaire est enfermé de toutes parts dans une pellicule périphérique bien individualisée, et qui s'en trouve normalement décollée, lui constituant une coque très ténue, très translucide, mais résistante et élastique.

Cette coque est de même aspect, et vraisemblablement de même nature que celle des *Apodinium*. Comme celle-ci, elle est suffisamment résistante pour conserver sa forme et sa rigidité, lorsque le corps s'étant contracté à son intérieur, elle n'est plus soutenue par lui. C'est ce que l'on observe normalement aux deux extrémités des individus, surtout du côté pointu, où la masse cytoplasmique est décollée de la pellicule. Très souvent, ce décollement s'étend même à toute la surface cellulaire, comme résultat soit d'une contraction normale, ce qui est l'indice d'une division toute proche, soit d'une contraction pathologique due au contact direct de l'eau de mer.

**LA CRÊTE HÉLICOÏDALE DE SPINULES CUTICULAIRES.** — Lorsqu'on parcourt du regard, avec attention, la marge du corps, on voit en certains points, surtout là où de légers ressauts interrompent les courbes régulières du profil, de très courtes épines insérées très obliquement à la surface, leur pointe dirigée vers le pôle postérieur. Leur saillie est de 2 à 3  $\mu$ . Ces épines sont coniques, aiguës, creuses, et leur lumière est en continuité avec la cavité de la coque. Etroitement rangées les unes à côté des autres en une file unique, elles forment

FIG. XIX. *Blastodinium spinulosum* de *Paracalanus parvus*. La coque avec ses deux crêtes hélicoïdales de spinules. ( $\times 300$ ).

une sorte de crête qui s'enroule en hélice autour du corps, d'une manière identique chez tous les individus. Mais cette hélice n'est pas continue. Elle forme deux sections. La première prend naissance sur la face droite, à la partie antérieure, décrit dans le sens inverse de celui des aiguilles d'une montre un tour et demi d'hélice, et se termine un peu au-dessus de l'équateur au milieu de la face gauche. La deuxième naît un peu au-

dessus de l'équateur, sur la génératrice même où prend fin l'hélice antérieure. Elle décrit dans le même sens un tour seulement et s'efface loin de l'extrémité postérieure, au milieu de la face gauche (fig. XIX).

RAPPORTS DE LA COQUE AVEC LE CORPS. SILLONS HÉLICOÏDAUX ET SILLON INTERMÉDIAIRE. — Dans des conditions d'observation particulièrement favorables, où la contraction du corps est réduite à son minimum, on voit qu'à la ligne hélicoïdale des spinules correspond, sur la surface cytoplasmique, un sillon bien marqué, large de 2 à 4  $\mu$ , dont les lèvres sont très légèrement saillantes. Ce sillon suit exactement le tracé de la ligne hélicoïdale, mais tandis que celle-ci est interrompue dans la région équatoriale, sur la face gauche, celui-là s'y continue par une courte portion rectiligne, dirigée d'avant en arrière, qui forme avec les portions hélicoïdales deux angles obtus.

La lèvre supérieure du sillon est garnie d'une série linéaire de petites papilles, dont chacune constitue la matrice d'une spinule.

ASPECT GÉNÉRAL DU CORPS. ÉTAT BIÉNERGIDE. — On surprend déjà dans cette course de la crête l'indice d'un dualisme qui se montrera plus manifeste encore chez les *Blastodinium* que chez les *Apodinium*. L'aspect général du corps dénote aussi ce dualisme de la manière la plus nette, comme l'on peut s'en rendre compte par l'examen des figures.

Dans la masse cytoplasmique, plus ou moins fortement pigmentée, l'on voit, de part et d'autre d'une zone équatoriale dense, deux larges espaces incolores dans lesquels on ne peut déceler d'autre structure que quelques rares trabécules qui les parcourent dans le sens axial. Il semble que ces espaces soient occupés par un liquide hyalin et l'on serait tenté de les comparer aux lacunes aqueuses des *Apodinium* et de beaucoup de Péridiniens libres. Ce serait inexact. Ces espaces marquent l'emplacement des noyaux, dont chez cette espèce, la texture est presque tou-



FIG. XX. *Blastodinium spinulosum* de *Paracalanus parvus*, traité par le vert de méthyle acétique, qui a mis en évidence les noyaux en les colorant et en les contractant ( $\times 680$ ).

jours invisible sur le vivant. Une coloration extemporanée, comme chez *Apodinium rhizophorum*, au vert de méthyle acétique la met au contraire très bien en évidence, mais point aussi caractéristique cependant que celle des *Apodinium*. La masse est plus homogène, comme décomposée seulement par des sortes de cloisons irrégulières longitudinales (fig. XX).

STRUCTURE CYTOPLASMIQUE. — La structure de la masse cytoplasmique fournit des images assez difficiles à décrire et aussi à figurer, et que l'on ne peut interpréter d'une manière correcte que par l'étude des coupes. Cela tient à ce que cette masse est parcourue par un réseau chromoplastique, parfois très dense, inégalement imprégné de pigment, et que l'on est au premier abord tenté de prendre pour quelque spongioplasme grossier, la substance hyaline et incolore contenue dans les mailles du réseau apparaissant comme un sue hyalosplasmique, analogue à celui qui remplit les vacuoles des cellules végétales.

Or, cette substance hyaline et incolore, dont la consistance est loin d'être fluide, est le cytoplasme lui-même. Il remplit entièrement la cellule, creusée de rares vacuoles, toujours de faible volume. Abstraction faite des inclusions de toutes sortes qu'elle contient, elle est sans structure figurée. Mais le Péridinien vient-il à s'altérer, on la voit se résoudre de la périphérie vers le centre, de proche en proche, en très fins granules, dont la masse sombre et opaque contraste vivement avec la belle transparence caractéristique de l'état normal.

CENTROSPHÈRES. FIGURE ACHROMATIQUE. TÉLOPHASE QUIESCENTE. — A chaque pôle du corps cellulaire, l'on voit s'irradier autour d'un centre des filaments qui vont jusqu'au cytoplasme équatorial.

Les espaces nucléaires sont ainsi traversés dans le sens de la longueur du corps, par des fibrilles qui vont des pôles à l'équateur, formant par leur ensemble une figure fusoriale qui s'étend dans toute la cellule et y offre exactement l'aspect du spectre achromatique d'une mitose au stade de la plaque équatoriale.

Cette figure correspond bien en effet à une phase de la division nucléaire, mais non comme il semble tout d'abord, au stade de plaque équatoriale à la métaphase. C'est un stade plus avancé que l'on peut homologuer à celui de la reconstitution des noyaux fils, à la télophase par conséquent, d'une mitose de type classique.

La zone dense qui est à l'équateur du corps n'est nullement le siège des chromosomes. Elle est constituée seulement par du cytoplasme qui s'est insinué entre les deux masses nucléaires filles au moment de leur

séparation. Ce stade de télophase est celui auquel s'arrête et se fige, pour un temps qui peut atteindre vingt-quatre heures, la mitose des *Blastodinium*, jusqu'à ce que survienne une nouvelle division. C'est en somme l'état de repos nucléaire. C'est celui que l'on observe presque toujours, car les autres phases de la caryodiérèse sont extrêmement courtes. Cet état de caryodiérèse figée à la télophase, avec centres et fuseaux très manifestes est un caractère cytologique très saillant des *Blastodinium*.

La netteté de cette figure se trouve souvent accusée par le fait que les éléments chromoplastiques contenus dans le cytoplasme hyalin se trouvent orientés en même temps que lui et rehaussent ainsi les éléments du spectre de leur brillante teinte jaune.

PIGMENT. RÉSEAU CHROMOPLASTIQUE. — Les individus de *B. spinulosum* se présentent presque toujours colorés d'une manière plus ou moins vive, en jaune serin, ou jaune verdâtre, sauf aux pôles et dans les deux espaces qui correspondent aux noyaux, où se voient seulement quelques trabécules pigmentaires tout à fait superficiels.

Quelquefois, il s'en trouve de complètement incolores. Et entre ceux-ci et les précédents, on peut observer des séries d'individus offrant tous les degrés de la dépigmentation. Il en est chez lesquels le substratum incolore du pigment subsiste encore à défaut du pigment lui-même. Ce substratum est constitué par une substance plus réfringente et plus condensée que le cytoplasme, analogue à celle qui constitue les leucites des végétaux. Il se présente sous la forme de cordons d'un diamètre moyen de 1  $\mu$  à 3  $\mu$ , mais très noueux, très tortueux et anastomosés en un réseau qui est parfois si serré qu'il laisse peu de place au cytoplasme. Les mailles de ce réseau sont généralement allongées dans le sens de l'axe du corps, d'où l'impression que l'on a souvent d'une striation longitudinale irrégulière de la surface.

La distribution du réseau chromoplastique<sup>1</sup> à travers la cellule n'est pas égale. Il est très développé dans la région équatoriale, où ces éléments sont orientés du centre vers la périphérie. Il l'est aussi dans les deux régions polaires subterminales immédiatement au delà des centrosphères, où les mailles du réseau s'allongent dans le sens axial ; mais il fait à peu près

1. Les algologues ont coutume d'appliquer aux corps figurés pigmentifères le nom de chromatophores. Ce nom a pris depuis longtemps en zoologie une acception différente. Il désigne les cellules elles-mêmes, généralement mésenchymateuses, productrices d'un pigment qui, par sa nature, son origine et son rôle, diffère essentiellement des pigments assimilateurs végétaux. Pour cette raison nous préférons au nom de chromatophore celui de chromoplaste, qui a d'autre part sur celui de chromatocyste, très usité par les botanistes, l'avantage de n'être pas une antithèse étymologique.

complètement défaut aux pôles mêmes du corps constitués par une calotte et par une pointe incolore. Dans le reste du corps, il s'étend en surface dans la mince couche de plasma périphérique (*Hüllplasma* de SCHÜTT), comprise entre la pellicule périplastique et les masses nucléaires.

Le réseau chromoplastique peut lui-même disparaître. Les parasites ont alors un aspect absolument hyalin et une parfaite translucidité. La dépigmentation et la disparition du substratum incolore du pigment se font toujours d'une manière égale dans toute l'étendue de la cellule, mais tel n'est pas le cas pour toutes les espèces du genre.

INDICE DE PIGMENTATION. — Pour nous permettre de nous faire une idée, si grossière fût-elle, du degré moyen de pigmentation de l'espèce et nous permettre de la comparer à ce point de vue aux autres formes du genre, j'ai établi ce que j'appellerai l'indice de pigmentation, bien que ce terme implique beaucoup plus de précision que n'en ont, comme on va voir, les nombres qui l'expriment.

Aux mentions de ma statistique : incolore, peu coloré, bien coloré, très coloré, j'ai donné comme valeur les nombres 0, 3, 8, 10. La moyenne de tous les nombres aussi relevés est l'indice de pigmentation de l'espèce.

Pour *B. spinulosum* de *Paracalanus parvus*, l'indice de pigmentation est 7,2.

Il est à remarquer que de la moindre visibilité des formes incolores, il résulte nécessairement que les indices de pigmentation sont tous trop élevés. Mais nous pouvons admettre que l'erreur est la même pour toutes les espèces, et que les nombres obtenus n'en sont pas moins suffisamment comparables entre eux. L'usage que j'en ferai ne sera d'ailleurs pas disproportionné à leur précision.

INTERPRÉTATION DE LA FORME ET DE LA STRUCTURE. — Que les sillons hélicoïdaux qui ornent la surface de *B. spinulosum* soient homologues du sillon transverse, toujours plus ou moins hélicoïdal des Périдиниens libres, cela ne peut faire doute. La présence de deux de ces sillons sur la même cellule n'est pas non plus pour nous étonner, puisque nous savons que cette cellule est à deux énergides, et il est manifeste qu'un *Blastodinium* représente en réalité deux Périдиниens qui sont restés intimement associés bout à bout à la suite d'une bipartition non parachevée. La ligne des spinules n'a pas d'autre valeur que celle d'un ornement dont on trouve l'équivalent en situation homologue chez beaucoup de Périдиниens libres, sous forme de crêtes plus ou moins sculptées.

Ce qui est plus difficile à préciser, c'est la valeur du sillon rectiligne

intermédiaire qui unit l'hélice antérieure à l'hélice postérieure. Il pourrait, d'abord venir à l'idée qu'il est l'homologue des sillons longitudinaux de nos deux Péridiniens, sillons qui seraient confondus en un seul du fait de la soudure intime des individus. Dans cette hypothèse, il faudrait admettre que le sillon longitudinal est chez un *Blastodinium* à ce stade, en rapport, avec seulement l'une des extrémités du sillon hélicoïdal, alors que normalement chez les Péridiniens il en unit les deux extrémités. Ce ne serait pas là une unique exception.

Mais cette hypothèse se heurte à une objection beaucoup plus grave : elle impliquerait que les deux individus sont soudés par leurs pôles de mêmes noms, exactement à l'inverse de ce qui se passe chez les Péridiniens libres. Nous verrons que la valeur de cette objection se trouve démontrée par l'étude de la division des *Blastodinium*. Bien que les phénomènes soient chez eux beaucoup moins exprimés que chez les formes libres, on peut acquérir la certitude que les deux individus résultant d'une division sont bien orientés dans le même sens.

Ce sillon intermédiaire me paraît résulter simplement d'un étirement qui se produirait au début de la bipartition entre les deux portions séparées du sillon hélicoïdal, mais je n'ai pu vérifier cette manière de voir parce que dans les conditions d'observation, c'est-à-dire au contact de l'eau de mer, le sillon s'efface complètement au bout de quelques minutes. Je dois dire même qu'il ne m'a été donné que quatre fois de pouvoir observer très nettement le sillon rectiligne intermédiaire.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA REPRODUCTION. SPOROGÉNÈSE ITÉRATIVE. SCISSIPARITÉ SIMPLE. — L'individu végétatif tel que nous le connaissons maintenant est un trophozoïte. Il est l'équivalent du *trophocyte* des *Apodinium*.

Nous allons retrouver dans les détails de sa division et dans toute sa reproduction des faits tout à fait comparables à ceux que nous a révélés l'étude des *Apodinium* : même hétérodynamie des pôles du trophocyte, même scission subtransversale de cette cellule, et comme conséquence même mode de sporogénèse itérative. Ceci pour tous les *Blastodinium*. Chez *B. spinulosum*, et chez d'autres espèces, nous trouverons en outre un mode de multiplication du parasite dans l'hôte par scissiparité simple, multiplication qui est l'origine même de leur condition grégaire, la sporogénèse itérative, elle, ne servant qu'à l'expansion extérieure du parasite.

DIVISION DU TROPHOCYTE. — La délamination spontanée de la cuticule et du cytoplasme, autrement dit la formation de la coque, est le signe

précoce d'une future division ; celle-ci est très rapide et il est difficile d'en bien voir les différentes phases sur le vivant.

Je n'ai pas pu saisir sur le vif le dédoublement de la centrosphère et la migration de l'une des moitiés du pôle vers le plasma équatorial. Cette migration est cependant certaine, car au stade où la scission cytoplasmique commence à s'effectuer, dans la région même du plasma équatorial, on voit de part et d'autre de celui-ci et à son contact deux sphères nouvelles, unies chacune à la sphère polaire correspondante par un fuseau achromatique analogue à celui qui s'étendait dans le trophocyte initial indivis. Les noyaux eux-mêmes sont déjà scindés comme en témoigne la forme en biseau de l'espace clair qui leur correspond et la présence dans la région qui leur est intermédiaire d'un peu de cytoplasme granuleux. La masse de celui-ci ira en augmentant rapidement, tandis que se raréfie au contraire aux pôles en contact le cytoplasme provenant de l'ancienne masse équatoriale. La cellule passe ainsi par un stade éphémère où elle paraît nettement divisée en quatre compartiments séparés les uns des autres par trois lames cytoplasmiques pigmentées, et dont chacun correspond à un noyau.

En même temps que s'effectuaient ces remaniements internes, il est apparu dans la région équatoriale, une série de plis d'abord indépendants les uns des autres, dont l'ensemble forme ensuite une constriction qui va s'approfondissant. Bien qu'en définitive elle arrive à séparer une cellule antérieure et une cellule postérieure, cette constriction n'est pas transversale. Son plan est fortement incliné sur l'axe du corps, de la face gauche antérieure vers la face droite postérieure. Il l'est aussi de la face ventrale vers la face dorsale. En moins de vingt minutes, la bipartition est achevée. Les deux cellules séparées ont sensiblement la même forme, qui est celle même de la cellule initiale : une extrémité antérieure arrondie et une extrémité postérieure aiguë, ce qui prouve bien que les deux individus qui constituent le trophocyte sont accolés par leurs pôles de noms contraires, comme je l'ai dit plus haut.

La cellule antérieure est normalement plus petite que la cellule postérieure.

HÉTÉRODYNAMIE DES DEUX CELLULES FILLES : TROPHOCYTE SECONDAIRE ET GONOCYTE. — Tandis que la cellule antérieure va continuer à se diviser nombre de fois, et donner ainsi naissance à de nombreuses spores, la première, pendant tout le temps que cette multiplication met à se produire, va traverser une longue période de repos et de lente croissance, et

fournir ensuite par une nouvelle division, la nouvelle cellule-mère d'une nouvelle poussée de spores. Le nombre des poussées ainsi produites par un même trophocyte est théoriquement indéfini.

Nous conviendrons d'appeler *trophocyte* I<sub>1</sub> la cellule antérieure et *gonocyte* 1 la cellule postérieure. Ce sont les termes mêmes dont nous avons usé pour les *Apodinium* et cela implique, ce qui, je crois, ne fera de doute pour personne, que la cellule antérieure et la cellule postérieure des *Blastodinium* sont respectivement homologues de la cellule proximale et de la cellule distale des *Apodinium*.

RÉGULARITÉ DE LA SPOROGÉNÈSE ITÉRATIVE. LONGUEUR DE LA PÉRIODE. SPOROCTES. — Chez les *Apodinium* où nous avons déjà fait connaissance avec ce mode de sporogénèse périodique, celui-ci était loin de se présenter avec le haut degré de différenciation et de régularité que nous lui trouvons chez les *Blastodinium*.

La durée qui sépare deux scissions successives du trophocyte, autrement dit la *période*, était toujours courte. Elle n'excédait pas le temps de deux divisions successives complètes du trophocyte.

Chez les *Blastodinium*, au contraire, la période est très longue et peut atteindre le temps que mettent à s'effectuer jusqu'à 8 et même 9 segmentations successives du gonocyte, qui aboutissent à la formation de plus de 250 ou de plus de 500 sporocytes (théoriquement : 256 et 512).

Ceux-ci entourent et recouvrent la cellule initiale. Il en résulte un aspect particulier du parasite dû à une très grande différence de taille entre la cellule-mère et les futures spores, différence de taille qui m'a fait appeler la première *macrocyte* et les secondes *microcytes*, terminologie dont j'ai usé dans mes notes préliminaires, mais à laquelle j'ai substitué dans ce mémoire celle de *trophocyte*, *gonocyte* et *sporocytes*, d'une application plus générale.

DIVISIONS DU GONOCYTE. FORMATION DES SPOROCTES. — Abandonnant le trophocyte pendant toute sa période de repos, qui est en même temps une période de croissance, nous allons suivre le second acte de la sporogénèse à partir de la première division du corps, qui vient de s'effectuer.

La scission du gonocyte suit de très près la scission du trophocyte et elle s'effectue comme elle par un plan très incliné sur l'axe cellulaire. Il en sera encore nettement de même durant les deux divisions suivantes, puis le plan de division deviendra peu à peu sensiblement équatorial, en même temps que la forme des cellules tendra vers un ellipsoïde régulier.

Les quatre premiers sporocytes, de forme assez irrégulière, plutôt aplatie, sont disposés en file, à la place que tenait le gonocyte, mais occupant un espace un peu plus considérable que celui-ci, surtout vers l'avant du parasite, où ils vont de plus en plus déborder le trophocyte qui se trouvera déjeté du côté dorsal et vers la face droite.

Lors de la division des sporocytes 4, on voit encore nettement que leurs plans de scission sont transversaux-obliques par rapport à l'axe du corps ; de sorte que si au lieu de se séparer complètement, comme ils le font, ils étaient restés adhérents les uns aux autres depuis la première segmentation du trophocyte, ils formeraient maintenant à la suite de celui-ci comme tête, une chaîne de huit cellules. C'est là une constatation dont nous aurons à faire état lorsque nous comparerons les *Haplozoon* aux *Blastodinium*.

Il est possible que chez *B. spinulosum* les sporocytes continuent à se diviser tous dans la même direction, auquel cas on devrait les envisager comme formant théoriquement un chapelet de plus en plus long à grains de plus en plus nombreux et de plus en plus petits. Mais c'est là une chose difficile à vérifier objectivement, car dès le stade I<sup>2</sup>-8, les éléments qui commencent à se gêner et à se comprimer mutuellement, ne conservent plus une orientation uniforme qui permette de se rendre compte de la direction des plans de segmentation.

Au stade I<sup>2</sup>-16, le trophocyte se trouve généralement débordé en avant par un certain nombre de sporocytes. Ceux-ci ont acquis une forme assez régulière d'ellipsoïde plus ou moins étranglé équatorialement, selon l'état plus ou moins avancé de leur bipartition. Au stade I-32, les sporocytes qui se compriment déjà fortement les uns les autres remplissent d'une façon dense toute la coque, qui élastique, se dilate sous leur poussée, sans toutefois que sa forme générale s'en trouve altérée. Il survient ensuite encore une bipartition réalisant le stade I-64, et très rarement une autre aboutissant au stade I-128, où le parasite, lorsqu'on l'observe par transparence à travers l'hôte, paraît formé d'un parenchyme dense à cellules étroitement unies.

#### SITUATION RESPECTIVE DU TROPHOCYTE ET DES SPOROCTES. HILE. —

Le trophocyte primitivement polaire occupe maintenant une situation submédiane, toujours plus proche cependant de l'extrémité antérieure que de l'extrémité postérieure. Son orientation est semblable à celle du parasite total, mais il occupe dans celui-ci une situation nettement excentrique : il est tangent par toute sa face dorsale-gauche, à la face dorsale

gauche de la coque, et naturellement, sur toute cette étendue de contact les sporocytes font défaut. Nous appellerons *hile* cette région où le trophocyte affleure la surface. Je n'ai pas d'exemple que ce soit comblé par des sporocytes chez *B. spinulosum*, comme il arrive chez d'autres espèces.

TEMPS DES DIVISIONS. — La division totale du trophocyte met trois quarts d'heure environ à s'effectuer. Les premiers signes de la division du gonocyte apparaissent déjà au bout d'une demi-heure et la scission est achevée au bout d'une heure environ, de sorte qu'un parasite met à peu près deux heures et demie pour passer du stade I au stade I-2. La scission des deux cellules filles paraît débiter après un temps de repos de trois quarts d'heure à une heure, et durer comme la première environ une heure.

Les temps de repos et ceux des divisions paraissent s'accroître ensuite. Chez un parasite au stade I-16, j'ai vu les 16 sporocytes rester plus de deux heures au repos et mettre plus d'une heure à se segmenter. Chez un autre individu au stade I-32, le temps de repos a aussi atteint deux heures, et le temps de division, à partir du début de l'étranglement, les a dépassées.

Ces observations ont toutes été faites sur des individus différents, car les *Blastodinium*, qu'ils soient ou non extraits de l'hôte, et encore que dans ce cas le contact de l'eau de mer ne paraisse pas leur nuire, ne supportent pas sans souffrir un séjour de plus de deux heures entre lame et lamelle, souffrance qui se manifeste par un ralentissement dans les segmentations et la rupture du synchronisme dans la scission des sporocytes.

Ainsi un parasite au stade  $\frac{I}{8}$  à 8 heures du matin était passé au stade I-16 à 9 h. 45 et il n'avait pas encore atteint le stade I-32 à 5 heures du soir ; il contenait alors de 27 à 29 sporocytes seulement dont plusieurs étaient en division. D'autres étaient en voie de dégénérescence granuleuse.

CROISSANCE PENDANT LA SPOROGÉNÈSE. LIMITES DE LA TAILLE. — Le parasite subit un accroissement sensible de volume au cours d'une période sporogénétique. Voici plusieurs exemples qui en donnent une idée :

Dans un *Paracalanus* à trois parasites, l'un des individus au stade I mesure 200  $\mu$  sur 40  $\mu$ , le second au stade I-8 mesure 225  $\mu$  sur 50  $\mu$ , le troisième en stade I-16 mesure 240  $\mu$  sur 50  $\mu$ .

Dans un autre *Paracalanus* à trois individus, deux de ceux-ci qui sont au stade I-16 mesurent 200  $\mu$  sur 30  $\mu$  et le troisième au stade I-32 mesure 225  $\mu$  sur 40  $\mu$ .

Sur cinq individus contenus dans un *Paracalanus*, quatre qui sont au stade I-16 mesurent 250  $\mu$  sur 40  $\mu$ , le cinquième au stade I-1 ne mesure que 200  $\mu$  sur 40  $\mu$ .

Chez les espèces solitaires, et en particulier chez *B. crassum*, où cet autre facteur qu'est le nombre des individus dans l'hôte, n'intervient pas, nous pourrions traduire par un diagramme l'augmentation de volume du parasite sous l'influence de la poussée sporogénétique. Mais dans tous les cas, il faut tenir compte aussi de la relation entre la taille de l'hôte et celle du parasite, que nous mettrons plus loin en évidence. C'est elle qui explique que de deux *B. spinulosum* au même stade I-16, de deux Copépodes différents, l'un mesure 240  $\mu$  sur 50  $\mu$  et l'autre 200  $\mu$  sur 30  $\mu$ .

En somme, chez *B. spinulosum* de *Paracalanus parvus*, les dimensions varient de 150  $\mu$  sur 25  $\mu$  à 280  $\mu$  sur 40  $\mu$ .

LIBÉRATION DES SPOROCTES. — La résistance de la coque a une limite qui paraît correspondre généralement au stade à 64 sporocytes. La rupture ne m'a pas paru s'effectuer d'une manière définie, mais c'est chose difficile à observer, car elle ne peut l'être qu'au travers de l'hôte. Le parasite arrivé aux stades avancés de la sporogénèse est trop fragile pour pouvoir subir sans éclater les heurts d'une dissection de l'hôte. Dans bien des cas même, je n'ai pu retrouver dans l'intestin du Copépode de vestiges de la coque. J'en suis donc à me demander si elle n'est pas dissoute par une substance sécrétée par le parasite, comme l'est la coque des œufs de certains poissons et batraciens, au moment de l'éclosion de l'embryon (WINTREBERT 1912). Aussitôt la coque rompue, les sporocytes voisins du point de déhiscence, généralement postérieur, fument dans l'intestin du Copépode, d'où ils sont peu à peu évacués par l'anus. Ce sont à ce stade de petites cellules binucléées au profil en biscuit, plus ou moins colorées en jaune pâle, avec deux taches claires correspondant aux noyaux. Dans la région équatoriale où la masse pigmentaire est le plus dense, il se trouve un pyrénôïde réfringent. C'est essentiellement l'organisation, sous une forme réduite, du trophocyte initial.

Ces sporocytes évacués sont complètement immobiles. Ils tombent immédiatement au fond du vase où l'on conserve le Copépode en observation.

ACQUISITION DE LA FORME GYMNODINIENNE (DINOSPORE) EN DEHORS DE L'HÔTE. — Si l'on prolonge l'observation de ces éléments en chambre humide, dans de bonnes conditions, c'est-à-dire à l'abri d'une température trop élevée, dans de l'eau de mer bien pure et bien aérée, on pourra, au

bout d'un temps variant de une à cinq heures, voir quelques-unes de ces cellules s'animer d'abord de petits soubresauts, puis se déplacer lentement au sein du liquide en tournant sur elles-mêmes, suivant une ligne hélicoïdale. L'observation peut se prolonger ainsi au delà même de vingt-quatre heures, sans que l'on remarque rien de plus.

Ces éléments mobiles se présentent assez variables de forme et de taille. Les uns ne diffèrent nullement des sporocytes tels qu'ils ont été évacués du Copépode, c'est-à-dire avec leur forme en biscuit et leurs deux noyaux qui témoignent qu'ils ne sont pas au terme de leur multiplication.

D'autres proviennent manifestement des premiers par bipartition. Ils ont aussi deux noyaux, et ils sont eux-mêmes en division. Mais cette division n'a plus lieu suivant un plan transversal, comme celle des sporocytes moins avancés, mais suivant un plan très oblique par rapport à l'axe longitudinal. Ce caractère qui nous était apparu très net au début de la sporogénèse

dans la division de la cellule initiale et des premiers sporocytes, réapparaît ainsi à la fin de la sporogénèse, immédiatement avant la différenciation des dinospores. On en voit naissant associées deux par deux. Ni les unes ni les autres n'ont une forme péridinienne bien accusée. Lorsqu'on les étudie à un fort grossissement,

on voit qu'elles possèdent, soit deux soit quatre flagelles insérés par paires de part et d'autre de l'étranglement équatorial. Ces flagelles ne paraissent d'ailleurs nullement différenciés en un flagelle rectiligne et un flagelle hélicoïdal.

A côté de ces éléments encore immatures, on en voit d'autres qui sont les produits de l'ultime division des sporocytes libérés et qui eux sont uninucléés, et présentent une forme gymnodinienne bien caractérisée.

Ils ont une forme ovoïde trapue, l'un des pôles est bien arrondi, l'autre de profil ogival. C'est le pôle antérieur. Le sillon transversal bien marqué

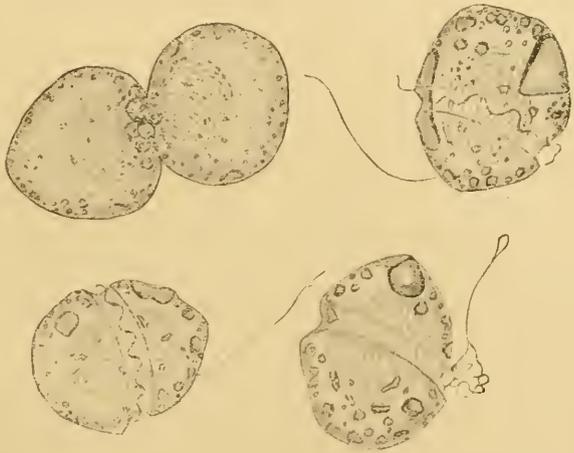


FIG. XXI. *Blastodinium spinulosum*. Dinospores mobiles. ( $\times 3500$ ).

est situé peu après le tiers antérieur du corps. Sa course n'est pas sensiblement hélicoïdale. Le sillon longitudinal est très peu accentué.

Le noyau, unique, et d'une structure péridinienne typique occupe une bonne partie du volume du corps, dont le centre est incolore. Le cytoplasme périphérique est parcouru de chromatophores réticulés et aussi de grosses inclusions réfringentes se colorant en brun par l'acide osmique.

Ces éléments mesurent 13  $\mu$ . de long sur 10 de plus grand diamètre.

LABILITÉ DES DINOSPORES. ENKYSTEMENT. — Ces dinospores sont tout aussi fragiles que celles des *Oodinium* ou des *Apodinium* et elles se gonflent dès qu'elles sont soumises à la compression la plus faible ou à la moindre concentration de l'eau de mer.

Ni chez *B. spinulosum*, ni chez les autres espèces dont l'étude va suivre, non plus que chez les *Oodinium*, les *Apodinium* ou les *Syndinium*, je n'ai pu surprendre d'indices d'une copulation entre ces dinospores, même dans les cas où j'ai mis en présence de ces éléments issus de *Blastodinium* pris dans des *Paracalanus* différents. Le moyen employé pour les surveiller était de placer un nombre connu de ces dinospores en goutte suspendue. Dans tous les cas, le résultat a été le même : enkystement des flagellés au bout d'un temps plus ou moins long, mais n'excédant pas vingt-quatre heures.

Ces kystes sont sphériques, et mesurent 10  $\mu$ . de diamètre. Leur enveloppe, qui est à double contour, est absolument lisse. Le contenu montre d'abord un amas de ces mêmes inclusions que nous avons vues dans les dinospores. Puis le calibre de ces inclusions se régularise. Le noyau est invisible sur le vivant, mais une coloration au vert de méthyle acétique le met bien en évidence. Il a, pendant l'enkystement perdu de son volume et acquis une structure plus dense, et sa situation est toujours plus ou moins excentrique.

Je n'ai pas suivi le sort ultérieur de ces kystes.

SECONDE POUSSÉE SPOROGENÉTIQUE. — Abandonnant ces dinospores et ces kystes à leur destinée mystérieuse, retournons au Copépode d'où elles sont issues.

Leur expulsion ne marque pas pour lui la fin de l'infection, ni pour le parasite la fin de l'évolution. Trop volumineux pour être évacué, le trophocyte demeure dans l'estomac, dégagé de la masse des sporocytes qui l'entouraient, et des débris fripés de la coque rompue. Durant sa longue période de repos, il s'est reconstitué une pellicule propre, à l'intérieur de laquelle, dès avant la rupture de l'ancienne, il s'est contracté.

Nous le retrouvons alors à l'intérieur de sa nouvelle coque, exactement semblable au trophocyte initial dont nous sommes partis, prêt à une deuxième division qui conduira, par un processus rigoureusement identique à celui que je viens de décrire à une deuxième génération de spores.

POUSSÉES SUCCESSIVES. LEUR NOMBRE ? LEUR DURÉE. RYTHME NYCTHEMERAL PROBABLE. — Combien de poussées se succéderont ainsi, issues de la même souche ? Combien le parasite en avait-il déjà produit au stade le plus jeune où nous avons pu l'observer ? Nous n'en savons rien. Au moins chez les *Apodinium*, avons-nous la ressource, assez illusoire d'ailleurs, de compter les coques vidées qui, chez ces organismes, demeurent, l'on s'en souvient, adhérentes au pédoncule. Chez les *Blastodinium*, les coques déhiscentes ne sont retenues ni par l'hôte ni par le parasite. Nous n'avons donc, par l'observation directe, aucune indication sur le nombre des générations de spores qu'un parasite peut produire au cours de son évolution, ni sur le temps durant lequel celle-ci peut se prolonger dans un même Copépode.

J'ai naturellement tenté de résoudre cette intéressante question en élevant les Copépodes parasités. Mais à vrai dire, le mot d'élevage ne convient guère aux tentatives que j'ai faites. J'ai bien réussi à conserver dans de l'eau de mer très pure des *Paracalanus* pendant une huitaine de jours, mais ces animaux ne se nourrissaient pas dans ces conditions, leurs parasites non plus et les résultats obtenus sont certainement très éloignés de ce qui se passe dans la nature. Ils sont néanmoins intéressants à rapporter à plusieurs égards.

Voici brièvement consignés ces résultats :

N° 262. Le 14 novembre 1906, à midi, un *Paracalanus* est isolé, qui contenait 4 *B. spinulosum* bien colorés, tous au stade I. Le 15, à 10 heures, les 4 parasites sont au stade I-8. Le 16, à 11 heures, ils sont au stade I et y restent jusqu'au 23. Le 23, le Copépode est mort et les parasites montrent un début de division.

N° 263. Le 14 novembre, à midi, un *Paracalanus* avec 2 parasites au stade I-8. Le 15, trois individus au stade I, jusqu'au 21, jour où le Copépode étant mort, on trouve les trophocytes divisés en trois.

N° 264. Le 14 novembre, à midi, 3 individus au stade I-8, dans un *Paracalanus*. Le 15, 3 individus au stade I-2 ; le 16, 3 individus au stade I, et cela jusqu'au 23.

N° 261 bis. Le 13 novembre, un *Paracalanus* a 3 parasites dont 2 au stade I-16 et un au stade I-I-16 ; le 14, 5 individus au stade I-2 ; le 15

5 individus dont 4 au stade I et un au stade I-8 ; le 16, 5 individus au stade I et des sporocytes dissociés non encore éliminés. Du 17 au 21, repos au stade I. Le 21, le Copépode est mort avec les trophocytes divisés en 4 à son intérieur, et le 22 sa carapace vide est remplie de dinospores mobiles.

N° 247. Le 13 novembre, 3 individus au stade I, passent au stade I-16 le 14, à midi, au stade I-32, le même jour, à 6 heures du soir, et se retrouvent au stade I le 15. Le 16, ils sont dépigmentés et vacuolisés.

N° 248. 2 individus au stade I le 14 sont retrouvés le 15, et le 16 au même état, et le 17, le Copépode étant mort se sont divisés chacun en huit éléments égaux.

N° 231. Le 10 novembre, 2 individus au stade I-8. Le 11 et le 12, ils sont au stade I, et le 13, dans le Copépode mort les trophocytes sont retrouvés entiers. Le 14, ils sont divisés chacun en 32 éléments environ qui, le 15, sont retrouvés dissociés sous forme de dinospores mobiles et de kystes.

On peut, à la suite de ces observations, faire les constatations suivantes :

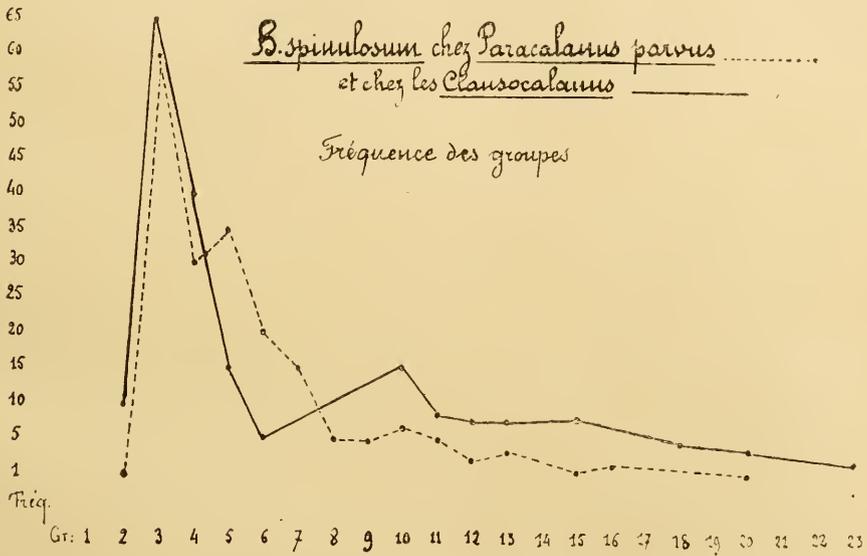
1° Quel que soit le stade auquel on prenne le parasite dans la nature, il fournit presque toujours, à partir du moment de son isolement, au moins une poussée sporogénétique, et souvent l'ébauche d'une seconde, ce qui prouve bien qu'un même individu sporule plusieurs fois. Si, en captivité, l'on n'obtient qu'une seule poussée, la faute en est aux conditions défavorables de la nutrition.

2° Chez les parasites en sporogénèse au moment de leur isolement, même si la poussée est tout à son début, celle-ci est toujours achevée le lendemain du jour où elle a commencé. Il y a donc tout lieu de penser que les poussées n'excèdent pas vingt-quatre heures, ce que l'on pouvait déjà déduire, dans une certaine mesure, des temps relevés pour la durée des segmentations des sporocytes. Le cas du parasite 247 incite même à penser que les poussées sporogénétiques sont soumises à un rythme quotidien. Nous pourrions, pour ce qui est de *B. crassum*, vérifier cette hypothèse par l'observation directe des individus pris dans la nature à intervalles rapprochés, durant le jour et la nuit.

3° La mort du Copépode n'entraîne pas celle du parasite, mais elle a toujours pour effet la suppression de la polarité cytotériotique, le trophocyte subissant alors une segmentation égale et totale qui aboutit en vingt-quatre heures à la formation d'une dernière poussée de dinospores.

II. LE PARASITE CONSIDÉRÉ COMME UNITÉ D'UN GROUPE  
DANS SES RAPPORTS AVEC LES AUTRES INDIVIDUS

Jusqu'ici nous n'avons considéré de notre *Blastodinium* qu'un individu isolé, cela pour l'ordre et la commodité de l'exposé. Mais nous savons que le parasite n'est jamais solitaire chez les Copépodes adultes ou sub-adultes, ayant au moins quatre segments abdominaux. Nous devons donc envisager maintenant l'ensemble des parasites contenus dans un même Copépode, c'est-à-dire le groupe<sup>1</sup>.



GROUPES. LEUR IMPORTANCE ABSOLUE ET RELATIVE. — Le nombre des parasites varie entre 2 et 25. Les deux courbes ci-dessus construites avec les chiffres fournis par la statistique rendent compte de la fréquence des différents groupes, l'une chez *Paracalanus parvus* (187 individus à 4 segments abdominaux), l'autre chez les *Clausocalanus* (184 individus à 4 segments). Les nombres en abscisses sont ceux des parasites et les nombres en ordonnées sont ceux des Copépodes, ou ce qui revient au même, des groupes. Les nombres en abscisses les plus élevés sont suspects d'erreurs d'une ou de deux unités. Il est fort difficile

1. Pour abrégier le langage, nous désignerons les groupes de la façon suivante :

Groupe de *B. spinulosum* à 2 individus : *B. spinulosum* II.

— — — — à 3 — : *B. spinulosum* III.

Pour les individus solitaires d'espèces où il existe des formes grégaires, nous écrirons *B. inornatum* I.

en effet de dilacérer un Copépode bourré de parasites sans en écraser quelqu'un. Mais ces erreurs ne modifient en rien le résultat global.

On remarquera la prédominance marquée des groupes à trois parasites. Nous verrons que cette prédominance des groupes à 3 individus est la règle chez presque toutes les espèces grégaires. On remarque aussi la fréquence plus grande des groupes nombreux chez les *Clauso-calanus*.

RAPPORTS DE CONTACT DES INDIVIDUS. — Quand le nombre des parasites n'excède pas 5 ou 6, ce qui est, on le voit, le cas de beaucoup le plus fréquent, leurs rapports réciproques sont bien définis. Ils forment un faisceau dans lequel, tous semblablement orientés, ils sont adjacents les uns aux autres par leurs faces ventrales ou latérales, leurs faces dorsales ou convexes étant tournées vers l'extérieur. Etant données leur forme et leur orientation, et aussi les pressions qu'ils subissent de la part de la paroi stomacale, leur disposition ne peut être différente. Elle réalise le volume total minimum dans l'estomac de l'hôte. Dans le faisceau qu'ils forment, ils sont tout à fait indépendants les uns des autres.

HOMOGÉNÉITÉ ET UNITÉ D'ORIGINE DU GROUPE. — Quel que soit leur nombre, ces parasites se présentent remarquablement semblables d'aspect et de structure. La pigmentation par exemple, qui est sujette à d'importantes variations d'un groupe à un autre, atteint le même degré chez tous les individus contenus dans un même Copépode. Il en est de même de la quantité et de la distribution des inclusions. Et lorsqu'ils sont au même stade de la sporogénèse, ils sont toujours de même taille.

Ce qui varie de l'un à l'autre, c'est seulement le stade sporogénétique. Le mode de multiplication du parasite dans l'hôte nous fournira l'explication de ce fait, dans lequel on serait tout d'abord tenté de voir une preuve que les différents individus du groupe sont issus de spores qui auraient pénétré indépendamment les unes des autres dans l'intestin du Copépode.

C'est au contraire, nous le verrons, un caractère éthologique très saillant des *Blastodinium* qu'un individu établi chez son hôte interdit l'entrée de celui-ci non seulement aux germes d'espèces différentes, mais encore à ceux de son espèce. Tous les individus d'un groupe procèdent d'une infestation unique.

MULTIPLICATION ENDOGÈNE PAR SCISSIPARITÉ SIMPLE. — Je n'ai pu assister au fait même de l'infestation ni au développement de la spore qui aboutit à la forme *Blastodinium*, telle que nous la connaissons. Mais

la multiplication du parasite dans l'hôte n'est pas limitée à cette période reculée de l'évolution, et nous aurons même de fortes raisons de croire qu'elle ne s'y produit jamais. Quoi qu'il en soit, elle se poursuit longtemps après l'entrée du parasite dans l'hôte, chez des individus que l'on peut considérer comme adultes, puisqu'ils sont toujours en pleine sporogénèse. Multiplication endogène et sporogénèse ne constituent pas en effet deux phases bien distinctes du cycle du parasite, comme c'est le cas pour les sporozoaires exosporés (Coccidies, Grégarines). Elles sont entremêlées, assurant en même temps son expansion au dedans et au dehors.

On peut observer la multiplication endogène chez un ou plusieurs, et même chez tous les individus d'un groupe, quel que soit déjà leur nombre. Dans tous les cas, elle se produit de la même façon.

Voici par exemple un *Paracalanus* à trois *Blastodinium* : deux sont au stade I.4 et le troisième au stade I.8. Celui-ci est d'une taille un peu supérieure à celle des deux autres. Si l'on tient ces trois parasites en observation, l'on verra chez le dernier, et contre toute attente, à ce stade précoce, le trophocyte se scinder, exactement comme s'il allait donner naissance à une nouvelle poussée sporogénétique. Mais en l'examinant avec attention, l'on voit qu'il ne s'est pas préalablement séparé de sa pellicule, de sorte que les deux cellules qui résultent de sa division ne sont pas enfermées dans une commune coque. De plus, ces deux cellules sont homodynames. La cellule postérieure, au lieu de se diviser très rapidement, va rester au repos aussi longtemps que la cellule antérieure, c'est-à-dire au moins jusqu'à ce que les sporocytes qui les environnent et qui ont continué à se multiplier soient libérés. A ce moment, les deux cellules qui se sont formé chacune une coque se sépareront et évolueront isolément et parallèlement dans l'estomac du Copépode.

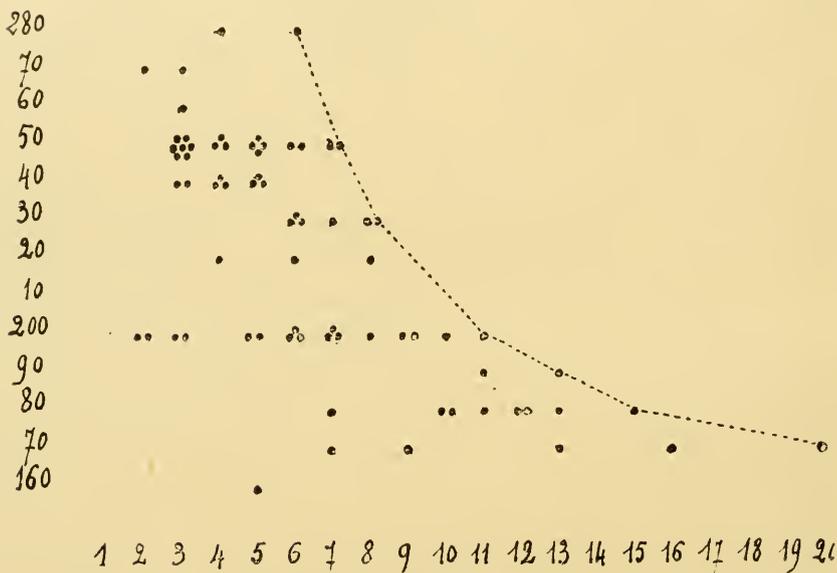
CARACTÈRE ET MARCHE DES DIVISIONS SIMPLES. — La division simple apparaît ainsi comme étant une scission supplémentaire du trophocyte, intercalée entre deux divisions sporogénétiques, division précoce intervenant avant que le trophocyte ait eu le temps de muer sa nouvelle pellicule.

Cette division supplémentaire a pour effet de retarder quelque peu la division sporogénétique des deux *Blastodinium* fils, de sorte que ceux-ci se trouveront en retard sur les deux individus qui ne l'ont point subie. Mais comme pour la même raison ceux-ci étaient en retard sur le *Blastodinium* père, les quatre individus se trouveront à des stades sensiblement correspondants.

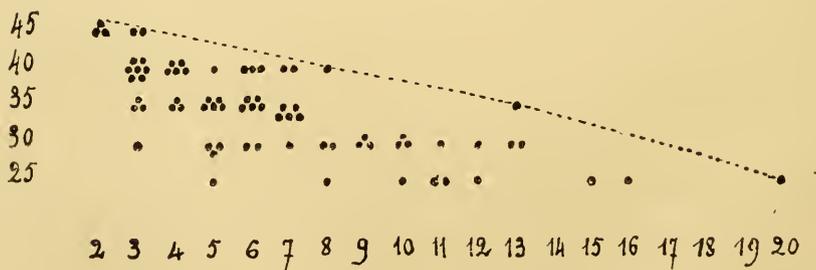
De la même façon se trouve égalisée la taille des quatre parasites. Mais ces régularisations ne sont pas toujours très précises. Elles font

B. spinulosum chez Paracalanus parvus.

Fréquence des longueurs en fonction du nombre des individus dans les groupes



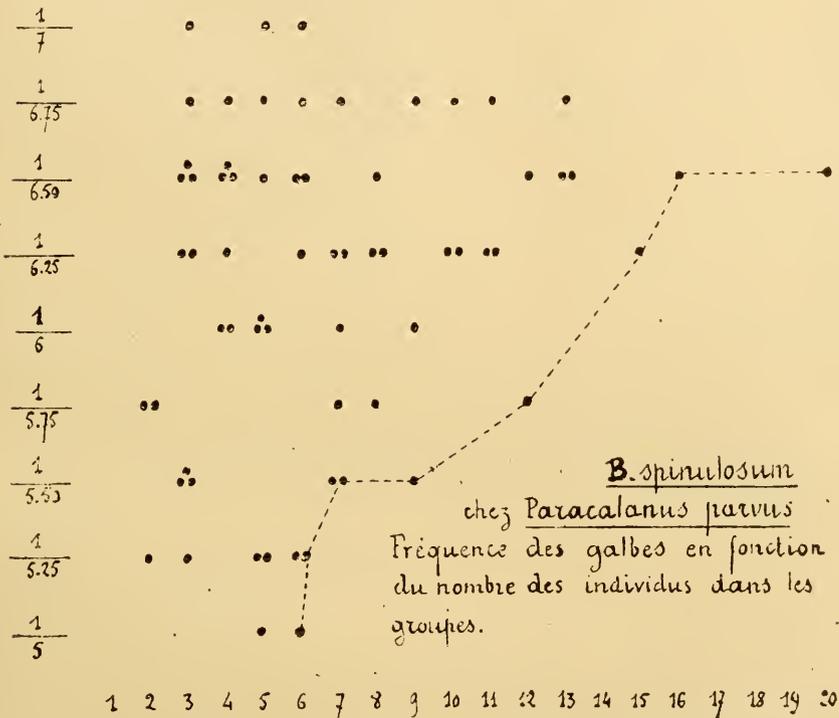
Fréquence des largeurs en fonction du nombre des individus dans les groupes.



naturellement défaut dans les groupes impairs. Mais si la scissiparité ne s'effectue pas d'une manière synchrone, pour tous les individus

issus d'un même germe, elle procède cependant suivant une dichotomie assez précise pour que, même dans les groupes à nombreux individus, il n'y ait jamais entre certains d'entre eux qu'une très faible distance.

INFLUENCE DES PARASITES LES UNS SUR LES AUTRES. INFLUENCE DE L'HÔTE EN TANT QU'INDIVIDU. — Maintenant que nous connaissons l'origine et le mode de constitution du groupe, nous avons à examiner

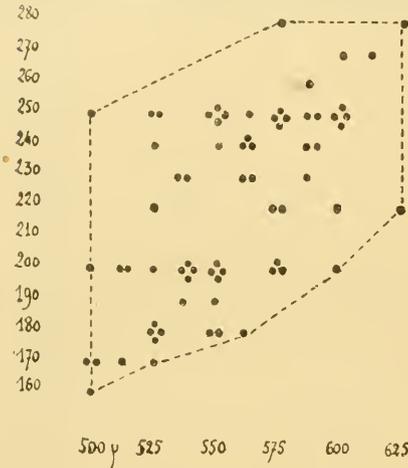


rapidement quelles influences les coparasites exercent les uns sur les autres, et quelles influences aussi ils subissent de la part de l'hôte. Ces influences ne se traduisent guère que par des variations de la taille et du galbe. Nous les résumerons par les constatations suivantes qui découlent nettement de l'examen des courbes construites au moyen des données de notre statistique.

1° A des stades comparables et chez un hôte de même taille, les parasites sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux. Mais cette diminution de taille n'est sensible qu'entre individus appartenant à des groupes d'ordres très différents.

2° Dans les mêmes conditions, le galbe subit aussi un amincissement peu appréciable, et non supérieur aux différences que l'on peut constater entre parasites de groupes égaux. La tendance à la conservation de la forme spécifique est supérieure à l'effet de la compression, et du conflit de croissance.

*B. spinulosum* chez *Paracalanus parvus*  
Fréquence des longueurs en fonction de la taille de l'hôte



3° Le nombre des parasites dans les groupes est d'autant plus élevé que l'hôte est plus grand. Ceci peut être vérifié relativement à des espèces hôtes de tailles différentes, telles que *Paracalanus parvus* et les *Clausocalanus*<sup>1</sup>. On connaît la fréquence plus grande chez les derniers que chez le premier des groupes élevés (V. le diagramme p. 111). Mais on peut le vérifier surtout et avec plus de précision relativement aux stades du développement d'une même espèce hôte :

Sur 5	<i>Paracalanus</i>	à 2	pléonites (300 μ)	3	contiennent	1	parasite
—	—	—	—	—	2	—	2 parasites
—	8	—	3	—	(350 μ)	1	contient 1 parasite
—	—	—	—	—	6	contiennent	2 parasites
—	—	—	—	—	1	contient	3 parasites

4° A des stades comparables, dans des groupes de même ordre, chez des hôtes de même espèce, la taille du parasite est fonction de celle de l'hôte. Le galbe, au contraire, n'est pas notablement modifié par la taille de l'hôte.

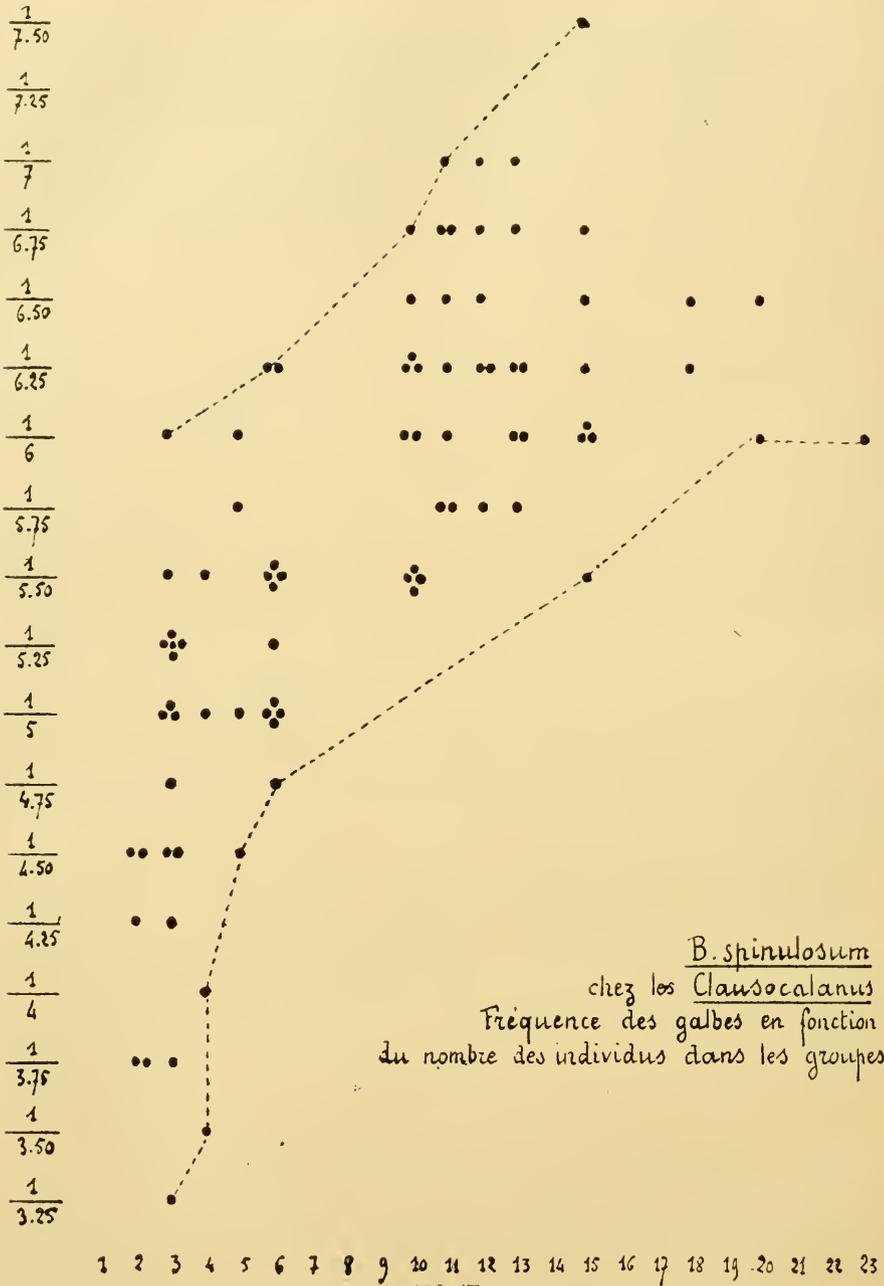
### III. *Blastodinium spinulosum* CHEZ LES *Clausocalanus*

Tout ce que nous avons dit de la morphologie, de l'orientation propre et de l'orientation dans l'hôte, de la structure et des modes de reproduction de *B. spinulosum* chez *Paracalanus parvus*, s'applique intégralement au parasite des *Clausocalanus*.

Nous savons déjà (v. p. 93) que les seules différences qui séparent les

1. Comparer les courbes.





une progression continue de ces caractères de l'une à l'autre forme. Mais il n'en est pas de même entre les formes extrêmes parasites des *Clausocalanus* où les variations sont d'ailleurs beaucoup plus étendues que chez

le parasite des *Paracalanus*. De sorte que j'ai été amené à douter de l'unité de l'espèce *spinulosum* chez les *Clausocalanus* et à me demander si certaines de ses formes ne devaient pas être rapportées à l'espèce que nous décrivons après celle-ci : *B. crassum*. La question inverse peut aussi se poser : *B. spinulosum* et *B. crassum* ne sont-ils pas deux formes d'une seule et même espèce ? De tout ceci, nous ne pourrions discuter qu'au chapitre des relations des espèces entre elles (v. p. 241). Et pour l'instant, nous considérerons comme un le parasite des *Clausocalanus*.

DIMENSIONS. — Les différences de taille que nous constatons entre *B. spinulosum* P. et *B. spinulosum* C<sup>1</sup>, participent de la relation que nous avons établie chez les *Paracalanus* entre la taille du parasite et celle de l'hôte. Chez les *Clausocalanus*, cette relation apparaîtra encore beaucoup plus nettement à cause des grands écarts de taille que présentent les hôtes. Les dimensions varient de 180  $\mu$  sur 35  $\mu$ , ce qui est une taille inférieure à la moyenne de *B. spin. P.* à 400  $\mu$  sur 100  $\mu$ , qui dépasse de beaucoup la taille maximale de ce dernier : 280  $\mu$  sur 40  $\mu$ . La taille moyenne est 300  $\mu$  sur 60  $\mu$ , contre 250  $\mu$  sur 40  $\mu$  pour *B. spin. P.*

Le diagramme suivant met nettement en évidence une relation entre la taille du parasite et celle de l'hôte.

GALBE. — Chez les *Paracalanus*, nous avons vu que la taille de l'hôte n'influe que très peu sur le galbe des parasites. Le nombre des parasites dans l'hôte ne le modifiait lui-même que dans de très faibles limites.

En passant des *Paracalanus* aux *Clausocalanus*, nous constatons au contraire de grandes variations du galbe allant de  $\frac{1}{7,5}$  à  $\frac{1}{3,2}$  avec un maximum à  $\frac{1}{5,5}$ .

Chez *B. spin. P.*, nous allons de  $\frac{1}{7}$  à  $\frac{1}{5}$  avec maximum à  $\frac{1}{6,3}$ . Mais on remarquera que chez *B. spin. P.*, le galbe  $\frac{1}{7}$  se rencontrait déjà chez des parasites de groupes IV et VI, tandis que chez *B. spin. C.*, il faut pour le trouver, aller jusqu'à un groupe X. Chez *B. spin. P.*, les galbes  $\frac{1}{6,25}$  et  $\frac{1}{6,50}$  sont les plus fréquents, quels que soient les groupes, tandis que chez *B. spin. C.*, on ne les trouve, eux et les galbes plus effilés, qu'à partir des groupes à plus de 10 individus.

1. C'est ainsi que pour abrégé nous distinguons le *B. spinulosum* de *Paracalanus parrvus* de celui des *Clausocalanus*.

Ici donc, le nombre des individus du groupe paraît influencer plus directement sur le galbe que chez *B. spin. P.*

GROUPES. — La prédominance du groupe 3 est encore plus accentuée chez *B. spin. C.* que chez *B. spin. P.* Le diagramme montre en outre que la proportion des groupes à plus de 10 individus est beaucoup plus élevée chez les *Clausocalanus* que chez *Paracalanus*, ce qui confirme la relation que nous avons vu s'établir chez ce dernier entre la taille de l'hôte et le nombre des parasites qu'il contient.

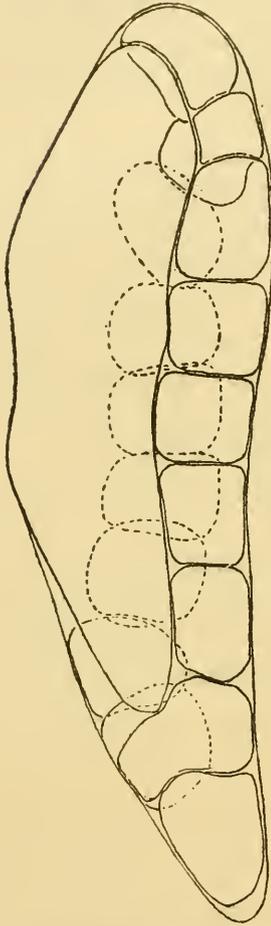


FIG. XXII. *Blastodinium spinulosum* de *Clausocalanus arcuicornis*. Stade I-16. d'un groupe III ( $\times 600$ ).

La figure 38 représente une dizaine de *Blastodinium spinulosum* en place dans leur hôte, un *Clausocalanus furcatus* ♀ à l'avant-dernier stade.

On voit qu'ils ne diffèrent en rien de *B. spin. P.* Un individu à galbe beaucoup moins élancé, d'un groupe III est représenté par la figure XXII. La forme fondamentale reste cependant la même que chez *B. spin.*

*B. spinulosum C.* est une forme généralement moins fortement pigmentée que *B. spin. P.* La proportion des individus incolores y est plus forte. L'indice de pigmentation est 6.1 au lieu de 7.2 chez *B. spin. P.*

Disons de suite que ce sont les gros parasites dont le galbe est exprimé par un rapport supérieur à  $\frac{1}{4,5}$  et dont le nombre dans l'hôte ne dépasse pas 6 ou 8, dont l'identification à *B. spinulosum* est incertaine.

Le lecteur comprendra nos hésitations lorsqu'il nous aura suivi dans l'étude que nous allons faire de *B. crassum* et de sa variété *inornatum*.

#### IV. CONCEPTION GÉNÉRALE DE L'ÉVOLUTION DE *B. spinulosum*

De toutes ces constatations dont nous aurons à faire état lorsque nous étudierons les relations des espèces entre elles, il en est deux qu'il importe de bien mettre en lumière dès maintenant :

La taille et le nombre des parasites augmente au fur et à mesure que s'accroît le Copépode. Si nous rapprochons de ces constatations le fait que, chez les milliers de *Paracalanus* adultes que j'ai examinés, je n'ai jamais rencontré de *Blastodinium spinulosum* solitaires, ni aussi petits que ceux observés chez les hôtes à 2 segments abdominaux, nous serons amenés à conclure que l'infestation n'a lieu qu'aux stades les plus reculés du développement de l'hôte. Nous nous ferons donc de l'évolution de *Blastodinium spinulosum* chez *Paracalanus parvus*, par exemple, la conception suivante :

La dinospore mobile ou enkystée est ingérée par le nauplius, le méta-nauplius ou la première forme cyclopoïde du Copépode. Elle s'y accroît rapidement, devient biénergide et acquiert la forme *Blastodinium*, très différente de la dinospore. Le parasite s'accroît et se multiplie au fur et à mesure que le Copépode grandit<sup>1</sup>, produisant durant toute la vie de celui-ci autant de poussées quotidiennes (?) de 32, 64 ou 128 dinospores, qu'il y a d'individus.

### *Blastodinium crassum* CHATTON 1908

Fig. 39, pl. IV ; fig. 50-53, pl. V, et fig. 114-121, pl. X.

*Blastodinium crassum* CHATTON (1908, p. 137, fig. 4).

Type de l'espèce parasite de *Paracalanus parvus* à Banyuls-sur-Mer. Été. Automne. Fig. 50-53, pl. V, et fig. XXIII.

#### Sommaire

Relations possible avec *B. spinulosum* ; la variété *inornatum*, p. 121. — Hôtes ; indice d'infection, p. 122.

I. — *Blastodinium crassum* chez *Paracalanus parvus*, p. 123. — Condition solitaire, p. 123. — Forme ; dimensions, p. 123. — Orientation propre, p. 124. — Crête hélicoïdale, p. 124. — Orientation par rapport à l'hôte, p. 125. — Structure, pigmentation, p. 125. — Sporogénèse, p. 125. — Rythme sporogénétique nycthémeral, p. 127. — Scissiparité simple exceptionnelle, p. 131. — Variation de la taille en rapport avec le stade sporogénétique et la taille de l'hôte, p. 131. — Parallélisme du développement de l'hôte et du parasite, p. 131. — Variations saisonnières du rythme sporogénétique, p. 133.

II. — *B. crassum* chez les *Clausocalanus*, p. 133.

#### RELATIONS POSSIBLES AVEC *B. spinulosum*. LA VARIÉTÉ *inornatum*.

— En décrivant cette espèce, je me suis exprimé ainsi : « Je donne provisoirement ce nom à des formes solitaires dont le macrocyte (trophocyte) rappelle celui de *B. Pruvoti* (espèce dans laquelle je comprenais alors *B. spinulosum*). Il est fusiforme comme lui, arrondi à l'extrémité

1. Des faits de même ordre ont déjà été mis en lumière par CAULLERY et MESNIL (1893) en ce qui concerne le développement de certaines Grégarines, les *Gonospora* (*G. longissima*) parasites du cœlome de l'annélide *Dodecaceria concharum*. La grégarine ne se rencontre qu'à l'état végétatif chez les *Dodecaceria* non adultes (stade B.). Chez les *Dodecaceria* au stade B<sub>2</sub>, à produits génitaux mûrs, la grégarine sporule de sorte que ses spores sont expulsés avec les produits génitaux de l'hôte.

antérieure, aigu à l'extrémité postérieure, mais beaucoup plus trapu. Il porte aussi une ligne hélicoïdale de spinules, mais il est de dimensions toujours plus considérables. Une seule génération de microcytes (sporocytes) qui sont beaucoup plus nombreux que chez *B. Pruvoti* au même stade. Si je fais des réserves sur l'autonomie de cette espèce, c'est qu'il

se pourrait qu'elle représentât une forme solitaire de *B. Pruvoti* qui devrait précisément à son isolement, supprimant le conflit de croissance, son développement plus considérable. »

Malgré les documents que j'ai recueillis postérieurement à 1908 sur ce *Blastodinium*, la question de ses relations ontogéniques possibles avec *B. spinulosum* ne s'est pas notablement éclaircie. Elle donnera lieu à une discussion qui a sa place au chapitre où il est traité des relations des espèces entre elles. Pour l'instant, je ne vois qu'avantages à la présenter comme une forme autonome.

Elle offre une variété qui en diffère principalement par l'absence de crête hélicoïdale sur sa coque et que nous étudierons séparément sous le nom de *B. inornatum nov. var.*

NOTES. INDICE D'INFECTION. — La description suivante s'applique uniquement au parasite de *Paracalanus parvus* CL., mais *B. crassum* type se rencontre aussi chez *Clausocalanus furcatus* G. BRADY. Je ne l'ai observé qu'une fois chez *Cl. arcuicornis* DANA. Le 24 octobre 1912, j'ai trouvé trois *Calocalanus styliremis* GIESBR à l'avant-dernier stade, contenant chacun un *Blastodinium* rigoureusement identique au type.

Sur 327 Copépodes infectés, la statistique donne :

<i>Paracalanus parvus</i> .....	253
<i>Clausocalamus furcatus</i> .....	70
<i>Clausocalamus arcuicornis</i> .....	1
<i>Calocalanus styliremis</i> .....	3

On voit que *B. crassum* paraît plus abondant chez les *Paracalanus parvus* que *B. spinulosum*. C'est ce qui ressort aussi de l'indice d'infection établi le 25 septembre 1908, où il s'est trouvé 23 *Paracalanus* infestés

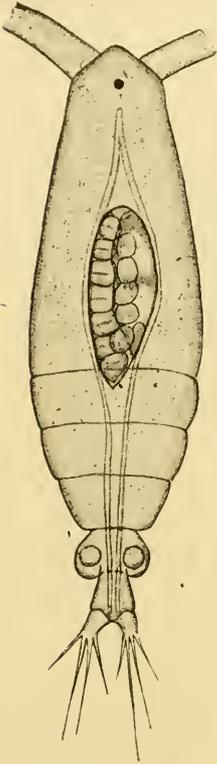


FIG. XXIII. *Calocalanus styliremis* ♀ parasitée par *Blastodinium crassum*. Stade 1-32 ( $\times 150$ ).

sur environ 1.500 examinés, soit 15 pour 1.000 Copépodes parasités, indice beaucoup plus élevé que celui du même hôte infesté par *B. spinulosum* (v. p. 93). Je n'ai pas relevé l'indice d'infection pour *Clausocalanus furcatus*. *B. crassum* est une forme plus commune à Banyuls que *B. spinulosum*, non seulement parce qu'elle est plus abondante, mais aussi par ce qu'elle est moins sporadique.

#### I. *B. crassum* CHEZ *Paracalanus parvus*

CONDITION SOLITAIRE. — *Blastodinium crassum* est une forme toujours solitaire chez *Paracalanus parvus*. Je n'ai relevé qu'une exception à cette règle. Encore ne s'agissait-il que d'un individu en scissiparité (v. p. 129).

Les figures XXIV montrent la forme d'un parasite et sa situation dans un *Paracalanus* en vue latérale et en vue frontale.

FORME. DIMENSIONS. — Au stade unicellulaire, où le parasite mesure environ 250  $\mu$  de long sur 80  $\mu$  de large, la forme et l'orientation sont, comme d'ail-

leurs à tous les stades de la sporogénèse, fondamentalement les mêmes que chez *B. spinulosum* : navette arrondie en avant, aiguë en arrière, mais d'un galbe beaucoup plus trapu. Alors que chez *B. spinulosum* P. le rapport du plus grand diamètre à la longueur du corps est au maximum  $\frac{1}{5}$  et chez *B. spin. C.*  $\frac{1}{3,2}$  il va chez *B. crassum* de  $\frac{1}{3,7}$  à  $\frac{1}{2,1}$ ,  $\frac{1}{3,5}$  étant le plus fréquent.

Les dimensions sont en moyenne plus élevées que chez *B. spinulosum*

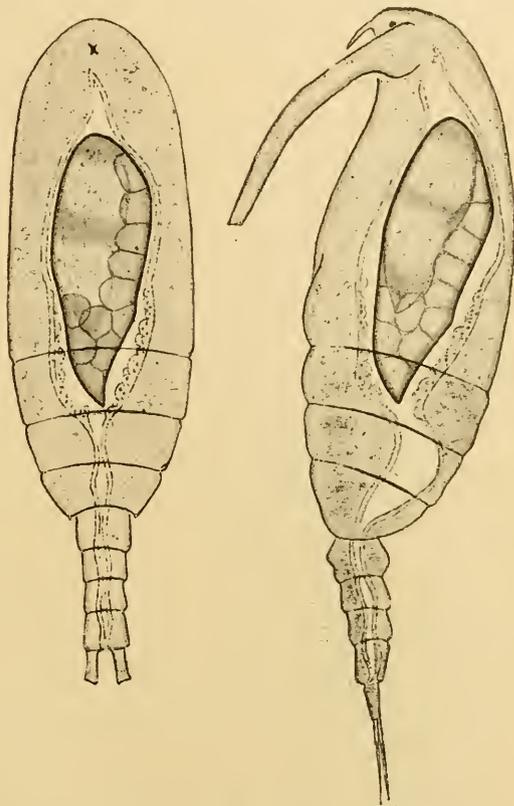


FIG. XXIV. *Paracalanus parvus* parasité par *Blastodinium crassum*, type. Vues de face et de profil. ( $\times 150$ ).

*P.* (v. p. 105). Elles sont comprises entre 150  $\mu$  sur 50  $\mu$  et 320  $\mu$  sur 125  $\mu$ , les formes de 260 à 300  $\mu$  de long et de 75 à 100  $\mu$  de large étant les plus fréquentes chez les Copépodes à 4 pléonites.

L'extrémité postérieure, toujours aiguë chez *B. spinulosum*, même à un état avancé de la sporogénèse, ne l'est chez *B. crassum* que chez les individus jeunes à peu de sporocytes. Sous la poussée de ceux-ci qui enflent la coque, cette extrémité se transforme en un cap arrondi.

Les courbes du contour sont beaucoup plus complexes que chez *B. spinulosum* et la symétrie bilatérale, nettement exprimée de cette espèce, n'est reconnaissable chez *B. crassum*, que sur un petit nombre d'individus. Elle est troublée par une légère tendance du corps à se tordre suivant une hélice, hélice qui, nous le montrerons, coïncide avec celle que dessine sur la coque une série de rétinacles exactement comparable à celle qui orne la coque de *B. spinulosum*. Chez *B. spinulosum*, l'axe moyen du corps dessinait un arc de cercle ou de parabole et la symétrie bilatérale était si bien conservée qu'un individu en vue frontale ne se montrait nullement incurvé. Chez *B. crassum*, l'axe moyen du corps a la forme d'une S très ouverte, qui représente la projection d'une hélice à pas très longs. Quelle que soit la face du corps que l'on regarde, celui-ci est toujours incurvé et nettement dyssymétrique.

ORIENTATION PROPRE. — Dans cette dyssymétrie, il y a cependant divers degrés, et chez les individus où elle est le moins convexe on reconnaît facilement comme chez *B. spinulosum* une face convexe ou dorsale et une face concave ou ventrale. Vu par l'une de ces faces, le corps se montre beaucoup moins incurvé que vu latéralement, et la dyssymétrie ne se manifeste guère que par la déviation du côté droit, du tiers postérieur et de la pointe et par la déviation plus légère du côté gauche de la calotte antérieure, ces deux déviations étant absolument constantes.

CRÊTE HÉLICOÏDALE. — Mais nous ne pourrions en tout état de cause affirmer que l'orientation d'un de ces individus, de *B. crassum*, ainsi définie par les courbures du corps, coïncide avec celle de *B. spinulosum* si nous n'avions recours au repère que nous fournit la course de la ligne hélicoïdale des rétinacles sur la coque. Cette course est rigoureusement semblable à celle que nous avons reconnue chez *B. spinulosum* : hélice antérieure commençant à droite, descendant de droite à gauche en sens inverse de celui des heures, et se terminant à gauche après un tour et demi du corps. Hélice postérieure commençant au-dessous du point ter-

minal de l'hélice antérieure, sur le même méridien, et se terminant à gauche après un tour du corps.

ORIENTATION PAR RAPPORT A L'HÔTE. — L'orientation du parasite par rapport à l'hôte est dans le sens antéro-postérieur aussi constante que chez *B. spinulosum*. Dans le sens latéral, elle est quelconque. J'ai pu seulement constater que le plan sagittal du parasite est le plus souvent normal au plan sagittal de l'hôte. Dans cette situation, les individus en sporogénèse ont leur trophocyte du côté droit de l'hôte. Cette orientation existe chez les deux tiers environ des Copépodes, tandis que chez l'autre tiers, c'est l'orientation inverse qui s'observe. Le trophocyte est alors à la gauche du Copépode. D'ailleurs, en raison même du galbe légèrement hélicoïdal du parasite, celui-ci a une tendance à tourner autour de son axe longitudinal, lorsque du fait du péristaltisme intestinal il est projeté d'arrière en avant ou d'avant en arrière dans la cavité digestive.

STRUCTURE. PIGMENTATION. — De ce que nous avons dit à ces divers points de vue, de *B. spinulosum*, il n'est rien qui ne s'applique aussi à *B. crassum*. Chez cette dernière forme, la pigmentation du corps paraît généralement plus accentuée que chez la première ; elle est à la fois d'un jaune moins verdâtre et d'une intensité plus grande. Cela est dû en grande partie à l'épaisseur plus considérable du corps, mais aussi, comme l'on peut s'en rendre compte en observant des sporocytes isolés, à un ton plus chaud du pigment lui-même et à une densité plus grande du réseau chromoplastique qui le supporte. L'indice de pigmentation est 75. A noter aussi que, probablement en rapport avec cette masse plus considérable de pigment, d'où il résulte pour la cellule une capacité plus grande à élaborer des matières ternaires, le cytoplasme renferme toujours un plus

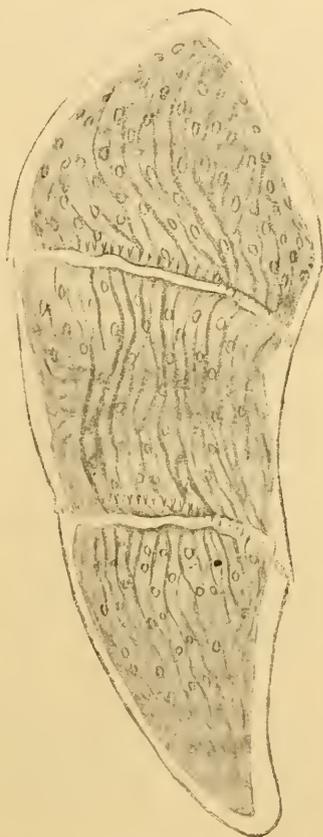


FIG. XXV. *Blastodinium crassum* d'un *Paracalanus parvus* ♀ à trois pléonites. Stade I vu en surface et montrant le réseau chromoplastique et les spicules. (× 425).

grand nombre d'inclusions cellulaires, pyrénoides ou globes adipeux, qui sont surtout abondants là où le corps est le plus chargé de pigment, c'est-à-dire dans le cytoplasme équatorial principalement, et dans le cytoplasme polaire.

Mais il se rencontre aussi comme chez *B. spinulosum* des individus aux divers degrés de la dépigmentation et aussi des individus complètement incolores. La dépigmentation est toujours uniforme dans toute l'étendue du corps. Elle est accompagnée d'une réduction très notable des inclusions, qui peuvent même faire défaut. Le réseau chromoplastique peut lui-même disparaître. Le cytoplasme est alors absolument hyalin, laissant voir le fin granulé de la substance nucléaire.

**SPOROGENÈSE.** — Les phénomènes de la sporogénèse itérative sont exactement comparables à ceux que j'ai décrits avec détails au chapitre précédent. Cela me permettra d'être bref à leur sujet. La première division s'effectue aussi suivant un plan fortement incliné sur l'équateur, d'avant en arrière et de la face ventrale vers la face dorsale. Les deux cellules produites sont subégales. La cellule antérieure ou nouveau trophocyte occupe la région dorsale gauche du corps et la cellule postérieure la région ventrale droite. Cette dernière déborde le trophocyte du côté droit, et comme les sporocytes font de même, le trophocyte se trouve constamment rejeté contre la paroi dorsale gauche de la coque où se trouve par conséquent le hile. C'est là encore une homologie de plus avec *B. spinulosum*. C'est cette situation constante du trophocyte dans la coque qui permet d'orienter très facilement le parasite par rapport au Copépode, et sans l'extraire de celui-ci.

La deuxième division scinde le gonocyte en deux cellules suivant un plan parallèle au précédent. Aussi longtemps qu'on peut les suivre, les divisions successives s'effectuent comme chez *B. spinulosum*, toujours dans le même sens transversal, de sorte qu'ici encore les parasites en sporogénèse formeraient une chaîne linéaire si les sporocytes restaient adhérents bout à bout.

Chez *B. spinulosum*, le nombre maximum atteint par les sporocytes était généralement 64, rarement 128 ; chez *B. crassum*, il est constamment plus élevé ; il atteint généralement 128, rarement 256. Quoique *B. crassum* soit solitaire, son pouvoir d'expansion à l'extérieur n'est donc pas de beaucoup inférieur à celui de *B. spinulosum*, forme grégaire.

Les sporocytes sont rangés en une couche unique dans tout l'espace situé entre la coque et le trophocyte. Ils sont à l'état normal fortement

comprimés les uns par les autres et montrent, vus de face, une section polyédrique. Leur axe est souvent plus long que leur diamètre, de sorte qu'ils apparaissent comme une couche de prismes perpendiculaires au trophocyte, aspect qui est très caractéristique de l'espèce à ce stade. Dans la région postérieure de la coque, ils forment une masse dense où il ne semble point qu'ils soient rangés dans un ordre déterminé.

La déhiscence a lieu presque toujours avant que le trophocyte commence à se scinder pour une nouvelle poussée sporogénétique, de sorte que les stades I-1-128 ou I-1-256 sont très rares. Je n'en ai jamais observé de plus avancés.

On voit que la période est ici plus longue que chez *B. spinulosum* puisqu'elle s'étend normalement sur sept, exceptionnellement sur huit segmentations successives de la cellule mère et des sporocytes, alors qu'elle est limitée chez la première espèce exceptionnellement à sept de ces segmentations.

RYTHME SPOROGENÉTIQUE NYCTHÉMÉRAL. — J'avais été frappé de n'avoir rencontré sur le grand nombre de *B. crassum*, parasites de Copépodes adultes, que j'ai examinés, que très rarement des individus dont les sporocytes étaient en voie de libération, et cela, soit dans des pêches très matinales, effectuées en été peu après 5 heures, soit dans deux pêches effectuées les 21 et 23 juillet 1909 vers 10 heures du soir. C'était aussi dans des pêches matinales que j'avais pu observer, mais rarement, les tout premiers stades de la sporogénèse. Il était naturel de penser que la libération des sporocytes et les premières segmentations de la poussée suivante s'effectuaient normalement la nuit.

J'entrepris, dans le but de vérifier cette hypothèse, une série de pêches. Mais d'abord, le 21 juillet 1909, les *B. crassum* s'étant montrés assez abondants, je fis, dans la journée, trois pêches dont voici les résultats :

21 JUILLET. — Mer calme ; température de l'eau à 9 heures = 20°, à 15 heures = 22°7.

7 h. 30	13 h. 20	17 heures
7 individus	5 individus	5 individus
Stades..... I. 128	Stades..... I. 8	Stades..... I. 16
— ..... I. 2	— ..... I. 16	— ..... I. 32
— ..... I. 4	— ..... I. 32	— ..... I. 32
— ..... I. 4	— ..... I. 32	— ..... I. 64
— ..... I. 4	— ..... I. 64	..... I. 64
— ..... I. 8		
— ..... I. 8		

Deux pêches dans la nuit du 23 juillet donnèrent :

23 JUILLET. — Mer calme ; température de l'eau à 15 heures = 22°2.

21 h. 15		24 heures	
9 individus		11 individus	
Stades.....	I. 64	Stades.....	I. 32
— .....	I. 128	— .....	I. 128
— .....	I. 128	— .....	I. 128
— .....	I. 128	— .....	I. 128
— .....	I. 256	— .....	I. 256
— .....	I. 256	— .....	I. 256
— .....	I. 2	— .....	I. n →
		— .....	I.
		— .....	I. 1 n →

Deux autres pêches effectuées dans la nuit du 1<sup>er</sup> au 2 août, entre 1 heure et 5 heures du matin donnèrent les résultats suivants :

2 AOÛT. — Mer calme ; température de l'eau à 9 heures = 21°.

1 h. 45		4 heures	
8 individus		5 individus	
Stades.....	I. 16	Stades.....	I. 64
— .....	I. 128	— .....	I. 2
— .....	I. 128	— .....	I. 2
— .....	I. 256	— .....	I. 2
— .....	I. 256	— .....	I. 4
— .....	I. n →		
— .....	I. n →		
— .....	I. 2. n →		

Les mêmes dénombrements ont été répétés le 27 août 1911.

27 AOÛT 1911. — Vent du nord dans la nuit. Mer assez calme. Température de l'eau à 15 heures = 22°8.

8 heures		14 heures		17 heures	
3 individus		6 individus		4 individus	
Stades.....	I. 8	Stades.....	I. 32	Stades.....	I. 32
— .....	I. 16	— .....	I. 32	— .....	I. 64
— .....	I. 16	— .....	I. 32	— .....	I. 128
		— .....	I. 64	— .....	I. 128
		— .....	I. 128		
		— .....	I. 128		

De l'inspection des tableaux précédents, il ressort assez nettement, malgré le petit nombre des parasites observés et quelques aberrations, que la sporogénèse de *B. crassum* s'accomplit en plein été suivant un rythme nycthéral que l'on peut résumer ainsi : les parasites acquièrent le nombre maximum de leurs sporocytes qui est de 128 ou de 256 vers la fin de la journée. Ils le conservent jusqu'au milieu de la nuit, moment où

se produit la déhiscence de la coque et la mise en liberté des sporocytes. A peu près en même temps, se produit une nouvelle division du trophocyte, donnant naissance à une nouvelle cellule-mère. Les segmentations se poursuivent alors de telle sorte que le stade I-16 est atteint vers 8 ou 9 heures du matin ; le stade I-32 vers 11 heures. Nous avons été déjà amenés à soupçonner semblable rythme sporogénétique nyctéméral dans l'évolution de *B. spinulosum*. Mais chez cette espèce, il est beaucoup moins manifeste par ce qu'il est troublé par l'intercalation des divisions scissipares, qui, nous l'avons vu, retardent les divisions sporogénétiques subséquentes.

Dans ces observations, il n'a pas été tenu compte de quelques *B. crassum*, qui ont été rencontrés chez des *Paracalanus* jeunes, à deux et trois segments abdominaux seulement. C'est que chez *B. crassum*, comme chez *B. spinulosum*, et chez tous les autres *Blastodinium*, il y a aussi parallélisme entre le développement du parasite et le développement de l'hôte.

Les parasites de Copépodes jeunes n'atteignent pas les stades sporogénétiques maximaux des parasites de Copépodes adultes.

L'existence d'un rythme sporogénétique nyctéméral chez les *Blastodinium* est à rapprocher de la périodicité des divisions de certaines espèces libres. BERGH (1886), puis APSTEIN (1911 b), ont montré que les *Ceratium*

et particulièrement le *Ceratium tripos* ne se divisait que pendant la nuit. Et c'est bien la lumière qui conditionne ces divisions puisqu'en été elles ne commencent qu'après 22 heures tandis qu'en hiver elles se produisent dès 17 heures, et même dès 15 heures. BLANC (1898) pour *Ceratium hirundinella* du lac de Genève et LOHMANN (1918) pour les

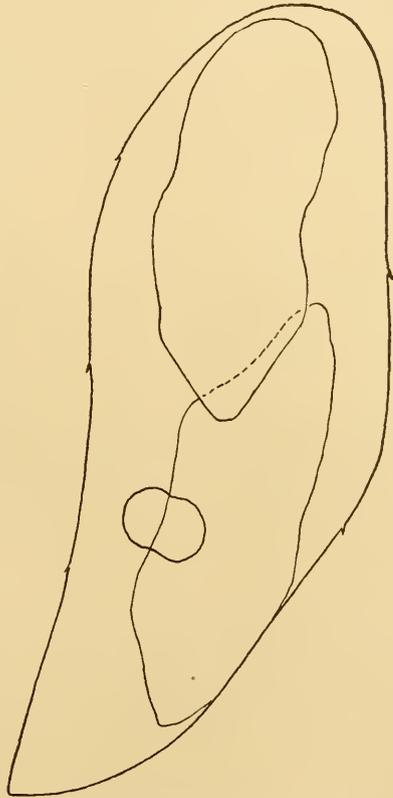
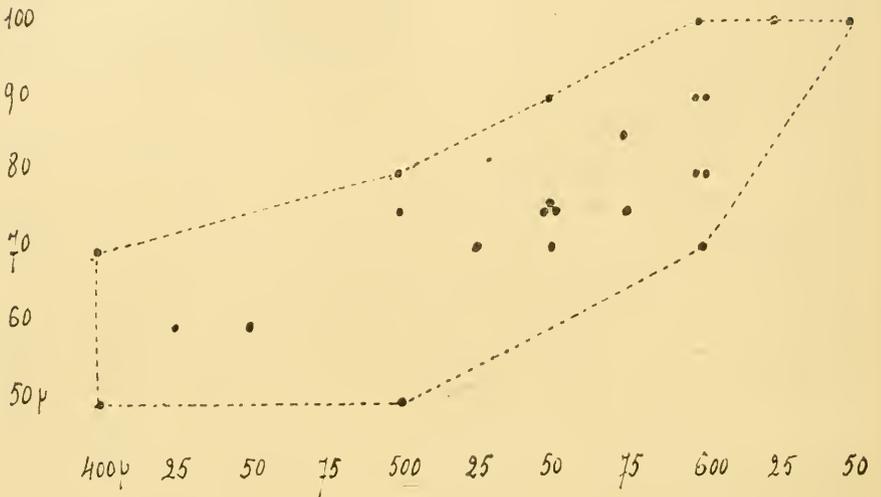


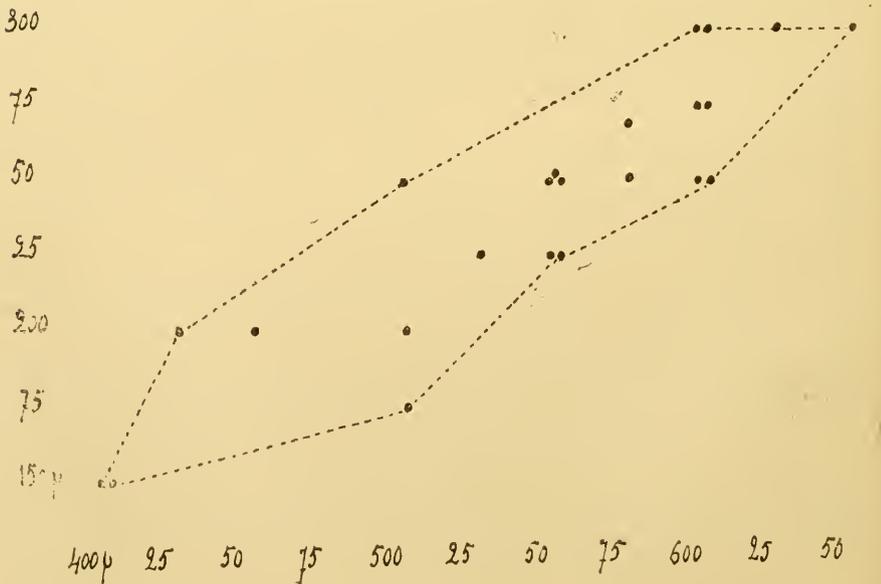
FIG. XXVI. *Blastodinium crassum* de *Paracalanus parvus*. Forme scissipare. (x 360).

B. crassum chez Paracalanus parvus

Fréquence des largeurs en fonction de la taille de l'hôte



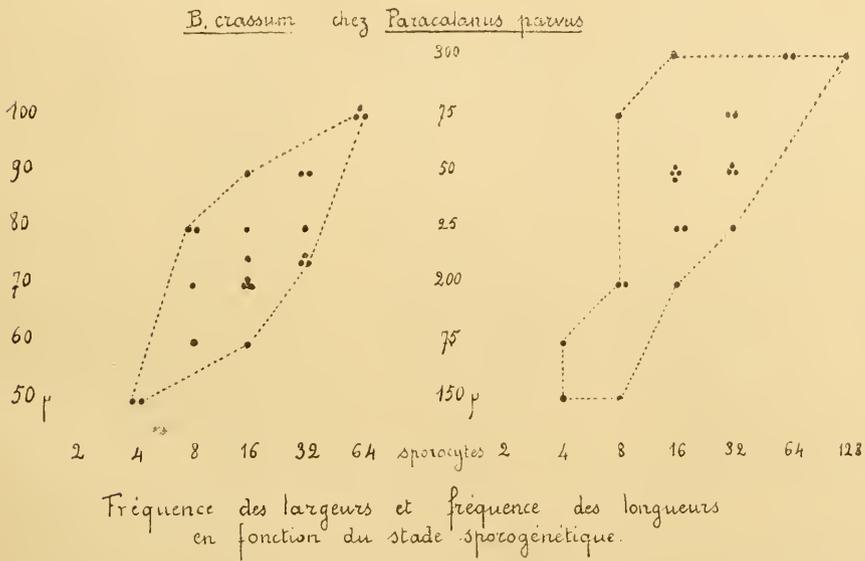
Fréquence des longueurs en fonction de la taille de l'hôte



*Coccolitophoridae* constatent aussi que les divisions sont nocturnes.

SCISSIPARITÉ SIMPLE EXCEPTIONNELLE. — Comme je l'ai dit, je n'ai observé en tout qu'un seul cas de reproduction endogène. Il s'agissait d'un parasite d'un *Paracalanus parvus* à 4 segments abdominaux, au stade I-I-64, et mesurant 300  $\mu$ . Il est représenté par la figure XXVI, p. 129.

VARIATIONS DE LA TAILLE EN RAPPORT AVEC LE STADE SPOROGÉNÉTIQUE ET LA TAILLE DE L'HÔTE. — La condition solitaire de *B. crassum* fait de cette forme un objet d'études plus favorable que ne l'est *B. spinulosum*,



des relations entre la taille du parasite et le stade de la sporogénèse d'une part, et entre la taille du parasite et celle de l'hôte d'autre part, car ici, ces relations ne sont pas troublées par la variation du nombre des individus. Les résultats fournis à ce double point de vue par la statistique confirment entièrement ceux que nous avons déjà constaté chez *B. spinulosum*.

1° Variations de la taille en rapport avec le stade sporogénétique.

2° Variations de la taille en rapport avec celle de l'hôte.

PARALLÉLISME DU DÉVELOPPEMENT DE L'HÔTE ET DU PARASITE<sup>1</sup>. —

En ce qui concerne ce point aussi, les résultats fournis par la statistique sont plus probants qu'ils ne l'étaient pour *B. spinulosum*.

1. Je n'ai pas identifié génériquement ni spécifiquement les cyclopoïdes. Il se peut donc qu'il y ait là des cyclopoïdes de *Clausocalanus*.

Les voici :

Dans 12 cyclopoïdes à 2 pléonites on trouve les parasites aux stades suivants :

I-4 deux fois, I-8 cinq fois, I-16 deux fois, I-32 deux fois, I-64 une fois.

Dans 20 cyclopoïdes à 3 pléonites :

I une fois, I-4 trois fois, I-8 quatre fois, I-16 deux fois, I-32 quatre fois, I-64 trois fois, I-128 trois fois.

On comparera ces dénombrements à ceux faits sur des copépodes à

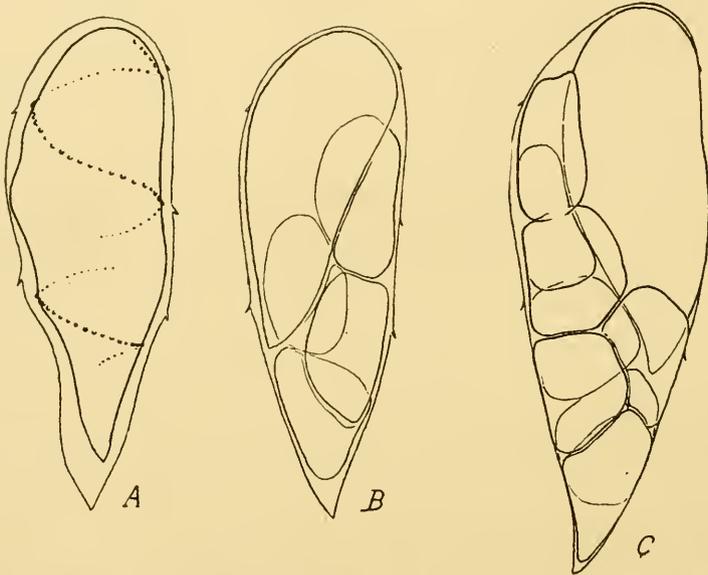


FIG. XXVII. *Blastodinium crassum* de *Paracalanus parrus*. Trois stades successifs pris dans des Copépodes jeunes; a, stade I d'un *Paracalanus* à deux pléonites, où l'on voit bien les papilles formatrices des spinules de la coque; b, stade I-4 d'un *Paracalanus* à deux pléonites; c, stade I-8 d'un *Paracalanus* à trois pléonites.

4 pléonites à propos du rythme sporogénétique nycthémeral, p. 127.

Il est à remarquer que ces cyclopoïdes ont été observés en *plein jour* de mai à novembre <sup>1</sup>.

Les parasites des cyclopoïdes à 2 pléonites ne semblent pas dépasser dans la journée le stade I-64, et ceux des cyclopoïdes à 3 segments le stade I-128. Les aberrations que l'on constate chez les parasites de Copépodes à 4 pléonites dans le rythme nycthémeral doivent être attribuées en partie au fait que certains des Copépodes observés viennent de passer du 2<sup>e</sup> cyclopoïde à la forme adulte. La sénescence peut sans doute exercer elle aussi une action perturbatrice sur le rythme sporogénétique.

1. Voir la remarque p. 123.

VARIATIONS SAISONNIÈRES DU RYTHME SPOROGÉNÉTIQUE. — Mais celui-ci est en outre soumis à des variations saisonnières. Je n'ai malheureusement pu réunir sur ce sujet que très peu d'observations, à cause de l'impossibilité où je me trouvais de séjourner à la mer d'une façon continue et de l'obligation de m'en éloigner précisément au moment de la transition automno-hivernale. Je crois néanmoins pouvoir affirmer l'existence de ces variations.

A la fin de 1906, où j'ai pu prolonger mon séjour jusqu'en décembre, j'ai constaté que la proportion des stades à peu de sporocytes augmentait nettement ; les stades I qui font défaut l'été chez les Copépodes adultes, pendant la journée étaient devenus assez fréquents. Dans les deux dernières semaines de novembre, j'en ai observé une vingtaine dans des *Paracalanus* adultes. La température de l'eau qui, selon toute vraisemblance, est le principal déterminant de ces variations, était tombée de 20°, moyenne de juillet, à 13-14°. Il semble donc qu'au début de l'hiver, la puissance reproductrice du parasite s'atténue. Les choses se passent de même chez *B. Pruvoti*. Au mois de mars et d'avril 1907, les *B. Crassum* faisaient complètement défaut, bien qu'il se trouvât dans le plancton de nombreux *Paracalanus* et quelques *Clausocalanus furcatus* et *arcuicornis*, qui les uns et les autres renfermaient *B. contortum*. C'est à la fin d'avril seulement que *B. crassum* fit son apparition, brusquement, montrant d'emblée ses caractères de belle saison.

En mars et avril 1911, à Villefranche-sur-Mer, je n'ai vu que de rares *B. contortum* dans *Clausocalanus arcuicornis*.

On conçoit combien il serait intéressant de poursuivre des observations de cet ordre en différents lieux et tout le long de l'année. L'étendue du programme qui s'est peu à peu imposé à moi et le peu de temps dont je disposais m'a empêché de le faire.

II. *B. Crassum* CHEZ LES *Clausocalanus*. — *B. crassum* se présente chez les *Clausocalanus* exactement comme chez *Paracalanus parvus*. Les seules différences notables tiennent à la taille et au galbe et à l'existence d'une schizogonie accidentelle. Les premières relèvent de la relation entre la taille de l'hôte et celle du parasite.

La longueur peut aller jusqu'à 350  $\mu$  pour le stade I-128, chez un *Clausocalanus furcatus* dont le cephalothorax mesure 750  $\mu$ . Les dimensions les plus communes sont 300 sur 100  $\mu$ .

Chez le seul *Cl. arcuicornis* adulte où j'ai trouvé *B. crassum* type, et qui mesurait 900  $\mu$ , le parasite mesurait 425  $\mu$  sur 125  $\mu$ , au stade I-128.

Le galbe devient aussi plus trapu qu'il ne l'est chez les *Paracalanus*. Il peut aller jusqu'à  $\frac{1}{1,6}$  mais le plus fréquent reste 3.

Une particularité importante du parasite des *Clausocalanus*, qui, elle aussi, est certainement en rapport avec la taille de l'hôte, est la fréquence plus grande de la scissiparité, qui, nous l'avons vu, est extrêmement rare chez le parasite des *Paracalanus*. J'en ai relevé 6 cas certains.

Dans deux d'entre eux, il s'agissait d'individus encore solitaires à deux trophocytes, l'un au stade I.I.48 (fig. XXVIII), l'autre au stade I.I.64, fort semblables à celui, rencontré chez *Paracalanus*, que représente la figure XXVII.

Dans trois autres cas, il y avait deux individus séparés dans chaque *Clausocalanus*.

Chez l'un de ces *Clausocalanus*, chacun des deux parasites présentait déjà deux nouveaux trophocytes indépendants. La schizogonie binaire se poursuit donc au delà du groupe 2.

Le dernier cas est précisément celui d'un *Clausocalanus* de 750  $\mu$  à quatre *B. crassum* typiques au stade I-32 et mesurant 225  $\mu$  sur 80  $\mu$ , ce qui fait un galbe de 2.8. Leur identification à *B. crassum* ne peut faire aucun doute.

Mais il est assez fréquent de rencontrer chez les *Clausocalanus* des groupes à 3, 4, 5 parasites où ceux-ci ont un galbe un peu plus élancé : 300  $\mu$  sur 100  $\mu$  = 3, 280  $\mu$  sur 65  $\mu$  = 4,3, 60  $\mu$  sur 300  $\mu$  = 5. Ces parasites font ainsi passage aux formes que nous avons rapportées à *B. spinulosum* (fig. XXVIII). Il se pose donc ici la question de savoir quelles sont ces *Blastodinium* qui sont des formes scissipares

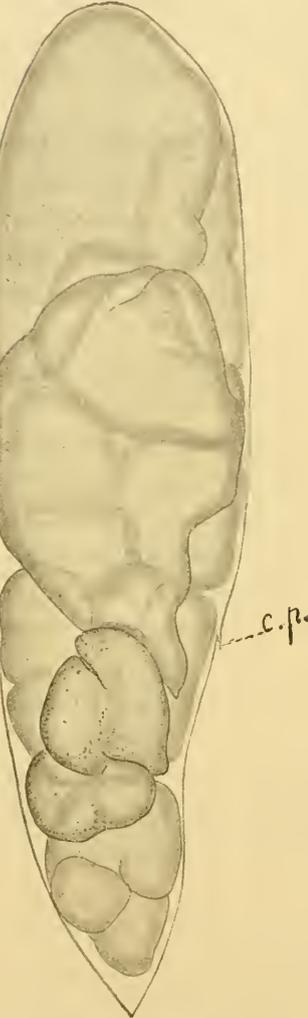


FIG. XXVIII. *Blastodinium crassum* de *Clausocalanus arcuicornis* ♀ d'un groupe IV, homogène. Individu scissipare intermédiaire entre *B. crassum* et *B. inornatum*. Il y a des vestiges de la crête postérieure *c. p.*

de *B. crassum* et quels sont ceux qui sont des formes épaissies et accrues par défaut de scissiparité de *B. spinulosum*, ce qui nous amène

nera naturellement à discuter l'autonomie des deux espèces, qui ne paraissait guère faire de doute chez les *Paracalanus* où manquent les formes de transition (v. p. 241).

**Blastodinium crassum inornatum n. var.**

Fig. 54-55, pl. VI.

*Blastodinium crassum pro parte* CHATTON (1908, p. 137).

Type de la variété parasite de *Clausocalanus arcuicornis* DANA, à Banyuls-sur-Mer. Été. Automne. Fig. 54, pl. VI et fig. XXIX, XXX, XXI.

Sommaire

Hôtes, p. 135. — Condition solitaire ou grégaire, p. 135. — Forme, structure, pigmentation, p. 135. — Sporogénèse, obturation du hile, p. 136. — Scissiparité, p. 138. — Variations de la taille et du galbe, p. 138.

J'ai longtemps confondu cette forme dans la précédente. Aux stades peu avancés de la sporogénèse, on ne l'en distingue que par l'absence sur sa coque de la crête hélicoïdale, caractéristique par sa constance de *B. spinulosum* et de *B. crassum*.

HOTES. — *B. inornatum* parasite aussi, en plus des gros individus excédant 800  $\mu$ , les petits individus qui correspondent, sous les réserves que j'ai formulées, au *Clausocalanus furcatus* BRADY, tel que le définit GIESBRECHT. Je ne l'ai observé que très rarement chez *Paracalanus parvus* CL.

Voici les chiffres fournis par la statistique<sup>1</sup> :

Sur 49 Copépodes infectés par *B. inornatum*, on trouve :

<i>Clausocalanus arcuicornis</i> . . . . .	34
<i>Clausocalanus furcatus</i> . . . . .	13
<i>Paracalanus parvus</i> . . . . .	2

Je n'ai pas fait de numérations en vue d'établir l'indice d'infection.

CONDITION SOLITAIRE OU GRÉGAIRE. — Chez les *Clausocalanus*, le parasite est souvent par groupes de deux et même de quatre individus ; chez *Paracalanus parvus*, il est toujours solitaire.

FORME. STRUCTURE. PIGMENTATION. — Il a la forme générale du type *crassum*, un peu moins trapue cependant, avec une inflexion plus marquée de tout le tiers postérieur du corps. Mais c'est là une différence avec le type *crassum* moyen, qui n'excède pas celle qu'on peut observer

1. La précaution que j'avais prise de noter toujours l'absence ou la présence de crête hélicoïdale m'a permis de faire le départ des formes *crassum* type et des formes *inornatum*.

entre les individus de cette dernière espèce. Un caractère plus saillant est cette dépression très marquée du corps en son milieu dans la région du hile, dépression qui se conserve et s'accuse même aux stades avancés et à laquelle ceux-ci doivent en grande partie leur galbe distinctif.

Le caractère le plus important est l'absence complète de la crête hélicoïdale. L'absence de cette formation est d'autant plus remarquable que les sillons hélicoïdaux du trophocyte auxquels elle correspond sont aussi bien marqués chez ce *Blastodinium* que chez *B. crassum*. L'orientation propre du parasite, et son orientation par rapport à l'hôte sont exactement celles que nous avons définies pour la forme précédente.

L'individu que j'ai représenté était remarquable par son complet défaut de pigmentation. Les chromoplastes eux-mêmes avaient disparu et le cytoplasme parfaitement hyalin, laissait voir l'emplacement et la structure des noyaux et de leurs centrosphères avec la plus grande netteté. Ces dernières étaient même bien visibles dans les sporocytes, ce que je n'ai constaté que dans ce seul cas.

Cet individu incolore n'est d'ailleurs pas un individu aberrant. S'il est rare d'en trouver d'aussi complètement privé d'appareil pigmentaire, il est fréquent, beaucoup plus fréquent que chez *B. crassum*, d'en rencontrer de fortement dépigmentés. *B. inornatum* est une forme pâle et hyaline. Le vert

domine sur le jaune dans le ton du pigment. Son indice de pigmentation est 4.6.

**SPOROGÉNÈSE. OBTURATION DU HILE.** — La marche de la sporogénèse est en tous points semblable à celle que nous avons suivie chez *B. crassum*, mais elle aboutit à des individus ayant le plus souvent 256 sporocytes, alors que chez *B. crassum* ce nombre est l'exception.

Mais à ces stades, les deux parasites présentent, outre les caractères que nous avons déjà signalés, une différence très marquée dans la forme.

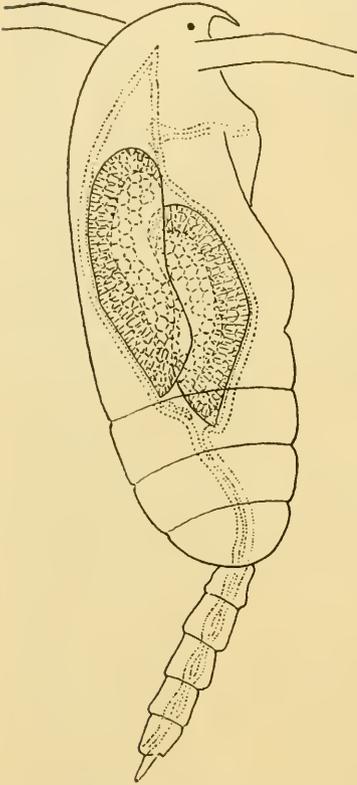


FIG. XXIX. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium inornatum*, groupe II (× 110).

C'est d'abord chez *B. inornatum* l'exagération de la dépression dans la région du hile, puis la tendance du pôle antérieur à devenir aigu, enfin, l'obturation presque complète, quelquefois complète, du hile par

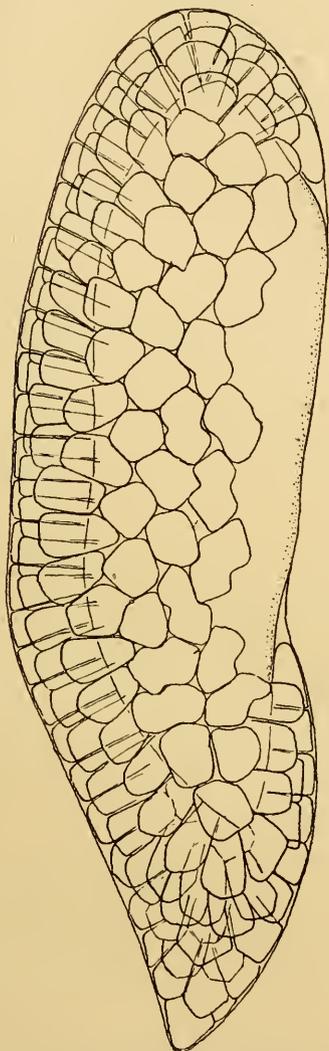


FIG. XXX. *Blastodinium inornatum* de *Clausocalanus furcatus*. Stade I-256 ( $\times 360$ ).

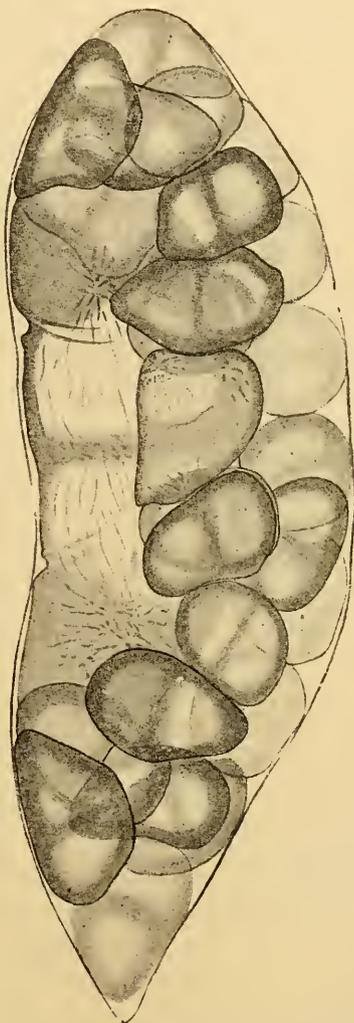


FIG. XXXI. *Blastodinium inornatum* de *Clausocalanus furcatus*, d'un groupe II ( $\times 360$ ).

la multiplication des sporocytes qui arrivent à envelopper et à recouvrir le trophocyte. Ces sporocytes, dont la hauteur excède de beaucoup le diamètre semblent implantés sur la surface du trophocyte, normalement à celle-ci. Ils ont la forme de troncs de pyramides à

quatre, cinq ou six pans, dont la grande base est tournée vers l'extérieur.

Il y a, outre ces caractères, des différences de taille notables entre *B. crassum* et *B. inornatum* à l'avantage de ce dernier. Les dimensions des individus solitaires s'élèvent fréquemment à 425  $\mu$  sur 150  $\mu$ , presque toujours au-dessus de 300  $\mu$  chez les Copépodes à 4 segments. Le galbe reste dans les mêmes limites que celui de *B. crassum* C. Cette constatation rentre d'ailleurs dans l'ordre de celles que nous avons déjà faites, chez les deux espèces précédentes, sur le rapport de volume du parasite à celui de l'hôte : elle n'est qu'un cas particulier de la règle générale.

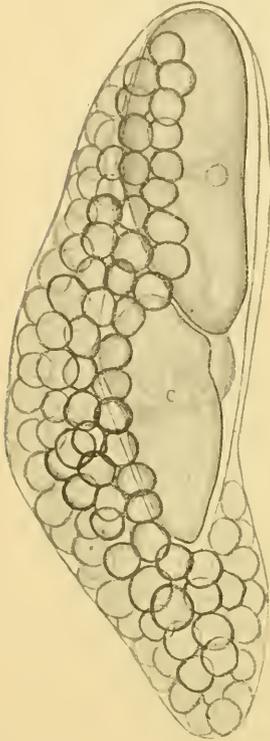


FIG. XXXII. *Blastodinium inornatum* de *Clausocalanus furcatus*. Individu solitaire diblastique à sporulations subintrautes (exceptionnel) ( $\times 220$ ).

Chez un seul individu (fig. XXXII) j'ai observé une scission sporogénétique précoce du trophocyte, suivie d'une nouvelle scission du gonocyte en deux gros sporocytes. Nous voyons se produire pour la première fois ici, une deuxième poussée sporogénétique, précédant la libération des éléments de la première. Ce phénomène des *poussées subintrautes* qui n'est ici qu'un accident se retrouvera à l'état normal et comme caractère de certaines espèces (*B. Pruvoti*, *B. contortum*) que nous appellerons *polyblastiques*.

SCISSIPARITÉ. — J'ai dit plus haut qu'il était fréquent de rencontrer chez les *Clausocalanus* deux et même quatre parasites dans le même hôte. Les groupes II se rencontrent chez les gros *Cl. furcatus*, et *Cl. arcuicornis*, les groupes IV surtout chez cette dernière espèce. Les individus y sont toujours au même stade de sporogénèse. Ils sont orientés, soit dans le même sens, soit en sens inverse.

J'ai constaté la scissiparité chez des individus solitaires. La figure 55 représente un de ces individus.

VARIATIONS DE LA TAILLE ET DU GALBE. — Ces variations sont exactement de même ordre que celles que nous avons relevées chez *B. cras-*

sum des *Clausocalanus* entre les individus solitaires, grégaires II et grégaires IV.

En somme, *B. inornatum* se comporte à tous égards comme *B. crassum* type.

### Blastodinium oviforme CHATTON 1912

Fig. 56-65, pl. VI.

*B. oviforme* CHATTON (1912, p. 90).

Type de l'espèce parasite d'*Oithona similis* à Banyuls-sur-Mer. Été. Automne. Fig. 63-65, pl. VI, et fig. xxxiv et XLVIII.

#### Sommaire

Compréhension de l'espèce, p. 139. — Hôtes, p. 140. — Condition tantôt grégaire tantôt solitaire, p. 140.

a. Formes grêles, p. 141. — b. Formes moyennes, p. 142. — c. Formes trapues, p. 144. — d. Formes ovoïdes, p. 144. — Hétérogénéité morphologique fréquente du groupe, p. 144. — Sporogénèse, p. 144. —

Variabilité de la période sporogénétique. Prolongation de la sporogénèse, p. 146. — Sporulations subintraentes; stades di- et triblastiques, p. 148.

COMPRÉHENSION DE L'ESPÈCE. — Je groupe sous le nom de *B. oviforme*

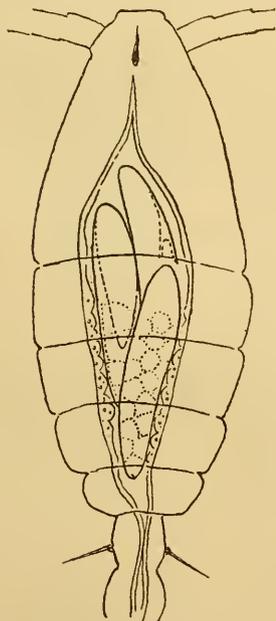


FIG. XXXIII. *Oithona similis* parasitée par *Blastodinium oviforme*. Groupe III d'individus grêles. ( $\times 150$ ).

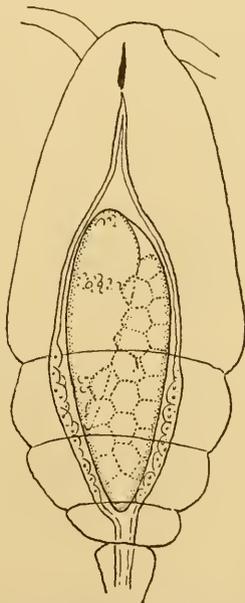


FIG. XXXIV. *Oithona similis* parasitée par *Blastodinium oviforme*, forme ovoïde, solitaire, monoblastique ( $\times 150$ ).

tous les parasites que j'ai rencontrés chez les Cyclopidés du genre *Oithona* *O. similis* CL., *O. plumifera* BAIRD, *O. nana* GIESBR. Ces *Blastodinium*

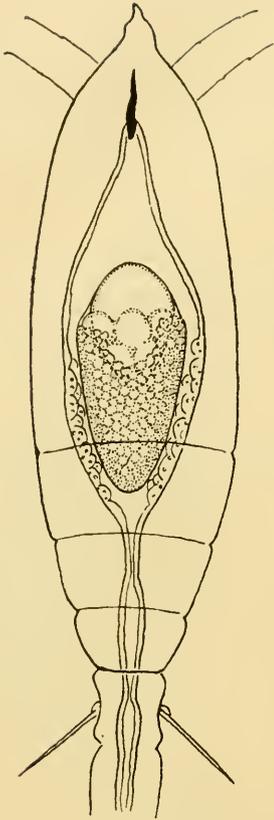


FIG. XXXV. *Oithona plumifera* (*setigera*), parasitée par *Blastodinium oviforme* forme ovoïde (type spécifique) solitaire, diblastique. (Croquis rapide) ( $\times 150$ .)

sains parasités sont sporadiques et l'indice d'infection y est, m'a-t-il semblé, beaucoup moins élevé que celui des *Paracalanus* parasités par *B. crassum* et *B. spinulosum*.

Sur 77 *Oithona* infestées relevées dans la statistique,

il y a 49 *O. similis* ;

27 *O. nana* ;

1 *O. plumifera*.

CONDITION TANTÔT GRÉGAIRE, TANTÔT SOLITAIRE. — *B. oviforme* est tantôt grégaire, tantôt

ne paraissent pas différer d'une espèce de Copépodes à l'autre, mais ils montrent par contre chez un même hôte et quelquefois chez un même individu, une variabilité déconcertante de tous les caractères que, chez les autres *Blastodinium*, nous voyons conserver une grande fixité, et qui nous servent en conséquence à définir les espèces : la condition solitaire ou grégaire, l'absence ou la présence de la frange hélicoïdale, le galbe du corps, la structure mono- ou polyblastique. Et ce n'est pas seulement par leur amplitude que les variations de ce *Blastodinium* sont remarquables ; elles le sont aussi par leur fréquence. Toutes celles que j'ai relevées et que je décrirai plus loin, se sont présentées sur moins de 80 Copépodes infestés.

NOTES. — Ce nombre restreint de Copépodes examinés ne tient pas à leur rareté dans le plancton de Banyuls. Si je n'ai rencontré *O. plumifera* que deux fois dans mes pêches, *O. similis* et surtout *O. nana* s'y trouvent très fréquemment et ces dernières, certains jours, en nombre considérable. Mais les es-

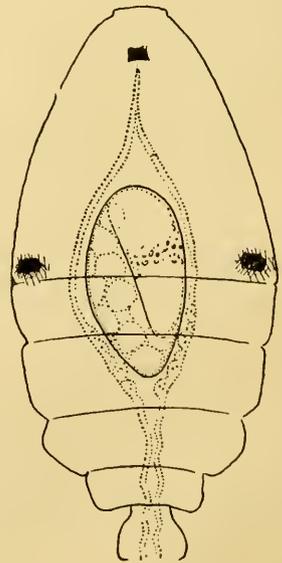


FIG. XXXVI. *Oithona nana* parasitée par *Blastodinium oviforme*. Forme ovoïde, solitaire, monoblastique. ( $\times 150$ .)

solitaire, et selon qu'il est l'un ou l'autre, son développement et sa morphologie différent à partir de certains stades. Nous étudierons d'abord les stades peu avancés, monoblastiques, n'ayant pas plus de 16 ou de 32 sporocytes, qui sont eux-mêmes très polymorphes.

La grande majorité des formes qui se présentent à ces stades confinent nettement au type *spinulosum-crassum* ; et ceci, bien qu'elles soient de

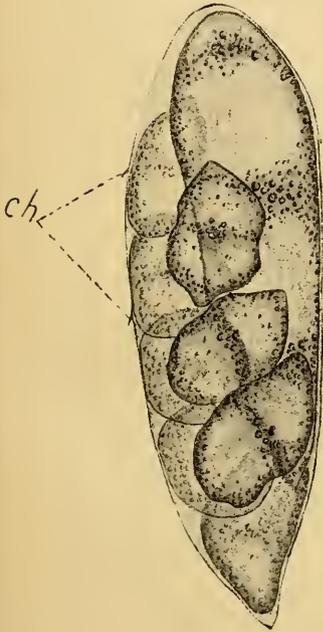


FIG. XXXVII. *Blastodinium oviforme* d'un groupe III d'*Oithona similis* ♀ à trois individus semblables, à crête hélicoïdale antérieure conservée. ( $\times 360$ ).

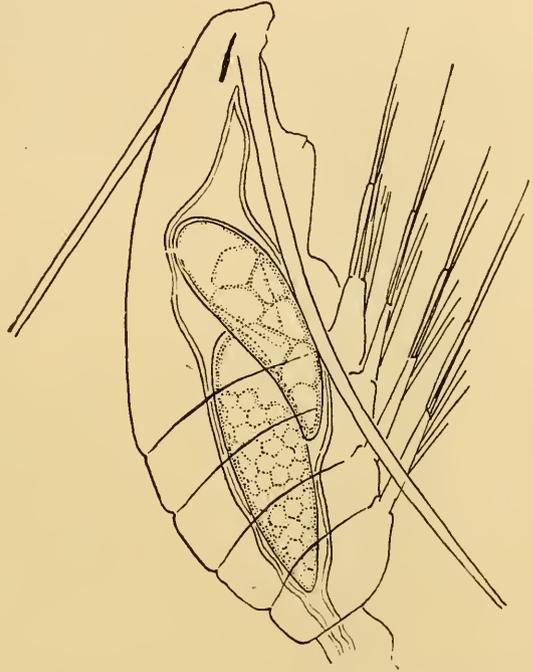


FIG. XXXVIII. *Oithona similis* parasité par *Blastodinium oviforme*, forme moyenne, groupe II, individu monoblastiques. (Croquis rapide). ( $\times 150$ ).

galbes très différents. Il y a en effet des formes grêles, des formes moyennes et des formes globuleuses.

a) FORMES GRÊLES. — Elles sont le plus souvent grégaires. Les groupes sont de deux, de trois, plus rarement de quatre individus. Elles mesurent en moyenne  $200 \mu$  sur  $30 \mu$ , et se rapprochent beaucoup de *B. spinulosum*. Elles n'en ont cependant pas la forme élancée, le profil régulièrement incurvé, le pôle postérieur acuminé. Mais la polarité est très nettement exprimée ; elle est de même sens que chez les espèces précédentes. Ces formes ont une crête hélicoïdale. Mais cette formation ne se présente chez

elles ni avec le degré de développement, ni avec la constance que nous lui connaissons chez *B. spinulosum* et chez *B. crassum*. Chez nombre d'individus, la crête fait complètement défaut, et dans le même groupe il peut se trouver des individus qui la présentent, bien développée, et d'autres qui en manquent complètement. Mais chez ceux qui la possèdent, rarement elle est complète; le plus souvent, elle est réduite à l'hélice antérieure. Les croquis XLIV représentent trois individus extraits d'une *Oithona similis*, dont deux sont tota-

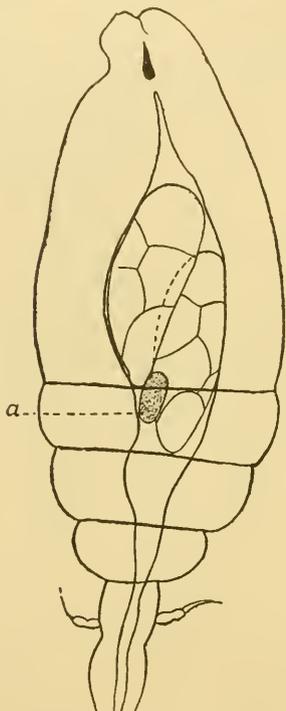


FIG. XXXIX. *Oithona similis* ♀ parasitée par *Blastodinium oviforme* de type moyen; groupe III, dont un individu (a) en complète atrophie. ( $\times 150$ ).

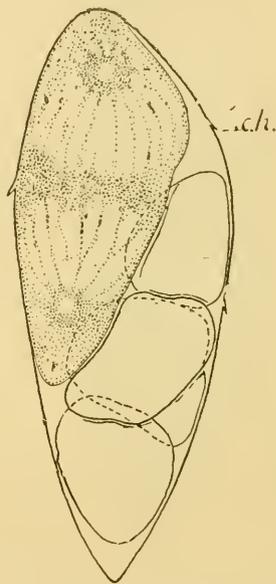


FIG. XL. *Blastodinium oviforme* d'*Oithona similis*. Individu trapu d'un groupe III (dont un en atrophie). Crête hélicoïdale (c. h.) antérieure conservée. ( $\times 360$ ).

lement dépourvus de crête, tandis que l'autre ne possède de celle-ci que la moitié antérieure. Ces trois individus sont représentés en place dans le Copépode par le croquis xxxiii. On voit qu'ils y sont rangés sans ordre et sans orientation précis.

La pigmentation est généralement bien développée, mais il peut se trouver aussi des formes incolores. Dans les unes et les autres, le spectre chromatique est très apparent. L'indice de pigmentation est de 7.1

b) FORMES MOYENNES. — Elles aussi sont en général grégaires. Elles mesurent en moyenne 230  $\mu$ . sur 60  $\mu$ . Le ventre est plus rempli et le pôle

postérieur généralement plus pointu. La crête hélicoïdale s'y observe aussi, mais avec la même inconstance que chez les formes grêles. Elles se rapprochent plus du type *crassum* que les précédentes ne se rapprochaient du type *spinulosum*.

Le croquis xxxix montre trois parasites moyens dont un dégénéré en situation dans une *Oithona*. On remarquera combien mal leur forme est adaptée à la vie grégaire dans l'étroit espace où ils se trouvent. Le contraste à ce point de vue est frappant, entre ce *Blastodinium* et *B. spinulosum* par exemple.

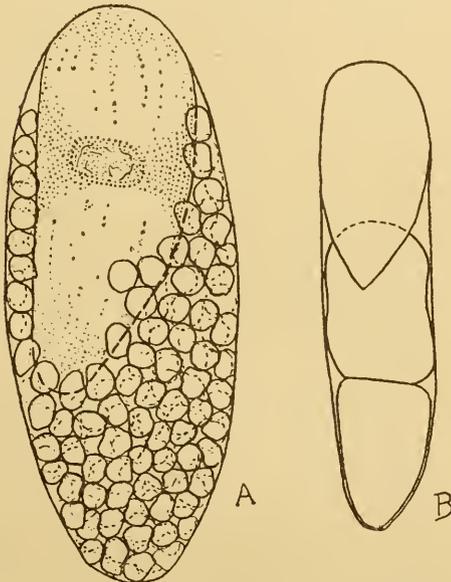


FIG. XII. *Blastodinium oviforme* d'un groupe II d'*Oithona similis* ♀; a, individu globuleux monoblastique b, individu au stade I-2 consécutif à une émission de spores. (× 360).

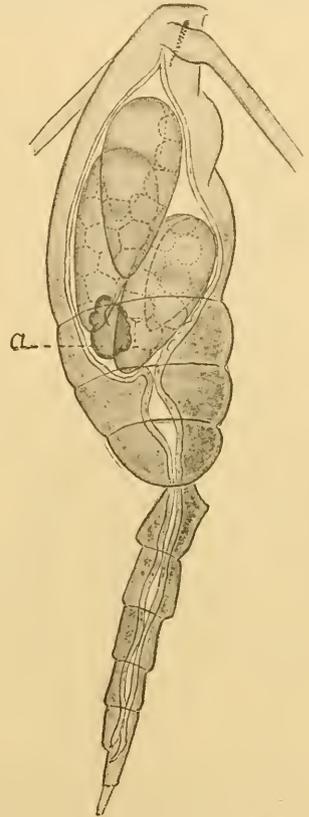


FIG. XLII. *Oithona similis* parasitée par *Blastodinium oviforme*, forme globuleuse; groupe IV, dont un individu (a) en complète atrophie. Les autres monoblastiques. (× 150).

Il semble que c'est à ce défaut d'adaptation, à la gêne et au conflit de croissance qui en résultent, qu'il faille attribuer la régression très fréquente, presque constante dans les groupes de trois ou quatre individus — c'est le nombre maximum que j'ai relevé — de l'un des parasites. La figure XLII montre précisément en plus des trois individus normaux le vestige d'un quatrième, reconnaissable encore à sa coque fripée et à la structure de son cytoplasme. Je n'ai observé semblable

phénomène ni chez les formes grêles ni chez aucun autre *Blastodinium*.

c) FORMES TRAPUES. — Le plus souvent solitaires. Elles sont du type *crassum* pur, et ne s'en distinguent que par le développement incomplet de la crête hélicoïdale. Mais, comme parmi les formes grêles et moyennes, on peut trouver de rares individus où l'hélice postérieure est apparente. D'autres par contre en manquent complètement.

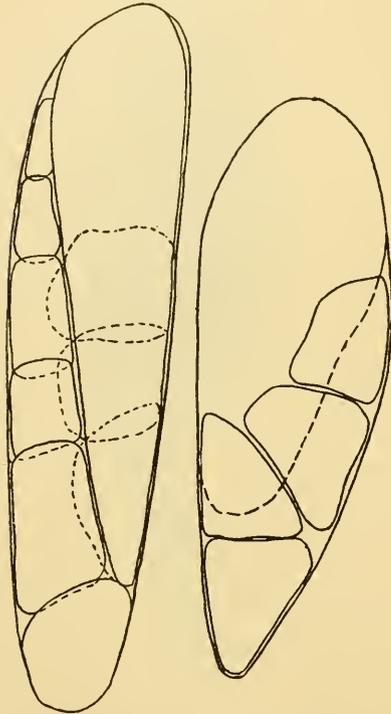


FIG. XLIII. *Blastodinium oviforme* d'*Oithona similis* ♀. Deux individus dissemblables d'un groupe II. (× 360).

d) FORMES OVOÏDES. — Le plus souvent solitaires. Elles mesurent jusqu'à 270  $\mu$  sur 100  $\mu$ . La forme est turgide, les sinuosités du profil ont disparu, le pôle postérieur s'est arrondi, toutes modifications qui semblent être dues à la poussée que les sporocytes exercent sur la coque. Ces formes ovoïdes paraissent en effet dériver directement des formes trapues par suite de la prolongation de la sporogénèse. Certaines d'entre elles montrent encore nettement la crête hélicoïdale antérieure. Ce sont ces formes qui constituent le type de l'espèce.

HÉTÉROGÉNÉITÉ MORPHOLOGIQUE FRÉQUENTE DU GROUPE. — Il est très important d'ajouter ici, parce que nous en tirerons argument lorsque nous discuterons de l'unité spécifique de *B. oviforme*, que des parasites de types différents peuvent se

trouver groupés dans le même individu Copépode, ce que nous n'observerons chez aucun autre *Blastodinium*.

Ainsi, les deux parasites figurés ci-contre, en XLIII, l'un de type grêle, l'autre de type moyen, se trouvaient côte à côte dans une *Oithona similis*. On remarquera qu'ils étaient cependant au même stade, et présentaient le même degré de pigmentation. Des trois coparasites de la fig. XLIV un seul présentait une crête hélicoïdale de spinules, et seulement sur sa moitié antérieure.

SPOROGENÈSE. — La sporogénèse suit, dans tous ces individus, quel

que soit leur forme, exactement le même cours que chez *B. crassum* ou chez *B. spinulosum*. Je n'ai guère de documents sur les stades très jeunes. Une seule fois, j'ai trouvé un trophocyte isolé, aigu postérieurement, fortement étranglé en son milieu, comme nous en retrouverons dans les formes à sporogénèse prolongée.

Nous pouvons nous faire une idée de la marche de la sporogénèse par

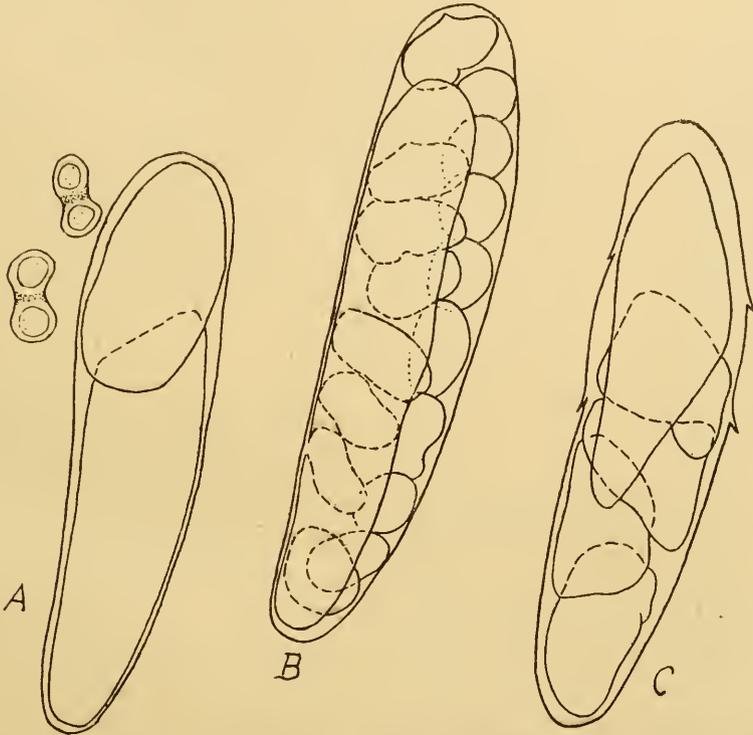


FIG. XLIV. *Blastodinium oviforme* d'*Oithona similis* ♀ ; individus d'un groupe III, dissemblables, l'un à crête antérieure conservée ; a, vient de sporuler. (× 360).

ce que nous voyons dans les trois individus provenant de la même *Oithona* représentés par la fig. XLIV.

La première segmentation atteint ici un degré d'inégalité qui n'est jamais réalisé chez *B. spinulosum* et chez *B. crassum*. Le gonocyte a deux fois la longueur du trophocyte. Semblable inégalité s'observe aussi dans l'individu de la fig. XLI, qui coexistait dans une *Oithona similis* avec la forme ovoïde représentée à ses côtés. Tandis que le gonocyte se divise, le trophocyte s'allonge et tend à reprendre sa forme primitive. Celle-ci étant réalisée, le nombre des sporocytes ayant atteint 32, peut-

être 64, la déhiscence a lieu. C'est ce qui résulte, de la manière la plus nette, de l'examen des trois individus *a*, *b*, *c*, de la fig. XLIV. L'individu *a* venait de sporuler. Autour de lui se trouvaient encore la coque ancienne et

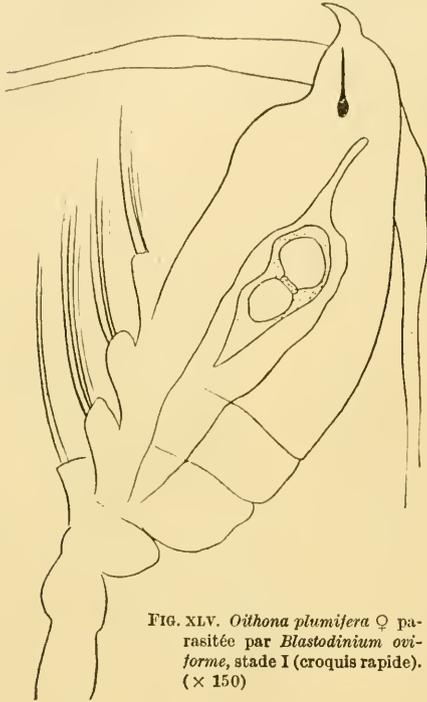


FIG. XLV. *Oithona plumifera* ♀ parasitée par *Blastodinium ovi-forme*, stade I (croquis rapide). (× 150)

quelques sporocytes non encore évacués. L'individu *b*, dont le trophocyte occupe toute la longueur de la coque et dont les sporocytes étaient environ deux fois plus gros que les sporocytes libérés de l'individu *a*, était prêt à sporuler après avoir effectué sa cinquième division sporogénétique qui eût porté le nombre de ses sporocytes à 32. L'état de l'individu *a* montre aussi que la première segmentation suit de très près la déhiscence.

Je n'ai jamais rencontré de formes grêles à plus de 32 sporocytes. La période sporogénétique maximale est donc 5 pour ces formes grêles, égale ou inférieure par conséquent à celle de *B. spinulosum*, très inférieure à celle de *B. crassum*.

VARIABILITÉ DE LA PÉRIODE SPOROGENÉTIQUE. PROLONGATION DE LA SPOROGENÈSE. — Mais la période sporogénétique n'est pas chez *B. ovi-forme* d'une plus grande fixité que les autres caractères. Elle varie aussi dans des limites très étendues, selon que les parasites sont solitaires ou grégaires. Chez les premiers qui sont presque toujours, nous l'avons vu, des parasites trapus, elle s'allonge considérablement ; la multiplication des sporocytes n'est pas gênée par un conflit mécanique et trophique de croissance de plusieurs individus.

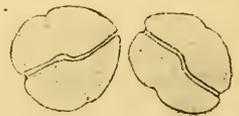


FIG. XLVI. *Blastodinium ovi-forme* d'*Oithona nana*. Sporocytes. (× 550).

C'est cette sporogénèse prolongée que nous allons suivre maintenant, à partir des individus ovoïdes.

Le parasite de la figure 62 est au stade I-32. Il présente encore sa crête hélicoïdale antérieure. Aux stades ultérieurs, je n'ai jamais constaté

la présence de cet ornement ni sur la coque externe, ni sur les coques anciennes. On remarquera la condensation précise du pigment dans le cytoplasme périphérique et équatorial, ce qui est un caractère assez général de ces formes. La présence de sporocytes en avant du trophocyte est exceptionnelle.

L'individu 60 est au stade I-64. On remarquera l'étranglement médian du trophocyte, qu'il faut se garder de prendre pour l'ébauche d'une scission. Cet étran-

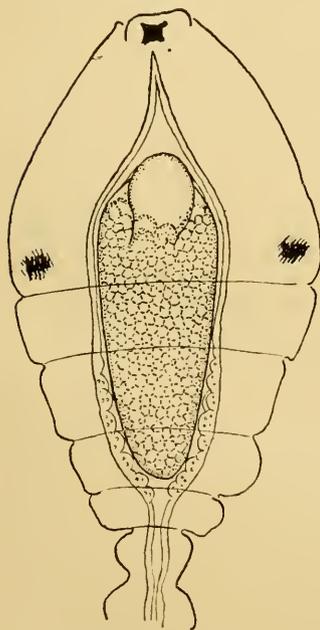


FIG. XLVII. *Oithona nana* parasitée par *Blastodinium oviforme*. Forme ovoïde diblastique solitaire. ( $\times 150$ ).

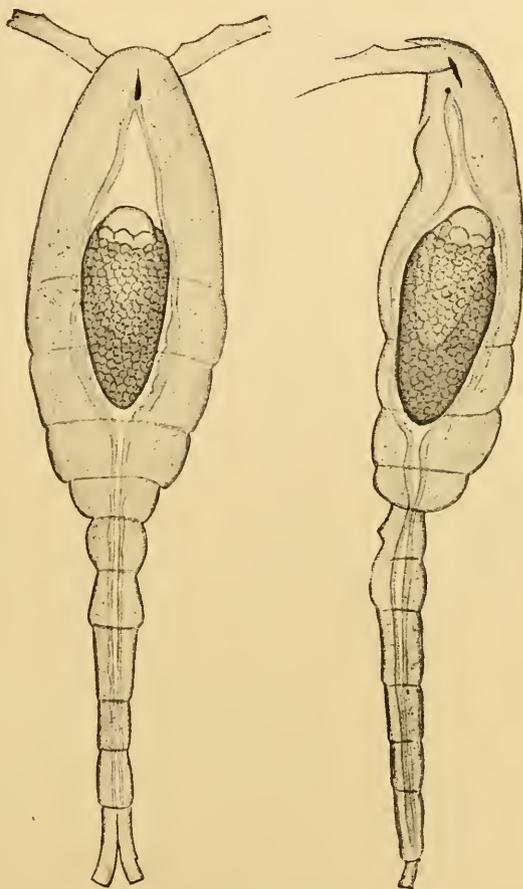


FIG. XLVIII. *Oithona similis* ♀ parasitée par *Blastodinium oviforme*, forme solitaire triblastique ( $\times 150$ ). (Vue dorsale et de profil.)

glement se retrouve aux stades suivants chez la plupart des individus. Le trophocyte tout à fait antérieur, tendant à devenir axial est en situation normale. Chez les individus qui sont au stade I-128, la forme tend à devenir régulièrement ovoïde. Le parasite 63 qui est au même stade constitue une exception, par son galbe asymétrique et l'acuité du pôle postérieur, et rappelle les formes du type *crassum*.

POUSSÉES SPOROGÉNÉTIQUES SUBINTRANTES : STADES DI ET TRIBLASTIQUE. — Il semble que chez certains individus tel celui de la fig. XLII qui faisait partie d'un groupe pair, la sporogénèse s'arrête à ce stade. Mais chez d'autres, tandis que les sporocytes se préparent à de nouvelles divisions, on voit le trophocyte se scinder lui aussi, produire avant l'achèvement de l'ancienne, une nouvelle poussée sporogénétique. Et

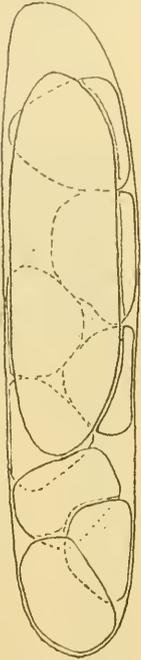


FIG. XLIX. *Blastodinium oviforme*, trophocyte et sporocytes extraits d'un parasite solitaire polyblastique. ( $\times 360$ ).

c'est là pour nous un fait nouveau. Chez les *Blastodinium* étudiés jusqu'ici, la division du trophocyte ne survenait normalement qu'après la libération des sporocytes de la poussée précédente. Il n'y avait jamais deux poussées consécutives emboîtées dans le même individu. Ceux-ci n'étaient jamais constitués que par un seul feuillet de sporocytes. En un mot *B. spinulosum* et *B. crassum* sont des formes *monoblastiques*. *B. oviforme* devient donc, lorsqu'il prolonge sa sporogénèse, *diblastique*, et même *triblastique*.

Le parasite de la figure 64 montre la scission du trophocyte achevée. Il est au stade I-1-256. Le nouveau gonocyte se divise dès lors rapidement. Il forme 2, 4, 8, 16 sporocytes de seconde poussée tandis que les sporocytes de la première n'effectuent qu'une seule division. Le *Blastodinium* atteint ainsi le stade I-32-512. Il ne dépasse guère ce stade, cependant le trophocyte peut se diviser à nouveau avant le déhiscence de la première coque. C'est le cas pour le parasite 65, qui peut être considéré comme triblastique. Je n'en ai jamais observé de plus développé. Les figures XXXV le représentent en place, dans une *Oithona similis* vue de face et vue de profil. De face, il a la silhouette d'un ovoïde parfait. De

profil, il montre son pôle antérieur, son trophocyte et sa coque II déviées de l'axe de l'ovoïde du côté du dos du Copépode. Les coques successives, semblables entre elles, sont tangentes intérieurement par leurs pôles antérieurs. Chacune repose dans la masse des sporocytes contenus dans la coque précédente comme un œuf repose dans son coquetier, les sporocytes ne remontant pas au delà des deux tiers postérieurs des coques. J'insiste sur cette structure, car elle est très caractéristique et, sauf à n'être pas toujours aussi parfaitement géométrique, très constante chez les formes diblastiques.

Ces formes ne sont pas rares.

Voici d'ailleurs la proportion des différentes formes, telle qu'elle ressort de la statistique :

<i>Oithona</i>	à individus	grêles	ou	moyens	solitaires	3
—	—	—	—	—	grégaires II	8
—	—	—	—	—	grégaires III	13
—	—	trapus	ou	ovoïdes	solitaires	9
—	—	—	—	—	grégaires II	9
—	—	—	—	—	grégaires III	11
—	—	—	—	—	polyblastiques	33

Ce sont ces dernières qui resteront le type *oviforme*, au cas où l'on démembrerait l'espèce telle que je la comprends actuellement.

Car il se pose ici la question de savoir si toutes les formes parasites des *Oithona* que je viens de décrire constituent bien une seule et même espèce.

Je ne dissimulerai pas que je considère la question comme insoluble en l'état de nos moyens. Mais même purement conjecturale, une discussion sur ce point ne peut que guider les recherches ultérieures. Il y a cependant intérêt à la renvoyer au chapitre où seront étudiées les relations des divers *Blastodinium* entre eux, car nous aurons à chercher dans la connaissance plus précise que nous avons des autres espèces, des documents capables d'éclairer la question qui se pose au sujet de celle-ci.

### **Blastodinium Pruvoti CHATTON 1906**

Fig. 36, pl. IV ; 66-77 b, pl. VII ; 122-126, pl. XI.

*B. Pruvoti pro parte* CHATTON (1906, p. 981, fig. III, IV, V).

*B. Pruvoti pro parte* CHATTON (1908, p. 135, fig. 1).

*B. Pruvoti* PAVILLARD (1909, p. 277).

*B. Pruvoti emend.* CHATTON (1912, p. 89).

Type de l'espèce parasite de *Clausocalanus arcuicornis* DANA à Banyuls-sur-Mer. Été. Automne. Fig. 36, pl. IV ; 66-70, pl. VII, et fig. L, LI, LIV, LV.

#### Sommaire

Hôtes, p. 149. — Condition grégaire, p. 150.

I. — Forme unicellulaire solitaire. Forme, dimensions, p. 150. — Orientation, p. 151. — Crête hélicoïdale résiduelle, p. 151. — Structure, pigmentation, p. 151.

II. — Formes sporogénétiques, p. 152. — Différences morphologiques avec les formes unicellulaires ; inconstance du bec antérieur, p. 152. — Variabilité de la forme et du galbe aux stades monoblastiques. Analogies avec *B. spinulosum*, p. 152. — Marche de la sporogénèse. Poussées subintrantes, p. 154. — Cinèsea, scissions, p. 154. — Stades di-et triblastiques, p. 156. — Dimensions, forme, structure, pigmentation aux stades polyblastiques, p. 157. — Rapports des parasites entre eux, p. 158. — Scissiparité, p. 158. — Influence de l'hôte sur le parasite, p. 159. — Variation saisonnière ; ralentissement sporogénétique hivernal ; involution, p. 160.

NOTES. — L'espèce se rencontre aussi chez *Clausocalanus furcatus*.

Je ne l'ai jamais observée chez *Paracalanus parvus*. C'est là une notable différence qui la sépare des cinq autres formes : *B. spinulosum*, *B. crassum*, *B. crassum inornatum*, *B. contortum hyalinum* qui parasitent indifféremment *Paracalanus parvus* et les *Clausocalanus*.

J'ai rectifié précédemment (1912 et ce mémoire, p. 87) l'erreur que j'avais commise en confondant en une même espèce *B. Pruvoti* et *B. spinulosum*, et en mélangeant les stades de leur développement, ce qui m'avait fait citer parmi les hôtes de celui-là *Paracalanus parvus*. On se rendra d'ailleurs compte, à comparer les deux formes, que l'erreur n'était pas grossière.

CONDITION GRÉGAIRE. — Comme *B. spinulosum*, *B. Pruvoti* est aussi une forme essentiellement grégaire. Le nombre des parasites varie entre 2 et 5.

Sur 138 *Clausocalanus* à *B. Pruvoti* relevés :

	1 renfermait	1 individu
	6 renfermaient	2 individus
102	—	3 —
26	—	4 —
3	—	5 —

Ici, beaucoup plus encore que chez *B. spinulosum*, le groupement 3 prédomine.

Trois individus bien développés sont figurés en place dans un *Clausocalanus arcuicornis* adulte (fig. 36). Trois autres à un stade plus reculé sont représentés dans un *Clausocalanus* à 4 pléonites, mais

n'ayant pas encore subi la dernière mue. Dans un *Clausocalanus* à 2 pléonites, j'ai trouvé un individu isolé au stade unicellulaire, le plus reculé que j'aie pu observer.

### I. FORME UNICELLULAIRE SOLITAIRE.

FORME. DIMENSIONS. — C'est par cet individu solitaire et unicellulaire que nous commencerons l'étude de l'espèce. Il est représenté par la figure 73. Il mesure 140  $\mu$ . de long. Contrairement à ce que nous



avons observé jusqu'ici, ce plus grand diamètre se trouve non pas dans la région équatoriale, ou vers la limite des deux tiers antérieurs, mais plus haut encore, dans le premier quart du corps. A ce niveau, celui-ci porte une saillie très prononcée, qui sur la coque apparaît comme une sorte de bec. Cette particularité mise à part, la forme fondamentale est celle d'un *B. spinulosum* ou d'un *B. crassum*. La polarité est très accusée, du fait de la position très antérieure du plus grand diamètre. Le pôle antérieur est bien arrondi ; le pôle postérieur assez longuement et progressivement atténué se termine en pointe. Les courbes du profil sont assez complexes, mais le galbe général est rectiligne. La constriction équatoriale bien marquée chez l'individu que nous décrivons n'est pas constante.

ORIENTATION. — La rigidité du galbe ne permet pas d'assigner pour l'instant à notre parasite une orientation propre, comparable à celle des autres espèces. Quant à l'orientation par rapport à l'hôte, elle est dans le sens longitudinal conforme à la règle. Dans le sens latéral, elle peut être définie par la position du bec antérieur qui est toujours ventral. Nous verrons par l'étude des stades plus avancés que la face qui le porte correspond bien à une face incurvée semblable à la face ventrale de *B. spinulosum*.

CRÊTE HÉLICOÏDALE RÉSIDUELLE. — Chez un certain nombre de ces individus solitaires et unicellulaires, j'ai observé des sillons analogues à ceux de *B. spinulosum* ou de *B. crassum*, mais toujours incomplets. Et sur la coque, chez deux individus seulement, j'ai vu, mais avec une entière certitude, le vestige d'une crête hélicoïdale réduite à un très court segment de l'hélice postérieure. Chez les autres individus, il n'y en avait pas trace ; aux stades plus avancés jamais non plus je n'en ai observé.

STRUCTURE. PIGMENTATION. — La structure est celle de *B. spinulosum*. L'individu que nous décrivons la montrait avec une particulière netteté, à cause de son complet défaut de pigmentation. On y voit les deux gros noyaux en calotte, cloisonnés par des travées cytoplasmiques, et les centrosphères logées dans leur concavité. Les images sont presque superposables à celles qu'ISHIKAWA (1894 et 1899) a dessinées pour *Noctiluca miliaris* (fig. CLVIII, p. 421).

La dépigmentation n'est pas toujours aussi complète qu'elle l'était chez notre individu, où le réseau chromoplastique lui-même fait défaut, mais la densité de ce réseau n'est jamais aussi grande, et la teinte du pigment n'est jamais aussi forte que chez les individus bien colorés de *B. spi-*

*nulosum*. Comme *B. inornatum*, *B. Pruvoti* est une espèce pâle, ainsi qu'en témoigne l'indice de pigmentation global de l'espèce : 4.5, le plus faible de ceux que nous ayons relevé jusqu'ici.

Les individus unicellulaires de *B. Pruvoti* sont rares. C'est en raison de cette rareté que je n'ai pu chez eux étudier la sporogénèse, comme je l'ai fait pour *B. spinulosum*. Nous nous adresserons donc de suite à des stades plus avancés.

## II. FORMES SPOROGÉNÉTIQUES.

### DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES AVEC LES FORMES UNICELLULAIRES.

INCONSTANCE DU BEC ANTÉRIEUR. — Chez *B. spinulosum*, les stades sporogénétiques ne différaient nullement par leur forme des stades unicellulaires. Chez *B. oviforme*, au contraire, nous avons vu la forme se modifier au fur et à mesure que la sporogénèse progressait. Il en est de même chez *B. Pruvoti*, mais à un moindre degré. Et chez cette espèce, nous avons un point de repère qui nous permet d'affirmer qu'en dépit des différences de galbe qui les séparent, toutes ces formes appartiennent bien à la même espèce. Ce repère, c'est le bec ventral antérieur. Il y a une certaine proportion de *B. Pruvoti* qui, aux stades sporogénétiques, montrent encore plus ou moins nettement ce bec. Et comme ceux chez lesquels il fait complètement défaut ne diffèrent des autres par aucun autre caractère constant, force nous est de les considérer comme appartenant tous à la même espèce.

### VARIABILITÉ DE LA FORME ET DU GALBE AUX STADES MONOBLASTIQUES.

ANALOGIES AVEC *B. spinulosum*. — Ce n'est pas que la forme générale soit toujours semblable à elle-même. Elle est sujette à des variations beaucoup plus importantes que chez *B. spinulosum*, ou chez *B. crassum*. La confrontation des figures en donne une idée. On y voit, outre des formes moyennes de 350  $\mu$  sur 70  $\mu$  dont le galbe est 5, des formes courtes, trapues, mesurant 300  $\mu$  de long sur 80  $\mu$  de large, ce qui donne un galbe de  $\frac{1}{3,7}$ , d'autres allongées, grêles, mesurant 325  $\mu$  de long sur 50  $\mu$  de

large, ce qui donne un galbe de  $\frac{1}{6,5}$ . Les premières ont conservé de la forme initiale le port plus ou moins rigide, les autres se sont au contraire notablement incurvées. Si la polarité est chez les unes et chez les autres toujours bien conservée, la forme même des pôles, surtout du pôle postérieur est sujette à varier largement. Très aigu et nettement crochu chez

certains individus, ce pôle est au contraire chez d'autres arrondi et non dévié. On trouve même des formes dont l'axe dessine une S très ouverte, comme celle de *B. crassum*. Il y a d'ailleurs tous les intermédiaires entre ces différentes formes et toutes les combinaisons possibles de leurs caractères. La considération des formes incurvées permet de ramener la forme

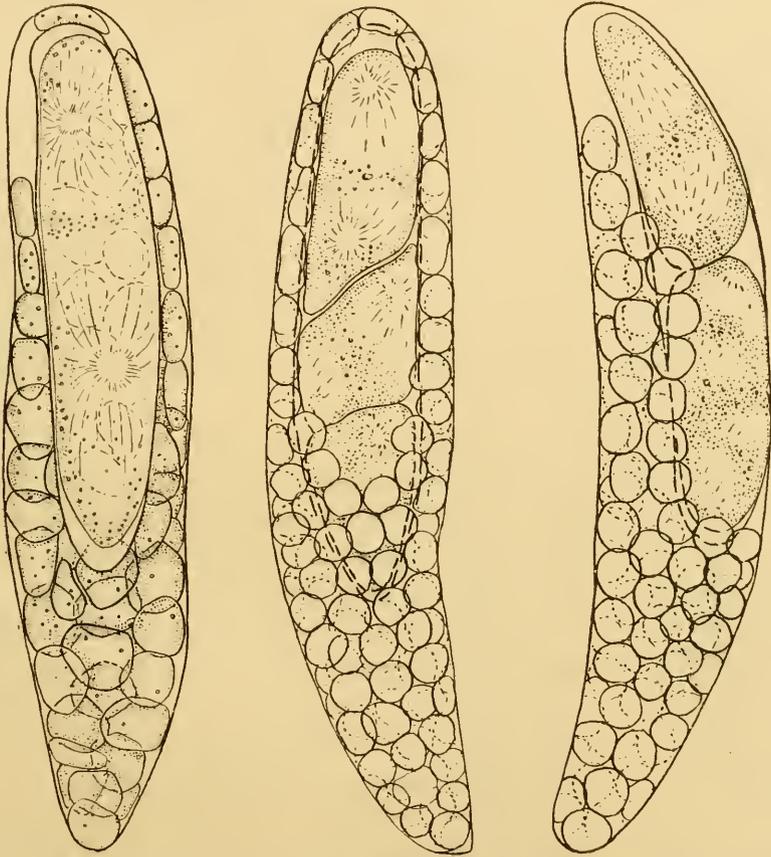


FIG. LI. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*. Trois individus d'un groupe III à trois stades successifs ( $\times 360$ ).

de *B. Pruvoti* à celle de *B. spinulosum*. N'était l'absence de crête hélicoïdale chez la première espèce, l'on éprouverait souvent de sérieuses difficultés à attribuer certains individus à l'une plutôt qu'à l'autre. On remarquera en effet que chez ces formes incurvées regardées de profil, la face concave, et le bec qui lui correspond toujours, étant à gauche, le trophocyte se trouve comme chez *B. spinulosum*, et *B. crassum* au contact de la face convexe, et en avant (du côté de l'observateur). Par homologie

avec ce que nous avons vu chez *B. spinulosum* et *B. crassum*, nous pouvons donc considérer comme ventrale la face concave et comme dorsale la face convexe. Et remarquons que cette orientation propre du parasite coïncide lorsqu'il est solitaire, avec celle de l'hôte. On se souvient en effet que chez

les formes solitaires, le bec est toujours dirigé du côté de la face ventrale du Copépode. La présence du bec permet ainsi d'orienter des formes sans incurvation ou courbées en S.

MARCHE DE LA SPOROGÉNÈSE. POUSSÉES SUBINTRANTES. — Chez *B. spinulosum*, le stade I-64 marque, le plus souvent, nous l'avons vu, la fin d'une période sporogénétique. La déhiscence se produit avant que le trophocyte subisse une nouvelle scission. Chez *B. Pruvoti*, dès le stade I-32, le trophocyte entre lui aussi en division, alors que les sporocytes qui l'entourent sont encore loin du moment de la libération.

Les croquis LI représentent trois individus extraits du même *Clausocalanus* qui offraient au même moment les trois stades de début de la seconde poussée sporogénétique. Cet échelonnement des stades sur les trois individus d'un groupe est très fréquent chez *B. Pruvoti*. On voit que les scissions du trophocyte sont moins obliques qu'elles ne le sont chez *B. spinulosum*, et que plus encore que chez cette dernière espèce, il y a une différence de taille entre les deux cellules-filles, au profit de la postérieure.

KINÈSES. SCISSIONS. — En raison de la pigmentation réduite ou nulle du trophocyte, la marche des kinèses peut y être suivie assez aisément sur le vivant.

FIG. LI. *Blustodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*. — Stade I-4. Remarquer le bec antérieur du trophocyte.

Les croquis 74 à 77 représentent les stades successifs de la scission du trophocyte en trois cellules chez un individu au stade I-32, préparant sa deuxième poussée sporogénétique. En 74, on voit le trophocyte au repos, en télophase quiescente, avec ses deux noyaux séparés par le cytoplasme équatorial, ses deux centrosphères polaires et leur fuseau.

Le croquis 75 représente la séparation des centrosphères, filles des premières, suivant de très près la bipartition qui les a produites. Ce stade est

très fugace et je ne l'ai vu qu'une fois. Le phénomène était notablement plus avancé dans la moitié postérieure que dans la moitié antérieure du trophocyte. Cette avance ne fait que s'accroître aux stades suivants. Une constriction est déjà nettement indiquée au niveau du cytoplasme

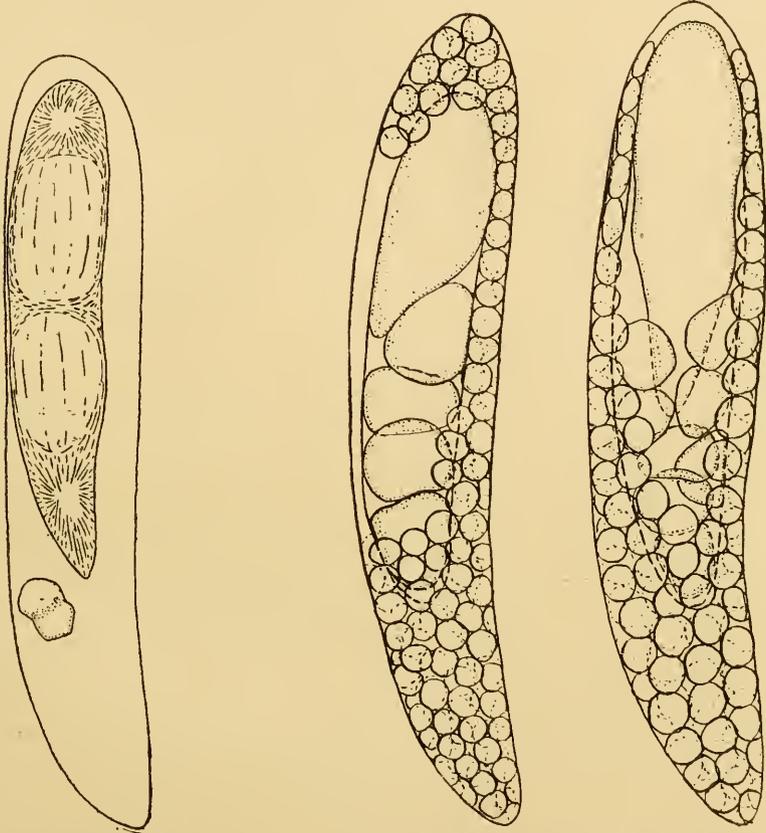


FIG. 1111 *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*.  
Stade I-128.

FIG. 1112. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus furcatus*. Deux individus diblastiques d'un groupe III ( $\times 360$ ).

équatorial ; elle séparera une cellule antérieure nettement plus petite que la postérieure.

Le croquis 76 représente les deux cellules complètement séparées. Dans l'antérieure, le système karyokinétique s'est figé en télophase jusqu'à la prochaine poussée sporogénétique, mais le cytoplasme équatorial n'est pas encore complètement tassé entre les deux noyaux fils.

Dans le gonocyte, les bipartitions vont se précipiter. Le stade de méso-phase y est très éphémère. A peine un peu de cytoplasme s'est-il insinué

entre les deux noyaux fils que les autres sont à nouveau divisés et que l'orientation des éléments nucléaires se modifie. Très rapidement, les deux noyaux fils se sont mis eux-mêmes au fuseau tandis qu'entre eux la scission cytoplasmique est en train de s'effectuer (fig. 77). Mais souvent les deux nouveaux noyaux sont eux-mêmes en télophase (c'est dire qu'il y a déjà quatre noyaux), que la scission des deux cellules-filles est encore incomplète ou même seulement ébauchée.

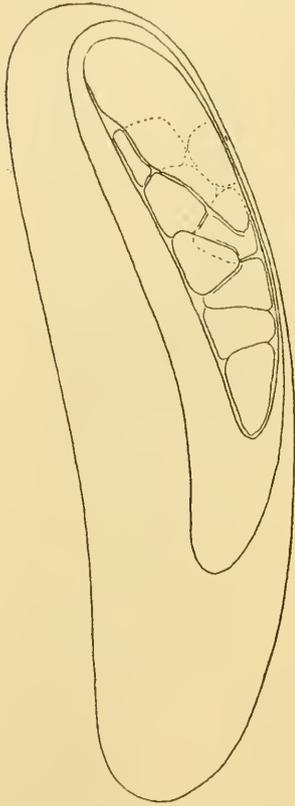


FIG. LV. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*, forme tri-blastique d'un groupe II. ( $\times 260$ ).

Dans l'individu que représentent ces figures, il ne s'est pas écoulé plus d'une heure et demie entre le stade initial et celui où les trois premières cellules étaient complètement séparées. Les divisions paraissent donc ici s'effectuer plus rapidement que chez *B. spinulosum*.

STADES DI- ET TRIBLASTIQUES. — Le parasite est maintenant constitué par deux poussées emboîtées de sporocytes. Il est diblastique. Les segmentations des sporocytes de seconde poussée se poursuivent ensuite suivant le mode habituel. En même temps, les sporocytes I continuent eux-mêmes à se multiplier et ils forment autour de la coque II une masse très dense, non sans toutefois ménager du côté dorsal du parasite un vaste hile dont l'étendue correspond à toute la surface de tangence des coques I et II.

Les figures C6 et C9 représentent des parasites aux stades I.2.512 et I.32.512, auxquels nous sommes maintenant arrivés. A partir de ce dernier stade où le nombre maximum des sporocytes que présentent les individus de cette espèce est atteint, il ne se produira plus de segmentations dans la coque externe. Elles se poursuivront au contraire sous les coques centrales. Au stade I.16.128 ou I.16.256, ou aux stades I.32.128, ou I.32.256, — il y a cet égard une assez grande variabilité, — le trophocyte se scinde à nouveau pour une nouvelle poussée sporogénétique. C'est généralement avec cette nouvelle scission du trophocyte que coïncide la déhiscence de la coque externe et la libération des sporocytes I.

Mais il arrive cependant qu'une, deux et même trois segmentations de la nouvelle cellule-mère puissent se produire, donnant naissance à un troisième feuillet de sporocytes. Ce stade triblastique I.8.32.512 est le stade le plus complet que *B. Pruvoti* puisse atteindre à Banyuls-sur-Mer, chez *Clausocalanus arcuicornis* (fig. LV).

DIMENSIONS, FORME, STRUCTURE, PIGMENTATION AUX STADES POLYBLASTIQUES. — A ces stades maximaux de la sporogénèse, le parasite mesure jusqu'à 425  $\mu$  de long sur 95  $\mu$  de large, ce qui fait un galbe de  $\frac{1}{4,4}$ . Mais on trouve des parasites diblastiques et même triblastiques ne mesurant que 260  $\mu$  sur 60  $\mu$  dont le galbe est  $\frac{1}{4,3}$ . Il en est de plus trapus de 300  $\mu$  sur 80  $\mu$  dont le galbe est  $\frac{1}{3,7}$  ce qui est un maximum, et de très élancés, de 325  $\mu$  sur 50  $\mu$  dont le galbe  $\frac{1}{6,5}$  est un minimum. La moyenne des parasites mesure 350  $\mu$  sur 70  $\mu$  avec  $\frac{1}{5}$  comme galbe.

Le volume du parasite s'accroît donc fortement au cours de la sporogénèse.

La différenciation polaire s'est atténuée par arrondissement du pôle postérieur, et la concavité ventrale s'est plus ou moins comblée, toutes modifications causées par la distension des coques sous la poussée de la masse des sporocytes. Le trophocyte est repoussé tout à fait en avant, de sorte qu'au pôle antérieur les coques emboîtées sont tangentes intérieurement les unes aux autres. Le hile est toujours bien conservé ; les sporocytes I ne masquent que rarement la coque 2, et jamais la coque 3.

Les sporocytes se compriment fortement les unes les autres, à tel point que chez les parasites qui n'ont pas subi le contact direct de l'eau de mer, ils paraissent former un tissu compact.

La pigmentation est le plus souvent faible ; mais comme le pigment a une teinte plus brune que chez les autres espèces, les gros individus offrent dans leur ensemble une teinte beige. La partie antérieure du parasite paraît toujours moins foncée que la partie postérieure. Le trophocyte et les sporocytes les plus récents n'ont pas en effet un réseau chromoplastique plus serré ni plus épais que les sporocytes anciens, et comme ils sont plus gros, et par conséquent moins nombreux, la masse totale de pigment absorbant la lumière est beaucoup plus faible dans la région antérieure que dans la région postérieure. Il ne faut pas confondre cet aspect avec celui qu'offre fréquemment *B. contortum* chez qui les éléments

du pôle antérieur qui sont de même calibre que ceux du pôle postérieur sont réellement moins pigmentés que ces derniers (v. p. 189 et 192). J'ai déjà dit que l'indice de pigmentation global de l'espèce était 4,5.

Peu pigmenté, *B. Pruvoti* est aussi peu chargé d'inclusions. Mais on observe fréquemment des individus où tous les sporocytes renferment dans leur cytoplasme équatorial de petites concrétions jaunâtres, ayant la forme de grains ou de haltères, disposés par paires ou groupes de quatre.

**RAPPORTS DES PARASITES ENTRE EUX.** — Qu'ils soient monoblastiques ou polyblastiques, les parasites se disposent dans l'hôte exactement comme le faisaient les individus de *B. spinulosum*. Ils sont adjacents par leurs faces primitivement concaves et qui sont devenues subrectilignes, leurs hiles tournés vers l'extérieur. Dans les groupes pairs, ils sont au même stade. Dans les groupes impairs, au contraire, l'un des individus est en avance ou en retard sur les autres. Mais à part ces différences dont nous connaissons maintenant la cause, les groupes sont parfaitement homogènes.

**SCISSIPARITÉ.** — C'est à la période moyenne du développement, par conséquent aux stades mono-

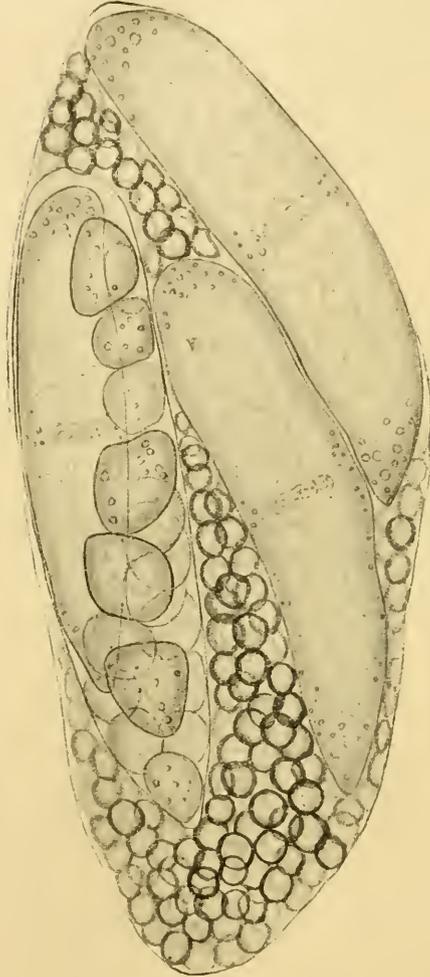


FIG. LVI. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*, solitaire, scissipare (une coque et deux trophocytes) (préparation comprimée) ( $\times 360$ ).

blastiques, que paraît être limitée la multiplication endogène. Je ne l'ai pas observée très fréquemment, et les trois images que j'en donne sont à peu près les seules que j'aie pu dessiner. Elles sont toutes d'individus solitaires (LVI, LVII, LVIII). L'individu que représente la figure LVI a été quelque peu écrasé entre lame et lamelle et très

déformé. Il rend bien compte cependant de la marche de la scissiparité. Le trophocyte s'est d'abord scindé en deux trophocytes fils. Ceux-ci se sont à leur tour divisés. Mais tandis que chez l'un, cette division, précédée d'une mue cuticulaire, donnait deux cellules hétérodynamiques, chez l'autre la division survenue avant la mue fournissait deux cellules homodynames, deux trophocytes nouveaux et indépendants. Il semble qu'ici la scissiparité ait pris la place d'une scission sporogénétique. Ce cas explique bien pourquoi dans les groupes impairs, l'un des individus n'est pas au même stade que les deux autres.

Rappelons que chez *B. spinulosum*, nous n'avons jamais observé de parasites à trois trophocytes, ce qui paraît être de beaucoup le cas le plus fréquent chez *B. Pruvoti*. Mais il n'y a pas là de différence essentielle entre les deux espèces. Si chez *B. spinulosum*, on n'observe que des formes à deux trophocytes, cela tient uniquement à ce que la déhiscence de la coque survient avant que l'un des nouveaux trophocytes ait eu le temps de se scinder à nouveau.

INFLUENCE DE L'HÔTE SUR LE PARASITE. — Chez *B. Pruvoti*, comme chez *B. spinulosum*, la taille du parasite est en rapport avec celle de l'hôte.

Le galbe est influencé par le nombre des parasites, mais non d'une manière constante. C'est seulement chez les parasites de groupes II que j'ai rencontré des galbes supérieurs à 4, allant jusqu'à 3.7. Mais certains de ces individus présentent aussi des galbes moins trapus, 5, par exemple.

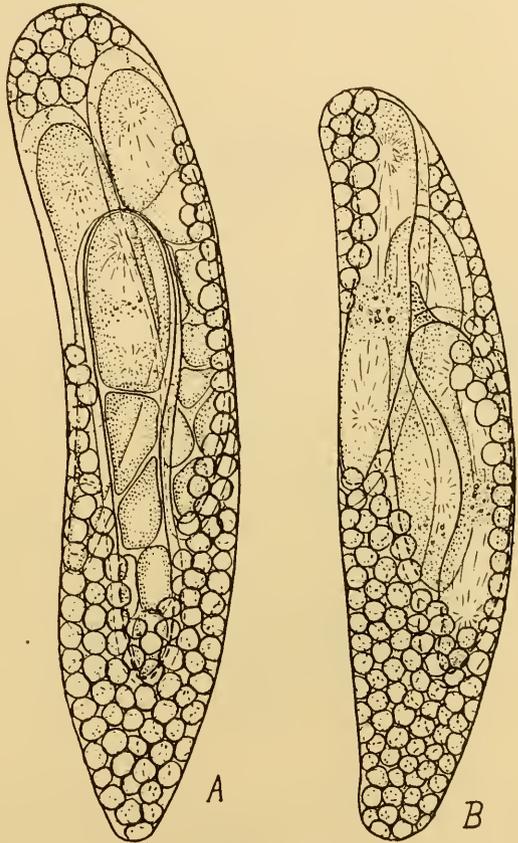


FIG. LVII et LVIII. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*. Formes solitaires à trois trophocytes A, et trois coques B (scissiparité).

L'individu solitaire avait un galbe de 3.9, qui n'est pas le plus élevé que j'aie relevé.

VARIATION SAISONNIÈRE. RALENTISSEMENT SPOROGÉNÉTIQUE HIVERNAL. INVOLUTION. — Nous avons constaté que la valeur relative de la période n'est pas la même entre la première et la seconde poussée et

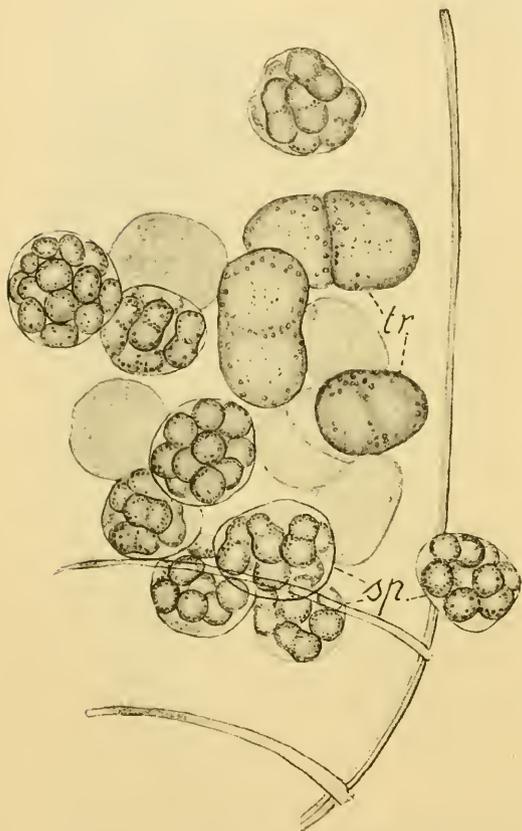


FIG. 11X. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*. Éléments résultant de la division des sporocystes (sp.) et du trophocyte (tr.) dans un *Clausocalanus* mort. Les coques ont été secrétées par les sporocystes aussitôt après la mort de l'hôte.

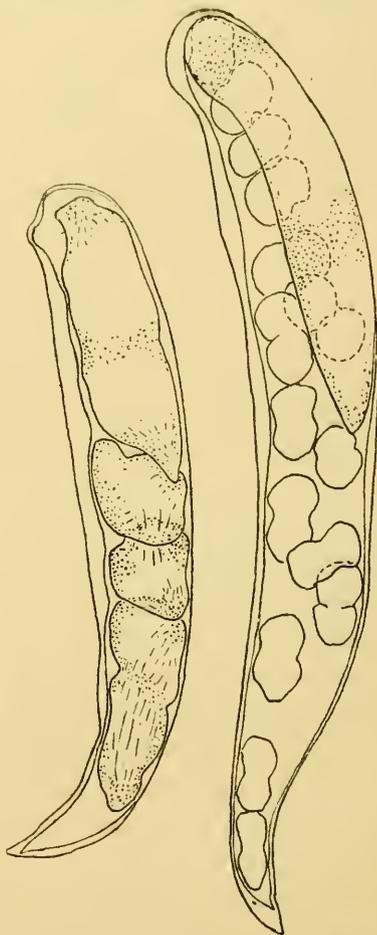


FIG. 1X. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*. Formes sénescentes, observées le 13 novembre. ( $\times 360$ ).

entre la seconde et la troisième. Dans le premier cas elle est 5, et dans le second 2 ou 3 au plus. Mais la période de la première à la seconde poussée peut être elle-même beaucoup plus considérable. Ainsi chez l'individu de la figure 66 qui est au stade I-2-256, la deuxième scission du trophocyte a dû s'effectuer au stade I-64, peut-être au stade I-128, ce qui fait

une période de 6 ou 7, plus longue que chez *B. crassum*. L'allongement de la période marque un ralentissement de l'activité sporogénétique du parasite et le début d'une période d'involution, qui, à Banyuls, apparaît normalement vers la fin d'octobre.

Le maximum d'expansion de *B. Puvoti*, à Banyuls, est atteint vers la fin de septembre et le début d'octobre. C'est du moins à cette période qu'en 1906, 1907, 1908 et 1911, j'ai noté la grande abondance, à la fois, des *Clausocalanus* et des parasites qui nous occupent. Vers la fin du mois, ils sont moins nombreux, et ceux que l'on rencontre se présentent à des stades moins avancés. Les stades triblastiques font défaut et les stades diblastiques sont rares.

Par contre, on trouve fréquemment des formes d'involution caractérisées par la présence d'une coque supplémentaire, doublant la coque externe, sans interposition de sporocytes (fig. LX). Ce fait me paraît être à rapprocher de la sécrétion rapide de coques successives que montrent certains Péridiniens libres, ou parasites : *Oodinium Poucheti* et quelques *Haplozoon* sous l'influence de conditions défavorables.

### Blastodinium Mangini CHATTON 1908

Fig. 78-80, pl. VIII.

*B. Mangini* CHATTON (1908, p. 136, fig. II).

Type de l'espèce parasite dans l'intestin du Copépode podopléen *Corycella rostrata* FARRAN (*Corycoeus rostratus* CLAUS), à Banyuls-sur-Mer. Fig. 78-79, pl. VIII, et fig. LXI, LXIII, LXIV, LXV.

#### Sommaire

Type et variété, p. 161. — Hôte ; spécificité parasitaire, p. 162. — Condition grégaire et solitaire, p. 162. — Forme, dimensions, orientation, p. 163. — Rapports du tophocyte et des sporocytes ; hile, p. 163. — Structure, pigmentation, p. 164. — Sporogénèse, p. 164. — Rapports des parasites entre eux et avec l'hôte, p. 166. — Forme unicellulaire aberrante, p. 166.

TYPE ET VARIÉTÉ. — J'ai donné il y a quatre ans la diagnose suivante de cette espèce : « Macrocyte cylindrique ou subfusiforme, arrondi aux deux extrémités, non incurvé. Au maximum deux générations de microcytes, le plus souvent une seule. Coloration générale d'un brun chaud. Formes plurales au nombre de trois à dix. Dimensions variant entre 100  $\mu$ . et 200  $\mu$ . de longueur. Parasite des Copépodes podopléens : *Oncaea minuta*, *Corycoeus rostratus*. Banyuls-sur-Mer. Août-décembre 1906. »

Je rectifie de suite le lapsus qui m'a fait dire dans ma note prélimi-

naire *Oncaea minuta* GIESBRECHT au lieu d'*Oncaea media* GIESBRECHT. L'observation que j'ai pu faire depuis 1908 d'un grand nombre de parasites chez *Oncaea media* et surtout chez *Corycoeus rostratus* m'amène aujourd'hui à considérer comme des variétés distinctes dans la Méditerranée, le *Blastodinium* de *Corycoeus rostratus* et celui d'*Oncaea media*. Comme c'est au

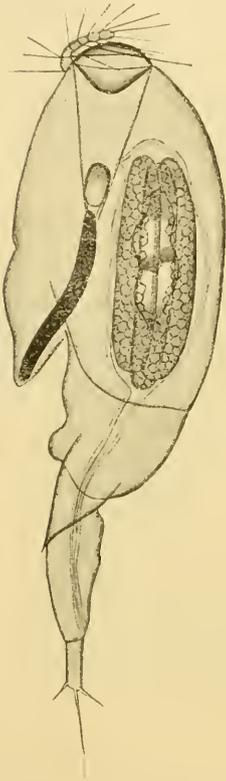


FIG. LXI. *Corycoeus rostratus* ♀ parasitée par *Blastodinium Mangini* type, groupe II. (× 150).

premier que s'applique plus spécialement ma brève description préliminaire, et comme c'est lui que la figure correspondante représente, il doit conserver le nom de *B. Mangini*. J'appellerai la variété *B. Mangini oncaae*. Je dirai de suite que les formes moyennes du type et de la variété se distinguent surtout par la situation du trophocyte submédian chez *B. Mangini*, antérieur chez *B. Mangini oncaae* sans compter d'autres caractères moins saillants. J'étudierai séparément le type et la variété.

Tout ce qui va suivre s'appliquera au type.

NOTE. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE. — *Corycoeus rostratus* est commun, quoique sporadique, dans le plancton de la baie de Banyuls durant le mois de septembre et d'octobre. Si le parasite n'y est pas constant, il est abondant chaque fois qu'il apparaît. J'estime à 10 p. 100 environ le nombre maximum des individus parasités, ce qui est une proportion beaucoup plus considérable que pour les autres espèces de Copépodes à *Blastodinium*.

Remarquons que *B. Mangini* paraît à Banyuls rigoureusement localisé à un seul Copépode : *Corycoeus rostratus*. J'ai eu l'occasion de voir çà et là d'autres espèces appartenant au même genre : *Corycoeus venustus*, et à d'autres genres de Corycoéides : *Copilia quadrata* qui ne m'ont jamais montré ce parasite.

CONDITION GRÉGAIRE ET SOLITAIRE. — *B. Mangini* est une forme habituellement grégaire. Ici encore c'est le groupement par trois qui est le plus fréquent.

Sur 67 *Corycoeus rostratus* relevés :

4	contenaient	1
0	—	2
45	—	3

9	contenaient	4
6	—	5
3	—	6 à 10

FORMES ; DIMENSION ; ORIENTATION. — Je n'ai jamais vu la forme solitaire jeune, et le stade unicellulaire m'est peu connu, ce qui tient d'une part à ce que la déhiscence des sporocytes ne se produit probablement que la nuit, et d'autre part à ce que les poussées sporogénétiques ont tendance à s'emboîter. Je décrirai donc ici les formes en sporogénèse, monoblastiques. Le croquis LXI montre les parasites en place dans leur hôte. Les figures LXIII, LXIV et 82 en représentent d'isolés.

*B. Mangini* a la forme d'un fuseau, mais d'un fuseau si peu effilé à ses extrémités qu'il est presque un cylindre. Il mesure de 200  $\mu$ . à 350  $\mu$ . de long et de 35  $\mu$ . à 75  $\mu$ . de large, avec un galbe variant de  $\frac{1}{1,6}$  à  $\frac{1}{4}$ . La taille la plus fréquente est aux environs de 300  $\mu$ . sur 50  $\mu$ . Il y a souvent une légère incurvation du corps qui nous permet de désigner par analogie avec l'orientation que nous avons assignée aux autres espèces la face concave comme ventrale et la face convexe comme dorsale.

Les pôles chez cette espèce sont arrondis ; mais quelquefois ils s'aplatissent à tel point que les extrémités du fuseau paraissent tronquées. La différenciation polaire est peu accentuée, souvent même difficile à reconnaître. Mais lorsqu'elle est exprimée, c'est constamment le pôle qui est antérieur par rapport à l'hôte qui est le plus obtus, ce qui est encore conforme à la règle générale.

La coque est tout à fait lisse.

RAPPORTS DU TROPHOCYTE ET DES SPOROCYTES. — Le trophocyte est très généralement en situation submédiane. Sur 27 individus examinés en octobre 1911 :

13 avaient un trophocyte submédian ;

7 avaient un trophocyte dont la distance au pôle postérieur (mesurée du pôle postérieur du trophocyte) était de deux à trois fois sa distance au pôle antérieur (mesurée du pôle antérieur du trophocyte) ;



FIG. LXIII. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus* ♀, type (trophocyte médian. ( $\times 360$ ).

5 avaient un trophocyte dont la distance au pôle postérieur était cinq fois sa distance au pôle antérieur.

2 avaient un trophocyte presque au contact du pôle antérieur.

Le hile a une étendue variable. Tantôt il laisse à découvert le trophocyte entier, tantôt il le masque à peu près complètement.

STRUCTURE. PIGMENTATION. — Le trophocyte a comme le parasite

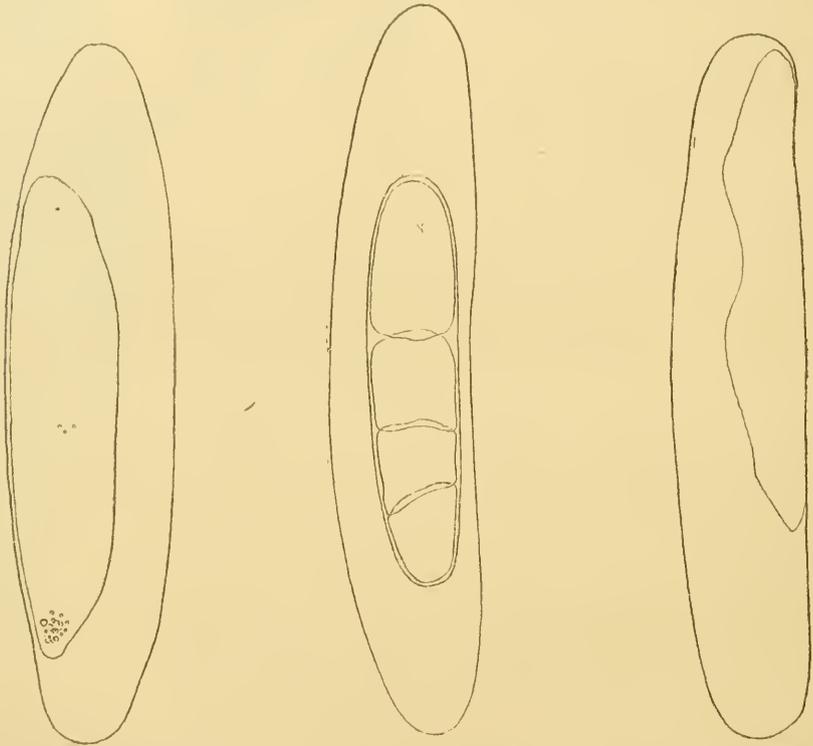


FIG. LXIV. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus*, type (trophocyte médian) ( $\times 360$ ).

FIG. LXV. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus* ♀, type (coque II médiane) ( $\times 360$ ).

FIG. LXVI. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus* atypique (trophocyte antérieur) ( $\times 360$ ).

entier la forme d'un fuseau, mais son profil est sinueux. Je ne lui ai jamais vu de traces de sillons. Les centrosphères et la figure achromatique sont généralement très peu visibles. Le cytoplasme paraît plus visqueux et plus réfringent que chez les autres espèces. Il est toujours plus chargé de pigment. L'indice de pigmentation est 8.

Les formes incolores sont très rares. La dépigmentation se produit également dans toute l'étendue du parasite.

SPOROGENÈSE. — Le plan de scission du trophocyte est oblique-

transversal, mais comme il est reporté très antérieurement, les deux cellules qu'il sépare sont très inégales, l'antérieure étant souvent de moitié plus courte que la postérieure (fig. LXIV, LXX de la var. *oncrae*).

L'inégalité des cellules-filles est plus accentuée encore que chez *B. Pruvoti*. Lorsqu'est achevée la première scission du gonocyte il y a à l'intérieur de la coque trois cellules égales. Les deux postérieures se divisent à nouveau très rapidement, produisant une file de quatre cellules à la suite du trophocyte. Les segmentations qui conduisent au stade 8 s'effectuent, elles, dans un sens perpendiculaire à celui des précédentes, de sorte que la structure théorique en file du parasite, ne se perpétue pas chez cette espèce au delà du stade I-8. La multiplication des sporocytes se poursuit jusqu'à un stade à 128 ou 256 sporocytes (fig. 78).

La scission du trophocyte s'effectue normalement avant la libération des sporocytes 1, de sorte que le parasite devient diblastique. J'ai relevé sur environ 230 individus de *B. Mangini*, un individu au stade I-32-256 de forme un peu aberrante (fig. LXVII), un individu au stade I-16-128, quatre individus au stade I-8-128, et douze individus entre le stade I-1-128 et le stade I-4-128. (fig. 79). Tous ces individus ont été observés en plein jour, mais les heures n'ont pas été notées. J'ai observé aussi trois ou quatre fois des sporocytes en voie de libération. D'ailleurs, la très grande majorité des parasites observés étaient aux stades I-64 ou I-128, très rarement aux stades I-32 ou I-16. Tout cela semble témoigner que le rythme sporogénétique n'a pas, avec les jours et les nuits, les mêmes rapports que chez *B. crassum*. Mais je n'ai pas sur ce point de données plus précises.

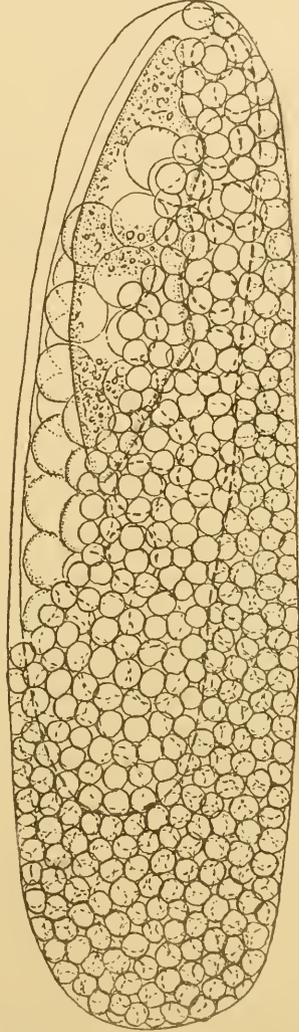


FIG. LXVII. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus*, forme solitaire diblastique, tendant vers la variété *oncrae* par la situation antérieure des coques internes  $\times 360$ .

RAPPORTS DES PARASITES ENTRE EUX ET AVEC L'HÔTE. — Les parasites sont groupés dans l'estomac du *Corycoeus* exactement comme le sont les individus de *B. spinulosum* et de *B. Pruvoti* chez *Paracalanus* et les *Clausocalanus*. Mais quand leur nombre excède quatre ou cinq, ils sont disposés sans ordre. Les groupes sont homogènes sauf de légères différences de stades entre les individus. Je n'ai jamais vu de formes en scissiparité. Peut-être celle-ci est-elle précoce.

Il existe ici aussi une relation très nette entre la taille de l'hôte et celle du parasite et une autre entre leur nombre et leur galbe, mais plus inconstante. Elle se manifeste surtout par l'épaisseur particulière des formes solitaires.

FORME UNICELLULAIRE ABERRANTE. — Je rapporte à *Blastodinium Mangini* le parasite qui représente la figure 80. Il y en avait trois individus, tous unicellulaires, dans un *Corycoeus rostratus*. Ils étaient remarquables par l'allongement du corps, et la présence de grosses lacunes aqueuses au nombre de quatre. Deux d'entre elles se trouvaient de part et d'autre du cytoplasme équatorial, entre celui-ci et les noyaux. Les deux autres étaient creusées dans le cytoplasme polaire au delà des centrosphères qui manifestaient nettement leur présence par l'orientation radiaire qu'elles avaient imprimée aux éléments du réseau chromoplastique. L'allongement du corps, la présence des lacunes aqueuses, la visibilité de la figure mitotique distinguent cette forme du type moyen de *B. Mangini*. Mais ils peuvent se trouver plus ou moins bien exprimés çà et là, chez un certain nombre d'individus de cette espèce.

**Blastodinium Mangini Oncaæ n. var.**

Fig. 81-82, pl. VIII.

*B. Mangini pro parte* CHATTON (1903, p. 136).

Type de la variété parasite d'*Oncaæ media* GIESBR., à Banyuls-sur-Mer. Été. Automne. Fig. 81-82, pl. VIII, et fig. LXVIII, LXIX, LXX, LXXI.

HÔTE. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE. — *Oncaæ media* est moins fréquente à Banyuls que *Corycoeus rostratus*, mais elle y apparaît généralement en essaims, durant l'automne, essaims dans lesquels un ou deux sur cent, environ, des individus sont parasités. A ne considérer que les formes les plus communes du parasite, celles où le pôle antérieur est

nettement plus large que le pôle postérieur, et où le trophocyte occupe en avant une situation terminale ou subterminale, *B. Oncaae* se montre localisé aux *Oncaa media*.

Une fois cependant j'ai rencontré la forme type de la variété chez *Corycoeus rostratus* (v. p. 164).

Au contraire, les formes de transition avec le type se rencontrent aussi bien chez l'un que chez l'autre des Copépodes (v. p. 163).

CONDITION GRÉGAIRE ET SOLITAIRE. — *B. oncaae* est en règle générale grégaire, comme *B. Mangini*.

Les groupes 3 y prédominent également de beaucoup :

Sur 96 *Oncaa* relevées

13	contenaient	1	parasite
8	—	2	parasites
59	—	3	—
13	—	4	—
3	—	5	—

Comme le montre le croquis LXVIII, les rapports du parasite avec l'hôte

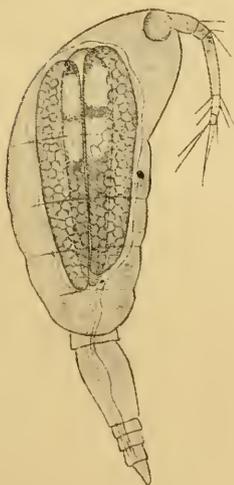


FIG. LXVIII. *Oncaa media* ♀ parasitée par *Blastodinium Mangini* var *oncaae*, groupe III ( $\times 150$ ).

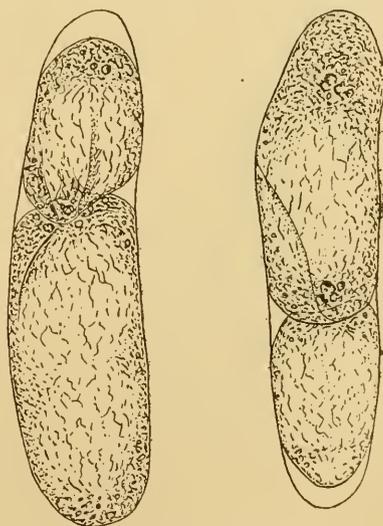


FIG. LXIX. *Blastodinium Mangini oncaae* d'*Oncaa media* ♀. Deux individus d'un groupe II an stade I-1 ( $\times 360$ ).

sont exactement les mêmes que chez *B. Mangini*. Il y a aussi complète identité pour tout ce qui concerne la structure du corps et la marche de la sporogénèse. Mais on y voit aussi que la forme des individus diffère

sensiblement de celle des individus types. Comme je n'ai pas eu l'occasion d'observer de parasites jeunes unicellulaires, je m'adresserai pour comparer les deux formes, aux individus ayant au moins atteint le stade I-123.

DIMENSION. FORME. VARIATIONS DANS LA POLARITÉ. — La longueur est un peu plus réduite que chez *B. Mangini*, ce qui est conséquence de la taille moins élevée d'*Oncaea media*. Mais par contre le galbe est notablement plus

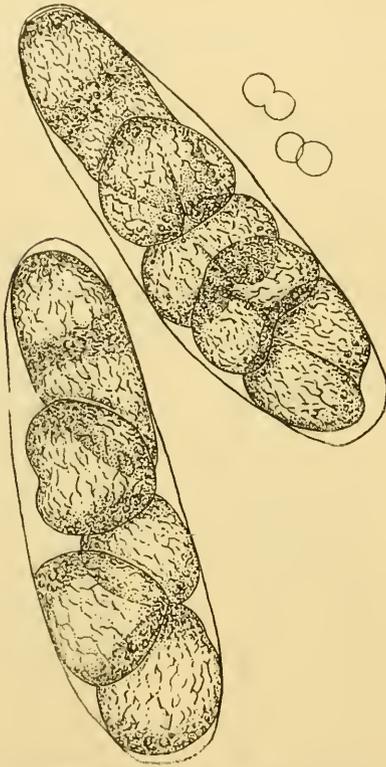


FIG. LXX. *Blastodinium Mangini oncaea* d'*Oncaea media* ♀.  
Coque II de deux individus, au stade I-4-123 ( $\times 360$ ).

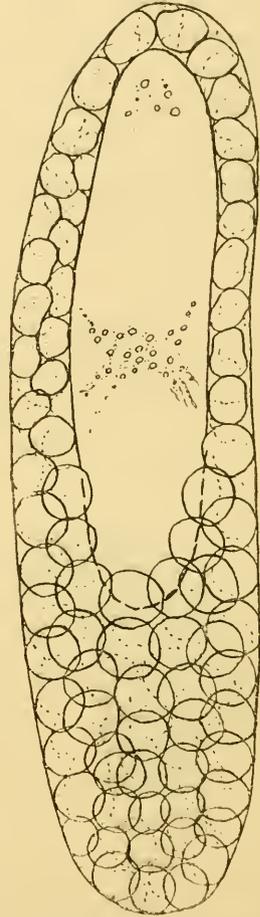


FIG. LXXI. *Blastodinium Mangini oncaea*  
forme type. ( $\times 360$ ).

épais. Les dimensions varient entre 275  $\mu$ . et 200  $\mu$ . de long, 90  $\mu$ . et 40  $\mu$ . de large ; le galbe entre 5.9 et 2.7. La taille la plus fréquente est aux environs de 250  $\mu$ . sur 70  $\mu$ ., ce qui fait un galbe de 3.5.

Le corps a aussi la forme d'un fuseau subcylindrique, légèrement incurvé, mais la différenciation des pôles y est plus marquée : le plus grand diamètre du corps, qui chez *B. Mangini* était sensiblement équa-

torial, se trouve chez *B. Oncaae* reporté en avant, à la limite du premier tiers antérieur environ de la longueur ; il en résulte que l'extrémité postérieure est plus atténuée que l'antérieure.

La différenciation polaire se manifeste surtout par la position extrême-antérieure du trophocyte, qui est aussi constante chez *B. Oncaae* que ne l'est la position médiane du trophocyte chez *B. Mangini*.

Sur 15 individus examinés en octobre 1911 et 1912 :

11 présentaient un trophocyte terminal ;

3 avaient un trophocyte dont la distance au pôle postérieur du parasite valait au moins 5 fois sa distance au pôle antérieur ;

1 avait un trophocyte dont la distance au pôle postérieur valait de deux à trois fois au plus sa distance au pôle antérieur.

Aucun ne présentait de trophocyte submédian.

La variation que nous constatons ainsi de *B. Mangini* à *B. oncaae* ne peut être attribuée qu'à une action morphogène de l'intestin de l'hôte. Mais je n'ai à ce sujet aucun document positif. Toutes les *Oncaae* que j'ai examinées étaient à peu près de même taille : céphalothorax = 450 à 500  $\mu$ . Dans ces conditions il n'y a pas de relation bien manifeste entre la taille de l'hôte et celle du parasite.

### **Blastodinium navicula** CHATTON 1912

*Blastodinium navicula* CHATTON (1912 p. 90).

Type de l'espèce parasite de *Corycaeus venustus* DANA, à Banyuls-sur-Mer. Automne. Fig. 83-87, pl. VIII, et fig. LXXII, LXXIII, LXXIV.

NOTE. — *Corycaeus venustus* DANA est aussi commun à Banyuls que *Corycaeus rostratus* et durant le mois d'octobre les essaims sont souvent parasités dans une proportion très élevée que j'estime atteindre 20 à 30 p. 100 des individus qui les constituent. Le parasite dont la couleur est cependant toujours vive, est moins apparent chez son hôte que ne le sont ceux des autres Copépodes, parce que *Corycaeus venustus* n'a pas la grande transparence de la plupart des autres pélagiques.

CONDITION GRÉGAIRE. RAPPORTS DES PARASITES ENTRE EUX. — *B. navicula* est grégaire. Il présente, par rapport aux espèces précédentes cette particularité que les groupements sont presque toujours pairs. Ils varient de 2 à 10 avec un maximum de fréquence à quatre et huit.

Que les parasites soient en petit nombre, deux seulement, ou qu'ils soient une dizaine, leur disposition dans le tube digestif paraît quelconque.

Et cela tient à leur forme même qui est peu propre à favoriser une disposition réciproque, comme celle que l'on observe chez les autres espèces (fig. LXXII, LXXIII).

FORME. DIMENSION. STRUCTURE. — Cette forme est celle d'un fuseau

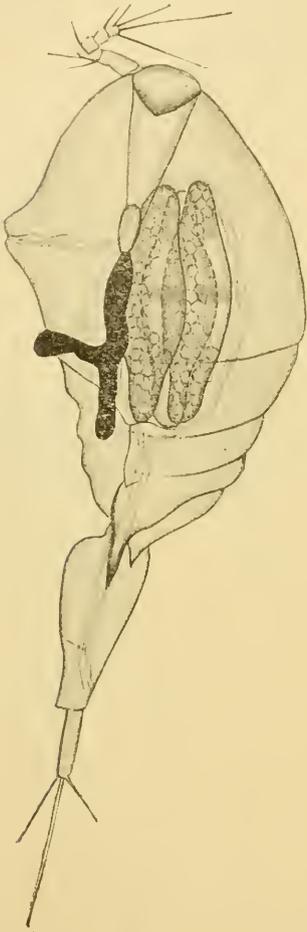


FIG. LXXII. *Corycoeus venustus* ♀ parasitée par *Blastodinium navicula* (groupe III) ( $\times 150$ ).

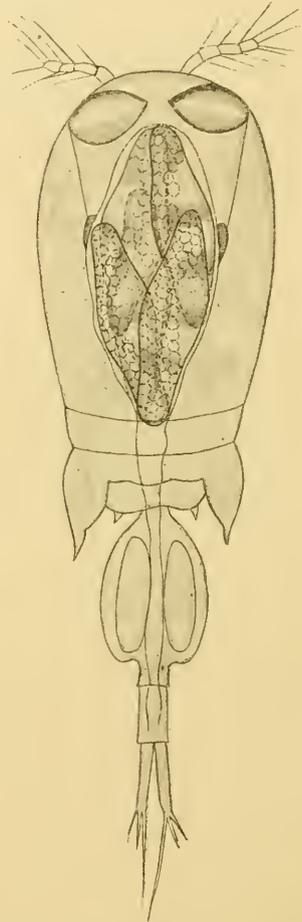


FIG. LXXIII. *Corycoeus venustus* ♀ parasitée par *Blastodinium navicula* (groupe V) ( $\times 150$ ).

peu allongé, renflé à l'équateur, mesurant de 150  $\mu$ . à 200  $\mu$ . de long et de 50  $\mu$ . à 70  $\mu$ . de large. Le corps n'est nullement incurvé, les pôles sont semblables ; il y a donc symétrie par rapport à un centre. Et c'est là un caractère qui différencie ce *Blastodinium* de tous ceux que je connais actuellement. Les pôles du fuseau ne sont pas aigus. Au contraire, ils sont souvent comme coiffés d'une sorte de dôme ce qui donne au parasite

un profil général qui rappelle beaucoup celui des spores des *Monocystis* des Lombrics, connues jadis sous le nom de corps naviculaires.

Les stades unicellulaires que j'ai observés, étaient tous grégaires, et plus souvent mélangés à des formes en pleine sporogénèse.

La forme unicellulaire de *B. navicula* a cette structure cytoplasmique hétérogène et grossière d'aspect que j'ai décrite chez *B. Mangini*. Cytoplasme dense, chargé d'inclusions, creusé de vacuoles, présentant presque toujours dans la zone équatoriale un amas de globes incolores. Pigment abondant. Il semble que cette structure soit liée à un chimisme particulier de l'intestin des Corycœides.

**SPOROGENÈSE.** — Cette forme unicellulaire montre presque toujours une constriction équatoriale qui fait tout d'abord penser à l'ébauche d'une scission (LXXIV). Mais si l'on tient la cellule en surveillance, ou que l'on en observe d'autres en train de se diviser, on voit que cette constriction équatoriale s'atténue au lieu de s'approfondir et que le plan de division est si oblique qu'il en paraît souvent longitudinal (fig. 87). Les deux cellules qu'il sépare sont sensiblement égales et leurs pôles sont peu s'en faut au même niveau. Il y a, on le voit, une différence considérable entre le mode de scission de *B. Mangini* et celui de *B. navicula*.

Pour ce qui est de la suite de la sporogénèse, les phénomènes se succèdent suivant l'ordre habituel. Je ne puis préciser si c'est la cellule légèrement antérieure par rapport à l'autre qui reste trophocyte, car il n'est pas possible d'orienter dans le sens longitudinal un parasite après son extraction de l'hôte. La fig. 83 représente un stade 1-8 où les sporocytes sont disposés de telle façon qu'il semble probable qu'après le stade 4, ils se sont divisés perpendiculairement à la direction des scissions précédentes. La figure 84 représente le stade 1-32. L'individu LXXIV avec son trophocyte rejeté vers l'un des pôles n'est pas du type de beaucoup le plus commun qui est caractérisé au contraire par la situation médiane ou submédiane du trophocyte.

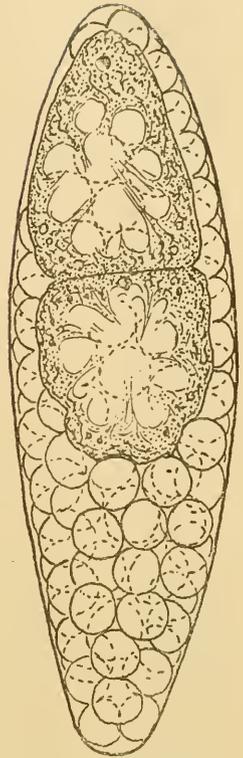


FIG. LXXIV. *Blastodinium navicula* de *Corycœus venustus* ♀ (× 360).

L'individu représenté par la fig. 86 est au stade I-128 qui précède immédiatement la déhiscence. La période sporogénétique ne dépasse pas 7 chez cette espèce, dont les individus sont toujours monoblastiques. Je n'ai pas constaté ici de rythme régulier dans la sporogénèse comme chez *B. Mangini*, ni même de simultanéité dans la marche du phénomène chez les divers individus contenus dans un Copéopode. A toute heure de la journée j'en ai vu à tous les stades de la multiplication des sporocytes.

### *Blastodinium elongatum* CHATTON 1912

Fig. 88-90, pl. VIII

*B. elongatum* CHATTON (1912, p. 39).

Type de l'espèce parasite de *Scolecithrix Bradyi* GIESBR. Banyuls-sur-Mer. Octobre. Fig. 88-90, pl. VIII, et fig. LXXV et LXXVII.

NOTE. CONDITION GRÉGAIRE. — J'ai dit précédemment que *Scolecithrix Bradyi* ne se montre dans la baie de Banyuls que d'une manière très sporadique, mais généralement en essaims de nombreux individus. J'ai toujours observé attentivement ce Copéopode lorsqu'il s'est présenté, mais

de 1906 à 1909, je n'y ai jamais vu de parasites. Le 11 octobre 1910, je fus surpris de constater que dans l'essaim traversé par le filet, une forte proportion d'individus — qu'approximativement j'ai évaluée à 5 p. 100 environ — était parasitée par un *Blastodinium* qui dès l'abord me parut distinct de tous ceux que je connaissais. Le 12 octobre, il y avait encore dans la pêche de nombreux *Scolecithrix*, mais aucun d'eux ne présentait de parasites. Je désirais vivement revoir ce *Blastodinium*, mais ni en 1910, ni en 1911, les *Scolecithrix* ne firent de réapparition pendant mon séjour à Banyuls. En 1912, je n'en vis que quelques exemplaires, non infectés, le 24 octobre. L'examen d'une soixantaine de parasites, fait le 11 octobre 1910, m'a convaincu, en raison de la constance des caractères avec lesquels ils se présentèrent, qu'il s'agissait bien d'une forme autonome. Tous les parasites étaient grégaires. Les groupes de trois et de quatre étaient les plus fréquents.



FIG. LXXV. *Scolecithrix Bradyi* ♀ parasitée par *Blastodinium elongatum* (groupe III) (× 150).

FORME. DIMENSIONS. ORIENTATION. — *B. elongatum* rappelle par sa forme générale, son aspect, sa structure, les parasites des *Corycaeus* et des *Oncaea* : *B. Mangini* et sa variété *Oncaae*. Mais il est plus élancé. Sa longueur varie entre 200 et 350  $\mu$ , sa largeur entre 15 et 30  $\mu$ . Le rapport de celle-ci à celle-là est donc de 8 tandis qu'il est de 6 chez *B. Mangini*.

Par son incurvation généralement marquée, il rappelle plutôt *B. Oncaae*. Il le rappelle aussi par la différenciation des pôles plus nettement exprimée que chez *B. Mangini*. Mais il existe des individus à peu près rectilignes et dont les pôles sont presque semblables. Les pôles ne sont jamais aigus, et sont même souvent quelque peu aplatis.

Le trophocyte occupe le pôle renflé, ce qui est conforme à la règle générale, mais il se trouve aussi quelquefois en situation médiane comme nous l'avons vu chez certains individus de *B. Mangini*. L'orientation propre du parasite est donc celle de tous les autres *Blastodinium*.

Je ne serai pas aussi affirmatif pour ce qui est de l'orientation par rapport à l'hôte. Je trouve en effet dans mes notes l'observation suivante qui est malheureusement unique : « le trophocyte est situé à la partie postérieure du corps », et l'esquisse qui accompagne cette observation montre effectivement dans un *Scolecithrix*, trois individus orientés de telle façon que leurs trophocytes se trouvent du côté du pylore du Copédode (fig. LXXV). J'ai quelque hésitation à transcrire ici cette observation qui fait exception à tout ce que nous connaissons.

Le *Scolecithrix* est moins translucide que la plupart des autres pélagiques. Sa paroi intestinale est bourrée de globes de sécrétion réfringents, et imprégnée d'un pigment jaunâtre qui ne laisse apercevoir le contenu qu'avec une certaine difficulté. J'ai pu être le jouet d'une illusion, et je m'en veux de n'avoir pas renouvelé sur-le-champ l'observation. Ce sera un point facile à élucider, je n'y insiste pas davantage.

STRUCTURE. — La coque de *B. elongatum* est dépourvue de spinules. Le trophocyte n'en présente pas moins souvent des sillons hélicoïdaux



FIG. LXXVI. *Blastodinium elongatum* *Scolecithrix* *Bradji* ♀ de stade I. (× 360).

très marqués, homologues de ceux des *B. spinulosum* et *B. crassum*.

Le cytoplasme est chargé d'un pigment dense, fixé sur un réseau à texture grossière, comme chez les *Blastodinium* des Corycœides et des Oncaœides, réseau dont les mailles emprisonnent de nombreux et gros globes de produits ternaires solubles dans les carbures. Ces amas de matériaux de réserve sont surtout importants dans la région équatoriale et aux pôles où ils masquent à peu près complètement le spectre centrosomien. Le réseau pigmenté est surtout bien visible dans les régions claires correspondant aux espaces nucléaires. Une particularité de ce *Blastodinium* est l'existence fréquente dans les formes au stade I de trois cloisons cytoplasmiques séparant quatre espaces nucléaires. Les scissions nucléaires sont ici plus précoces encore que chez les autres espèces. Ainsi l'individu de la fig. LXXVI présentait, au moment où il fut mis en observation, trois cloisons cytoplasmiques et quatre noyaux, et ce n'est que deux heures après qu'apparut l'ébauche de la scission transverse.

Le parasite passe donc par un état quadrinucléé prolongé.

La scission du trophocyte se fait suivant un plan légèrement incliné sur l'axe longitudinal. Elle sépare deux cellules inégales, mais dont l'inégalité est beaucoup moins accusée qu'elle ne l'est chez *B. Mangini* et chez *B. Oncaae*. Les divisions suivantes, au moins jusqu'au stade I-8 se font toutes dans le même sens. Elles se poursuivent jusqu'à la formation de 256 sporocytes, ce qui marque la fin de la sporogénèse. Il était fréquent en effet de rencontrer associés dans un même Copépode des individus à ce stade et des individus aux stades I, I-2, ou I-4. Il ne semble pas y avoir ici, non plus que chez *B. Mangini*, *B. navicula*, de rythme nycthémeral dans la sporogénèse.

La scissiparité s'effectue par une division du trophocyte identique à celle qui sépare le gonocyte de la cellule initiale.



FIG. LXXVII. *Blastodinium elongatum* de *Scolecithrix Bradyi* ♀ (× 360).

**Blastodinium contortum** CHATTON, 1908

Fig. 92-99 bis, pl. IX; fig. 127, pl. XI.

*B. contortum* CHATTON (1903, p. 136, fig. III).

Type de l'espèce parasite de *Paracalanus parvus* CL., à Banyuls-sur-Mer. Fig. 92-94, pl. IX, et fig. LXXVIII, LXXXVI, LXXXVII, LXXXVIII.

## S:mm:ire

Type et variété, p. 175. — Hôtes, p. 175.

I. — Caractères généraux, p. 176. — Condition solitaire, p. 176. — Forme, p. 177. — Orientation, p. 178. — Structure, pigmentation, p. 179. — Sporogénèse, p. 179. — Rapports du trophocyte et des sporocytes; orientation propre des parasites, p. 181. — Brièveté de la période; poussées subintrales; stades polyblastiques, p. 182. — Relation entre le degré de développement du parasite et le degré de développement et la taille de l'hôte, p. 183. — Durée probable de la période et de la poussée sporogénétique, p. 184. — Dinospores, p. 184. — Scissiparité simple accidentelle, p. 185.

II. — Variations, p. 187. — Type *contortum* moyen, p. 188. — Formes supertordues, p. 190. — Formes détordues, p. 191.

TYPE ET VARIÉTÉ. — Ce *Blastodinium* étant très polymorphe, il est utile de préciser qu'en cas de démembrement justifié de l'espèce le nom de *contortum* sera conservé aux individus ayant la forme hélicoïdale représentée dans les figures désignées ci-dessus. Les figures 37, 100 à 104, XCIX à CXVI se rapportent à une variété qui se relie au type par une série d'intermédiaires, mais dont la majorité des individus est caractérisée par un galbe plus rectiligne, l'absence de hile, le défaut de pigment et d'inclusions cellulaires. Ce sera la variété *B. contortum hyalinum*, que j'ai donnée comme une espèce autonome lorsque, tout récemment, je lui ai identifié les formes qu'APSTEIN (1911) a décrites dans sa note sur les parasites de *Calanus finmarchicus*, sous la rubrique « Parasit I ». Il est à remarquer dès maintenant que *B. contortum hyalinum* existe seul dans les parages de Kiel, à l'exclusion des formes types.

HOTES. — *B. contortum* et sa variété *hyalinum* ont tous deux pour hôtes à Banyuls-sur-Mer, *Paracalanus parvus* CL., *Clausocalanus arcuicornis* DANA et *Cl. furcatus* G. BRADY.

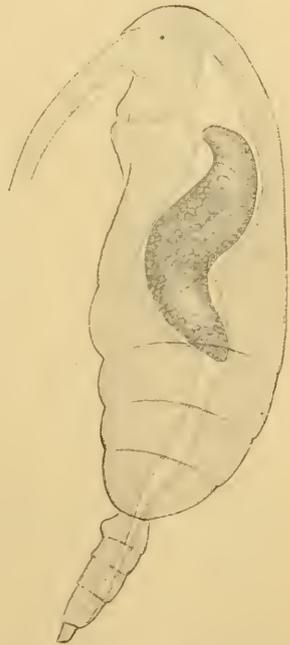


FIG. LXXVIII. *Paracalanus parvus* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum* type (× 150).

Sur 452 Copépodes dont l'observation a été relevée, qui hébergeaient ce *Blastodinium*, à Banyuls, il se trouvait :

307 *Paracalanus parvus* dont 41 à *B. hyalinum* ;

88 *Clausocalanus furcatus* dont 33 à *B. hyalinum* ;

57 *Clausocalanus arcuicornis* dont 32 à *B. hyalinum* ;

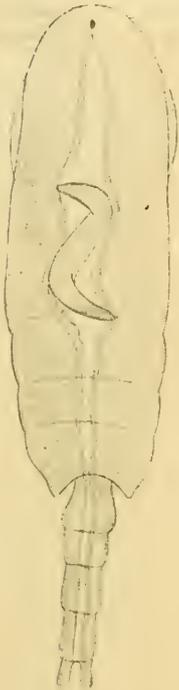
1 *Calocalanus styliremis* GIESBR.

1 *Acartia Clausi* GIESBR.

La présence de *B. contortum* chez ces deux derniers Copépodes est une exception, du moins à Banyuls. Je dois dire que j'ai vu assez peu de *Calocalanus*, qui ne sont pas des plus communs dans la baie de Banyuls, mais par contre j'ai examiné de près des milliers d'*Acartia clausi* à cause des *Paradinium* qu'elles contiennent dans leur cavité générale. Les deux *Blastodinium* égarés appartenaient au type *contortum*. Leurs hôtes ne m'ont jamais montré à Banyuls d'autres *Blastodinium*. A Villefranche, j'ai rencontré un *B. contortum* type chez *Clausocalanus arcuicornis*.

Quant aux formes de la mer du Nord figurées par APSTEIN (1911), elles se rapportent toutes à la variété *hyalinum*. Elles existent, dit l'auteur allemand, non seulement chez *Calanus finmarchicus*, mais aussi chez *Pseudocalanus* (sp.?) et *Paracalanus* (sp.?), où elles sont même plus communes. Une seule fois, APSTEIN en a rencontré un individu chez *Acartia clausi* et un autre chez *Centropages* (sp.?). Il est regrettable qu'il n'ait pas été jusqu'à la détermination spécifique de tous ces Copépodes. On voit que *B. contortum* et sa variété sont essentiellement des parasites de Copépodes Gymnopléens.

FIG. LXXIX. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasité par *Blastodinium contortum* type (Stade I). (× 150)



J'étudierai d'abord les caractères généraux de l'espèce, puis les principales variations qu'ils présentent. La variété *hyalinum* sera considérée et décrite comme une forme autonome.

#### I. CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

CONDITION SOLITAIRE. — *B. contortum* est une forme solitaire. Sur plusieurs milliers de Copépodes parasités, je n'ai rencontré à cette règle

que trois exceptions dues à une scissiparité simple, accidentelle. J'en parlerai avec détails à propos de ce phénomène.

FORME. — Les figures LXXVIII à LXXXI représentent des parasites à divers états de développement en situation dans leurs hôtes. On voit que leur forme diffère notablement de celle de tous les autres *Blastodinium*, du fait de leur torsion très marquée en hélice. Une autre particularité qui frappe dès que l'on a examiné un petit nombre seulement de parasites, c'est une grande variabilité dans la différenciation des pôles, si constante chez toutes les autres espèces. Ici le pôle antérieur est tantôt plus obtus, tantôt plus atténué que le pôle postérieur. Mais c'est ce dernier cas, dont nous n'avons aucun exemple chez les autres espèces, qui est de beaucoup le plus fréquent.

Ces variations peuvent paraître dues à des irrégularités dans la croissance du parasite et dans la répartition de ses sporocytes au cours de la sporogénèse. Les formes jeunes devraient nous renseigner sur la différenciation polaire originelle. Mais il n'y a pas chez elles dans la grande majorité des cas de différenciation marquée ou constante des pôles.

À l'état unicellulaire où il mesure 150  $\mu$ , le parasite a la forme d'un

fuseau très allongé, ou mieux d'un cylindre à extrémités ogivales, qui serait plus ou moins tordu en hélice. La course de l'hélice est la même que celle de la ligne des rétinales chez *B. spinulosum* et *B. crassum*. C'est-à-dire qu'en suivant l'hélice de l'extrémité antérieure vers l'extrémité postérieure, un mobile se déplace dans le sens inverse de celui des heures. C'est aussi la course du sillon hélicoïdal chez les Péridiniens dextres, qui sont la très grande majorité. La longueur de l'hélice est

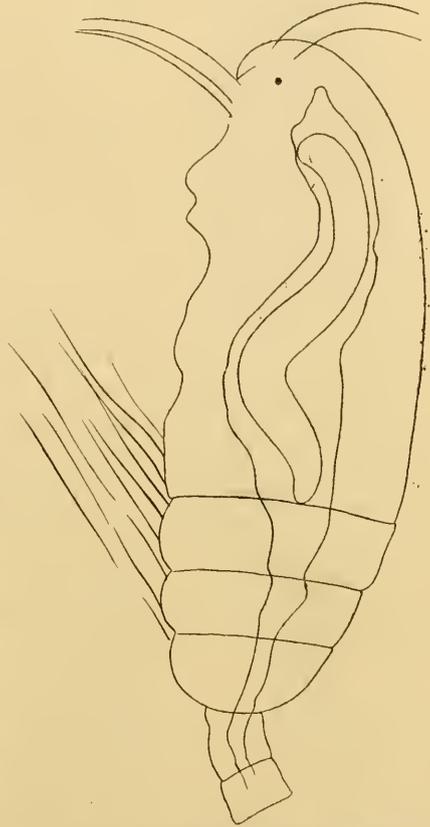


FIG. LXXX. *Clausocalanus arcuicornis* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum*, forme grêle supertordue ( $\times 150$ ) (croquis rapide).

d'un tour et demi environ. Mais chez les formes plus développées, cette torsion peut s'effacer, ou au contraire, s'accroître.

Cette torsion hélicoïdale me paraît devoir être considérée comme l'expression exagérée, d'un caractère primitif commun à tous les Péridiniens. Il pourrait cependant venir à l'esprit qu'elle soit le résultat du modelage du parasite par la paroi digestive de l'hôte. Il se trouve en effet que chez les Copépodes adultes, le tube digestif repoussé en avant par la glande génitale si réduite soit-elle, décrit dans le corps une sinuosité en S telle que, vue de profil, la cavité digestive semble être le moule même d'un *Blastodinium contortum*. Mais il faut tenir compte de ce fait que les jeunes individus de *B. contortum*, trouvés chez des Copépodes à deux ou trois segments abdominaux, et dont la glande génitale n'est pas encore apparente, présentent déjà une torsion hélicoïdale très accentuée. Et chez ces individus parasités, la glande génitale ne se développe jamais.

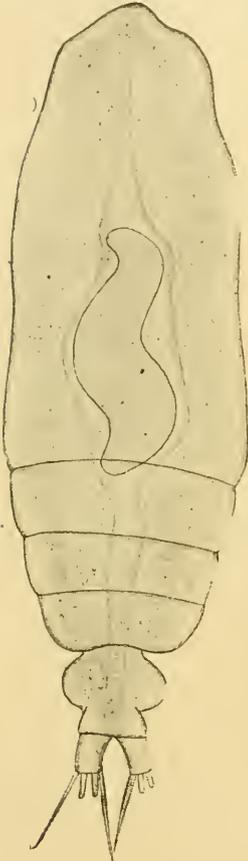


FIG. LXXXI. *Calocalanus stry-livremis* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum* supertordu (× 150).

D'ailleurs, en présence de formes comme celles que représentent en place dans leurs hôtes les figures LXXVII et LXXIX, il faut, ce me semble, écarter l'idée qu'elles puissent résulter d'une adaptation de la forme du parasite à celle de la cavité digestive. C'est le parasite qui déforme la paroi intestinale, et non celle-ci qui modèle le parasite. Ou, si elle le fait, c'est à dresser son galbe que son action s'exerce. Le produit de ce façonnage est représenté par les parasites rectilignes de la variété *hyalinum*, avec tous les degrés intermédiaires qui y conduisent.

**ORIENTATION.** — La situation du jeune parasite dans le Copépode est à peu près invariable, elle se maintient d'ailleurs pendant toute son existence, quelles que soient les déformations qu'il puisse subir : l'extrémité antérieure est dirigée du côté ventral du Copépode et confine presque toujours au débouché de l'œsophage dans l'estomac. Ceci à l'état de relâchement et de repos de la paroi intestinale. Lorsque la musculature se contracte, le parasite est lancé d'arrière en avant et d'avant en arrière,

en tournant autour de son axe longitudinal selon la course même de son hélice. Mais à l'état de repos il revient toujours à sa situation première.

La courbure en crosse, plus ou moins accentuée de l'extrémité antérieure, que ne montrent ni les stades jeunes, ni les trophocytes des stades avancés, mais qui est constante chez les individus volumineux, est l'effet du choc constant du parasite contre le fond du cul-de-sac antérieur de l'intestin.

STRUCTURE. PIGMENTATION. — La cuticule est parfaitement lisse ; pas de traces des spinules. Le cytoplasme est peu granuleux, les espaces nucléaires sont peu apparents. Seule la région équatoriale est nettement marquée. Le pigment plus ou moins abondant ne dessine pas le spectre caryodierétique achromatique qui n'est d'ailleurs point lui-même visible sur le vivant. La teinte du pigment est généralement jaune verdâtre, d'un ton moins chaud que chez les espèces précédentes. Celui-ci peut d'ailleurs disparaître complètement. S'il le fait d'une façon uniforme chez les individus jeunes, il n'en est pas de même, nous le verrons, dans toute l'étendue des volumineux parasites en sporogénèse. L'indice de pigmentation global des différentes formes de *B. contortum*, abstraction faite de *B. hyalinum* est : 6.2.

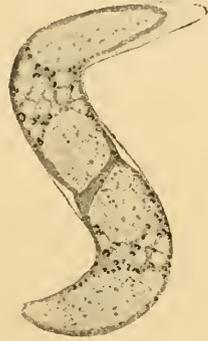


FIG. LXXXII. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus* à deux pléonites. Stade I. ( $\times 360$ ).

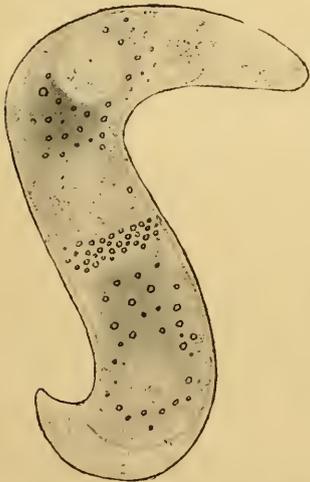


FIG. LXXXIII. *Blastodinium contortum* de *Clausocalanus arcuicornis* à deux pléonites. Stade I. ( $\times 260$ ).

La scission se fait suivant un plan oblique ou subtransversal, qui

chez les autres *Blastodinium*, doit reproduire intégralement celle des formes jeunes.

sépare deux cellules-filles sensiblement égales, dont l'une est antérieure. C'est le nouveau trophocyte. On voit par là que l'orientation de ce *Blastodinium* par rapport à l'hôte est bien celle de toutes les autres espèces.

La première division du gonocyte est plus nettement transversale que celle du trophocyte. Elle s'étrangle simplement en son milieu. Les deux cellules-filles font de même et la multiplication cellulaire continue suivant le mode que nous connaissons, de

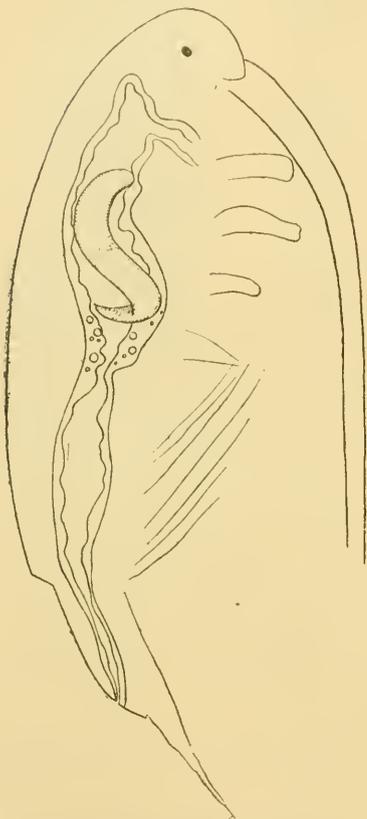


FIG. LXXXIV. *Clausocalanus* au II<sup>e</sup> stade cyclopoïde parasité par *Blastodinium contortum*. Stade I, ( $\times 150$ ). (Croquis rapide).

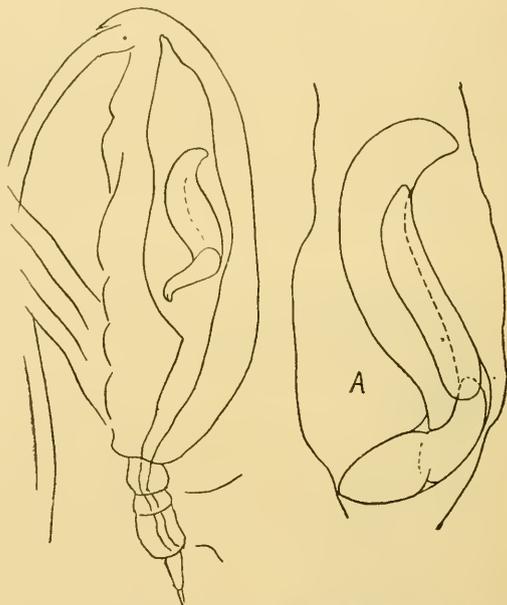


FIG. LXXXV. *Paracalanus parvus* à trois pléonites parasité par *Blastodinium contortum*. Stade 1-2 ( $\times 150$ ); a, le parasite grossi ( $\times 360$ ).

manière à former une file de cellules particulièrement bien reconnaissable chez cette espèce jusqu'au stade 16 (fig. 92). Dès le stade 4, on peut remarquer que l'axe de cette file décrit lui-même une hélice autour du trophocyte qui a repris la forme exacte de la première cellule initiale. Il y a intérêt à insister dès maintenant sur les rapports des éléments du parasite à ce stade, car ils se conserveront semblables pendant toute la sporogénèse, et ils nous permettront de reconnaître

à ce *Blastodinium* une orientation comparable à celle des autres espèces.

RAPPORTS DU TROPHOCYTE ET DES SPOROCTES. ORIENTATION PROPRE DU PARASITE. — Examinons un *B. contortum* dans la situation où il se présenterait si nous le regardions en place dans son hôte, par la face gauche de ce dernier. Son extrémité antérieure qui est ventrale par rapport au

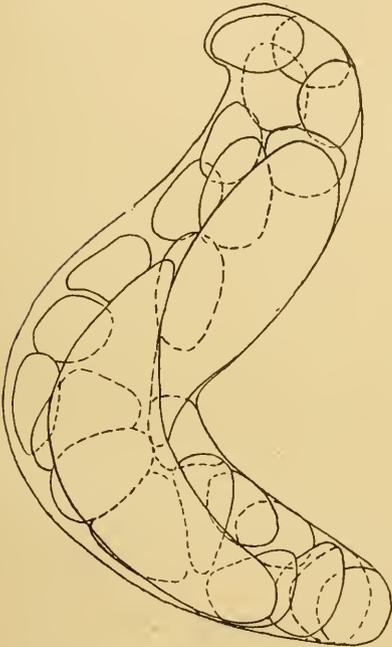


FIG. LXXXVI. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus* à trois pléonites type moyen. ( $\times 360$ ). On remarquera la scission subtransversale du trophocyte.

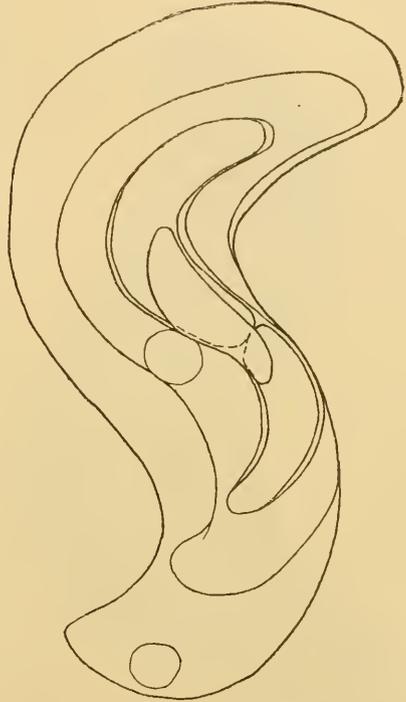


FIG. LXXXVII. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus*. Forme type, montrant la scission du gonocyte.  $\times 360$ .

Copépode est dirigée vers notre gauche et son extrémité postérieure dorsale par rapport à l'hôte est dirigée vers notre droite. Le trophocyte très allongé est lui-même tordu en hélice, et ses extrémités sont équidistantes des pôles du parasite. Cette situation médiane du trophocyte est constante. Le trophocyte est tangent à la coque I suivant une génératrice hélicoïdale du fuseau tordu, génératrice qui, dans la région équatoriale du parasite, court sur sa face tournée constamment vers le dos de l'hôte. L'axe de la file des sporocytes fait une course inverse de celle que fait l'axe du trophocyte.

Si l'on pouvait détordre un tel *Blastodinium* après l'avoir fixé au Copépode au niveau de son équateur, on obtiendrait un parasite fusiforme rectiligne, dont le trophocyte serait tangent à la coque I suivant une génératrice du fuseau courant le long de sa face qui est tournée vers le dos de l'hôte. Prenant comme repère cette situation du trophocyte que nous avons reconnue comme dorsale chez *B. spinulosum* et *B. crassum*, nous

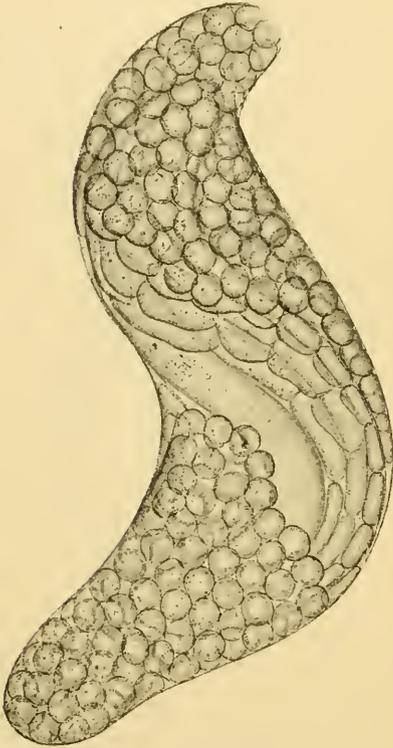


FIG. LXXXVIII. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus*. Forme type tétrablastique. ( $\times 360$ ).

voyons que l'orientation propre d'un *B. contortum* coïncide avec l'orientation du Copépode, et cela d'une manière constante, chez les formes tordues aussi bien que chez celles qui sont redressées. Si la plupart des figures qui se rapportent à *B. contortum* et à *B. hyalinum* représentent ces parasites avec une orientation inverse de celle que nous avons donnée aux exemplaires des autres espèces, c'est qu'au moment où elles ont été exécutées, je n'avais pas encore déterminé l'orientation réelle des parasites qui nous occupent. Je n'ai pas jugé que ce défaut, d'ailleurs facile à corriger par la pensée, dût m'obliger à les remplacer.

**BRIÈVETÉ DE LA PÉRIODE. POUSSÉES SUBINTRANTES. STADES POLYBLASTIQUES.** — La brièveté de la période chez *B. contortum* est telle que, le stade I-8 étant atteint, le plus souvent dès le stade I-4, et peut-être

même dès le stade I-2, le trophocyte se scinde à nouveau, fournissant la cellule mère d'une deuxième poussée de sporocytes. Le parasite devient diblastique. Ce qui se passe à l'intérieur de la coque II reproduit exactement ce que nous avons observé à l'intérieur de la coque I. Les rapports des éléments s'y retrouvent les mêmes.

Les sporocytes de la première poussée continuent à se multiplier; leurs divisions ne m'ont pas paru synchrones de celles des sporocytes de la seconde poussée, de sorte que les formules sporogénétiques sont

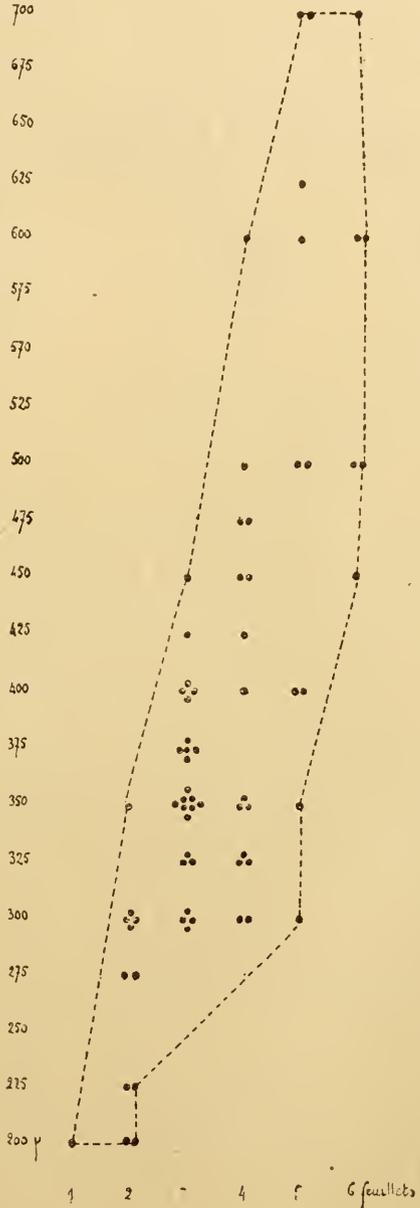
assez variables : I-4-8, I-4-16, I-8-16, I-8-32, I-8-64.

RELATION ENTRE LE DEGRÉ DE DÉVELOPPEMENT DU PARASITE ET LE DEGRÉ DE DÉVELOPPEMENT ET LA TAILLE DE L'HÔTE. — Ce sont ces stades diblastiques, ou très rarement des stades moins avancés monoblastiques, que l'on rencontre chez les Copépodes à 2 ou 3 pléonites, dont le céphalothorax mesure de 160 à 250  $\mu$ . L'infection du Copépode par le Périidinien et le développement sporogénétique de celui-ci sont donc très précoces. Les stades monoblastiques mesurent de 100 à 150  $\mu$  sans tenir compte des courbures. Les stades diblastiques mesurent de 150  $\mu$  à 350  $\mu$ , ce qui est un maximum, pour des *Paracalanus* mesurant de 500 à 650  $\mu$ .

Mais le parasite peut pousser beaucoup plus loin son développement chez des hôtes qui lui offrent des conditions d'existence plus larges, chez *Clausocalanus furcatus*, dont le céphalothorax mesure jusqu'à 750  $\mu$  et chez *Cl. arcuicornis*, où le céphalothorax atteint quelquefois 1000  $\mu$ . Il devient alors tritétra-penta-hexa-heptablastique, et peut lui-même atteindre 700  $\mu$  de long sur 200  $\mu$  de large! Il est bien visible à l'œil nu.

*B. contortum* chez *Clausocalanus furcatus*

Fréquence des longueurs en fonction du stade sporogénétique (nombre des feuilletés)



Il remplit toute la portion céphalothoracique du tube digestif du Copépode depuis la tête jusqu'à l'abdomen. Il la dilate à ce point qu'il paraît, de prime abord, habiter la cavité générale de l'hôte. Chez ce *Blastodinium*, l'élasticité des coques est si grande que ce n'est pas elle, mais bien la capacité de l'intestin de l'hôte qui limite le développement du parasite.

Le diagramme suivant montre, et d'une manière particulièrement nette, la relation qu'il y a entre la taille du parasite et le nombre de ses feuilletts (lui-même fonction de la taille de l'hôte) :

Voici quelques formules qui donneront une idée approximative de la constitution des parasites à 3, 4, 5 feuilletts :

$$\begin{array}{r}
 3 \left\{ \begin{array}{l} \text{I-4-8-32} \\ \text{I-8-16-64} \\ \text{I-8-32-128} \end{array} \right. \quad 5 \left\{ \begin{array}{l} \text{I-8-16-32-64-128} \\ \text{I-8-32-64-128-256} \\ \text{I-8-32-128-256-512} \end{array} \right. \\
 \\
 4 \left\{ \begin{array}{l} \text{I-4-8-32-64} \\ \text{I-8-32-64-128} \\ \text{I-8-32-128-256} \end{array} \right. \quad 6 \quad \text{I-8-32-64-128-256-512} \\
 \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad 7 \quad \text{I-8-16-32-64-128-256-512}
 \end{array}$$

On voit que la période est variable et que le nombre des sporocytes mis en liberté à la fin d'une poussée est en rapport avec le degré de développement du parasite. J'ai trouvé assez fréquemment et en plein jour des sporocytes en voie de libération.

#### DURÉE PROBABLE DE LA PÉRIODE ET DE LA POUSSÉE SPOROGÉNÉTIQUES.

— Je n'ai pas de documents précis, numériques, sur la durée absolue de la période sporogénétique et la durée de la sporogénèse totale, à partir de la division de la cellule initiale jusqu'à la déhiscence de la poussée correspondante. Le fait d'avoir observé assez souvent en plein jour des sporocytes en voie de libération dans l'intestin, m'incite à penser que la durée absolue de la période sporogénétique est inférieure à vingt-quatre heures, e'est-à-dire à celle des espèces précédentes, et en général de toutes les espèces monoblastiques. Les poussées de spores seraient donc plus nombreuses en un temps donné que chez les autres *Blastodinium* qui parasitent les mêmes hôtes et comme elles ont en même temps plus d'éléments, il est permis de voir là la raison de la prédominance que nous avons notée au début de ce chapitre de *B. contortum*, chez *Paracalanus parvus* et chez les deux *Clausocalanus*.

DINOSPORES. — J'ai obtenu à plusieurs reprises les dinospores de cette espèce à partir de sporocytes déjà libérés dans l'intestin. La forme

gymnodienne n'apparaît qu'au bout de quelques heures, et après une ou deux divisions à l'état libre. L'une de ces dinospores est représentée en 99 bis. Elle ne diffère en rien de celles des autres espèces pigmentées. Gardées en chambre humide, elles s'arrondissent et s'enkystent au bout d'un ou de deux jours.

SCISSIPARITÉ SIMPLE ACCIDENTELLE. — Ce phénomène est tout à fait exceptionnel. J'ai dit au début de ce chapitre que je n'en avais observé en tout que trois cas seulement.

1<sup>er</sup> cas. C'est celui d'un parasite présentant à l'intérieur d'une coque externe, contenant elle-même  $n$  sporocytes, deux coques indépendantes protégeant chacune 1 trophocyte et 16 sporocytes (fig. LXXXIX). Si la forme de l'individu total ne laisse pas de doute qu'il s'agisse d'un *B. contortum*, il faut reconnaître que la forme des coques secondaires est fort aberrante pour cette espèce. L'ensemble des deux coques secondaires occupe bien exactement la place qu'occuperait normalement l'unique coque secondaire. Mais chacune d'elles a la forme d'un croissant de lune sans marques de torsion en hélice, et je me demande quel aurait bien pu être le galbe des deux individus qui seraient résultés de la déhiscence de la coque primaire. A remarquer aussi que dans l'une d'elles le trophocyte est équidistant des pôles, tandis que dans l'autre, il est en situation extrême. Ces trophocytes sont d'ailleurs singulièrement robustes.

Cette forme aberrante des parasites secondaires a peut-être la valeur d'une mutation, qui serait ici l'effet de ce phénomène exceptionnel qu'est pour *B. contortum* la scissiparité, agissant sur l'organisme comme le ferait un traumatisme. Il ne semble pas d'ailleurs qu'une telle forme ait jamais pu se fixer, du moins dans nos parages, car je n'en ai jamais trouvé

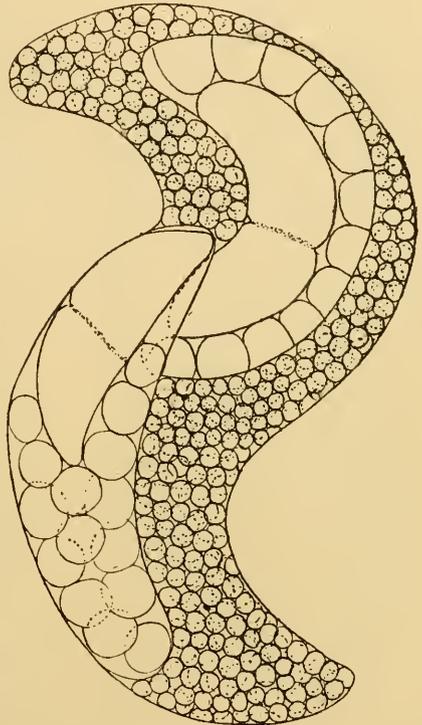


FIG. LXXXIX. *Blastodinium contortum* de *Clausocalanus furcatus*. Individu scissipare. On remarquera la forme aberrante des coques internes. (Préparation comprimée) ( $\times 360$ ).

d'autres exemples la rappelant de près ou de loin. Au surplus la scissiparité simple ne produit-elle pas toujours de semblables anomalies.

Les deux autres cas étudiés en sont une preuve.

2<sup>e</sup> cas. Il s'agit de deux parasites indépendants rencontrés dans un même *Paracalanus*. Tous deux de la forme *contortum* type, ils sont rigoureusement semblables et exactement au même stade de leur sporogénèse : I.2.32.128, ce qui permet, je crois, d'écarter l'idée qu'ils pourraient provenir de deux dinospores qui se seraient simultanément introduites et parallèlement développées dans le Copépode. Ce n'est point là cependant une certitude absolue.

La figure xc les représente en place dans l'intestin du Copépode, lequel est vu par sa face droite. On voit qu'ils sont en situation réciproque, disposés au mieux de l'utilisation de leurs courbures pour la réalisation du volume minimum.

Cette situation, ils l'auraient probablement acquise par l'effet des pressions de la paroi digestive, s'ils ne l'avaient eue d'emblée du simple fait de leur disposition originelle dans la coque de l'individu initial. On peut concevoir que l'anomalie du cas n° 1 résulte de ce que les sporocytes fils n'ont pas, après la division qui les a produits, régénéré l'un sa moitié antérieure, l'autre sa moitié postérieure.

Le troisième cas, a été constaté chez la variété *hyalinum*. Nous y reviendrons au paragraphe consacré à celle-ci. Il faut peut-être aussi considérer comme d'origine scissipare l'association binaire de deux formes supertordues, représentées par la fig. xcvi, p. 191.

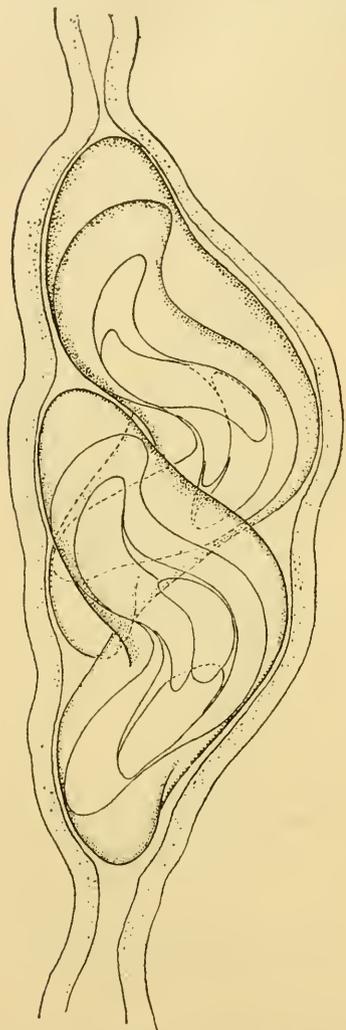


FIG. xc. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus* (forme type). Groupe II (scissiparité exceptionnelle) ( $\times 360$ ).

II. VARIATIONS<sup>1</sup>.

Pour analyser la forme des individus de cette espèce et rendre compte de l'étendue des variations qu'elle comporte il faut en considérer le galbe est la structure.

Les caractéristiques du galbe sont la longueur du pas de l'hélice, le nombre de ses tours, et le rapport du diamètre équatorial à la distance des pôles.

De la structure, il faudra envisager :

1° La situation des coques les unes par rapport aux autres, en particulier leurs distances aux pôles, qui varient selon le degré d'obliquité du plan de scission du trophocyte. Une scission très oblique, sublongitudinale, telle que le gonocyte est latéral au trophocyte, produit une génération de sporocytes qui débordent cette dernière également en avant et en arrière<sup>2</sup>. Une scission plus transversale, telle que le gonocyte est postérieur au trophocyte, a pour conséquence le refoulement de celle-ci en avant par les sporocytes qui se développent derrière elle ;

2° L'étendue du hile. Ce caractère est fonction de la durée absolue de la période sporogénétique et du degré de torsion de l'individu. Quand la période sporogénétique est courte, les sporocytes d'une poussée ne se multiplient pas assez vite pour former

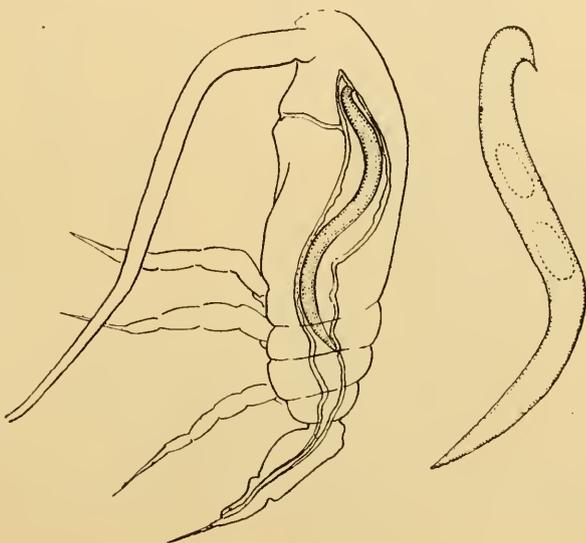


FIG. XCI. *Paracalanus parvus* au 11<sup>e</sup> stade cyclopoïde, parasité par *Blastodinium contortum* (forme grêle). Stade I. ( $\times 150$ ). Le parasite isolé ( $\times 230$ ).

1. Je n'ai nullement la prétention de faire ici une étude méthodique de la variation chez *B. contortum*. Je n'ai de données biométriques suffisantes que pour un très petit nombre d'individus. Une étude de ce genre ne peut être entreprise avec toutes les garanties désirables de certitude, sur le matériel qui nous occupe, à cause de l'impossibilité absolue, où l'on est de choisir les parasites tous au même stade, afin qu'ils soient rigoureusement comparables. Ceci est vrai pour tous les *Blastodinium*. De deux individus au même stade 1/32 par exemple, l'un peut avoir produit 20 poussées de sporocytes tandis que l'autre en sera à sa première.

2. C'est la même cause : division sublongitudinale du trophocyte, qui chez *B. navicula*, engendre le même effet : situation constamment médiane du trophocyte.

à la coque qui les sépare de la poussée suivante, et qui se dilate au fur et à mesure que poussent les cellules qu'elle contient, un revêtement continu. Il subsiste alors un hile assez étendu. Quand la période est longue, les sporocytes recouvrent toute la surface de la coque qui leur est sous-jacente et le hile est réduit. Il peut même y avoir deux assises de sporocytes d'une même poussée.

On conçoit que le hile se comble le plus facilement chez les formes les

moins tordues, puisque la torsion a pour effet de rendre tangentes intérieurement les unes aux autres les coques successives;

3° Le degré de pigmentation.

**TYPE *contortum* MOYEN.** — Nous avons vu que chez les individus jeunes, la torsion était égale à un tour, ou un tour et demi environ. Nous considérons cette torsion d'un tour à un tour et demi comme originelle, nous réservant d'en justifier plus loin, et nous la considérons comme caractéristique du

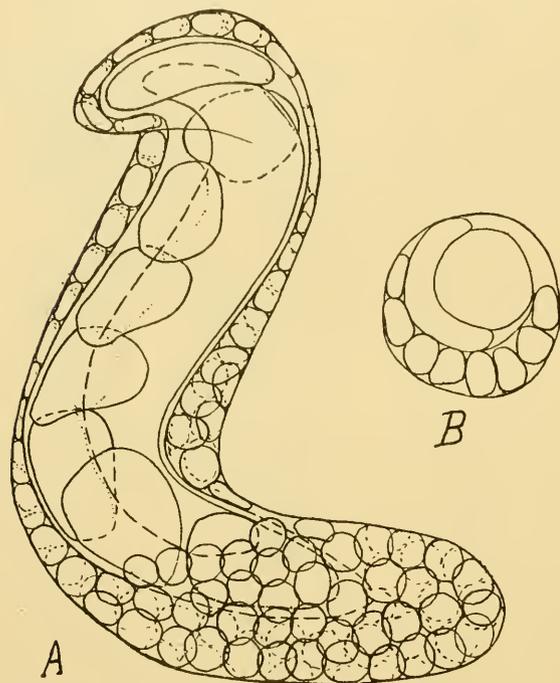


FIG. XCH. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus* (type moyen grêle); a, forme diblastique; b, sa section en coupe optique.

type *contortum* pur. Ce type se trouve surtout réalisé par les *B. contortum* des *Paracalanus* adultes, tels que ceux représentés par les figures 94.

L'hélice est à pas relativement court de sorte qu'en projection verticale l'individu présente une forme en S ou en Z très accusée. Le corps est trapu. Le rapport du diamètre équatorial à la distance des extrémités est en moyenne de  $\frac{1}{3}$ . L'aspect général est robuste. L'extrémité postérieure est généralement plus massive que l'antérieure. Celle-ci est souvent subaiguë, mais très rarement recourbée en crosse, ce qui est en rapport avec le médiocre allongement du corps.

Ces *Blastodinium* ont en général 3 feuilletts sporaux, au plus 4 ou 5 chacun d'une seule assise de sporocytes. Le trophocyte et les coques successives sont sensiblement équidistants des pôles du parasite, parfois un peu plus proches du pôle antérieur que du pôle postérieur. Ils ont la forme et la courbure de la coque externe. Le hile est toujours bien marqué. Il occupe toute l'étendue de la seconde coque, sauf son extrémité postérieure, qui est noyée dans la masse des sporocytes.

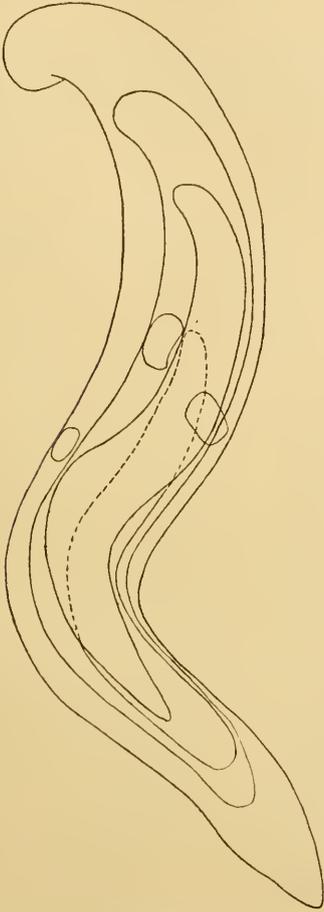


FIG. XIII. *Blastodinium contortum* de *Clausocalanus furcatus*. Forme grêle triblastique. ( $\times 360$ ).

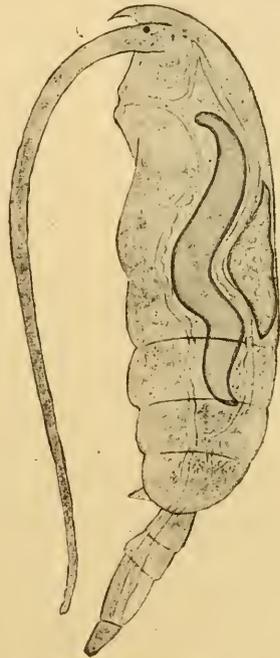


FIG. XIV. *Clausocalanus furcatus* ♀ à trois pléonites parasitée par *Blastodinium contortum* forme supertordue. ( $\times 150$ ).

Une forme telle que celle figurée en 94 avec son hile réduit et ses sporocytes 1 en deux assises, est exceptionnelle. Elle l'est aussi par le défaut de la pigmentation. La teinte du pigment est jaune verdâtre. Quand la dépigmentation n'est que partielle, elle est toujours beaucoup plus marquée au pôle antérieur qu'au pôle postérieur, au centre qu'à la périphérie.

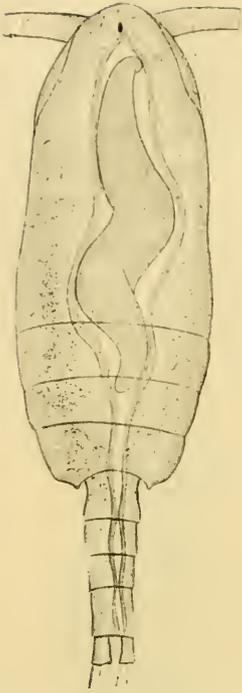


FIG. XCV. *Paracalanus parvus* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum*, forme supertordue. ( $\times 150$ )

remarque, en rapport avec l'allongement du corps, la courbure en crosse très accentuée de l'extrémité antérieure, et la tendance des coques à se rapprocher de cette extrémité. Le hile est plus étendu que dans les formes précédentes, ce qui est une conséquence de la torsion plus accusée. L'extrémité postérieure de la seconde coque affleure la surface complètement dégagée des sporocytes les plus anciens. Ces formes sont généralement bien colorées, mais leur pigmentation est sujette aux mêmes variations que chez les formes types. Elles sont loin d'être aussi communes que ces dernières. Elles se rencontrent aussi bien chez les *Clausocalanus* que chez les *Paracalanus*. Leur taille est en rapport avec celle de leurs hôtes.

Les individus pigmentés sont plus chargés d'inclusions que les incolores. Chez ceux-ci, toute trace du substratum même du pigment peut disparaître. Ce sera la règle chez les formes de la variété *hyalinum*.

A partir de ce type *contortum* pur, la variation s'exerce dans deux sens opposés. Elle aboutit soit à une torsion plus accentuée du corps et à l'amaigrissement du galbe, soit à une détorsion accompagnée d'un empatement de la forme.

FORMES SUPERTORDUES. — Les figures 95, 96, LXXX, LXXXI, XCIV, XCVII montrent des *Blastodinium* à 3 feuillets sporaux qui décrivent deux tours et deux tours et demi d'hélice, à pas très long. La distance des pôles peut atteindre 300 à 400  $\mu$ . Le rapport du diamètre équatorial à la distance des pôles est de  $\frac{1}{5}$  à  $\frac{1}{8}$ . On

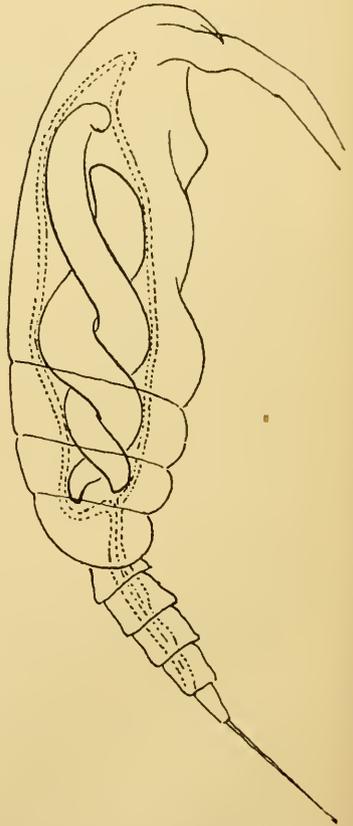


FIG. XCVI. *Paracalanus parvus* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum*, forme supertordue, groupe II (scissiparité exceptionnelle) ( $\times 150$ ).

Ce type supertordu m'a fourni chez *Paracalanus parvus* un cas d'association binaire, d'origine vraisemblablement scissipare (fig. xcvii). Les deux individus étaient en effet au même stade : 3 feuilletts sporaux. Leur torsion, ainsi que leur élongation, était la plus accentuée que j'aie jamais observée. Ils étaient enroulés l'un sur l'autre, comme les deux serpents d'un caducée, mais ils avaient cependant leur orientation normale. Ils fournissaient ainsi le plus bel exemple d'utilisation maxima de la cavité intestinale.

FORMES DÉTORDUES. — La variation due au redressement du corps nous intéressera davantage, car elle aboutit à des formes qui sont beaucoup plus éloignées du type que celles que nous venons d'examiner, et que l'on doit même considérer, nous le montrerons, comme étant en voie de s'en isoler.

Dans ces formes redressées, les tours d'hélice ne sont plus représentés que par de simples sinuosités en S ou en Z, en double S ou en double Z, soit qu'elles dérivent de formes à un tour ou à deux tours de spire. Car les unes et les autres paraissent capables de subir la détorsion. Celle-ci consiste surtout en un aplatissement du corps dans le sens latéral, en une atténuation des sinuosités dans le sens dorso-ventral. Une des conséquences du redressement est la réduction du hile, qui chez ces formes disparaît complètement lorsque la période n'est pas trop courte. Un autre phénomène qui est sans rapport immédiat avec le précédent, puisqu'il se manifeste aussi bien chez les formes très tordues, mais dont s'accompagne presque toujours le redressement, c'est la dépigmentation partielle et le plus souvent totale.

La figure 97 représente une forme tétrablastique parasite de *Clausocalanus arcuicornis*, qui paraît dérivée d'un type à faible torsion. A part la crosse antérieure, il n'y a qu'une courbure dorso-ventrale. A remarquer que le trophocyte est plus incurvé que le corps entier. Le hile est très étendu, mais limité à la face droite du corps. Dépigmentation totale.

La figure 98 montre une autre forme redressée parasite de *Clausoca-*

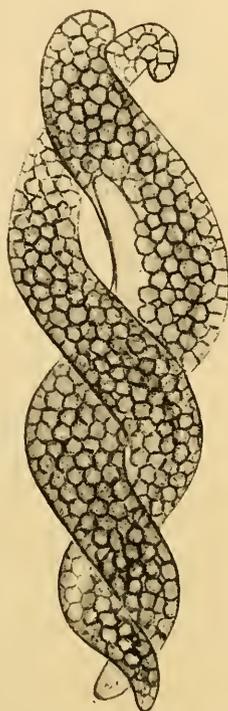


FIG. XCVII. *Bl. stodinium contortum* de *Paracalanus parvus*. Forme supertordue, groupe II (scissiparité exceptionnelle) ( $\times 360$ ).

*lanus arcuicornis*; forme de grande taille, à 7 feuillets sporaux ( $430 \mu$  sur  $80 \mu$ ) dont les deux premiers chacun à deux assises de sporocytes. Abstraction faite de la crosse, une seule courbure médiane bien mar-

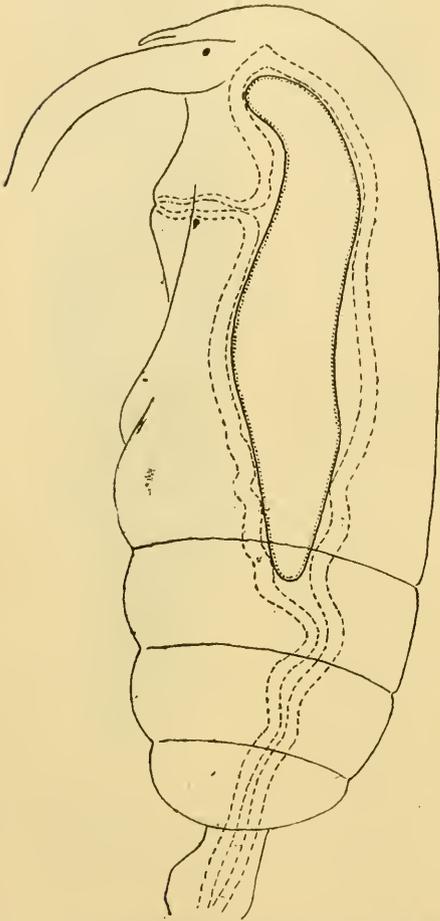


FIG. xviii. *Clausocalanus arcuicornis* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum*, forme détordue ( $\times 150$ ).

quée. Le hile est aussi, bien que très étendu, unilatéral. Le trophocyte a la courbure du corps, moins la crosse. Il est totalement incolore. Les feuillets sporaux sont d'autant plus colorés qu'ils sont plus anciens. Mais leurs trophocytes antérieurs sont complètement dépigmentés.

La forme tétrablastique qui est représentée par la figure 97, parasite d'un *Paracalanus*, a un galbe plus complexe que les précédentes et dérive probablement d'un type à un tour et demi ou deux tours de spire. Le hile est à peu près complètement comblé. Il n'y a qu'un affleurement très limité de la coque 2 à la partie postérieure ventrale du parasite, et un autre encore plus réduit dans la région antérieure de la face ventrale. La courbure du trophocyte est moins accusée que celle du corps. La dépigmentation est incomplète, mais égale, ce qui est rare.

Chez tous les parasites précédents, le trophocyte est encore au moins aussi tordu que le corps. La

figure cviii représente des formes où le trophocyte et les coques les plus jeunes sont plus redressés.

Ces formes à trophocyte redressé nous amènent au type *hyalinum*, chez lequel ce galbè de la cellule initiale est de règle.

**Blastodinium contortum hyalinum** CHATTON 1911

Fig. 37, pl. IV; 100-104, pl. IX.

*B. hyalinum* CHATTON (1911, p. 474).

« Parasit I », APSTEIN (1911, p. 207).

Type de la variété parasite de *Clausocalanus arcuicornis* DANA, à Banyuls-sur-Mer. Fig. 100-104, pl. IX, et fig. C, CI, CII, CIX, CXV.

**Sommaire**

Hôtes, p. 193.

I. — Stades polyblastiques, p. 195. — Forme, dimensions, orientation, p. 195. — Rapports du trophocyte et des feuillets de sporocytes, obturation du hile, p. 198. — Défaut de pigmentation et absence d'inclusions, p. 199. — Labilité, p. 199.

II. — Stades monoblastiques et diblastiques, p. 200. — Relation entre le développement et la taille de l'hôte et le développement du parasite, p. 200.

III. — Le « Parasite I » d'APSTEIN, p. 200.

HOTES. — Cette variété se rencontre à Banyuls dans les mêmes hôtes que les formes types. Elle est moins fréquente que ces dernières chez *Paracalanus parvus*, mais elle prédomine au contraire chez les *Clau-*

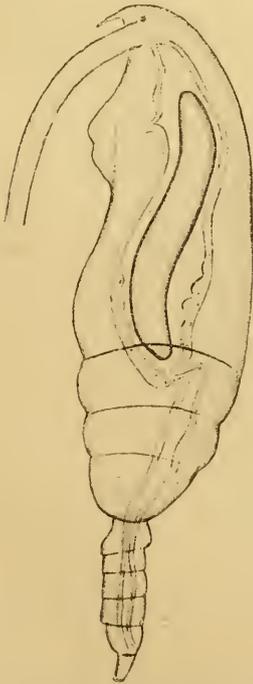


FIG. XCIX. *Paracalanus parvus* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum*. Stade I-8-16 (× 150).

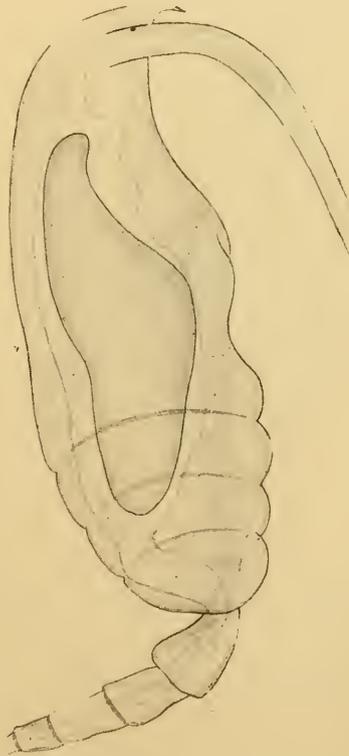


FIG. C. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum* (× 150).

*socalanus*. Elle y [est] même plus commune que les formes normales.

Je rappelle qu'APSTEIN (1911) a observé chez différents Copépodes de la mer du Nord et de la Baltique méridionale : *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus* (sp?), *Paracalanus* (sp.?) où il les a trouvés communs, et chez *Centropages* (sp?) et *Acartia Clausi* où ils n'ont été vus

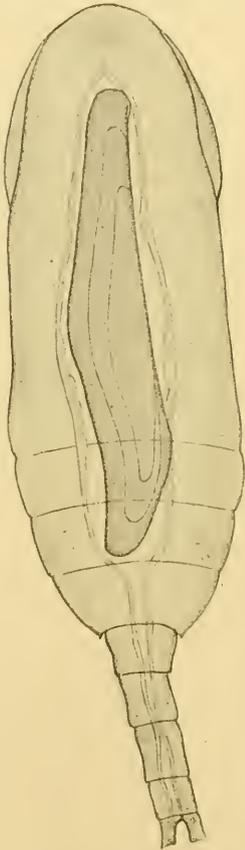


FIG. 01. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum* (× 150).

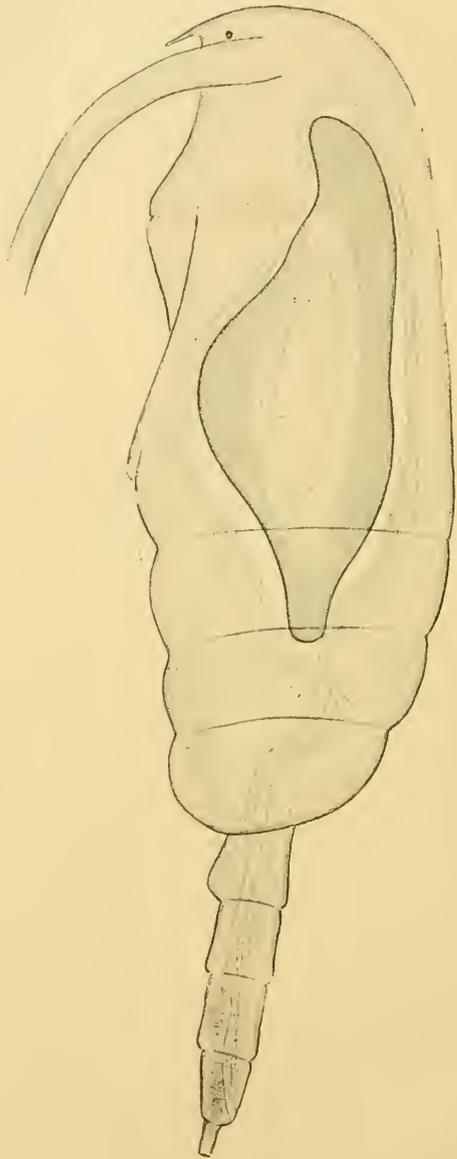


FIG. 03. *Clausocalanus arcuicornis* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum*. forme très trapue (× 150).

qu'une [fois, des parasites sur la nature et les affinités desquels l'auteur ne s'est pas prononcé. Nous montrerons après avoir étudié les formes

de Banyuls, qu'on doit leur identifier les parasites signalés par APSTEIN, sous la rubrique « *Parasit I* ».

Abandonnant le plan suivi partout dans ce mémoire pour la description des espèces, nous étudierons d'abord les formes adultes qui nous permettront une comparaison immédiate avec les formes redressées de *B. contortum* dont il vient d'être question.



FIG. III. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum*. Deux individus dissemblables ( $\times 150$ ). (Croquis rapide. Préparation comprimée.)

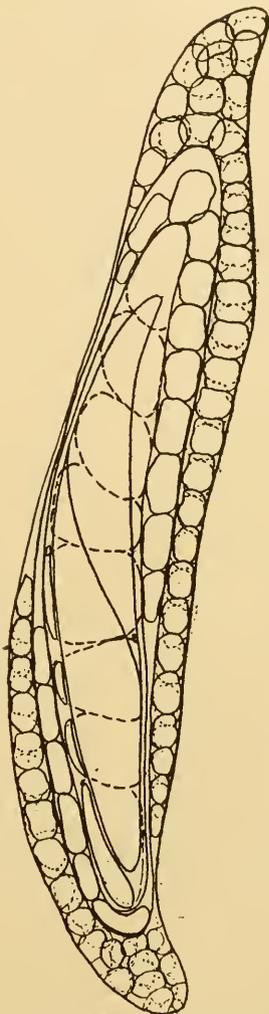


FIG. IV. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*. Forme grêle triblastique ayant certains caractères de *B. contortum* (forme et division subtransversale du trophocyte) ( $\times 260$ ) (vue en coupe optique).

### I. STADES POLYBLASTIQUES.

FORME. DIMENSIONS. ORIENTATION. — *B. hyalinum* est comme *B. contortum* une forme essentiellement solitaire. L'unique exception

constatée à cette règle sera discutée à la fin du paragraphe relatif à la reproduction.

La figure 37 représente un parasite en place dans son hôte. Il saute

aux yeux que son orientation dans l'hôte est exactement celle qu'y offrent les diverses formes de *B. contortum*. Il est donc inutile d'y insister à nouveau.

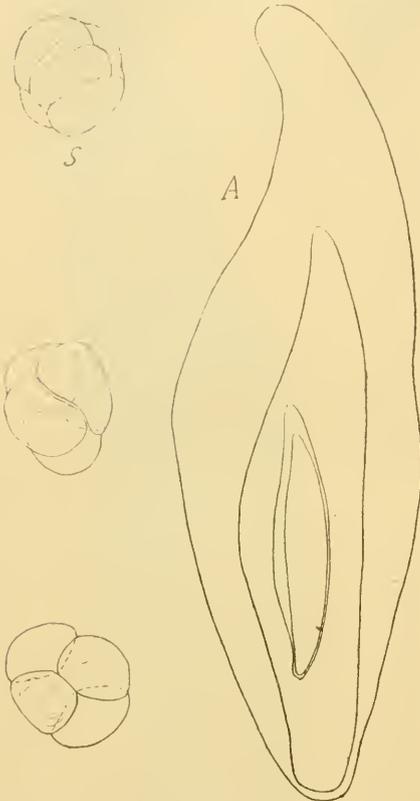


FIG. CV. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*; a, forme triblastique trapue ( $\times 260$ ); s, sporocytes moyens de la même, en voie de division tétrade ( $\times 550$ ).



FIG. CVI. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*, coques internes d'une forme grêle tétrablastique ( $\times 180$ ) (très grande taille).

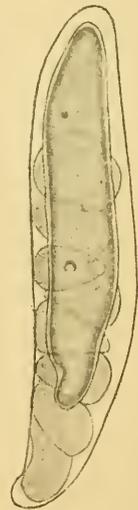


FIG. CVII. *Blastodinium hyalinum* trophocyte et sporocyte, extraits d'un parasite polyblastique. ( $\times 260$ ).

[ Considérons particulièrement le parasite de la figure 100. C'est une forme moyenne, du type le plus commun. Elle mesure 330  $\mu$ .

entre les pôles sur 110  $\mu$ . de large et présente trois feuilletts de sporocytes recouvrant le trophocyte. On ne peut plus parler pour elle de galbe hélicoïdal. Il subsiste pourtant des traces manifestes de la torsion primitive : ce sont les sinuosités du contour, et une déviation légère, mais encore nette, du pôle antérieur vers la gauche et du pôle postérieur vers la

droite. On remarque que ces sinuosités reproduisent à peu près exactement celles de la forme redressée de la figure 97. Si elles sont plus accentuées que ces dernières, cela tient à ce que le parasite est moins gonflé de sporocytes. Les formes à nombreux feuilletts sporogénétiques sont en effet beaucoup plus massives et la concavité de la face dorsale

en particulier y disparaît complètement. Dans les unes et les autres, le ventre équatorial est très pro-

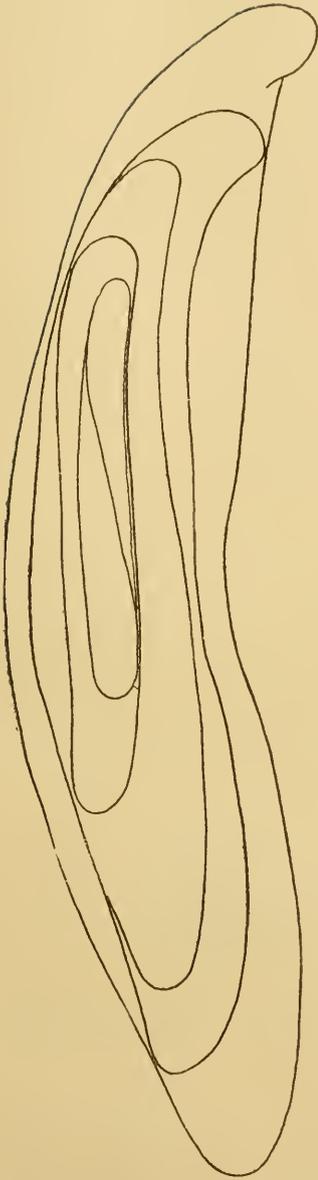


FIG. CVIII. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*. Forme tétrablastique ( $\times 260$ ).

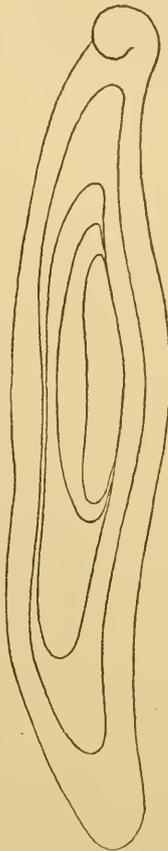


FIG. CIX. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*, forme grêle tétrablastique ( $\times 180$ ) (très grande taille).

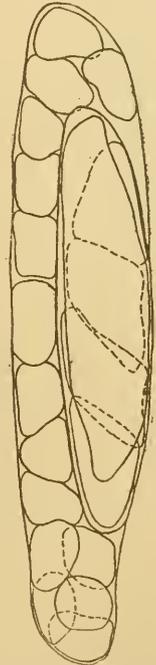


FIG. CX. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*, coques centrales d'un gros individu trapu ( $\times 260$ ).

noncé, tandis qu'au contraire le quart antérieur du corps a tendance à s'effiler en un long col qui s'enroule en crosse à son extrémité. La partie

postérieure conserve son aspect massif et chez les formes très développées, elle fait corps avec la masse moyenne du parasite. La taille des plus grandes formes (tétrablastiques) peut atteindre, chez *Clausocalanus arcuicornis* 830  $\mu$ . sur 160  $\mu$ .

RAPPORTS DU TROPHOCYTE ET DES FEUILLETS DE SPOROCTES. OBTURATION DU HILE. — Chez *B. contortum* type, la forme du trophocyte et des coques les plus récentes reproduisait à peu près fidèlement, toutes proportions gardées, celle du parasite total. Ici, il n'en est plus de même. Dans l'individu que nous considérons, la coque II est encore à peu près semblable à la coque I, mais son extrémité antérieure ne présente point l'enroulement en crosse.

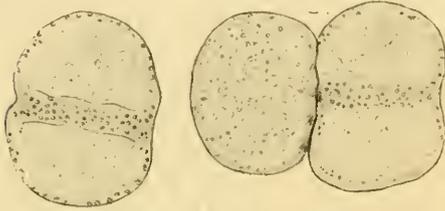
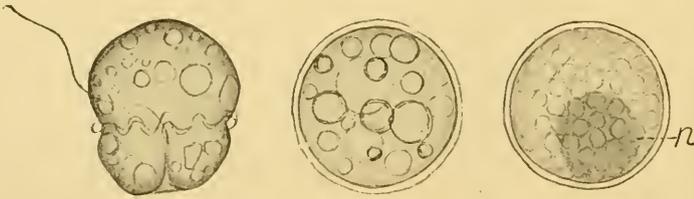


FIG. CXII. *Blastodinium hyalinum*. Sporocytes déhiscents, montrant l'accrolement en croix  $\times 1200$ .

La coque III diffère de la précédente par la réduction du col antérieur et surtout par l'absence de concavité dorsale. Quant à la forme du trophocyte, elle n'a plus rien de commun avec celle du parasite entier. C'est un cylindre à peine incurvé à pôle antérieur arrondi, et à pôle postérieur aigu. Cet aspect plus ou moins rigide du trophocyte, contrastant avec le modelé sinueux du parasite et des coques externes,

est tout à fait caractéristique de *B. hyalinum*. Un autre caractère très constant des formes moyennes et ultimes de cette variété est l'absence complète de hile, caractère qui ne se retrouve chez aucun autre *Blastodinium*. La couche des sporocytes I est continue. Elle enveloppe de toutes parts la coque II. Dans les parasites très développés à 4 et 5 feuillets de sporocytes, l'on pourrait voir encore le deuxième feuillet enfermer complètement la troisième coque. Mais il n'en est pas ainsi chez l'individu qui nous occupe. Le deuxième feuillet est interrompu sur toute la face



6. CXIII. *Blastodinium hyalinum* de *Paracalanus parvus*, spores et kystes de ces spores dans la carapace du Copépode mort (au bout de 10 heures). En n, noyau sporal coloré par le vert de méthyle acétique. ( $\times 1200$ ).

est tout à fait caractéristique de *B. hyalinum*. Un autre caractère très constant des formes moyennes et ultimes de cette variété est l'absence complète de hile, caractère qui ne se retrouve chez aucun autre *Blastodinium*. La couche des sporocytes I est continue. Elle enveloppe de toutes parts la coque II. Dans les parasites très développés à 4 et 5 feuillets de sporocytes, l'on pourrait voir encore le deuxième feuillet enfermer complètement la troisième coque. Mais il n'en est pas ainsi chez l'individu qui nous occupe. Le deuxième feuillet est interrompu sur toute la face

droite de la coque, formant là un hile homologue du hile de *B. contortum*. Chez tous les *B. hyalinum* que j'ai pu examiner, le hile existe toujours dans les coques centrales. Nous verrons qu'il existe toujours aussi chez les parasites jeunes. Il ne se comble que chez les individus adultes à partir du troisième feuillet de sporocytes.

DÉFAUT DE PIGMENTATION ET ABSENCE D'INCLUSIONS

— Le parasite est toujours entièrement et complètement incolore, et il passe très facilement inaperçu à côté des parasites presque toujours brillamment colorés que sont la plupart des autres *Blastodinium*. Le substratum du pigment lui-même a disparu. Il n'y a plus trace de chromoplastes. Les globes de réserves adipeuses ou amylacées y font complètement défaut. Seule une zone équatoriale, finement granuleuse, contraste avec l'aspect hyalin du corps. Les noyaux sont invisibles sur le vivant. Il n'y a point de vacuoles. L'aspect des éléments rappelle beaucoup celui des *Apodinium* et des *Syndinium*.

LABILITÉ. — Un caractère d'ordre physiologique, mais très constant, [de cette espèce, est son extrême labilité au contact de l'eau de mer. Alors que les formes colorées les plus fragiles *B. Mangini* ne souffrent qu'à la longue de son contact, *B. hyalinum* y subit de suite une altération profonde qui consiste dans la résolution rapide de son cytoplasme normalement si homogène, en un granulum sombre semé de vacuoles où s'observent des mouvements browniens. Au bout de peu de temps, les cellules gonflées sont réduites à leur pellicule d'enveloppe doublée intérieurement d'une mince couche granuleuse. Nous verrons que des altérations de même ordre se produisent

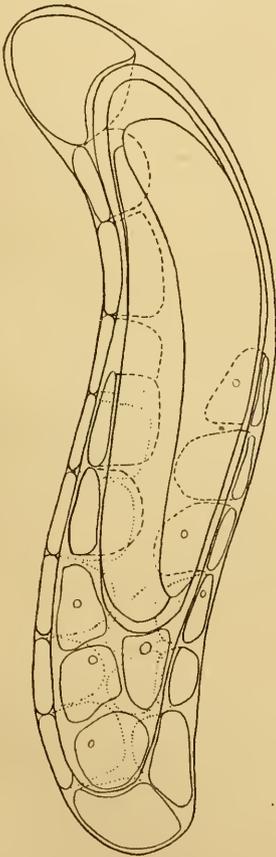


FIG. CXV. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis* à trois pléonites. Stade diblastique. On remarquera la scission sublongitudinale du trophocyte ( $\times 260$ ).



FIG. CXIV. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus furcatus*. Stade I dégénescent ( $\times 360$ ).

dans le plasmode hyalin des *Syndinium* quand l'eau de mer diffuse dans sa masse.

## II. STADES MONOBLASTIQUES ET DIBLASTIQUES.

Les formes jeunes montrent toutes encore un galbe nettement hélicoïdal, mais beaucoup moins accusé cependant que chez *B. contortum* type. Il n'en apparaît pas moins ainsi comme un caractère primitif de ces parasites.

Le stade le plus reculé que j'ai pu examiner est représenté dans la figure 104. Il provient d'un *Paracalanus parvus* à 3 segments abdominaux où le croquis XCIX le montre en situation. Il mesure 230  $\mu$  sur 30  $\mu$  entre les pôles et présente un trophocyte, un gonocyte et 8 sporocytes. La torsion en hélice est encore manifeste, bien que très atténuée. Vu dans tous les sens, le parasite a la forme d'une S très ouverte.

Au stade suivant, les trophocytes se sont dédoublés et forment la file longitudinale ordinaire, mais celle-ci n'est point elle-même enroulée en hélice autour du trophocyte (comparer avec la figure XCII de *B. contortum* type). Le trophocyte s'est lui-même scindé suivant un plan si oblique qu'il est presque longitudinal.

RELATIONS ENTRE LE DÉVELOPPEMENT ET LA TAILLE DE L'HÔTE, ET LE DÉVELOPPEMENT DU PARASITE. — Tout ce que nous avons dit à cet égard de *B. contortum* s'applique aussi à *B. hyalinum*. La taille varie de 150 (forme monoblastique) à 625  $\mu$  (forme à six feuillets) pour la longueur, et de 30 à 175  $\mu$  pour la largeur. Les formes où le ventre équatorial est le plus développé mesurent 480  $\mu$  sur 170  $\mu$ . Je n'ai jamais rencontré de formes à sept feuillets.

## III. LE « PARASIT I » D'APSTEIN 1911

Fig. CXVI.

J'ai dit déjà (p. 176) chez quels Copépodes et dans quels parages APSTEIN a observé ce parasite dont il n'a pas soupçonné la nature, et au sujet duquel il a commis des erreurs d'observation et d'interprétation dont il se fût gardé, sinon par des recherches plus soignées, du moins par d'élémentaires précautions bibliographiques<sup>1</sup>. Il se serait encore épargné cette hypothèse aussi gratuite que superflue d'une évolution du parasite

1. Le *Zoological Record* fait, depuis plus de dix ans, double mention de tous les parasites nouveaux décrits : l'un dans le livre consacré au group; auquel appartient le parasite, l'autre dans le livre consacré au groupe auquel appartient l'hôte.

chez le Hareng, que suffisent à ruiner l'abondance de celui-là et l'absence complète de celui-ci en Méditerranée.

Mais malgré ces imperfections, que j'ai déjà relevées (1911), la descrip-

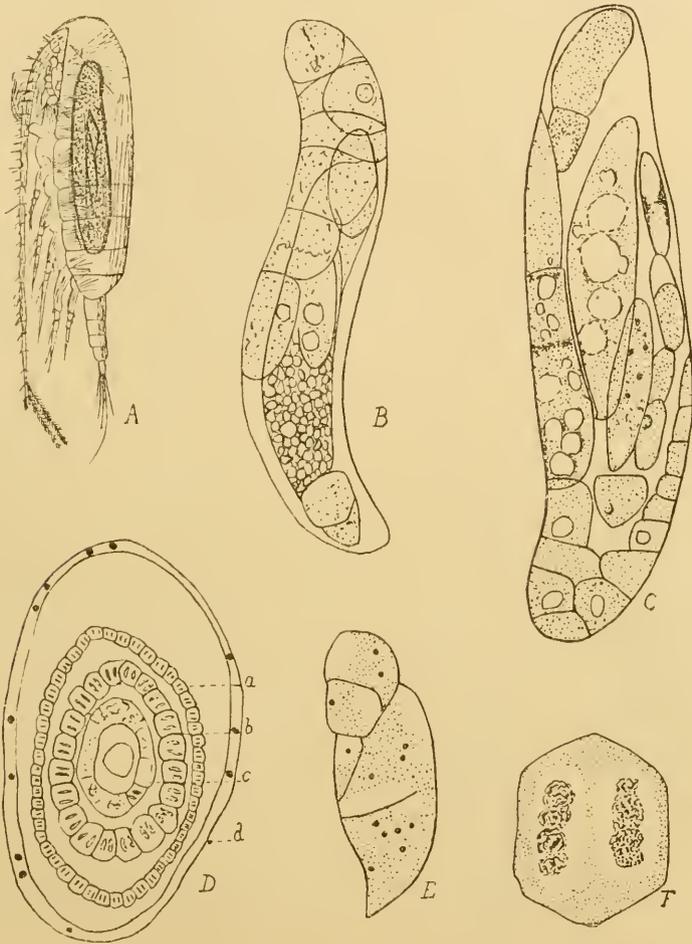


FIG. CXVI. *in* APSTEIN (1911). « Parasit I » de APSTEIN chez *Calanus finmarchicus*. *Blastodinium hyalinum* CHATTON; A, le parasite chez *Calanus finmarchicus*; B, parasite au stade I-8 ( $\times 220$ ); C, parasite au stade I-4-16 ( $\times 220$ ); D, coupe transversale d'un parasite triblastique, contenu dans l'intestin du copépode. On remarquera que tous les feuillets, même les centraux, sont figurés non interrompus. L'auteur a cru, sans doute devoir rétablir dans son dessin une continuité dont il attribuait le défaut à un accident de sa préparation. Or, nous savons qu'il existe toujours un hile dans les feuillets centraux ( $\times 220$ ); E, coupe longitudinale dans un jeune (?) individu, où les points noirs représenteraient les noyaux (1); F, cette figure qui représente un sporocyte du feuillet 2 est plus conforme que la précédente, à ce que nous connaissons de la cytologie de ces éléments.

tion d'APSTEIN, grâce aux croquis qui l'accompagnent, permet d'identifier avec certitude le « Parasit I » à notre *B. hyalinum*.

La figure B, par exemple, représente un jeune individu au stade I-8

probablement, tout à fait comparable à celui que représente notre figure 104. La figure C témoigne que le trophocyte et la cellule-mère se séparent par un plan de scission sublongitudinal. La figure C, rend grossièrement, mais fidèlement, la silhouette en coupe optique d'un parasite tri ou tétrablastique. D'après la figure D, qui représente la coupe transversale d'un parasite triblastique, les sporocytes formeraient autour du trophocyte trois feuilletts sporaux complets et concentriques, ce qui pour les deux internes ne correspond certainement pas à la réalité, comme on en trouve la preuve dans le croquis même de l'auteur représentant les parasites en coupe optique longitudinale. Quant à la continuité du feuillet externe, nous savons que c'est bien un caractère distinctif de *B. hyalinum*.

Abstraction faite de l'organisme que représente la figure I d'APSTEIN et qui n'a certainement rien de commun avec le Péridinien, tous les parasites représentés ont le galbe caractéristique de *B. hyalinum*. Aucun n'a la forme nettement hélicoïdale de *B. contortum*. Nulle part APSTEIN, qui observait cependant *in vivo*, ne fait allusion à une coloration de son parasite. Il n'y a donc pas à douter qu'il ait eu affaire à *B. hyalinum*. Il semble ainsi que dans les mers septentrionales, *B. hyalinum* existe indépendamment, non seulement des autres espèces, mais encore de la forme type *B. contortum*. Nous reviendrons sur ce fait au chapitre consacré à l'étude des relations des espèces entre elles.

#### FORMES D'IDENTITÉ INCERTAINE

##### **Blastodinium** s. p. $\alpha$

Fig. cxvii.

FIG. CXVII. *Blastodinium* sp.  $\alpha$   
de *Temora stylifera* ( $\times 180$ ).

Le 30 septembre 1908, j'ai observé dans une *Temora stylifera* DANA ♀ adulte, un très gros *Blastodinium* solitaire, que je n'ai jamais retrouvé par la suite dans ce Copépode cependant très commun dans le plancton de la baie de Banyuls. C'est aussi

le seul cas que j'ai relevé d'infection de *Temora stylifera* par un Péridinien.

Le croquis CXVII représente la forme et la constitution générale du parasite que je ne m'attarderai pas à décrire, car je n'en ai qu'une connaissance insuffisante. Extrait de l'hôte, il s'est rapidement altéré, et à cause de son épaisseur, il m'a été impossible de voir avec toute la précision désirable, les rapports des coques dans la partie centrale. Il mesurait  $750\mu$  de long, sur  $160\mu$  de large, le céphalothorax de l'hôte mesurant  $1000\mu$  de long. Il était *pentablastique*. Les deux feuillettes externes étaient bien colorés. Les trois feuillettes centraux et le trophocyte étaient incolores. Il ne me paraît identifiable à aucun des *Blastodinium* précédemment décrits. Il a le galbe général d'un *B. Pruvoti*, mais il s'en distingue par le nombre de ses feuillettes, par sa condition solitaire, et surtout par la situation médiane de son trophocyte et des coques successives. Ces deux derniers caractères le rapprocheraient de *B. contortum*, mais il ne présentait aucune trace de torsion hélicoïdale, et le trophocyte montrait une différenciation polaire normale aussi accentuée que chez *B. spinulosum* ou *B. Pruvoti*.

**Blastodinium** sp.  $\beta$ . (*B. inornatum*?)

Fig. CXVIII-CXIX

Le 9 novembre 1906, un *Clausocalanus* ♀ à l'avant-dernier stade, dont le céphalothorax mesurait  $650\mu$  m'a montré, à côté de deux *Blastodinium inornatum* au stade I-32, très pâles, un individu au stade I-8 tout différent de forme et d'aspect.

Un peu plus long et un peu plus large que ses deux coparasites, il s'en distinguait par son corps infléchi dans sa région médiane, par son pôle

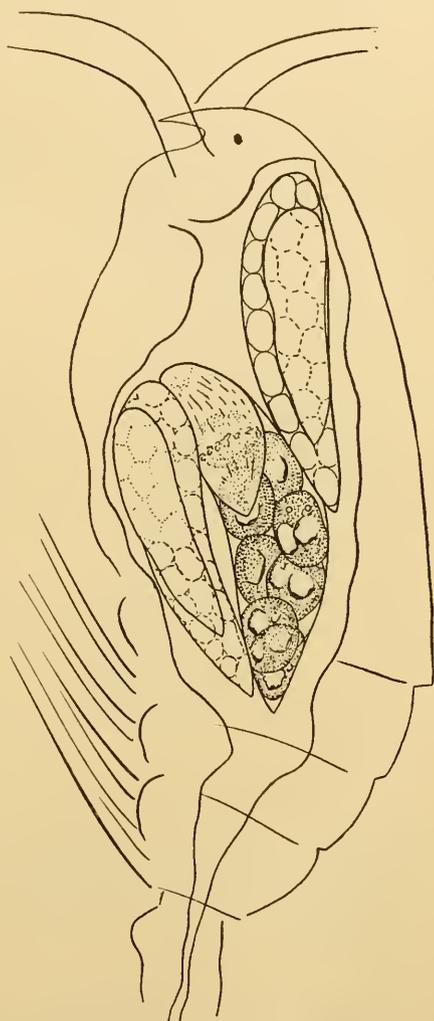


FIG. CXVIII. *Clausocalanus* avec *Blastodinium crassum inornatum* et un *Blastodinium* aberrant ( $\times 160$ ). Croquis rapide, légère compression de la préparation).

antérieur légèrement pointu, quoique non effilé, par son pôle postérieur arrondi, quoique atténué, et par la situation antérieure de son trophocyte (Fig. cxviii).

Il s'en distinguait aussi à première vue par sa pigmentation : le tropho-



FIG. CXIX. *Blastodinium* sp.  $\beta$  de *Clausocalanus furcatus*, individu aberrant d'un groupe III hétérogène dont les deux autres individus étaient du type *B. crassum inornatum* (fig. cxviii). ( $\times 380$ ).

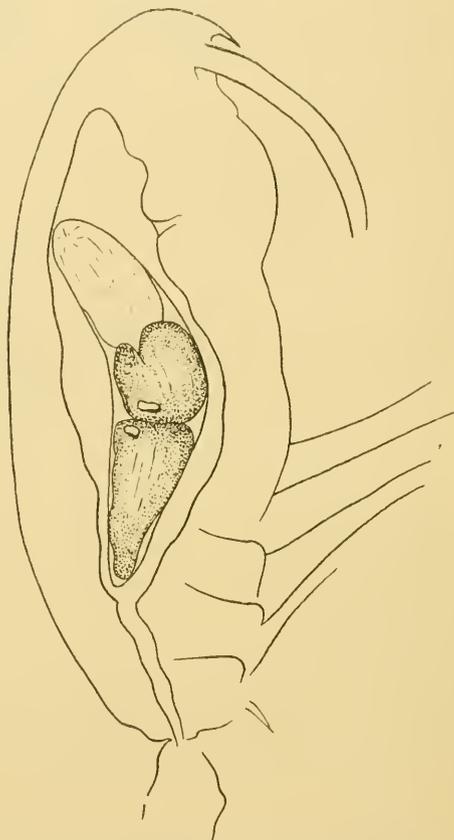


FIG. OXX. *Clausocalanus* parasité par *Blastodinium* sp.  $\beta$  ( $\times 160$ ) (croquis rapide).

cyte était tout à fait incolore et hyalin, tandis que les sporocytes étaient très fortement pigmentés et chargés de très grosses inclusions réfringentes à surface rugueuse. Le trophocyte présentait une crête très saillante à sa surface. Mais la coque, qui était plus épaisse que d'ordinaire, ne portait pas trace de spinules. C'est le seul cas où j'ai vu, au cours de mes recherches, deux parasites nettement différents d'aspect et de forme coexister dans le même Copéode.

Le lendemain 10 novembre, chez un autre *Clausocalanus* également immature, dont le céphalothorax mesurait 600  $\mu$ , je trouvai un parasite solitaire manifestement apparenté au précédent, présentant comme lui un pôle postérieur arrondi, une inflexion médiane très accentuée, un trophocyte antérieur incolore et hyalin et deux sporocytes postérieurs très pigmentés, mais non chargés d'inclusions. Il mesurait 300  $\mu$  sur 75  $\mu$ . Sa coque également épaissie était lisse. Sa concavité était tournée du côté du dos de l'hôte.

Que penser de ces parasites ? Il ne me paraît pas impossible que nous ayons affaire là à des individus anormaux ou altérés de *B. inornatum*. Chez cette forme, au stade de I-8, le trophocyte est toujours antérieur, le pôle postérieur quelquefois arrondi ; la dépression ventrale est toujours plus ou moins marquée. Il se peut que ces caractères exagérés se soient trouvés réunis chez un même individu.

Mais il est plus difficile de ramener au *B. inornatum* l'individu solitaire du 10 novembre. Je ne chercherai pas non plus à expliquer le contraste que présentaient trophocyte et sporocytes au point de vue de leur pigmentation. Il eût été bien intéressant de voir la répartition du pigment dans la cellule initiale ! Voici deux formes chez lesquelles la polarité morphologique et la polarité dynamique s'accompagnaient d'une polarité cyto-physiologique manifeste.

C'est peut-être aussi à *B. inornatum* qu'il faut rapporter les deux individus décrits ci-dessous :

### **Blastodinium** sp. $\gamma$

Fig. CXXI-CXXII.

1<sup>o</sup> Parasite solitaire chez *Clausocalanus arcuicornis*, diblastique, stade I-2-n (fig. CXXII). Dimensions et galbe de *B. inornatum*, mais à trophocyte tout à fait antérieur, hyalin et à sporocytes I contenant, comme chez les parasites sp.  $\beta$  (voir ci-dessus) de grosses inclusions en plaquettes, dont une beaucoup plus développée que les autres. Ces plaquettes se résolvent uniformément au contact de l'eau de mer en nombreux et fins granules. Sporogénèse subintrante.

2<sup>o</sup> Parasite solitaire chez un *Paracalanus parvus* ♀ à quatre pléonites (avant-dernier stade), diblastique — stade I-1-8-64, Incolore (fig. CXXI).

Cet individu était remarquable par le renflement du pôle postérieur,

beaucoup plus obtus que le pôle antérieur. La scission déjà achevée du trophocyte en deux cellules subégales non enfermées dans une coque commune paraît correspondre à une division scissipare. On remarquera aussi la brièveté de la période qui a séparé les deux poussées successives. Je rappelle que nous avons constaté un cas certain de sporogénèse subintrante chez *B. inornatum* (v. p. 138).

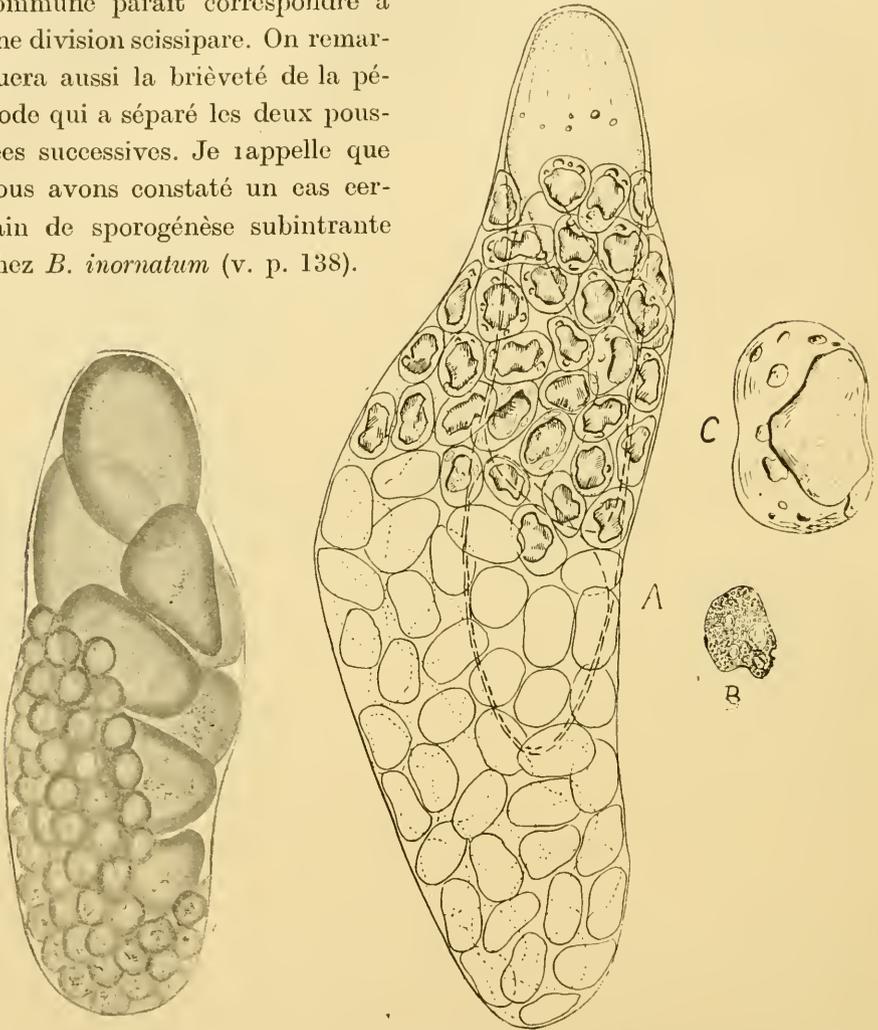


FIG. CXXI. *Blastodinium* sp.  $\gamma$  de *Paracalanus parvus*. ( $\times 360$ ).

FIG. CXXII. *Blastodinium* sp.  $\gamma$  de *Clausocalanus arcuicornis*; a, form diblastique ( $\times 260$ ); c, sporocyte avec ses plaquettes ( $\times 550$ ); b, résolution d'une plaquette en grains.

### *Blastodinium* s.p. $\delta$

Fig. CXXIII.

Il s'agit d'un *Blastodinium* grégaire (quatre individus) rencontré une fois chez un *Corycæus venustus*  $\varnothing$  adulte, ayant le type structural et les caractères de coloration des *B. Mangini* et *navicula*, et dont la

forme était intermédiaire entre celles de ces deux espèces : fuseaux allongés rectilignes, mesurant 300  $\mu$  sur 55  $\mu$ . Stades monoblastiques entre I-16 et I-128 et un stade polyblastique I-16-n. Je vois là une variété allongée de *B. navicula* ou un groupe égaré chez *Corycaeus venustus* de *B. Mangini*, plutôt qu'une forme réellement intermédiaire entre eux. Le mode de scission du trophocyte, si différent chez ces deux espèces, ne permet guère de concevoir que l'une puisse passer à l'autre.

### Cytologie des Blastodinium

Fig. 105-121, pl. X, et fig. 122-127, pl. XI.

#### Sommaire

- I. — Le trophocyte, p. 207. — Cytoplasme, p. 207. — Périplaste, cuticule, coque, p. 208. — Lacunes, vacuoles, inclusions, p. 209. — Réseau chromoplastique, p. 210. — Les noyaux ; forme, p. 210. — Plasmodendrites intranucléaires ; signification morphologique et physiologique, p. 211. — Structure de la masse nucléaire ; son acidophilie, p. 212. — Nucléoles basophiles, p. 213. — Centrosomes ; archoplasme, p. 213. — Défaut de polarité cytologique, p. 215. — Divisions, p. 216.
- II. — Les sporocytes, p. 217. — Différenciation de la structure des sporocytes à partir de celle du trophocyte. Retour à la structure péridinienne normale, p. 217.

J'ai déjà décrit tout ce que par l'examen attentif de l'organisme vivant, l'on peut connaître de sa structure intime. Nous savons déjà quels sont les rapports généraux du noyau des centres et du cytoplasme, quels sont la distribution et le régime du pigment, la marche des mitoses, etc., l'organisation des dinospores. Nous savons aussi que tout cela varie peu d'une espèce à l'autre. C'est pourquoi nous pouvons réunir ici dans un chapitre d'ensemble tous les résultats du contrôle par les méthodes cytologiques de ce que nous a appris l'examen *in vivo*, et dans cet exposé même, il n'y aura aucun intérêt, telle est l'unité de structure, à faire une étude séparée de chaque espèce, sauf à indiquer au passage les différences qu'elles peuvent présenter.

Nous étudierons successivement le trophocyte et les sporocytes qui, nous le verrons, diffèrent autant par leur structure que par leur taille et leur aspect général.

#### I. LE TROPHOCYTE.

CYTOPLASME. — Le cytoplasme qui, à l'état vivant et lorsqu'il n'est pas chargé d'inclusions, est extrêmement hyalin, apparaît, lorsque coagulé

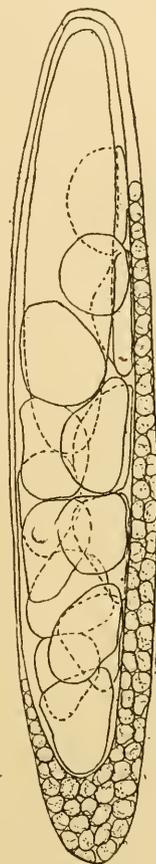


FIG. CXXIII. *Blastodinium* sp. ♀ de *Corycaeus venustus* ♀. Parasite diblastique d'un groupe IV homogène ( $\times 360$ ).

par les réactifs, comme une masse très dense, très colorable et assez hétérogène. Il semble formé d'une trame fondamentale à mailles serrées et d'une substance fluide imprégnant le reticulum. Cette structure se voit bien surtout à la marge du corps, là où l'action trop brutale du fixateur a eu pour effet de chasser la substance fluide. La trame réticulée est là au contact de la cuticule, et ses mailles peuvent être à ce niveau quelque peu serrées, constituant comme un ectoplasme.

**PÉRIPLASTE. CUTICULE. COQUE.** — La cuticule ou périplaste est très inégalement développée selon les individus, et ce degré de développement paraît surtout en rapport avec le temps de la mue cuticulaire. L'absence de cuticule témoigne d'une mue récente. Une cuticule bien individualisée indique une mue prochaine. Dans certains cas, chez *B. inornatum*, par exemple, j'ai vu la cuticule, striée normalement à sa surface comme le plateau de certains épithéliums (fig. 118).

Le périplaste se colore comme le cytoplasme ou très peu plus intensément parce que plus condensé. La cuticule décollée se colore plus faiblement. Indépendamment de ces caractères histologiques, la cuticule présente les réactions suivantes :

L'acide iodhydrique iodé fumant préconisé par MANGIN (1897), qui colore la cellulose en bleu, ou en bleu violacé, dissout instantanément la coque des *Blastodinium* lorsqu'on le fait agir sur elle en masse et brusquement. Mais lorsqu'on le fait agir progressivement en le faisant diffuser entre lame et lamelle, la dissolution ne se produit que lorsque l'acide ayant chassé toute l'eau de mer se trouve à l'état concentré autour du parasite. Si l'on examine attentivement celui-ci, on voit pendant un court instant sa coque prendre une teinte faible, rosâtre violacée qui disparaît dès que la dissolution commence. L'acide dilué à 50 p. 100 ne dissout ni ne colore la coque.

L'acide sulfurique pur à 60° Beaumé provoque la dissolution immédiate de la coque.

L'acide chlorhydrique pur à 22° ne la dissout qu'au bout d'une heure, mais la réduit presque instantanément à une pellicule extrêmement mince, difficile à voir.

L'acide azotique pur à 36° ne dissout pas même au bout de trois heures, mais réduit aussi l'épaisseur et la visibilité de la coque.

L'acide acétique cristallisable la gonfle au contraire légèrement sans la dissoudre.

La potasse et la soude en solution aqueuse ou alcoolique concentrée,

l'hypochlorite de soude étendu ou concentré ne la modifient pas.

La solubilité dans les acides forts permet de conclure contre la nature cellulosique de cette coque, malgré la coloration violette très fugace obtenue par l'action progressive de l'acide iodhydrique iodé, qui s'obtient également avec d'autres substances. Peut-être cette coloration correspond-elle cependant à des traces de cellulose ou d'amidon imprégnant la membrane.

Cette même solubilité dans les acides forts à froid, et la résistance aux alcalis concentrés excluent l'idée que la coque des *Blastodinium* pourrait être de nature pectique. Elle est d'ailleurs indifférente à l'action du rouge de ruthénium.

Le mélange de rosaazurine A et benzoazurine R également préconisé par MANGIN (1895), comme réactif de la callose, qui sous son action se teinte en rose, ne m'a fourni aucune coloration.

Etant données ces propriétés d'ordre négatif, il n'est pas possible d'identifier actuellement la substance qui constitue la coque des *Blastodinium* à l'une quelconque de celles bien caractérisées, qui entrent dans la constitution des membranes végétales.

LACUNES. VACUOLES. INCLUSIONS. — Chez *B. spinulosum*, *B. Pruvoti*, *B. contortum*, les inclusions fluides sont peu abondantes. Chez beaucoup d'individus elles font complètement défaut.

Chez *B. crassum* au contraire, et il semble que cette espèce doive en partie à la quantité de liquide dont son corps est imprégné son galbe renflé, les lacunes et vacuoles prennent souvent une extension considérable. Dans toutes ces espèces, leur siège est surtout dans le cytoplasme équatorial. On peut voir là soit une série de vacuoles séparées par des trabécules tendus plus ou moins radiairement à partir d'un point central, ou au contraire une vaste lacune indivise. Même chez les individus à cytoplasme compact, le centre de la région équatoriale se présente toujours plus clair, moins dense que le reste de la masse.

En dehors du cytoplasme équatorial, les lacunes ou vacuoles siègent dans le cytoplasme polaire, plus ou moins régulièrement disposées sur le pourtour de la zone archoplasmique qui n'en est point envahie. Là aussi, chez *B. crassum* elles peuvent confluer en vastes lacunes.

Les régions où abondent les vacuoles sont aussi celles où se rencontrent les inclusions solides. Sur les coupes celles-ci se présentent sous trois aspects différents : 1° des inclusions basophiles, globes plus ou moins volumineux ou granules infimes ; 2° des inclusions acidophiles particulièrement bien

mises en évidence par la double coloration de Prenant ; 3° des corps gras réduisant énergiquement l'acide osmique. La figure 113 représentant un *B. spinulosum* à réseau chromoplastique bien développé, fixé au Flemming, et coloré d'une façon très ménagée à la safranine montre l'abondance et la répartition de la graisse.

**RÉSEAU CHROMOPLASTIQUE.** — Le réseau chromoplastique est bien mis en évidence sur les coupes, grâce à son énergique basophilie. A cet égard, il se comporte comme tous les plastes générateurs de pigments assimilateurs des Protistes et des Végétaux colorés.

Le siège du réseau chromoplastique est la couche sous-jacente à la cuticule. Mais il peut envoyer aussi des trabécules dans la profondeur. Les images qu'il fournit sont très variées. J'en ai figuré quelques-unes qu'il me paraît inutile de décrire (fig. 105, 106, 107, 110, 113, etc.).

Je suis fort embarrassé pour interpréter l'ensemble des corps sidérophiles qui sont répandus partout, sous forme de petits fuseaux très effilés aux deux bouts, dans le corps de certains *B. crassum*, comme celui que représente la fig. 114. S'agit-il d'un système chromoplastique profond ou d'un appareil mitochondrial ? Les deux interprétations peuvent d'ailleurs se concilier, si l'on admet que l'élément chromoplastique comme l'amyloplaste (GUILLIERMOND), ou le grain de pigment animal, a pour origine une mitochondrie.

Les *Blastodinium*, en raison des variations qu'ils présentent quant au développement de leur appareil pigmentaire, même dans un seul individu, fourniraient un bon matériel à qui voudrait faire l'étude de l'élaboration, de la distribution et du régime du pigment chez un Péridinien.

**LES NOYAUX. FORMES.** — C'est certes la structure du système nucléaire du trophocyte qui est le caractère de beaucoup le plus remarquable de la cytologie des *Blastodinium*. On la connaît déjà dans ses grandes lignes : on sait qu'un trophocyte est une cellule dont la structure s'est fixée au stade de la télophase caryodiérétique. On connaît les rapports des centres avec la masse nucléaire, et la pénétration au sein de celle-ci de dendrites cytoplasmiques.

C'est tout ce complexe au repos d'abord, puis en kinèse, que nous allons analyser maintenant.

Reconstituée d'après une série de coupes, la forme du noyau proprement dit, comprenant seulement la masse de nucléine et les plasmodendrites qui la pénètrent, a la forme d'une pomme dont le pôle pédon-

culaire ne serait point ombiliqué en son centre, mais simplement aplati. C'est ce pôle qui, dans le noyau, regarde l'équateur du trophocyte. Le pôle opposé est au contraire fortement ombiliqué, et contient dans sa dépression le centre kinétique. Partout ailleurs que dans cette dépression la limite du noyau et du cytoplasme est fort nette. Elle est même le plus souvent accentuée par une condensation du cytoplasme périnucléaire qui atteint là une densité beaucoup plus élevée qu'en tout autre point de la cellule. Dans l'ombilic polaire, cette condensation n'existe pas.

PLASMODENDRITES INTRANUCLÉAIRES. SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE. — C'est dans l'ombilic polaire que le bouquet des plasmodendrites s'épanouit dans le noyau.

La richesse de la ramification est très variable. Il peut y avoir seulement quelques branches presque rectilignes qui divergent sans se ramifier. Dans d'autres cas c'est un touffu de fines ramifications, si fines qu'il est difficile de les suivre dans la masse nucléaire. Quels que soient leur importance et leur état de division, les plasmodendrites ont tous, une direction générale antéro-postérieure, légèrement divergente à partir de l'ombilic polaire, et toujours ils viennent se terminer et se fusionner séparément dans le cytoplasme périnucléaire de la face équatoriale du noyau. Ils traversent donc ce dernier de part en part. Je ne puis cependant pas affirmer qu'il n'y en ait point qui se terminent librement dans la masse nucléaire. Ces plasmodendrites ont exactement la texture et les affinités chromatiques du cytoplasme périnucléaire.

Au point de vue morphologique ces plasmodendrites représentent, nous le verrons, des fibres fusoriales résiduelles qui seraient tendues d'un pôle à l'autre, d'une sphère à l'autre du trophocyte, si l'épaisse lame de cytoplasme équatorial n'en avait point, s'insinuant entre les deux noyaux, rompu la continuité. Mais leur persistance à l'état de repos, repos qui va, nous le savons, se prolongeant au delà de vingt-quatre heures, ne peut s'expliquer que par une nécessité physiologique, conséquence du volume considérable et de la compacité de la masse nucléaire.

L'insuffisance de la surface d'échanges entre le noyau et le cytoplasme, est compensée ici par l'infiltration du cytoplasme dans le noyau qui réalise au sein de celui-ci une véritable conduction trophique, d'autant plus nécessaire que la masse est plus compacte. Chez *B. Pruvoti* où la substance nucléaire est normalement plus fragmentée, les plasmodendrites sont moins nombreux que chez *B. spinulosum* ou chez *B. crassum*, où ils atteignent leur développement maximum. Cette conduction

plasmatique intranucléaire dont il n'existe point, à ma connaissance, d'exemple dans la cytologie générale, relève cependant d'un ordre de faits bien connus sur lequel nous reviendrons à la fin de ce mémoire. Elle est un trait tout à fait saillant de l'organisation des *Blastodinium*. Mais elle n'est pas le seul.

STRUCTURE DE LA MASSE NUCLÉAIRE. SON ACIDOPHILIE. — Ce qui frappe à l'examen d'une coupe, le plus superficiel, c'est la structure compacte, homogène, et le défaut de chromaticité de la masse nucléaire. Rien ne ressemble moins à ce que l'on a l'habitude de comprendre sous le nom de chromatine que la substance dans laquelle s'épanouissent les plasmodendrites. Chez *B. spinulosum*, *B. crassum*, *B. contortum* à l'état de repos, cette masse est formée par d'épais cordons disposés parallèlement à la direction des plasmodendrites et logés entre eux. L'aspect de la substance qui les constitue est celui d'un caséum. On n'y voit aucune différenciation (fig. 105, 114, 127).

Cette substance, qui, nous l'avons vu, se colore au vert de méthyle acétique, et dont la nature nucléinique n'est donc pas douteuse, se montre sur les coupes moins basophile que le cytoplasme. Dans les préparations colorées au fer, elle le conserve moins que le cytoplasme. Elle retient mieux par contre l'éosine ou le vert lumière que l'on superpose à la laque ferrique. Et si l'on fait la double coloration de Prenant, le noyau retient du vert, qui lui donne une teinte lilas pâle, tandis que le cytoplasme ne prend que du rose. Le Mann ne donne aucune différenciation marquée.

Chez *B. Pruvoti* la colorabilité est la même mais la structure est un peu différente. Les cordons longitudinaux sont plus nombreux et plus étroits, mieux individualisés, nettement séparés les uns des autres. Ils sont noueux ou moniliformes, comme segmentés. Ils constituent en quelque sorte de très gros chromosomes composés de chromomères. Et il en résulte pour le noyau tout entier un aspect moins déconcertant que chez les espèces précédentes (fig. 122).

Chez celle-ci la structure propre à *B. Pruvoti* apparaît aussi, mais seulement lorsque le noyau se prépare à se diviser. La fig. 108 montre un noyau de *B. spinulosum* dans lequel les gros cordons homogènes se sont décomposés en une série de filaments plus ou moins parallèles, plus fins que ceux de *B. Pruvoti*, mais comme eux présentant une série de nœuds plus colorables.

La faible chromaticité, ou même l'acidophilie du noyau est chose exceptionnelle, mais cependant bien connue. Chez les Protistes nous

en trouvons exemple dans le micronucleus des Ciliés. Chez les *Aggregata*, LÉGER et DUBOSCQ (1909) ont montré qu'il existait dans le noyau du schizonte mûr, un spirème achromatique. C'est le cas pour le noyau de la plupart des ovocytes. Là, comme chez les *Aggregata*, la substance basophile est condensée sur des nucléoles qui, au cours de la sporogénèse ou du développement, la céderont progressivement aux chromosomes.

NUCLÉOLES BASOPHILES. — Dans tous les noyaux trophocytaires il existe de grosses masses de forme irrégulière, compactes et très basophiles. Ce sont les seuls éléments vraiment basophiles du noyau. Ils restent toujours très colorés par le fer, et les couleurs d'aniline basiques. Au Mann, ils prennent énergiquement et exclusivement le rose, comme tous les nucléoles ou caryosomes. Disons dès maintenant qu'ils disparaissent progressivement au cours des divisions sporogénétiques, tandis qu'augmente parallèlement la basophilie de la nucléine des chromosomes. Ils sont une réserve de la substance basophile.

Lorsqu'on peut reconnaître leur situation avec précision, on voit qu'ils sont situés le long des plasmodendrites et probablement même à leur intérieur.

CENTROSOMES. ARCHOPLASME. — Ce n'est pas non plus le caractère le moins important de la structure du trophocyte des *Blastodinium* que l'important développement de leurs centres kinétiques.

Dans le noyau au repos, le centre est logé dans l'ombilic polaire. Sa structure qui est complexe se présente assez variable selon les espèces et selon que la division est plus ou moins proche.

Il se compose fondamentalement du centrosome et de l'archoplasme.

L'aire archoplasmique généralement très étendue et souvent bien différenciée du reste du cytoplasme fournit avec le noyau l'aspect d'une grenade dont elle serait la flamme.

C'est chez *B. crassum* que les centres atteignent leur état de différenciation le plus complet (fig. 114-117).

Le centrosome y est représenté par un corps de structure complexe dans lequel on distingue une zone médullaire centrale, granuleuse ou floconneuse et une zone périphérique plus ou moins épaisse, homogène et à surface souvent mamelonnée : c'est la zone corticale. L'une et l'autre sont achromatiques. Tout au plus la zone médullaire présente-t-elle à sa périphérie une condensation basophile. Le ou les granules sidérophiles qui peuvent se trouver en son centre, en nombre d'ailleurs quelconque, ne se présentent, ni ne fonctionnent comme des centrioles.

La zone corticale est tout à fait homogène. Son épaisseur est très variable. Sa face externe porte généralement une série de grains ou de flocons semblables à ceux qui constituent la zone médullaire.

Il semble que la zone corticale soit un produit de la zone médullaire, une sécrétion à la surface de laquelle seraient entraînés, chaque fois qu'elle se renouvelle, quelques-uns des grains qui constituent la zone corticale.

Il y aurait là quelque chose de comparable à ces « phénomènes cycliques » que VEYDOWSKY et MRÁZEK (1903) ont constaté dans le centrosome des œufs de *Rhynchelmis*, et à ceux que HARTMANN (1908) a observé dans le karyosome du centronucleus des *Löschia* (= *Entamoeba*) *tetragena* (HARTMANN 1908).

Le centrosome est lui-même entouré d'une aire archoplasmique plus ou moins étendue. L'archoplasme se différencie du cytoplasme par une basophilie un peu plus accentuée, une structure homogène et souvent striée radiairement, l'absence d'inclusions et de vacuoles. Souvent, il s'en sépare par une frontière très nette. Mais d'autres fois, cette frontière est imprécise. Ce n'est pas qu'il y ait passage insensible de l'archoplasme au cytoplasme. Mais l'archoplasme, au lieu de former une masse indécise, se fragmente à la périphérie en une infinité de petites enclaves libres dans le cytoplasme et qui deviennent d'autant plus rares qu'on s'éloigne plus du centre. Ces enclaves ont une orientation radiaire. Ces différents aspects correspondent à des degrés divers de fluidité et de miscibilité des deux substances cytoplasmique et archoplasmique.

De même, les rapports de l'archoplasme avec le noyau et les plasmodendrites sont assez variables. Lorsque la zone archoplasmique est bien délimitée, elle ne semble pas être au contact du noyau. Une mince zone de cytoplasme plus ou moins condensé l'en sépare et dans ce cas les plasmodendrites sont exclusivement de constitution cytoplasmique. Mais lorsque la zone d'archoplasme est diffuse à la périphérie, ses prolongements et ses enclaves s'engagent dans les plasmodendrites.

Archoplasme et centrosome ne sont d'ailleurs pas des formations ayant chez les *Blastodinium* une constante individualité.

Ainsi, chez *B. Pruvoti*, où l'archoplasme est cependant le plus souvent bien développé, le centrosome est fort mal individualisé. Il n'est représenté que par des granules plus ou moins régulièrement ordonnés en cercle et qui me paraissent correspondre aux granules que l'on trouve chez *B. crassum* à la surface de la zone corticale.

J'ai donné (fig. 123) l'image d'un centre de *B. Pruvoti*, qui me

paraît particulièrement instructive, et qui n'est d'ailleurs point une exception. Elle montre bien les rapports du centre avec les nucléoles basophiles et les plasmodendrites. On y voit dans une zone archoplasmique claire, limitée avec beaucoup de précision, une couronne de globes aussi chromatophiles que le cytoplasme, eux-mêmes réunis par une sorte de gangue finement granuleuse dessinant un cercle dans l'archoplasme. Cette gangue granuleuse représente certainement un centrosome diffus. Les grains qui y sont situés équivalent à ceux que nous connaissons dans la zone médullaire et à la surface de la zone corticale dans le centrosome de *B. crassum*. Certains de ces grains sont nettement plus sidérophiles que les autres, et parmi eux se trouve une grosse masse irrégulière très sidérophile, contenue elle aussi dans la gangue circulaire, et qui se présente exactement comme les nucléoles basophiles du noyau. Son identité avec ceux-ci fait d'autant moins de doute, qu'elle semble avoir été en continuité de substance avec le nucléole intranucléaire situé le long d'un des plasmodendrites. Entre les petits globes sidérophiles centrosomiens et les gros nucléoles basophiles, il n'y a que des différences de masse, d'où relèvent les différences de colorabilité, les gros éléments se décolorant moins vite et moins complètement que les petits.

Ainsi c'est bien plutôt au système kinétique qu'à la masse chromatique elle-même qu'il faudra attribuer, dans l'interprétation du système nucléaire des *Blastodinium*, les nucléoles chromatiques.

Chez *B. spinulosum*, l'archoplasme est mal délimité par rapport au cytoplasme. Le centrosome, quelquefois très condensé, n'est le plus souvent marqué que par le point de convergence des stries archoplasmiques.

Toutes ces variations correspondent à des états physiologiques qu'il était impossible d'analyser par nos moyens. Elles ont été observées chez des parasites fixés en même temps par le même réactif. Les divers réactifs (Sublimé, Flemming, Bouin) produisent d'ailleurs des images tout à fait comparables.

**DÉFAUT DE POLARITÉ CYTOLOGIQUE.** — Connaissant les destinées si différentes des deux moitiés du trophocyte, on s'attend à en trouver, en quelque sorte, l'annonce dans une différenciation structurale des deux énergides qui le constituent. Il n'en est rien. Cytoplasme, noyau, centre, tout est rigoureusement semblable dans l'énergide antérieur et dans l'énergide postérieur. Dans cette cellule, polarisée morphologiquement et génétiquement, il n'y a pas de polarité cytologique, et cela même chez les espèces comme *B. crassum* ou *B. contortum*, où la scissiparité binaire

n'existe pas, où les divisions du trophocyte ne donnent jamais naissance qu'à des cellules hétérodynamiques.

DIVISIONS. — Je n'ai pu suivre ces divisions sur matériel fixé que chez *B. Pruvoti* (fig. 122-126). C'est aussi chez cette espèce que je les ai suivies le plus complètement sur le vivant. Mais il manque encore à cette étude la connaissance de plusieurs stades. Et c'est surtout chez *B. crassum* qu'il y aurait intérêt à la suivre, pour se rendre compte de la façon de se comporter des centrosomes, qui, je le rappelle, n'existent qu'à l'état diffus chez *B. Pruvoti*.

Le noyau près de se diviser ne diffère pas sensiblement du noyau au repos, dans lequel les cordons avec leurs segments sont déjà bien individualisés.

Le début de la division est marqué par la scission des centres. Ceux-ci ont d'ailleurs perdu leur structure complexe. Il semble que l'archoplasme étalé dans le cytoplasme comme une amibe à pseudopodes radiés se soit, à la division, condensé en une sphère d'apparence homogène tranchant par son aspect clair sur le fond granuleux et chromatique du cytoplasme. Il est probable, d'ailleurs, que la cause physique de la contraction archoplasmique est de même nature que celle qui détermine la mise en boule des amibes au moment où celles-ci entrent en division.

Cette contraction du centre de division a une autre conséquence : la rétraction complète des plasmodendrites. Les plasmodendrites nous apparaissent bien ainsi comme étant sous la dépendance étroite des centres kinétiques.

La structure du noyau, centres contractés et plasmodendrites rétractés est en réalité la structure du noyau des *Blastodinium* qui correspond à la structure normale de tout autre noyau au repos. C'est le stade qui succède à la télophase, où toute trace du fuseau a disparu, où la polarité même du noyau s'est en partie effacée.

Les centres, en se scindant, se déplacent. Ils sont attirés vers l'équateur du trophocyte en contournant le noyau. La force qui détermine la course d'une des moitiés du centre vers l'équateur du noyau est supérieure à celle qui devrait retenir l'autre moitié au pôle. Et ce n'est qu'après avoir suivi le mouvement de la première sur la moitié de son trajet que la seconde reviendra à sa position initiale. Les cordons chromatiques, maintenant particulièrement bien individualisés, sont fortement enchevêtrés, simulant un spirème. Mais ils sont néanmoins tous plus ou moins nettement orientés vers les centres.

Ceux-ci en s'éloignant forment un robuste fuseau où se différenciera ensuite une fibrillation. Ce fuseau est d'abord tendu à la surface du noyau, extérieurement à lui, mais bientôt il en déprimera la surface et s'y enfoncera comme s'enfoncerait une corde tendue sur une motte de beurre ou sur un bloc de glace. Les deux lèvres du sillon ainsi produit vont se rejoindre et entourer complètement le fuseau qui sera en définitive dans l'axe du noyau. Les tronçons du pseudo-spirème, que nous appellerons simplement les chromosomes, s'orienteront parallèlement aux fibres du fuseau. A un stade plus avancé, ils s'insinueront entre ces fibres devenues consistantes, et dissocieront le fuseau d'abord compact en une gerbe de fibrilles, qui deviendront le squelette, l'axe, ou tout au moins la trace des plasmodendrites. Ces fibrilles sont tendues entre les deux centres qui sont logés dans deux enclaves polaires du noyau. Celui-ci sera bientôt étranglé à son équateur par une série de lames cytoplasmiques qui se confondront en une seule pour former la cloison cytoplasmique équatoriale. Le noyau est revenu en télophase, et s'il s'agit du noyau antérieur du trophocyte, il demeurera à cet état jusqu'à la fin de la période sporogénétique. S'il s'agit du noyau postérieur, une scission cytoplasmique se produira dans la lame équatoriale séparant les deux noyaux fils. Mais avant que cette scission soit achevée, le centre de chacun de ces noyaux se sera déjà divisé et deux nouvelles mitoses s'effectueront suivant le mode que nous venons de décrire dans chacune des cellules-filles. On voit que les images fournies par les coupes corroborent tout ce que nous a fait voir l'examen *in vivo*.

Chez les autres espèces, les phénomènes cytologiques de la division sont tout à fait identiques à ce que nous a montré *B. Pruvoti*. Chez *B. spinulosum* et chez *B. crassum*, la division s'annonce avant toute activité cinétique par la différenciation dans la masse homogène du noyau de filaments correspondant aux cordons du noyau de *B. Pruvoti*, mais beaucoup plus ténus. Ils présentent également une structure alternée, d'éléments clairs et sombres. Cette différenciation s'accompagne d'une augmentation de chromatocité localisée précisément sur les chromomères sombres des filaments.

## II. LES SPOROCTES.

DIFFÉRENCIATION DE LA STRUCTURE DES SPOROCTES A PARTIR DE CELLE DU TROPHOCYTE. RETOUR A LA STRUCTURE PÉRIDINIENNE NORMALE.  
— Lorsqu'on examine une coupe de *B. spinulosum* ou de *B. crassum*,

fixés aux stades moyens de la sporogénèse, ayant par conséquent 16 ou 32 sporocytes, on est frappé du contraste qui existe entre les noyaux de ces éléments et les noyaux du trophocyte, contraste qui est dû surtout à l'individualisation des chromosomes et à leur énergique basophilie dans les sporocytes (fig. 105 et 114). Si, au contraire, on examine des coupes de *B. Pruvoti* ou de *B. contortum*, on voit que les sporocytes des feuilletts successifs offrent à partir du trophocyte tous les degrés dans l'individualisation des chromosomes et leur basophilie (fig. 122 et 127). Chez *B. spinulosum* et *B. crassum*, cette transition de l'une à l'autre structure nucléaire peut s'observer aux premiers stades de la sporogénèse. Dans l'ensemble des *Blastodinium*, la différenciation de la structure du sporocyte qui n'est autre chose que le retour à la structure périodienne normale, s'effectue parallèlement à la maturation de cet élément. Suivons cette différenciation chez une forme monoblastique comme *B. spinulosum* et chez une forme polyblastique comme *B. Pruvoti*.

Nous connaissons les modifications que subissent chez *B. spinulosum* les noyaux du trophocyte près de se diviser. Je n'ai pas eu de coupes montrant cette division ni celle du gonocyte en train de s'effectuer. Mais j'ai eu des images de la division et du noyau au repos dans les sporocytes de stades I-2 et I-4. Les cordons nucléaires ont continué de se charger de chromatine, probablement aux dépens des nucléoles chromatiques. Leur structure segmentée s'est effacée. Ils forment de longs et très nombreux et très fins filaments sidérophiles groupés en un écheveau allongé dans la cellule. Toute trace de condensation cytoplasmique autour de ce noyau a disparu. Les filaments, disons maintenant les chromosomes, sont à même le cytoplasme. Aux pôles de cet écheveau on peut observer des auréoles claires, qui correspondent aux centres. Mais il n'y a plus de centrosomes ni d'archoplasme différenciés, ni de plasmodendrites. A ce stade, il se trouve encore parmi eux des nucléoles chromatiques qui ne tarderont pas à disparaître. Leur substance est certainement employée à accroître la charge chromatique des chromosomes, charge qui augmente au fur et à mesure que les divisions se poursuivent. A chaque division, les chromosomes se scindent en leur milieu.

Dans les sporocytes, les centres ne sont généralement plus visibles. Cependant, il arrive que leur fuseau se voie parfois très nettement, surtout chez *B. crassum*. Ceci se produit lorsque les plans des divisions successives deviennent perpendiculaires les uns aux autres. On

voit alors le fuseau tendu perpendiculairement à la direction des chromosomes qui est celle de la mitose qui vient de s'effectuer. Les divisions se succèdent si rapidement que parfois ces chromosomes ne sont pas encore scindés que déjà les centres ont effectué leur rotation de 90°.

Dans les derniers sporocytes, les noyaux se sont nettement condensés. Les chromosomes se sont raccourcis et épaissis. Ils ont la forme de bacilles disposés parallèlement côte à côte, très près les uns des autres. Leur basophilie est maintenant très intense ; par contre, les nucléoles chromatiques ont complètement disparu. Coupés transversalement, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe des chromosomes, ces noyaux se présentent comme des plaques formées de grains juxtaposés. Ces plaques sont toutes comme percées de trous au nombre de un, deux ou trois qui me paraissent correspondre à des sortes de piliers cytoplasmiques traversant le noyau de part en part dans le sens de sa longueur, et qui sont par conséquent les équivalents des plasmodendrites des noyaux du trophocyte. Bien qu'à ces stades, le noyau soit très condensé, il n'y a pas de membrane nucléaire. A peine peut-on distinguer autour de lui une faible condensation du cytoplasme.

Chez *B. Pruvoti* et *B. contortum*, la marche des divisions nucléaires et l'acquisition de la structure que nous venons de décrire, s'effectuent exactement comme chez les deux espèces étudiées précédemment. Mais le passage de la structure nucléaire du trophocyte à la structure des derniers sporocytes se fait d'une manière plus progressive.

Ainsi chez une forme triblastique de *B. Pruvoti*, les sporocytes III, au nombre de 8 par exemple qui montrent encore nettement des centres, ont une structure beaucoup plus semblable à celle du trophocyte que ne l'est la structure des deux, ou des quatre premiers sporocytes de *B. spinulosum*. Ce sont les sporocytes II qui correspondraient à ces derniers. On y voit encore un ou deux, parfois trois nucléoles chromatiques, disposés à la périphérie du noyau.

Ce sont seulement les sporocytes I qui présentent le noyau condensé des sporocytes de *B. spinulosum* au stade I-32 et avec disparition totale des nucléoles basophiles. Il en est de même chez *B. contortum*, où le contraste entre les feuilletts sporogénétiques est d'autant plus ménagé que ceux-ci sont plus nombreux.

Conditions d'existence et parasitisme des *Blastodinium*

## Sommaire

- I. — Action sur l'hôte, p. 220.  
 Castration parasitaire, p. 220. — Inhibition de la dernière mue chez le mâle, p. 221. — Abaissement de la taille maxima, p. 221.
- II. — Nutrition du parasite, p. 222.  
 Parasitisme chylifère inanissant, p. 222.
- III. — Le pigment assimilateur. Sa signification, son rôle et son régime, p. 223.  
 Importance phylogénique, p. 223. — Rôle actuel du pigment ; nutrition holophytique facultative, p. 224. — Hypothèses relatives au déterminisme des variations de la charge pigmentaire, p. 224. — Le facteur hérédité, p. 225. — Les facteurs bathymétrique et photochimique, p. 225. — Le facteur temps ; la sénescence, p. 227. — Les facteurs d'ordre trophique, p. 228. — Antagonisme de l'adaptation parasitaire et de l'hérédité, p. 229.
- IV. — La reproduction, p. 230.  
 Caractères, résultats immédiats et globaux de la scissiparité et de la sporogénèse, p. 230. — Equivalence écologique et génétique du groupe d'espèce grégaire et de l'individu chez l'espèce solitaire, p. 231. — Importance actuelle et signification phylogénique de la sporogénèse et de la scissiparité, p. 233.

A l'état où nous les connaissons, les *Blastodinium* vivent aux dépens des Copépodes qui les hébergent. S'il est aisé d'en faire la preuve en montrant le préjudice qu'ils causent à leurs hôtes, il est plus difficile d'élucider le mécanisme de leur nocivité, c'est-à-dire le mécanisme même de leur nutrition. La connaissance préalable du préjudice nous y aidera. C'est pourquoi nous l'exposerons tout d'abord, contrairement à l'ordre qu'implique le titre de ce chapitre.

## I. ACTION SUR L'HÔTE.

CASTRATION PARASITAIRE. — Il est d'abord une conséquence tout à fait générale pour le Copépode, de son infestation par un *Blastodinium*, quelle que soit l'espèce de l'hôte ou du parasite : la castration parasitaire. Chez aucun individu parasité la glande génitale n'arrive à maturité, chez aucun, les conduits évacuateurs des produits sexuels ne se développent. Chez les Copépodes à l'avant-dernier stade et au dernier stade, la gonade est encore à l'état où on la trouve chez les larves indemnes, à 2 et 3 pléonites, c'est-à-dire réduite à une ébauche qui ne s'étend pas au delà des limites des 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> segments thoraciques, mais où quelquefois le sexe des gonics est cependant reconnaissable. Il arrive souvent aussi qu'elle fasse complètement défaut.

Mais contrairement à ce que l'on aurait pu présumer, étant donnée la précocité de l'infestation, qui précède la période de différenciation de l'ébauche génitale, et qui précède aussi les trois mues successives qui séparent la larve à 2 pléonites de l'adulte, la castration n'a aucun retentissement sur la morphologie de l'hôte, même point sur la structure de

la cinquième paire qui diffère notablement, comme l'on sait, chez le mâle et chez la femelle et qui n'apparaît qu'au stade à 3 pléonites.

INHIBITION DE LA DERNIÈRE MUE CHEZ LE MÂLE. — Mais il semble qu'elle arrête par contre le développement complet du mâle en inhibant la dernière mue, celle qui sépare le stade à 4, du stade à 5 pléonites, et qui s'accompagne de très importants remaniements morphologiques (structure du 5<sup>e</sup> périopode gauche qui se complète à 4 articles, écartement des branches de la furca, multiplication des soies sensorielles sur les antennes) et anatomiques (prolifération musculaire et régression partielle du tube digestif), dont l'ensemble constitue une véritable métamorphose qui relève des phénomènes généraux d'épitoquie<sup>1</sup>. Je n'ai jamais rencontré de semblables mâles parasités. On conçoit qu'un Copépode épuisé par son parasite à tel point qu'il ne peut développer sa glande génitale, ne puisse, à plus forte raison, pourvoir aux frais d'énergie que nécessite une refonte complète de son organisation. Mais en somme la castration parasitaire des Copépodes pélagiques par les *Blastodinium*, n'aboutit à rien de comparable à cette persistance des caractères embryonnaires que HERRICK 1884 a constatée chez les *Cyclops* infestés de larves de Distomes.

La castration est du mode indirect. L'examen des Copépodes parasités par de nombreux et volumineux parasites, comme par exemple les grosses formes de *B. contortum*, qui dilatent le tube digestif au point que la cavité générale est réduite à un espace virtuel, pourrait de prime abord suggérer l'idée que la castration est seulement le fait de la compression de l'ébauche génitale. S'il en était ainsi, elle serait bien plutôt du mode direct.

Mais l'observation de parasites moins développés montre que ceux-ci ne peuvent agir mécaniquement sur la glande génitale. Ceci est particulièrement évident pour les formes bien tordues de *B. contortum* qui sont orientées dans le tube digestif, de telle façon qu'elles évitent par leur torsion la région génitale (fig. LXXIX, LXXXIV, LXXXV).

ABAISSEMENT DE LA TAILLE MAXIMA. — Un autre effet du parasitisme des *Blastodinium* chez les Copépodes, qui n'apparaît pas à première vue, mais qui me paraît ressortir de ma statistique, est l'abaissement de la taille maxima chez les Copépodes parasités. Je n'ai sur ce point de documents suffisants que pour *Paracalanus parvus*. Le nombre des autres

1. Je reviendrai à cette intéressante question dans un mémoire ultérieur.

Copépodes relevés dans la statistique est trop faible pour permettre d'en tirer des indications sérieuses.

GIESBRECHT (1892) indique comme limites de la longueur du céphalothorax pour la femelle adulte de *Paracalanus parvus* 600  $\mu$  et 720  $\mu$  et pour le mâle 650  $\mu$  et 720  $\mu$ . Or ma statistique ne fait mention, sur près de 400 Copépodes de cette espèce mesurés, d'aucun individu dont le céphalothorax excédait 650  $\mu$ .

J'ajouterai, seulement à titre d'indication, que chez *Clausocalanus arcuicornis* ♀ dont le céphalothorax varie de 850 à 1200  $\mu$  de long d'après GIESBRECHT, je n'ai jamais rencontré d'individus dont le céphalothorax excédait 1000  $\mu$ .

## II. NUTRITION DU PARASITE.

PARASITISME CHYLIFIQUE INANITIANT. — Castration parasitaire et tendance au nanisme chez les hôtes des *Blastodinium* suffisent à prouver que le Péridinien vit aux dépens du Copépode. Mais il ne peut tirer de l'organisme même de ce dernier les éléments de sa nutrition, car aucun appareil absorbant ne le met en relation directe avec lui. Il n'y a même pas contact intime et permanent entre le *Blastodinium* et l'épithélium intestinal de l'hôte. C'est donc uniquement du mélange de substances ingérées et des sucs sécrétés par le Copépode que le Péridinien tire ses nutriments. Peut-être les sucs digestifs de l'hôte n'interviennent-ils dans la nutrition du *Blastodinium* qu'en solubilisant les substances ingérées. Et il n'est pas certain même que la simple division mécanique, par le coxopodite masticateur, des corps qu'ingurgite le Crustacé, qui sont surtout des algues microscopiques, ne suffise pas, en provoquant la diffusion de leurs substances, à les rendre immédiatement absorbables par le Péridinien. La polarité même, polarité morphologique et dynamique, de la cellule initiale, indique que les échanges nutritifs ne se font pas à tous ses niveaux avec une égale intensité. Et c'est, semble-t-il, au pôle antérieur qui est le pôle végétatif du parasite, que ces échanges sont le plus actifs. Ce pôle, surtout chez les formes un peu volumineuses, est toujours bien antérieur à la région zymogène de l'intestin. Mais ceci n'implique nullement que les ferments ne puissent l'atteindre. Ce qui me paraît certain, c'est que la région antérieure du tube digestif est celle d'où le parasite tire la majeure partie de ses nutriments. Une comparaison des *Blastodinium* avec les *Apodinium* et les *Haplozoon* est d'ailleurs très instructive à cet égard. La cellule initiale des premiers, qui est l'homologue morphologique et dynamique des cellules proximale et céphalique des seconds,

en est aussi vraisemblablement l'homologue physiologique. Je dirai plus : dans tous ces cas, c'est la polarité trophique qui a déterminé la polarité dynamique, sinon la polarité morphologique. Je reviendrai sur cette importante question en traitant de la sporogénèse itérative à la fin de ce mémoire.

Quoi qu'il en soit, si le parasite emprunte quelque chose à son hôte, ce ne peut être qu'une part des substances que secrète l'épithélium intestinal, soit avant qu'elles aient agi sur les ingesta, soit plutôt après qu'elles les ont attaqués. Il détourne ainsi à son profit une bonne part des nutriments du Copépode. Il agit sur lui en l'inanitiait. Le parasitisme des *Blastodinium* est proprement un *parasitisme chylique inanitiait*.

### III. LE PIGMENT ASSIMILATEUR.

#### SA SIGNIFICATION, SON ROLE ET SON RÉGIME.

IMPORTANCE PHYLOGÉNIQUE. — Dans cet aperçu sur la nutrition des *Blastodinium*, il est un fait que nous ne devons pas négliger, bien que l'intérêt qui s'y attache soit plutôt d'ordre phylogénique que d'ordre physiologique. C'est l'existence chez eux d'un pigment assimilateur, xantho-chlorophyllien, que seuls, avec le *Schizodinium sparsum*, ils ont conservé, parmi tous les Péridiniens parasites.

On peut en effet affirmer, en toute certitude, croyons-nous, que l'existence de ce pigment est un caractère qui leur reste de leur existence libre, et qui témoigne d'une adaptation parasitaire encore peu prononcée. Outre les faits de notion courante qui nous imposent cette manière de voir et qu'il nous paraît superflu d'exposer ici, nous en trouvons dans notre connaissance même des Péridiniens parasites. De toutes les formes parasites, les *Blastodinium* et *Schizodinium sparsum*, c'est-à-dire celles qui ne prennent point contact immédiat avec l'hôte et ne tirent pas directement de sa substance les matériaux de leur nutrition, sont les seuls qui présentent encore un système pigmentaire plus ou moins développé. Celui-ci fait par contre complètement défaut chez les formes munies de rhizoïdes absorbants (*Oodinium*, *Apodinium*, *Haplozoon*) ou chez les formes parasites de la cavité générale ou du cytoplasme (*Syndinium Paradinium*, *Trypanodinium*, *Chytriodinium*). Dans le genre *Blastodinium* même, ce sont les formes qui par d'autres caractères apparaissent comme le plus éloignées du type originel, qui sont le plus complètement décolorées (*B. inornatum*, *B. Pruvoti*, *B. hyalinum*). Et dans l'ontogénie d'un même individu, les éléments les plus éloignés de la forme libre sont toujours

les moins pigmentés (dépigmentation du trophocyte et des feuilletés centraux chez les formes polyblastiques).

ROLE ACTUEL DU PIGMENT. NUTRITION HOLOPHYTIQUE FACULTATIVE. — Mais tout en considérant le pigment des *Blastodinium* comme un vestige historique, nous devons nous demander s'il ne joue plus aucun rôle actuel. La question ne peut se traiter, dans l'état de nos connaissances, que par déductions, toute base expérimentale nous faisant défaut.

Il est un fait certain : chez toutes les espèces de *Blastodinium*, il y a des individus qui non seulement ne possèdent pas de pigment, mais qui n'ont même plus le substratum de ce pigment, le réseau chromoplastique. Bien plus, il semble, tant d'après mes observations personnelles, que d'après celle d'APSTEIN (1911, v. p. 200) dans la mer du Nord, que l'une des formes du genre : *B. hyalinum*, soit toujours complètement incolore. Le pigment n'est donc pas indispensable à la vie des *Blastodinium*.

Peut-on conclure de là que, lorsqu'il existe, le pigment n'est plus fonctionnel ? Je ne le pense pas. J'ai insisté dans l'étude des espèces sur la relation qu'il y avait entre la charge pigmentaire des individus et leur charge en inclusions ternaires, et sur la répartition semblable dans le corps cellulaire des unes et des autres. Sur les coupes d'individus fixés aux liquides osmiques, nous avons retrouvé les globes de graisses dans les mailles du réseau chromoplastique. On ne peut donc guère mettre en doute que le pigment fonctionne chez les *Blastodinium*, comme il fonctionne chez tous les Péridiniens libres à nutrition holophytique. Mais il n'est pas pour ceux-là comme pour ceux-ci nécessité vitale.

HYPOTHÈSES RELATIVES AU DÉTERMINISME DES VARIATIONS DE LA CHARGE PIGMENTAIRE. — A quelles causes peut-on attribuer les variations si considérables que l'on constate chez une même espèce dans la charge pigmentaire ? Là encore nous en sommes réduits à des conjectures.

Il faut envisager non seulement le cas des espèces (*B. spinulosum*, *B. crassum*, *B. Mangini*, *B. navicula*, *B. elongatum*), où les individus se dépigmentent également dans toute leur étendue, mais encore celui des espèces, où la dépigmentation se fait d'une manière inégale dans les diverses régions d'un même parasite. Il s'agit ici surtout des formes polyblastiques de *B. Pruvoti*, *B. oviforme* et *B. contortum*. Rappelons que la dépigmentation s'y produit d'avant en arrière et du centre vers la périphérie.

Parmi les hypothèses que l'on peut formuler pour tenter d'expliquer ces variations de la pigmentation, nous considérerons comme les plus plau-

sibles celles qui conviendront à la fois aux deux cas que nous venons de distinguer.

1° LE FACTEUR HÉRÉDITÉ. — Le degré de pigmentation est un caractère héréditaire dont les variations ne sont sensibles qu'à travers toute une série de générations. Les formes pigmentées à des degrés variés appartiennent à autant de races dont l'adaptation au parasitisme est plus ou moins accusée.

Remarquons de suite que cette hypothèse ne peut expliquer le mécanisme de la variation de la charge pigmentaire, et donne au contraire celle-ci comme indépendante dans une certaine mesure des conditions qu'offrent au parasite l'hôte (chimisme intestinal) et le milieu où vit ce dernier (éclairage).

Faisant appel à l'hérédité, elle ne peut que nous écarter de la recherche des causes de la variation et que nous conduire à la notion de la fixation de ces variations. Et c'est à ce seul titre que nous la retiendrons. Nous pensons que l'hérédité a joué un rôle dans la différenciation de formes décolorées, telles que *B. inornatum*, ou *B. hyalinum*, à partir de leurs formes souches : *B. crassum* et *B. contortum*. Mais ce rôle est d'autant plus difficile à préciser que nous ne savons rien de la sexualité chez les *Blastodinium*. J'admettrais volontiers que la fécondation ne peut se faire entre dinospores ou gamètes très inégalement pigmentés, dont le mode de nutrition et par conséquent le mode de conservation, et la durée de résistance dans le milieu extérieur doivent être très différents.

2° LES FACTEURS BATHYMÉTRIQUE ET PHOTOCHIMIQUE. — Le degré de pigmentation est en relation avec la profondeur à laquelle vivent les Copépodes, c'est-à-dire avec l'intensité d'éclaircement du milieu. Les Copépodes à *Blastodinium* dépigmentés sont des individus récemment émigrés de la profondeur vers la surface.

C'est cette hypothèse qui tout d'abord m'avait séduit. Il était en effet naturel de penser que chez des Copépodes ayant séjourné pendant plusieurs jours dans la zone obscure au-dessous de 200 mètres, ou dans la zone demi-obscur, les *Blastodinium* avaient pu se décolorer.

Le moyen le plus propre à contrôler cette hypothèse eût été de faire deux séries de pêches, les unes en surface et les autres en profondeur et d'établir pour les *Blastodinium* qui pouvaient s'y trouver, l'indice de pigmentation. Ce procédé qui vaudrait d'être essayé dans une station comme Villefranche, où de grands fonds avoisinent immédiatement la côte,

n'a pu être mis en pratique à Banyuls, à cause de l'étendue du plateau continental (v. p. 14). Et pour que l'on pût prendre en considération les résultats fournis, il eût fallu qu'ils portassent sur de nombreux individus, afin d'annuler l'erreur due au mélange des faunes superficielles et profondes, et à la lenteur probable de la dépigmentation.

J'ai déjà dit que, dans les quelques pêches que j'ai faites moi-même entre 30 et 50 mètres, aussi bien que dans celles qui ont été effectuées à bord du *Roland* durant la campagne bathypélagique de 1909, par 800-900 mètres, au large du cap Creux et du cap Saint-Sébastien, mes espèces à *Blastodinium* n'étaient représentées que par de rares individus. Ils étaient à peu près absents des pêches bathypélagiques, et comme dans ces opérations, nous n'avions pas employé de filet à obturation, nous ne savions pas de quel niveau ils provenaient. En tous cas, le nombre même des Copépodes ainsi capturés n'était nullement en rapport avec le nombre des formes incolores que l'on pêche en surface.

J'ai donc tenté d'user de procédés d'enquête plus indirects.

J'ai voulu essayer de me faire une idée de la rapidité avec laquelle s'effectuait la dépigmentation en l'absence de lumière. J'ai placé des *Paracalanus* avec divers *Blastodinium* colorés (*B. crassum*, *B. spinulosum*, *B. contortum*) dans de petits cristallisoirs à l'abri de toute radiation lumineuse. L'expérience ne fut pas favorable à l'hypothèse. Chez ceux qui purent être conservés le plus longtemps, quatre-vingt-seize heures, la coloration n'a pas baissé, mais le réseau pigmentaire s'est rétracté et condensé par places, le cytoplasme lui-même s'étant vacuolisé. Il faut reconnaître que ce sont là des conditions d'expérimentation peu favorables.

Il ne semble pas d'ailleurs que l'étiollement se produise aussi rapidement chez les unicellulaires que chez les végétaux supérieurs. *Halophara viridis* est l'un des principaux constituants de la « Schattenflora » de SCHIMPER, qui flotte entre 50 et 200 mètres. Elle y conserve sa chlorophylle, comme en pleine lumière.

Mais, somme toute, nous ne savons pas si un séjour prolongé des Copépodes à *Blastodinium* dans les eaux profondes ne peut pas entraîner dans une certaine mesure leur dépigmentation. Ce que nous pouvons dire c'est que ce n'est pas là le facteur unique, ni même le facteur essentiel de l'étiollement. Ce qui le prouve bien c'est le cas des formes à dépigmentation inégale, surtout de celles où la dépigmentation se produit d'avant en arrière, car dans le cas des formes à dépigmentation centripète l'on pour-

rait voir encore dans la répartition du pigment l'effet de l'éclairement : Le trophocyte et les feuillettes qu'il produit, protégés contre les radiations lumineuses par l'écran que constituent les feuillettes périphériques pigmentés, s'étioleraient. Un tel *Blastodinium* serait comparable à ce point de vue à ces feuilles où la chlorophylle n'existe que dans le parenchyme périphérique. Mais il faut reconnaître que l'écran fourni par les feuillettes sporogénétiques superficiels paraît bien faible ; il est de plus presque toujours incomplet. Au surplus, nous verrons que la dépigmentation centrale est susceptible d'une autre interprétation.

3° LE FACTEUR TEMPS. LA SÉNESCENCE. — Le degré de pigmentation est fonction de l'âge du parasite. Les parasites dépigmentés sont ceux qui sont établis depuis longtemps chez leur hôte, où ils ont produit de nombreuses poussées sporogénétiques. La dépigmentation est un signe de sénescence.

En faveur de cette hypothèse on peut faire valoir : tout d'abord que la dégénérescence s'accompagne le plus souvent d'étiollement ; que les formes volumineuses sont plus souvent décolorées que les autres ; que les formes polyblastiques ont un indice de pigmentation plus faible que les formes monoblastiques et qu'enfin chez les formes polyblastiques, le trophocyte et les feuillettes centraux sont toujours moins colorés que les feuillettes périphériques. Ces trois derniers arguments sont d'ailleurs intimement liés les uns aux autres.

L'étiollement des formes sénescents montrerait à lui seul que la charge pigmentaire peut varier avec l'âge du parasite. Mais que l'âge soit le facteur principal, qu'il soit même un facteur important de l'étiollement, nous ne le pensons pas. En voici une raison péremptoire : parmi les formes jeunes, parasites de Copépodes à deux ou trois pléonites, il y a à peu près autant de formes incolores que chez les *Blastodinium* de Copépodes adultes,

Quant aux différences notables que l'on relève dans la pigmentation entre les petites et les grosses espèces, entre les espèces monoblastiques et les espèces polyblastiques, entre les stades monoblastiques et polyblastiques d'une même espèce, et, chez ces derniers, entre les feuillettes centraux et périphériques, elles peuvent être tout aussi bien le fait de conditions trophiques ou éthologiques, que le fait de l'âge du parasite. Le cas des parasites à dépigmentation centrale mérite d'être examiné avec quelque attention.

En présence du dégradé pigmentaire qu'offrent de la périphérie vers

le centre les formes polyblastiques, on peut être tenté de penser qu'au fur et à mesure que le parasite sporule, le pigment va se raréfiant parce qu'il s'accroît proportionnellement moins vite que le cytoplasme. Les cellules-filles du trophocyte, et celles des sporocytes contiennent moins de pigment que leur cellule-mère. Les cellules-mères successives en contiennent de moins en moins, et les différences vont s'accroissant encore entre les feuilletts successifs, de sorte qu'au cours de son évolution, un *Blastodinium contortum* par exemple, entièrement pigmenté jusqu'aux stades triblastiques, passera par une série de stades à 4 et 5 feuilletts, où les feuilletts centraux seront décolorés et aboutira enfin à des stades ayant le même nombre ou un nombre supérieur de feuilletts, tous incolores. Il est facile dans un petit nombre de pêches de trouver tous les individus nécessaires à la construction d'une semblable série. Mais rien ne peut actuellement prouver qu'une telle opération rende compte de ce qui se passe dans la nature.

Et chez les formes à décoloration centrale, l'on peut tout aussi bien attribuer la charge pigmentaire des feuilletts périphériques à une production de pigment concomitante de la maturation des spores qu'à une raréfaction du pigment, conséquence du travail sporogénétique. Nous reviendrons à cette hypothèse un peu plus loin.

Pour l'instant, constatons que l'on ne peut mettre sur le compte de la sénescence le fait de la dépigmentation du pôle antérieur, fréquente chez *B. contortum* et *B. Pruvoti*. D'ailleurs aucune des hypothèses que nous avons émises jusqu'ici ne nous a permis d'interpréter ce fait. Nous ne le pourrions qu'en faisant intervenir le mode de nutrition du parasite considéré dans ses rapports avec la situation du *Blastodinium* dans l'estomac du Copépode.

4° LES FACTEURS D'ORDRE TROPHIQUE. — Dans le paragraphe de ce chapitre que j'ai consacré à la nutrition des *Blastodinium*, j'ai émis l'idée que le travail d'absorption et d'assimilation se faisait surtout au niveau du pôle antérieur du trophocyte et que la polarisation génétique de la cellule initiale était, comme cela apparaît de la manière la plus évidente chez les formes à système absorbant, conséquence de cette activité trophique unipolaire.

Cette polarisation de la cellule initiale a aussi une expression physiologique qui est la dépigmentation fréquente du pôle antérieur. Et cette dépigmentation présente ceci de particulier, qu'elle ne se produit que chez les formes polyblastiques, et dans une même espèce chez celles de ces

formes qui sont le plus développées (*B. contortum*, *B. Pruvoti*, *B. oviforme*), c'est-à-dire chez celles dont la nutrition est la plus intense. Il est à remarquer que chez ces gros parasites qui dilatent et obstruent complètement le tube intestinal, la surface d'absorption est précisément réduite au pôle antérieur qui seul est au contact de la masse des ingesta. Il apparaît ainsi que la dépigmentation se produit là où le travail d'absorption est le plus actif, ceci chez le trophocyte aussi bien que dans le parenchyme des sporocytes.

Ce fait n'a d'ailleurs rien qui puisse étonner. C'est un phénomène tout à fait général que là où la nutrition saprophytique ou parasitaire, qui met à la portée de la cellule des produits organiques tout élaborés, se substitue à la nutrition holophytique, le pigment assimilateur agent d'une synthèse devenue superflue, disparaît. Chez un *Blastodinium contortum* volumineux, le pôle antérieur qui trouve à son contact d'abondants matériaux organiques vit en saprophyte et se décolore. Les régions médianes et postérieures, moins abondamment nourries, suppléent à l'insuffisance de l'aliment organique par la synthèse xantho-chlorophyllienne.

On ne manquera pas d'opposer à cette hypothèse le cas des formes à dépigmentation centrale. Si l'on tient pour vraisemblable que la nutrition organique a pour conséquence la dépigmentation, comment expliquer que ce soient précisément les éléments centraux, ceux que l'élément organique atteint le plus difficilement, qui sont décolorés ?

Nous pourrions d'abord répondre à l'objection en faisant appel aux deux hypothèses que nous avons déjà émises pour expliquer le fait de la dépigmentation centrale : l'étiollement dû, d'une part, à l'existence de l'écran pigmentaire périphérique et, d'autre part, à la sénescence. Ce sont là des facteurs purement actuels, qui peuvent n'être pas sans importance. Mais nous devons envisager aussi l'influence de l'hérédité qui, à la longue, fixe et additionne les effets subis par l'être au cours de son évolution.

ANTAGONISME DE L'ADAPTATION PARASITAIRE ET DE L'HÉRÉDITÉ. — Au point de vue de la forme, du mode de vie et du chimisme trophique, un *Blastodinium* peut être décomposé en deux tronçons qui se comportent vis-à-vis de l'hérédité comme deux organismes distincts : la forme parasite qui est le trophocyte et la forme libre qui est la dinospore.

Les effets de l'existence parasitaire s'exercent surtout sur le trophocyte ; la dinospore sans y échapper complètement y est soustraite pendant toute son existence libre. Primitivement, trophocyte et dinospore sont

pigmentés, mais le trophisme parasitaire du trophocyte entraîne sa décoloration, tandis que le mode d'existence libre de la dinospore tend à lui conserver son pigment. Chez le *Blastodinium*, tel qu'il se présente dans le tube digestif, avec son trophocyte et ses feuillettes de sporocytes, on assiste à l'antagonisme du chimisme nouveau du trophocyte avec le chimisme ancestral de la dinospore, celui-là tendant à gagner sur celui-ci. Les sporocytes des feuillettes centraux, récemment produits par le trophocyte se comportent comme ce dernier, mais au fur et à mesure qu'ils évoluent vers la forme libre, ils reviennent à la nutrition holophytique primitive et reforment leur pigment ou en accroissent la masse.

Il est des individus, et probablement des lignées d'individus, chez lesquels l'adaptation parasitaire a dépassé la phase d'antagonisme entre le régime libre et le régime parasite, où celui-ci est si bien établi que les dinospores issues d'un trophocyte complètement décoloré, privé du substratum même du pigment, n'ont plus les éléments nécessaires à son élaboration.

Il y a, au contraire, d'autres individus ou d'autres lignées qui, comptant derrière eux moins de générations parasites, ont encore conservé, même chez leur trophocyte, le pigment et le régime de l'ancêtre libre.

Cette hypothèse ne doit pas dans mon esprit éliminer toute influence des facteurs actuels. J'incline à penser que les formes dépigmentées appartenant à des espèces normalement très pigmentées, formes chez lesquels le réseau chromoplastique est bien développé, peuvent s'être étiolées sous l'influence d'un des facteurs actuels que nous avons examinés.

Par contre, on ne peut s'empêcher d'attribuer un rôle à l'hérédité dans la différenciation et la fixation de variétés ou d'espèces incolores, où la dépigmentation est liée d'une manière constante à d'autres caractères que la morphologie nous fait considérer comme adaptatifs (redressement du galbe chez *B. hyalinum*, disparition de la crête hélicoïdale chez *B. inornatum*, *B. oviforme*, *B. Pruvoti*). Rappelons encore que la dépigmentation est particulièrement accusée chez les espèces polyblastiques, qui, nous allons le montrer, doivent être considérées comme plus étroitement adaptées au parasitisme que les espèces monoblastiques.

#### IV. LA REPRODUCTION.

CARACTÈRES, RÉSULTATS IMMÉDIATS ET GLOBAUX DE LA SCISSIPARITÉ ET DE LA SPOROGÉNÈSE. — La reproduction des *Blastodinium* comporte un mode existant chez toutes les espèces qui est la condition essentielle

de leur expansion à l'extérieur et par conséquent de leur persistance : la sporulation ; et un autre mode, moins général qui fait défaut chez un petit nombre d'espèces, les espèces dites solitaires (*B. crassum*, *B. contortum*) ou qui peut faire accidentellement défaut chez les espèces grégaires (*B. oviforme*, *B. Mangini*), mode qui n'est point une condition nécessaire d'existence de l'espèce, mais qui multiplie le nombre d'individus dans l'hôte et par conséquent aussi le nombre des dinospores mises en liberté : la scissiparité.

Quoiqu'en dernière analyse le résultat de la scissiparité soit une augmentation du nombre des dinospores, éléments d'expansion extérieure, les deux modes : sporulation et scissiparité, sont quant à leurs résultats immédiats, parfaitement distincts.

Jamais en effet la sporogénèse ne concourt à la multiplication du parasite dans l'hôte. Le sporocyte tel qu'il se présente à la rupture du feuillet externe est un élément immature qui n'acquiert sa forme et son équilibre parfaits qu'à l'extérieur, et ne peut en aucun des cas qui nous sont connus germer en un nouvel individu dans le tube digestif de l'hôte où il vient de se former.

Il est même permis de penser qu'une conjugaison entre ces dinospores est nécessaire et que seul le zygote qui en est issu est capable de se développer en un nouvel élément végétatif.

Inversement nous n'avons jamais vu la scissiparité produire d'éléments capables de quitter le canal intestinal du Copépode et de s'établir chez un nouvel hôte. Elle produit des individus déjà volumineux que l'hôte ne peut expulser, et qui sporulent chacun pour leur compte. Nous savons que c'est toujours à la multiplication scissipare d'un parasite initial unique que sont dus les groupes d'individus chez les espèces grégaires et que cette multiplication suit une marche sensiblement dichotomique, de telle sorte que tous les parasites sont à peu près au même degré de développement.

EQUIVALENCE ŒCOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE DU GROUPE D'ESPÈCE GRÉGAIRE ET DE L'INDIVIDU D'ESPÈCE SOLITAIRE. — Au point de vue morphologique, l'individu d'espèce grégaire est l'homologue de l'individu d'espèce solitaire. Mais au point de vue œcologique et génétique, c'est le groupe tout entier d'espèce grégaire qui est à comparer à l'unique individu d'espèce solitaire. Celui-ci vaut celui-là, tant par le parti qu'il tire de son hôte et l'action qu'il exerce sur lui, que par son pouvoir d'expansion à l'extérieur. A considérer l'ensemble des espèces du genre,

nous constatons en effet qu'il y a balancement d'une part entre le nombre des individus et leur volume, et entre leur nombre et leur rendement sporogénétique d'autre part.

Nous savons déjà que dans une même espèce le volume des individus varie en raison inverse de leur nombre. (V. *B. spinulosum*, p. 114 et 117, *B. crassum*, p. 133, *B. oviforme*, p. 139.) Ceci reste vrai lorsque l'on compare toutes choses égales d'ailleurs, les espèces les unes aux autres.

Chez *Paracalanus parvus*<sup>1</sup>

<i>B. spinulosum</i> > X	mesure au maximum	200 $\mu$ .	sur 30 $\mu$ .
<i>B. crassum</i> solitaire	—	—	300 $\mu$ .
<i>B. contortum</i> solitaire	—	—	450 $\mu$ .

Chez *Clausocalanus arcuicornis*

<i>B. spinulosum</i> > XX	mesure au maximum	250 $\mu$ .	sur 50 $\mu$ .
<i>B. inornatum</i> sol.	—	—	425 $\mu$ .
<i>B. Pruvoti</i> III	—	—	350 $\mu$ .
<i>B. contortum</i> solitaire	—	—	700 $\mu$ .

Pour ce qui est du rendement sporogénétique, nous avons déjà vu que dans une même espèce, à scissiparité facultative, *B. oviforme*, les formes grégaires restent toujours monoblastiques, tandis que les formes solitaires deviennent di- et triblastiques. Les espèces grégaires sont toutes, à l'exception de *B. Pruvoti*, monoblastiques, ou très transitoirement diblastiques (*B. Mangini*). Encore faut-il remarquer que *B. Pruvoti* est parasite de Copépodes de grande taille, que chez lui le nombre des individus n'excède jamais 5, et que, d'autre part, il ne dépasse pas le stade triblastique. Des deux espèces solitaires *B. crassum* et *B. contortum*, la première est monoblastique, mais forme deux fois plus de sporocytes que sa très proche parente *B. spinulosum*. *B. contortum* est par excellence l'espèce polyblastique à période courte, présentant jusqu'à 7 poussées emboîtées. Le rendement sporogénétique supérieur des formes polyblastiques s'affirme par le nombre élevé des sporocytes produits à chaque poussée et par la succession rapide des poussées, c'est-à-dire par la courte durée de la période. Ce dernier facteur est, nous l'avons vu, difficile à apprécier. Nous avons cependant de bonnes raisons de penser que chez *B. contortum* la période est plus courte que chez les autres espèces.

1. Le nombre en exposant romain est celui des individus dans le groupe chez les espèces grégaires.

IMPORTANCE ACTUELLE ET SIGNIFICATION PHYLOGÉNIQUE DE LA SPOROGENÈSE ET DE LA SCISSIPARITÉ. — Ainsi la scissiparité ne paraît procurer aux formes qui la possèdent aucun avantage marqué sur les formes solitaires. Elle les met à certains égards en état d'infériorité vis-à-vis de ces dernières.

Si la pluralité des parasites paraît propre à accroître l'intensité des échanges nutritifs par l'augmentation de la surface d'absorption, elle a, par contre, l'inconvénient de créer entre les individus un conflit de croissance qui aboutit à une réduction de la taille et peut-être du nombre des spores, et chez certaines espèces (*B. oviforme*) à l'inhibition complète du développement pour l'un des parasites. Elle ne permet pas l'utilisation maxima de l'espace stomacal, comme c'est le cas pour le parasite solitaire. Et en fait, nous constatons que de toutes les espèces que nous avons étudiées, c'est *B. contortum*, l'espèce solitaire et polyblastique par excellence, qui offre actuellement la plus grande extension.

La scissiparité, dont le bénéfice pour l'espèce apparaît ainsi très contestable, est-elle une adaptation des *Blastodinium* au parasitisme, autrement dit une conséquence du parasitisme favorable à l'existence de l'espèce ? A vouloir n'en juger que du point de vue finaliste, l'on devrait se borner à penser que si adaptation il y a, elle est encore bien imparfaite. Mais nous avons pour l'examen de cette question un critérium plus sûr, qui est la comparaison du cycle des *Blastodinium*, d'une part à celui des autres Péridiniens parasites, d'autre part à celui des Péridiniens libres. Nous ne pouvons faire ici cette comparaison par le détail.

Elle nécessite la connaissance de tous les Péridiniens parasites et de leurs rapports avec les Péridiniens libres ; elle a sa place dans les chapitres généraux que terminent ce mémoire.

Nous y montrerons que la scissiparité des *Blastodinium* est l'équivalent de la scissiparité des Péridiniens libres, qui est chez eux le mode le plus répandu, et pour beaucoup, semble-t-il, le mode unique de multiplication. Nous verrons que, chez les parasites, elle cède le pas à la sporulation, moyen d'expansion beaucoup plus puissant. Mais il se vérifiera en général, ce qui résulte déjà avec certitude de l'étude des *Blastodinium* : que la sporogénèse des Péridiniens ne diffère par rien de fondamental de la scissiparité, qu'elle en est directement dérivée, et que, sous sa forme la plus simple, elle se confond avec elle. Elle n'est qu'une scissiparité répétée. Il apparaîtra ainsi, ce qui seul nous importe ici, que la scissiparité est chez les *Blastodinium* un caractère paléogénétique, ce qui se trouve

d'ailleurs corroboré par ce fait que l'espèce qui la présente au plus haut degré est aussi celle qui, par ailleurs, a conservé la morphologie ancestrale la plus nette : *B. spinulosum*.

Chez toutes les espèces où elle existe, elle n'a de limites que celles qu'impose au parasite le volume stomacal de l'hôte. Mais il semble que chez la plupart d'entre elles, même chez *B. spinulosum*, elle ait actuellement tendance à se restreindre, bien au-dessous de ces limites, à la production d'un petit nombre d'individus, ce dont témoignent la fréquence et la prédominance des groupements 3 et 4 chez toutes les espèces.

Des remarques analogues peuvent être faites en ce qui concerne la sporogénèse. Chez les formes où celle-ci est poussée à son maximum (*B. contortum*, formes solitaires de *B. oviforme*), elle n'a, elle aussi, d'autres limites que le volume stomacal. Chez celles où la scissiparité est encore très fréquente, la sporogénèse n'atteint pas son maximum possible (*B. spinulosum*, *B. navicula*, *B. Mangini*). Un cas intermédiaire nous est fourni par *B. Pruvoti* qui joint à une scissiparité réduite une sporogénèse déjà fort développée.

Dans le même ordre d'idées, il importe de remarquer que chez les formes à scissiparité étendue, celle-ci se poursuit jusqu'à une période avancée de l'évolution. Chez les formes à sporogénèse étendue, au contraire, la scissiparité ne se produit plus qu'à une période plus reculée : chez les formes polyblastiques elle ne dépasse pas les stades monoblastiques (*B. Pruvoti*, *B. Mangini*, *B. contortum*).

L'existence exceptionnelle d'une scissiparité chez les formes normalement solitaires me paraît indiquer que celles-ci ont traversé dans leur histoire une période où la scissiparité y était de règle. La suppression anormale de la scissiparité chez les formes habituellement grégaires (*B. Mangini*), mais qui sont, il convient de le dire, des formes à scissiparité atténuée (*B. Mangini*, *B. oviforme*), nous montre comment pourra s'établir chez ces espèces la condition solitaire.

Ainsi, trouvons-nous, dans notre connaissance même des *Blastodinium*, de bonnes raisons de considérer la scissiparité comme le mode primitif de reproduction, la sporogénèse comme le mode secondaire, dérivé du premier, et développé à des degrés divers dans la série des *Blastodinium* que nous connaissons. Cette notion nous sera d'un précieux secours dans la recherche des affinités et de la filiation des espèces.

## Relations des espèces entre elles

## Sommaire

Le groupe *spinulosum*, p. 235. — Isolement des espèces n'appartenant pas au groupe *spinulosum*, p. 236.  
Groupe *spinulosum*, p. 236.

A. Critères du degré d'adaptation parasitaire, p. 236.

Valeur morphologique et signification phylogénique de la crête hélicoïdale, p. 236. — Accord des critères morphologique, physiologique et génétique de l'adaptation parasitaire, p. 238.

B. Critères du degré de différenciation des espèces et de leur autonomie, p. 239. — Variabilité des caractères; hypothèse uniciste, p. 239. — Arguments contre l'hypothèse uniciste, p. 240.

*B. spinulosum* et *B. crassum* s. lat., p. 241.

1° Chez *Paracalanus parvus*: La scissiparité binaire et le conflit de croissance comme facteurs de différenciation. Hypothèse de l'unité spécifique, p. 241. — Contrôle objectif de l'hypothèse uniciste, p. 242. — L'hiatus *spinulosum-crassum*; sa signification, p. 243. — Importance des différences morphologiques, p. 244. — Interprétation de la scissiparité accidentelle de *B. crassum*, p. 245. — Importance des stades solitaires, p. 245.

2° Chez les *Clausocalanus*: Caractères, p. 246. — Inexistence du hiatus *spinulosum crassum*; formes intermédiaires, p. 247.

*B. Mangini*, *B. Mangini oncaae*, *B. navicula* et *B. elongatum*, p. 248.

*B. contortum* et *B. contortum hyalinum*, p. 249. — Isolement dans la mer du Nord de *B. hyalinum* et de *B. contortum*, p. 250.

Quelques conjectures relatives à la distribution et à l'origine géographique des *Blastodinium*, p. 251.

Au cours de l'étude des espèces et variétés du genre, nous avons comparé, surtout du point morphologique, chaque caractère aux caractères homologues des autres espèces, et indiqué les limites de leur variabilité. Dans le chapitre qui précède nous avons cru pouvoir saisir la signification phylogénique de certains caractères d'ordre physiologique et génétique, tels que la charge pigmentaire, l'importance relative de la scissiparité et de la sporogénèse dans le cycle évolutif. Ce sont ces documents qui nous serviront maintenant à nous faire une idée des liens de parenté de ces espèces, et pour celles qui entre elles en offrent de manifestes, une idée de leur filiation. Nous apprécierons par là-même, dans une certaine mesure, la valeur des coupures que nous avons établies.

LE GROUPE *spinulosum*. — Des onze formes de *Blastodinium* dont la description précède, cinq ont en commun les caractères suivants :

1° La forme en navette, à pôles bien différenciés, l'antérieur arrondi, le postérieur aigu, à incurvation dorso-ventrale bien marquée.

2° Le trophocyte à scission submédiane et subtransversale, d'où sa situation antérieure, par rapport à la masse des sporocytes.

3° La présence de sillons sur le trophocyte et d'une crête hélicoïdale de spinules sur la coque, plus ou moins complète, au moins chez les formes jeunes.

<i>B. spinulosum</i>	}	parasites des <i>Calanidae</i> .
<i>B. crassum</i>		
<i>B. inornatum</i>		
<i>B. Pruvoti</i>		
<i>B. oviforme</i> . . .		parasite des <i>Cyclopidae</i> .

Ils tiennent de leurs caractères un air de famille particulièrement manifeste aux stades jeunes, tel que ceux-ci sont souvent difficiles à différencier les uns des autres.

Pour la commodité du langage nous appellerons ce groupe de formes comparable aux groupes d'espèces qu'ont établi les taxonomistes dans les genres nombreux de Périдиниens libres : groupe *spinulosum*.

ISOLEMENT DES ESPÈCES N'APPARTENANT PAS AU GROUPE *spinulosum*. — Des six *Blastodinium* restants, nous séparerons de suite *B. contortum* et *B. contortum hyalinum*, parasites des *Calanidae*, dont la torsion hélicoïdale très accentuée dès les premiers stades du développement, témoigne qu'ils tirent origine d'une souche qui leur est propre.

Il nous reste alors quatre espèces qui ont en commun :

La polarité atténuée par l'arrondissement du pôle postérieur ;

La tendance à la symétrie axiale par le redressement des galbes ;

L'absence de crête hélicoïdale.

Ce sont :	<i>B. Mangini</i>	}	parasites des <i>Corycoeidae</i> .
	<i>B. Mangini oncaae</i>		
	<i>B. navicula</i>		
	<i>B. elongatum</i> . . . . .		parasite d'un <i>Calanidae</i> .

Mais aucun de ces caractères n'implique une communauté d'origine, entre les espèces qui les présentent, comme le fait par exemple, à notre avis, l'existence de la crête hélicoïdale chez les formes du groupe *spinulosum*. Nous ne réunirons donc pas ces espèces en un groupe analogue à ce dernier.

C'est celui-ci qui sera par conséquent de beaucoup le plus intéressant à examiner au point de vue de la filiation et de la différenciation des formes.

#### GROUPE *spinulosum*

##### A. CRITÈRES DU DEGRÉ D'ADAPTATION PARASITAIRE.

VALEUR MORPHOLOGIQUE ET SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DE LA CRÊTE HÉLICOÏDALE. — Des cinq formes qui constituent le groupe, *B. spinulosum* est la seule à présenter d'une manière constante une crête

hélicoïdale sur sa coque. Chez *B. crassum* type, la crête hélicoïdale est aussi toujours présente, mais chez la variété *inornatum*, elle fait plus ou moins complètement défaut aux stades jeunes et ne se retrouve plus aux stades avancés.

Il en est de même chez *B. Pruvoti*, où on ne la rencontre qu'à l'état de vestiges aux tout jeunes stades solitaires.

Chez *B. oviforme*, la crête hélicoïdale est généralement présente chez les formes grégaires, et aux stades monoblastiques des formes solitaires ; mais elle est souvent réduite à l'hélice antérieure. On ne la retrouve plus aux stades polyblastiques des formes solitaires.

La crête hélicoïdale est-elle un caractère ancestral, ou, au contraire, une néoformation dont le rôle serait, étant donnée la disparition des spinules, de retenir le parasite dans la cavité intestinale de l'hôte ?

Ce rôle, il faut le dire, est plus apparent que réel. Les spinules ne sont douées que d'une faible résistance, et chez aucun des *Blastodinium* connus nous ne leur trouvons de tendance à se renforcer. Nous voyons qu'au contraire chez les formes qui, par d'autres caractères, se révèlent comme les plus évolués dans le sens parasitaire, elles font plus ou moins complètement défaut, au moins aux stades avancés (*B. contortum*, *B. Pruvoti*, *B. oviforme*).

Et même aurions-nous constaté qu'elles jouent dans la rétention du parasite un rôle indispensable à l'existence de celui-ci, que nous n'y verrions point la preuve qu'elles sont de néoformation.

De leur localisation et de leur mode de formation nous tirons par contre un argument de poids, à l'appui de notre première hypothèse.

Les spinules font partie intégrante du sillon hélicoïdal, caractère fondamental des formes libres, disparu aux stades végétatifs chez la majorité des parasites, et qui n'est plus guère évident parmi les *Blastodinium* que chez les espèces du groupe *spinulosum-crassum*.

Ces spinules sont formées par une série de papilles que porte la lèvre antérieure du sillon hélicoïdal, celle-là même qui chez plusieurs genres cuirassés se développe en une crête puissante et richement ornée.

Aux rayons creux qui ornent et renforcent ces crêtes et dont la cavité doit être, au moment de leur formation, remplie de cytoplasme, les spinules de nos *Blastodinium* nous paraissent tout à fait comparables.

Un autre fait plaide puissamment dans le même sens : chez *B. inornatum*, et chez *B. Pruvoti* nous avons constaté la présence de vestiges de la crête hélicoïdale chez les parasites jeunes qui sont du type *spinulosum-crassum*.

Nous avons vu que ces spinules ne se reforment plus chez les parasites qui ont effectué une ou plusieurs poussées sporogénétiques et qu'elles n'existent jamais chez les formes di- ou triblastiques. L'aptitude du Péridinien à former ses spinules disparaît, au cours de son ontogénèse, au fur et à mesure qu'il se trouve à un stade plus éloigné de la forme libre primitive. Les faits que nous avons relevés dans l'étude de *B. oviforme* peuvent être interprétés dans le même sens.

Ces faits sont précisément à l'encontre de ce qui devrait se passer si la frange hélicoïdale était un résultat de l'adaptation parasitaire. Cette frange devrait être d'autant plus développée que le stade serait plus éloigné de la forme libre.

Et bien qu'il eût pu me suffire pour légitimer cette manière de voir, d'invoquer la « loi biogénétique fondamentale », je préfère l'appuyer sur un exemple concret. Je le choisis dans un groupe qui m'est familier et dont le développement, comme celui des Péridiniens, comporte une série de mues : les Copépodes ascidicoles.

Chez l'*Ophioseides Joubini*, parasite des microcosmes de la Méditerranée, le nauplius naît, bien constitué, comme chez tous les Copépodes parasites, avec ses trois paires de membres : l'antennule, l'antenne et la mandibule, ces deux dernières biramées.

Chez les Copépodes libres, ces appendices restent biramés.

Chez l'adulte d'*O. Joubini*, l'antenne est réduite à son endopodite, transformé en crampon.

L'exopodite, caractère paléogénétique, disparaît après la deuxième mue (premier stade cyclopoïde). Les crampons qui terminent les pereiopodes, adaptation parasitaire, caractère néogénétique, n'apparaissent qu'après la cinquième mue (troisième stade parasite).

Il paraît hors de doute que la frange hélicoïdale est un caractère paléogénétique chez les *Blastodinium* du groupe *spinulosum crassum*.

ACCORD DES CRITÈRES MORPHOLOGIQUE, PHYSIOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE DE L'ADAPTATION PARASITAIRE. — Nous sommes donc fondés à considérer que les *Blastodinium* chez lesquels la crête hélicoïdale ne fait jamais défaut (*B. spinulosum*, *B. crassum*), sont moins évolués dans le sens parasitaire que ceux chez lesquels elle a plus ou moins complètement disparu (*B. inornatum*, *B. oviforme*, *B. Pruvoti*).

Deux caractères, l'un physiologique, l'autre génétique, dont nous avons montré par ailleurs la valeur comme critères phylogéniques, vien-

ment corroborer cette manière de voir : c'est d'abord la charge pigmentaire plus réduite chez les trois dernières formes que chez les deux premières, comme en témoignent les indices de pigmentation :

<i>B. spinulosum</i>	7,2 (6-1 chez les <i>Clausocalanus</i> )
<i>B. crassum</i>	7,5
<i>B. inornatum</i>	4,6
<i>B. oviforme</i>	7,1
<i>B. Pruvoti</i>	4,5

C'est ensuite, au moins chez *B. oviforme* et chez *B. Pruvoti*, une sporogénèse plus évoluée qui conduit à des stades polyblastiques. Pour ce qui est de *B. inornatum*, le développement de la sporogénèse se traduit par un nombre de sporocytes plus élevé que chez la forme type *B. crassum* — d'où réduction fréquente du hile — mais point encore par la réalisation de stades polyblastiques. Rappelons cependant que nous avons observé un cas certain de sporogénèse subintrante chez *B. inornatum*, et que nous inclinons à rapporter à cette espèce même le parasite diblastique que nous avons décrit sous l'étiquette *Blastodinium* sp. λ.

Voici donc trois critères importants qui nous ont permis d'apprécier et de comparer avec quelque sûreté le degré d'adaptation parasitaire de nos *Blastodinium* du groupe *spinulosum*.

#### B. CRITÈRES DU DEGRÉ DE DIFFÉRENCIATION DES ESPÈCES ET DE LEUR AUTONOMIE.

VARIABILITÉ DES CARACTÈRES. HYPOTHÈSE UNICISTE. — Pris isolément les caractères qui nous ont servi à établir nos coupures spécifiques montrent à l'intérieur d'une même espèce de larges variations. Ce sont tous des caractères quantitatifs.

Le corps est plus ou moins trapu, plus ou moins incurvé, plus ou moins tordu en hélice, les pôles en sont plus ou moins arrondis ou effilés.

La crête hélicoïdale est plus ou moins développée (*B. crassum-inornatum*, *B. oviforme*, *B. Pruvoti*).

La charge pigmentaire varie de 0 au maximum dans toutes les espèces.

La marche de la sporogénèse se montre chez *B. oviforme* sous la dépendance étroite du nombre des individus dans l'hôte.

La scissiparité est elle-même contingente chez *B. oviforme* et *B. inornatum*. Il semble que *B. crassum* et *B. spinulosum* ne diffèrent que par des caractères subordonnés à ce caractère instable.

Entre les formes grêles et les formes ovoïdes de *B. oviforme*, il y a plus

de différence qu'entre *B. spinulosum* et *B. crassum-inornatum*, entre *B. spinulosum* et *B. Pruvoti*. L'exemple de *B. oviforme*, la comparaison entre *B. spinulosum* et *B. crassum* indiquent que la forme elle-même est sous la dépendance du nombre des individus dans l'hôte, c'est-à-dire de la scissiparité. Et l'on est alors amené à se demander si elles ne sont pas aussi sous la dépendance de l'hôte parasité, et si nos espèces ne sont pas autre chose que des formes d'un seul et même organisme différant suivant les hôtes et les conditions du développement.

*B. spinulosum* étant considéré, à cause de sa crête hélicoïdale complète, de sa scissiparité encore très développée comme la forme souche, *B. crassum-inornatum* en dériverait par suppression de la scissiparité, qui, supprimant le conflit de croissance, favoriserait l'accroissement du corps, surtout en épaisseur et permettrait une prolongation de la sporogénèse. *B. Pruvoti* ne serait qu'un *B. spinulosum* à scissiparité réduite, adapté aux *Clausocalanus*. La sporogénèse plus développée serait, elle aussi, le fait de la suppression du conflit de croissance. *B. inornatum*, forme qui apparaît à tous égards comme n'ayant pas encore atteint son complet équilibre, serait un *B. spinulosum* égaré chez les *Oithona*.

ARGUMENTS CONTRE L'HYPOTHÈSE UNICISTE. — Tout ceci est plus facile à concevoir qu'à vérifier. Seule l'expérience qui consisterait à réaliser des infections croisées permettraient de discuter cette opinion sur des bases sérieuses.

On peut cependant opposer dès maintenant plusieurs arguments à cette manière de voir. Le premier est un argument de méthode : de ce que l'on constate la variabilité de chaque caractère pris isolément, on n'a nullement le droit de conclure à la caducité des catégories qu'ils ont servi à établir lorsqu'il est démontré — comme c'est le cas — que ces caractères forment en s'unissant des ensembles constants.

Les autres arguments sont des arguments de fait :

1<sup>o</sup> Il y a très souvent discordance dans l'apparition des espèces parasites d'un même hôte en un temps et en un lieu donnés. Mais il y a souvent aussi concordance.

La discordance prolongée d'apparition entre *B. spinulosum* et *B. crassum* chez *Paracalanus parvus*, entre *B. spinulosum*, *B. crassum-inornatum* et *B. Pruvoti* chez les *Clausocalanus* prouve qu'un germe de *B. spinulosum* ne peut se développer indifféremment en un *B. spinulosum*, un *B. crassum* ou un *B. Pruvoti*. Leur existence simultanée prolongée en un même lieu, démontre que la discordance ne peut être le fait de conditions cos-

miques différentes déterminant tantôt la différenciation d'une forme, tantôt la différenciation d'une autre, en favorisant par exemple ou en inhibant la scissiparité.

2° La suppression ou la réduction de la scissiparité ne produisent pas chez un même hôte, en un même temps et en un même lieu, les mêmes effets, et entre les effets différents produits il n'y a aucune transition. Chez les *Clausocalanus* adultes, nous trouvons des *B. spinulosum* groupés par quatre, des *B. inornatum* groupés par quatre, des *B. Pruvoti* groupés par quatre qui conservent tous les caractères propres à leur type. Il n'y a jamais aucun intermédiaire entre *B. Pruvoti* et *B. crassum-inornatum*.

Il n'en est pas de même, nous l'avons vu, entre *B. spinulosum* et *B. crassum s. lat.*, et c'est tout particulièrement à propos de ces deux formes, que se pose la question de l'unité spécifique. Encore qu'on ne puisse la résoudre, elle mérite qu'on s'arrête quelque peu à son examen. Il nous fera entrevoir le mécanisme par lequel la différenciation des espèces parasitaires peut s'effectuer sous l'influence de la nature et de l'organisation de leurs hôtes.

Ainsi, les relations de *B. spinulosum* et de *B. crassum*, nous apparaîtront bien différentes selon que nous les considérerons chez *Paracalanus parvus* ou chez les *Clausocalanus*.

#### 1° B. SPINULOSUM ET B. CRASSUM S. LAT.

chez *Paracalanus parvus*

Il n'y a rien de fondamentalement différent dans la forme et la structure de ces deux *Blastodinium*, mais chez les *Paracalanus parvus* leur distinction n'en est pas moins toujours aisée.

Résumons leur caractères différentiels :

*B. spinulosum* : Parasite grégaire (existence de la scissiparité). Galbe

élancé =  $\frac{1}{6}$  ; sans trace de torsion en hélice. Mono-

blastique ; stade maximum I-128.

*B. crassum* : Parasite solitaire (pas de scissiparité). Galbe trapu =  $\frac{1}{3}$  ;

traces de torsion en hélice. Monoblastique ; stade maximum I-256.

LA SCISSIPARITÉ ET LE CONFLIT DE CROISSANCE COMME FACTEURS DE DIFFÉRENCIATION. HYPOTHÈSE DE L'UNITÉ SPÉCIFIQUE. — Cette confrontation de caractères suggère l'hypothèse suivante : les deux

derniers, galbe et nombre maximum des sporocytes sont fonction du premier.

Qu'un *Blastodinium* de la forme *spinulosum* ou d'une forme intermédiaire entre celle-ci et la forme *crassum*, qui procède directement du développement du germe, subisse avant ou après avoir produit plusieurs poussées sporales, une série de divisions binaires, il en résultera  $3-4-5-n$  individus dont le volume serait le tiers, le quart, le cinquième, le  $\frac{1}{n}$  du volume du parasite initial, si la croissance ne modifiait ces rapports. Mais la croissance est d'autant moins active que les parasites sont plus nombreux, l'espace qu'ils occupent et les nutriments qu'ils exploitent étant limités. Et comme c'est surtout dans le sens diamétral que l'espace est rétréci, c'est le diamètre des parasites qui ne peut s'accroître, d'où le galbe élancé. Pressés les uns contre les autres, ils se dressent mutuellement, d'où l'atténuation des sinuosités et la rigidité du port. Voilà pour le deuxième caractère.

Nous savons que la sporogénèse s'accompagne d'une augmentation de volume. Plus celui dont dispose le parasite est restreint, moins il produira de spores, d'où le petit nombre de sporocytes. Voilà pour le troisième caractère.

*B. crassum* et *B. spinulosum* ne sont donc que deux formes d'une seule et même espèce ne différant que par le défaut chez l'une, l'existence chez l'autre, d'une scissiparité consécutive à l'infestation, caractère qui n'est d'aucune valeur, puisque, dans l'espèce *spinulosum* seule, il produit des groupements d'un nombre quelconque d'individus.

CONTROLE OBJECTIF DE L'HYPOTHÈSE UNICISTE. — Cette interprétation était logique ; elle semblait, qui plus est, fidèlement rendre compte des faits. Elle m'avait séduit dès le début de mes recherches. Mais au fur et à mesure que ma statistique s'étendait, je pus me faire de la valeur de cette hypothèse une idée plus précise que ne l'était une pure impression.

La plupart des résultats de ma statistique ont été produits et discutés au cours de l'étude monographique des espèces. Il me suffira de rappeler ici sans détails ceux d'entre eux qui nous sont utiles.

Dans l'influence que nous supposons, dans notre hypothèse, au nombre des individus, sur la taille et la forme de chacun d'eux, il faut distinguer ce qui revient au fractionnement scissipare de ce qui revient au conflit de croissance.

Le fractionnement scissipare ne peut intéresser que le volume des individus, mais non leur galbe, car les deux moitiés séparées, si elles ne sont pas gênées<sup>1</sup>, reconstitueront toujours la forme spécifique. Le cas du *B. crassum* que représente la fig. XXVI en est une preuve.

La diminution de volume n'est pas à démontrer. Elle est directement proportionnelle au fractionnement. Ce dont il faudrait faire la preuve, c'est que dans les groupes nombreux, elle n'est pas compensée par la croissance autant que dans les groupes de peu d'individus et que ce défaut de compensation tient surtout à l'insuffisance de la croissance en épaisseur. Les diagrammes des pages 114, 115, 117 le démontrent nettement. Mais ils mettent aussi en évidence ces deux points capitaux pour notre discussion :

1° Les écarts de volume, entre deux individus, appartenant à des groupes même d'ordre très différents, sont de faible importance ;

2° Le galbe, grossièrement exprimé par le rapport du diamètre à la longueur, varie dans des limites plus faibles encore.

L'HIATUS *spinulosum-crassum*. SA SIGNIFICATION. — Par contre lorsque nous passons d'un *B. spinulosum* II à un *B. crassum*, nous constatons un écart de  $\frac{1}{2}$  dans la valeur des diamètres, la longueur restant sensiblement la même. Il y a donc un hiatus considérable entre la série des *B. spinulosum* et *B. crassum*, que l'on est tenté tout d'abord d'interpréter comme une preuve de l'autonomie des deux formes. Mais ce ne serait là, comme on va voir, qu'une illusion.

Tenant pour certain que seul le conflit de croissance, à l'exclusion de la fragmentation scissipare, peut altérer le galbe, représentons par un cercle la section transversale de l'estomac de l'hôte, dont pour l'instant, nous supposerons la paroi non élastique, mais déformable.

Dans cet estomac, un *B. crassum* peut se développer jusqu'à atteindre le diamètre de la cavité, soit par exemple 100  $\mu$ . Dans la même cavité, si la paroi en était rigide, deux *B. spinulosum* ne pourraient atteindre qu'un diamètre de 50  $\mu$ .

Trois *B. spinulosum* pourront y atteindre un diamètre de 46  $\mu$  sans tenir compte de la déformation de la paroi.

1. Si les scissions scissipares modifiaient le galbe, ce ne pourrait être qu'en augmentant le diamètre par rapport à la longueur, puisque le plan de division est subtransversal. Les individus seraient donc d'autant plus trapus qu'ils appartiendraient à des groupements plus nombreux, ce qui est d'ailleurs entièrement contraire aux faits.

Les <i>B. spinulosum</i>	III atteindront	.....	46 $\mu$ .
— —	IV —	.....	41 $\mu$ .
— —	V —	.....	36 $\mu$ 5.
— —	VI —	.....	33 $\mu$ 3.
— —	VII —	.....	33 $\mu$ 3. <sup>1</sup>

Si l'on tient compte de ce fait que la paroi est déformable et qu'elle est de plus élastique et de cet autre fait que les parasites, lorsqu'ils sont nombreux, ne se trouvent pas tous au même niveau de l'estomac, on se représentera que les chiffres donnés ci-dessus sont d'autant plus inférieurs à ce qu'ils seraient en réalité, que le groupement est d'ordre plus élevé. Et la correction qu'il faudrait leur apporter réduirait les écarts déjà peu considérables des extrêmes. On arrive ainsi à constituer une série semblable à celle que nos statistiques nous permettent de former, avec l'hiatus caractéristique entre *crassum* et *spinulosum* II.

Ainsi l'on s'explique l'existence de l'hiatus entre *crassum* et *spinulosum*, et l'on voit qu'il ne peut en aucune façon servir à plaider l'autonomie des deux formes.

IMPORTANCE DES DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES. — Que nous reste-t-il donc pour la soutenir ? D'abord la forme ! Les nombres et les courbes sont très expressifs, et on en joue avec facilité, mais ils n'approchent la réalité que de très loin et ils ne rendent compte, et combien grossièrement, que d'un seul caractère, parmi ceux si nombreux et dans le cas particulier, si difficiles à analyser, qui composent la forme.

A comparer un *B. crassum* au *B. spinulosum* le plus proche, d'un groupement binaire par exemple, l'on se rend compte que les actions de contact entre les deux individus du groupement sont tout à fait insuffisantes à expliquer les différences morphologiques qui les séparent du type *crassum*. Si l'on peut admettre à la rigueur que le profil rectiligne de la face dorsale de nos *spinulosum* II est un effet des pressions réciproques qu'ils exercent l'un sur l'autre, ceci n'est plus soutenable lorsqu'on a affaire à des groupements dépassant dix individus où ceux-ci qui sont loin d'être rangés d'une manière régulière, dos contre dos, conservent cependant leur galbe caractéristique. Cette face dorsale est loin d'être toujours rectiligne. Elle est même le plus souvent concave (tandis qu'elle est convexe chez *crassum*). Et puis la face ventrale, qui ne subit

<sup>1</sup> Dans un cercle dans lequel on inscrit 6 cercles égaux tangents intérieurement à la circonférence et tangents entre eux, on peut inscrire un septième cercle central égal et tangent aux six autres.

d'autre pression que celle de la paroi intestinale, pression qui s'exerce aussi sur *B. crassum*, la face ventrale a, elle aussi, un profil régulièrement courbe et non sinueux comme chez ce dernier.

INTERPRÉTATION DE LA SCISSIPARITÉ ACCIDENTELLE DE *B. crassum*. — En somme, de tout ceci, nous ne pouvons tirer aucune indication précise sur la valeur des espèces *B. crassum* et *B. spinulosum*. Usons d'autres moyens d'enquête. Il en est un généralement fécond qui nous fait ici presque complètement défaut : c'est l'étude des anomalies. Nous n'avons à ce sujet qu'un seul document concernant *B. crassum*. C'est l'unique cas de scissiparité que j'aie pu observer chez cette espèce. L'individu est au stade I. I. 64 fig. XXVI, p. 129. Je rappelle qu'il a été rencontré chez un *Paracalanus parvus* à quatre segments, et que sa crête hélicoïdale était complète. Il est donc de la forme type et tout à fait comparable par sa forme, sa structure et son habitat aux formes solitaires non scissipares. Chez cet individu les deux trophocytes fils avaient une forme telle que lorsqu'ils auraient été séparés par la libération des sporocytes, c'est deux *B. crassum* types qu'il y aurait eu dans le Copépode, et non deux *B. spinulosum*. Et il n'est guère douteux que ces individus, au lieu de se disposer côte à côte dans l'estomac de l'hôte, se fussent placés l'un en avant de l'autre, comme cela arrive toujours pour les formes scissipares de *B. inornatum*, et qu'échappant ainsi à l'action du conflit de croissance, ils se fussent maintenus sous la forme *B. crassum*. Mais on nous objectera que, dans le cas qui nous occupe, la scissiparité s'est produite d'une manière très tardive, lorsque la forme *crassum* était déjà acquise, et que normalement les choses ne se passent pas ainsi ; que la scissiparité se produit aux stades reculés, sous la forme *spinulosum*, et que seuls les individus qui ne l'ont point subie deviennent des *B. crassum*.

IMPORTANCE DES STADES SOLITAIRES. — Nous ne pouvons chercher une réponse à cette objection que dans l'étude des stades jeunes qui, si la théorie uniciste est vraie, devront nous montrer tous les intermédiaires entre *B. spinulosum* et *B. crassum*.

J'ai observé spécialement une série de formes jeunes, parasites de Copépodes à deux ou trois segments abdominaux : *B. crassum* à galbe plus ou moins trapu, mais tous de la forme type, et un unique *B. spinulosum* solitaire, le seul que j'aie jamais rencontré sans trouver de transition. Ce sont là des documents tout à fait insuffisants et dont il serait vain de tirer des conclusions.

Le stade de passage de *B. spinulosum* à *B. crassum* peut être tout aussi

éphémère que le stade où *B. spinulosum* reste solitaire, et il peut très bien m'avoir échappé.

C'est donc une étude spéciale des tout jeunes stades qui fournira la solution du problème.

Les constatations précédentes ne nous auront cependant pas été sans profit : il s'en dégage nettement cette notion que, quelque soit le degré actuel de différenciation de *B. spinulosum* et de *B. crassum*, c'est *B. spinulosum* qui apparaît comme la souche de *B. crassum*. *B. crassum* est un *B. spinulosum* dont la forme s'est modifiée par suite de la suppression de la scissiparité primitive.

Quant à dire si cette différenciation est un fait accompli, comme tendraient à le montrer les particularités morphologiques caractéristiques de *B. crassum*, ou si elle est encore en voie de s'effectuer, nous ne le pouvons. Car il est possible que *B. crassum* se reproduise toujours semblable à lui-même tout en passant aux premiers stades de son développement par la forme *spinulosum*. Seule l'expérience pourrait trancher la question.

Dans toute cette discussion nous n'avons eu en vue que *B. spinulosum* et *B. crassum* type chez les *Paracalanus*. L'étude comparative de ces formes chez les *Clausocalanus* dans laquelle nous comprendrons aussi la variété *inornatum*, va nous permettre d'aller plus avant dans la recherche de leur degré de parenté.

2° *B. spinulosum*, *B. crassum* s. lat. chez les *Clausocalanus*.

CARACTÈRES. — On sait qu'entre *B. spinulosum* des *Paracalanus* et *B. spinulosum* des *Clausocalanus* il y a une légère variation du galbe et de l'indice de pigmentation, qui ne nous a cependant pas paru suffisante pour considérer ces deux formes comme deux variétés distinctes. Mais pour la commodité du langage nous les distinguerons ici en faisant suivre le nom spécifique de la première lettre du nom de genre de l'hôte.

Je rappelle que l'indice de pigmentation est 7,2 chez *B. spinulosum* P. et seulement 6,1 chez *B. spinulosum* C.

Etant donné le peu de précision de ces chiffres leur variation est trop faible pour que nous puissions en faire état ici. Il n'en est pas de même de la variation du galbe. Celle-ci ressort de la comparaison des rapports extrêmes qui sont :

Pour *B. spinulosum* P. de  $\frac{1}{7}$  à  $\frac{1}{5}$

Pour *B. spinulosum* C. de  $\frac{1}{7,2}$  à  $\frac{1}{3,3}$

et par la comparaison des courbes de fréquence de tous les rapports relevés, pages :

L'espace plus grand offert par les *Clausocalanus* au développement de leur parasite peut expliquer cette variation du galbe.

Ainsi chez les *Clausocalanus* le galbe de *B. spinulosum* tend plus vers celui de *B. crassum*, que chez les *Paracalanus*.

Nous avons vu, d'autre part, que chez les gros *Clausocalanus*, *B. crassum*, et surtout sa variété *inornatum* présentaient fréquemment la multiplication endogène. Les groupes à deux et même quatre individus ne sont pas rares. J'insiste dès maintenant sur ce fait, que la scissiparité a été saisie sur le vif, chez des individus solitaires trapus de type *crassum*. Les individus par paires ou par quatre sont donc bien des formes scissipares de *B. crassum* ou de *B. inornatum* et non des individus de *B. spinulosum* qui se seraient épaissis postérieurement aux scissions qui les ont produits.

INEXISTENCE DU HIATUS *spinulosum-crassum*. FORMES INTERMÉDIAIRES. — Mais entre ces formes grégaires de *B. crassum* ou de *B. inornatum* qui ont conservé le galbe trapu caractéristique du type et les *B. spinulosum* C. typiques, il y a une série de formes intermédiaires. Il n'y a point ici comme chez *Paracalanus parvus*, d'hiatus *spinulosum-crassum*. Et l'on attribuera tout naturellement ceci à l'absence du conflit de croissance dans l'estomac plus vaste des *Clausocalanus*. L'étendue de l'espace offert aux parasites qui permet la multiplication endogène de *B. crassum-inornatum* permet aussi l'accroissement en épaisseur de *B. spinulosum*. La fragmentation de l'un et l'épaississement de l'autre aboutissent à la formation d'une série complète d'intermédiaires où il n'est pas possible de faire sur le vu de la forme et de la taille seulement, la démarcation des deux parasites.

S'il était démontré que dans cette série il n'y a d'une part que des formes qui se divisent après avoir acquis le galbe trapu, et d'autre part que des formes qui se sont épaissies après s'être divisées, on pourrait conclure à la dualité de l'espèce.

Mais si l'on observait que les différents types grégaires proviennent d'autant de types solitaires semblables, ayant acquis leur galbe avant toute scissiparité, il faudrait admettre l'unité spécifique.

Ici encore nous ne pouvons nous arrêter à un parti définitif. Tout ce

que nous pouvons dire, c'est que si la filiation *spinulosum-crassum* n'est pas une vérité ontogénique, elle est au moins une vérité phylogénique. Et la même formule nous paraît applicable aux relations de *B. oviforme* et de *B. Pruvoti* avec *B. spinulosum*.

*B. Mangini*, *B. Mangini-oncaae*, *B. navicula* et *B. elongatum*.

En plus des deux caractères énoncés plus haut, ces formes présentent encore en commun :

- la condition toujours grégaire ;
- la structure presque toujours monoblastique ;
- l'indice de pigmentation élevé.

Si nous ne les avons joints, ces caractères, aux deux premiers, c'est que moins que ceux-ci encore ils peuvent impliquer une communauté d'origine des formes qui les possèdent. Ils interdisent même de rechercher entre elles une filiation directe, car ils témoignent, si nous nous en référons aux critères dont nous avons fait usage jusqu'ici, qu'elles sont toutes au même degré d'évolution dans le sens parasitaire. Ceci nous interdit également d'en rechercher la souche parmi les formes que nous connaissons du groupe *spinulosum*, mais cependant point de leur attribuer à toutes une origine commune.

Rappelons, par exemple, que chez les formes grêles de *B. oviforme*, nous avons constaté une atténuation fréquente de la polarité morphologique par arrondissement du pôle postérieur, le déplacement en avant du plan de scission du trophocyte et enfin l'inconstance de la crête hélicoïdale.

Nous savons d'autre part que chez *B. Mangini*, *B. Mangini-oncaae*, *B. elongatum*, on observe parfois quelques vestiges sur le trophocyte du sillon hélicoïdal. Et chez *B. elongatum*, ils peuvent même être aussi accusés que chez *B. spinulosum*. D'autre part, chez *B. Mangini oncaae*, nous avons constaté une polarité toujours mieux conservée que chez le type. De sorte que, s'il était démontré que *B. Mangini* avait vraiment une souche commune avec le groupe *spinulosum*, nous serions amenés à considérer la variété comme la souche du type<sup>1</sup>.

1. Dans pareil cas, la nomenclature taxonomique semble exprimer, on le voit, exactement l'inverse de ce que l'on considère comme la réalité. Cette apparente absurdité serait évitée si, au lieu du mot *variété* qui implique l'idée d'une variation à partir d'une forme souche on usait pour désigner la forme qui ne diffère d'une autre que par de faibles caractères — et c'est à cela que se réduit presque toujours le sens du terme en systématique — d'un vocable qui ne contienne pas l'idée de filiation, tel que *paraspecies* (parespèce) ou tout autre de ce genre. Une nomenclature dont le seul fondement est la priorité bibliographique ne peut prétendre rendre compte des relations phylogéniques des êtres et devrait exclure de son vocabulaire tout terme qui implique l'existence de telles relations. Plus nos connaissances phylogéniques progresseront, plus s'imposera ce remaniement du voca-

Nous avons déjà fait la comparaison des deux formes à tous points de vue et justifié de la valeur taxonomique que nous leur attribuons.

Il nous reste donc à examiner les relations de *B. Mangini* avec *B. navicula* et *B. elongatum*. La dernière forme est trop insuffisamment connue pour qu'elle puisse faire l'objet d'une discussion phylogénique.

Quant à *B. Mangini* et *B. navicula*, ils n'ont guère en commun que leur tendance à la symétrie axiale et leur défaut de différenciation polaire. Mais ils diffèrent par contre par un caractère auquel, en raison de sa constance chez les formes qui le présentent (*B. contortum* et *B. navicula*), il faut attribuer une importance : c'est la division oblique sublongitudinale du trophocyte. On voit que l'existence de liens de parenté entre *B. Mangini* et *B. navicula* est tout à fait incertaine.

*Blastodinium contortum* et *B. contortum-hyalinum*.

Nous avons dit déjà que nous considérons ces deux formes comme très isolées des autres espèces du genre. La simple énumération des caractères du type permettra de se convaincre qu'elles ne confinent à aucun autre *Blastodinium* :

Forme plus ou moins tordue en hélice, à pôles non nettement différenciés ;

Trophocyte à scission sublongitudinale ;

Jamais de sillon ni de crête hélicoïdale ;

Figure achromatique invisible chez l'organisme vivant ;

Condition solitaire ;

Stades avancés polyblastiques ;

La variété se différencie du type par :

Le redressement du galbe ;

L'amincissement du pôle antérieur et sa courbure en crosse.

Le renflement de la région médiane ventrale ;

La disparition du hile ;

Le défaut de pigmentation.

Mais nous avons vu qu'elle s'y rattache par une série très complète de formes de passage qui nous ont montré toutes les étapes de sa différenciation. Les faits que nous avons constatés ici sont tout à fait de l'ordre de ceux que nous a offerts par exemple *B. spinulosum clausocalani* passant à *B. inornatum*. Dans un cas comme dans l'autre, disparition (sous des

bulaire, faute duquel taxonomistes et phylogénistes seront exposés à un éternel quiproquo. Voir, à ce sujet, le malentendu FAGE (1903) DELCOURT (1909). Ceci jusqu'à ce que la systématique soit ce qu'elle devrait être ; l'expression fidèle de la phylogénie.

influences probablement différentes) d'un caractère paléogénétique : crête hélicoïdale ou galbe hélicoïdal, et dépigmentation. Celle-ci est complète chez *B. hyalinum*.

ISOLEMENT DANS LA MER DU NORD DE *B. hyalinum* ET DE *B. contortum*. — Ici, comme pour les autres formes en voie de différenciation, se pose la question de savoir si cette différenciation est achevée ou encore incomplète. Jusqu'ici, nous n'avons pas pu répondre. Dans le cas de *B. contortum-hyalinum*, un document d'ordre nouveau s'est ajouté à ceux que nous avons réunis nous-mêmes, et dont je tiens à faire état, malgré sa médiocrité, et seulement à titre d'indication.

Je rappelle que parmi les nombreux parasites indéterminés qu'APSTEIN a observés chez les Copépodes pélagiques des parages de Kiel, nous avons pu reconnaître un *Blastodinium*, et l'identifier à *B. hyalinum*. Tous les croquis donnés se rapportent à cette forme. L'absence de toute mention de coloration confirme l'interprétation des images. Or, du travail d'APSTEIN, on peut conclure que ce *Blastodinium* seul existe dans la mer du Nord et la Baltique méridionale.

Voici sur quoi se base cette conclusion :

1° *B. hyalinum* a été observé dans 94 pêches différentes s'échelonnant sur les mois de mai et août 1906, août et novembre 1907, février, mai et août 1908, août 1909, à des époques où tous nos *Blastodinium* se montrent en Méditerranée.

2° Il a été rencontré : assez commun chez *Calanus*, très commun chez *Pseudocalanus* et *Paracalanus*, rare chez *Centropages* et *Acartia clausi*. Or, parmi ces Copépodes, se trouve l'hôte de cinq *Blastodinium* méditerranéens, dont *B. contortum*, tous plus ou moins colorés.

3° L'auteur examinait les Copépodes vivants, les dessinait et en peignait la couleur à bord du bateau. La plupart des parasites qu'il a observés sont beaucoup plus difficiles à distinguer que les *Blastodinium*, surtout que les formes pigmentées. Celles-ci n'auraient donc pas échappé à l'attention de l'auteur.

Force nous est donc de conclure que *B. hyalinum* est, au moins dans la mer du Nord, une espèce actuellement isolée de sa forme souche méridionale *B. contortum*.

Ceci nous amène à poser, sans aucune prétention à la résoudre, la question de la distribution et de l'origine géographique des *Blastodinium*. Mais nous possédons, la concernant, quelques indications que nous ne croyons pas devoir passer sous silence.

### Quelques conjectures relatives à la distribution et à l'origine géographique des *Blastodinium*

C'est ici pour moi le lieu d'exprimer les regrets que j'ai de n'avoir pu, avant de mettre la dernière main à ce travail, faire une rapide enquête sur les Péridiniens parasites, et en particulier les *Blastodinium*, dans les mers du Nord.

De l'existence exclusive que paraît avoir constaté APSTEIN de *B. hyalinum* dans les mers du Nord, je puis rapprocher trois faits qui, certes, méritent d'être contrôlés, mais qui semblent indiquer comme celui-là que les *Blastodinium* sont essentiellement des organismes des mers chaudes. Ce sont :

1° Le ralentissement de la sporogénèse que j'ai observé à Banyuls chez *B. spinulosum*, *B. crassum*, *B. Pruvoti*<sup>1</sup>, à l'approche de l'hiver, durant le mois de novembre 1906 ;

2° La rencontre durant le mois de mars, à Banyuls et à Villefranche, des seuls *B. contortum* et *B. hyalinum*.

3° Le défaut, pendant les mois d'août, septembre et octobre 1912, probablement en rapport avec la moyenne exceptionnellement basse de la température de l'eau de *B. Pruvoti*, malgré l'abondance des *Clausocalanus*.

### Genre *SCHIZODINIUM* CHATTON 1912

Fig. 40, pl IV, et fig. 91, pl. VIII.

*Schizodinium* CHATTON (1912, p. 90).

Espèce type du genre : *Schizodinium sparsum* CHATTON 1912.

#### Sommaire

*Schizodinium sparsum*.

Hôte, p. 252. — Forme, structure, p. 252. — Pluralité et unité d'origine des individus, p. 252. — Sporogénèse a périodique, p. 253. — Comparaison avec les *Apodinium*, les *Blastodinium* et les *Oodinium*. Affinités avec les *Blastodinium*, p. 253. — Caractère primitif de la sporogénèse, p. 254. — Parasitisme, p. 254.

### *Schizodinium sparsum* CHATTON 1912

*Schizodinium sparsum* CHATTON (1912, p. 90, fig. 7).

Type de l'espèce parasite dans l'estomac du Copépode podopléen

1. Ces faits sont à rapprocher des constatations faites sur les Péridiniens libres par GOUGH (1905) : maximum des divisions du *Ceratium fusus* en juillet dans la Manche : par GRAN (1908) : maximum pour *C. tripos*, *C. fusus* et *C. fusca* dans le fjord de Kristiana en septembre par APSTEIN (1911 b) : maximum des divisions du *Ceratium tripos* au début de septembre, dans la mer du Nord. Défaut de multiplication en janvier, février, mars.

*Corycæus rostratus* Cl. (= *Corycella rostrata* FARRAN) à Banyuls-sur-Mer. Septembre-Octobre. Fig. 91, pl. VIII.

HÔTE. — Les *Corycæus rostratus* ne sont pas rares dans le plankton de la baie de Banyuls, surtout en automne, septembre, octobre. Ils sont assez fréquemment parasités par un *Blastodinium*, *B. Mangini*, et beaucoup plus rarement par le parasite que je vais étudier. Depuis le début de mes recherches, je ne l'ai observé que chez 7 *Corycæus* en tout, alors que *Blastodinium Mangini* s'y est trouvé chez 67 individus. Je ne les ai jamais vus coexister chez le même hôte.

FORME. STRUCTURE. — L'apparence du parasite est des plus simples. C'est un corps à peu près sphérique, très peu ellipsoïdal, vivement coloré en jaune, de 20 à 50  $\mu$ . de diamètre et à pôles rigoureusement semblables. Il est orienté dans l'estomac d'une façon quelconque, complètement libre dans sa cavité. Une pellicule très mince, lisse et incolore, l'entoure toujours, intimement accolée au corps. Dès l'abord, celui-ci montre les caractères d'un dualisme très net. Il est partagé selon l'équateur en deux hémisphères, par une cloison qui apparaît plus colorée que les autres régions parce que le réseau chromoplastique qui supporte le pigment y est particulièrement dense. Cette cloison équatoriale est en continuité avec le cytoplasme périphérique également chargé de pigment. Seul, le centre de chacun des hémisphères apparaît incolore et lorsqu'on y regarde à un fort grossissement, on retrouve cette structure si caractéristique que nous connaissons déjà, du noyau des *Apodinium* et des *Blastodinium* : microsomes à peine plus réfringents que le suc interstitiel, rangés en files parallèles. Chacun des noyaux se colore en vert brillant par le vert de méthyle acétique, d'une manière massive.

Les chromoplastes forment dans le cytoplasme qui est incolore et sans structure apparente un réseau à mailles très irrégulières. Le pigment était présent et abondant chez tous les individus. Quelques pyrénoides çà et là, surtout vers les pôles.

PLURALITÉ ET UNITÉ D'ORIGINE DES INDIVIDUS. — Je n'ai jamais vu de tels individus isolés dans un *Corycæus*. Dans tous ceux de ces Copépodes que j'ai observés, il ne s'en trouvait jamais moins de quatre et, quel que fût leur nombre, ils étaient tous égaux, semblables, indépendants les uns des autres. Peu nombreux, ils se présentent en file, puis en amas, distendant l'estomac lorsqu'ils se sont multipliés. Dans tous les cas où

j'ai pu les compter avec précision, ils étaient en nombre pair. Leur nombre maximum m'a paru être voisin de trente.

Cette similitude rigoureuse des individus contenus dans un même *Corycaeus*, leur nombre toujours pair, le fait aussi que leur taille était d'autant plus réduite que leur nombre était plus élevé, montraient dès l'abord qu'ils ne pouvaient provenir que d'une multiplication en progression géométrique, d'un individu initial unique, après son entrée dans le Copépode.

SPOROGENÈSE APÉRIODIQUE. — J'ai pu effectivement constater une fois la division simultanée de huit parasites dans un *Corycaeus*. C'est un simple étranglement du corps à l'équateur, précédé de la division des deux noyaux. Ceux-ci se scindent, sans spectre cytoplasmique visible, suivant un plan oblique par rapport à l'axe du corps. L'état binucléé se conserve donc à tous les stades du développement.

Remarquons que, contrairement à ce qui se passe chez les *Apodinium* et les *Blastodinium*, la première division du corps intéresse toujours la cuticule, de sorte que les éléments résultant de cette division restent toujours indépendants. De plus, le corps n'étant pas polarisé, les deux premières cellules qu'il produit sont homodynames, ainsi que toutes les suivantes.

Les éléments d'un même Copépode sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux. Il y a donc certainement une période de croissance consécutive à l'entrée du parasite dans l'hôte, suivie d'une période de reproduction.

COMPARAISON AVEC LES *Apodinium*, LES *Blastodinium* ET LES *Oodinium*. AFFINITÉS AVEC LES *Blastodinium*. — Si l'on tient à comparer un *Schizodinium* à un *Apodinium* ou à un *Blastodinium*, c'est au gonocyte ou aux sporocytes, et non au trophocyte qu'il faut l'homologuer.

Les deux caractères : indépendance des cellules-filles et défaut de polarité dynamique du corps, c'est-à-dire homodynamie des cellules-filles, celui-ci beaucoup plus important que celui-là, distinguent nettement *Schizodinium sparsum* des *Blastodinium*. Ils rappellent par contre les *Oodinium*. Il y a certainement dans le cycle de *Schizodinium* un stade initial où le parasite est unique. Arrivé au terme de sa croissance, il subit comme un *Oodinium* une série de divisions dichotomiques qui aboutissent à la formation de spores.

On ne peut méconnaître cependant que *Schizodinium* se rapproche

des *Blastodinium* par son mode de vie, par sa structure et en particulier son état binucléé et sa pigmentation. Il est à prévoir que des formes à caractères intermédiaires viendront combler la lacune qui sépare actuellement ces deux genres. Que chez un *Blastodinium*, la période de repos du trophocyte s'abrège jusqu'à ne plus excéder le temps qui sépare deux divisions successives des sporocytes, on aura fait retour à la reproduction synchrone des *Schizodinium*. Nous avons vu le cas se produire chez les *Apodinium*. Il en existe d'analogues comme on le verra dans la série des *Haplozoon*.

CARACTÈRE PRIMITIF DE LA SPOROGENÈSE. — Je dis : « aura fait retour » intentionnellement. Bien qu'en cette matière tout ne soit que pure hypothèse, je crois pouvoir avancer que la reproduction présentée par *Schizodinium sparsum* est un mode plus primitif que la sporogénèse de *Blastodinium*. C'est le mode de tous ceux des Péridiniens libres chez lesquels la simple scissiparité tend, en se répétant sans croissance intercalaire, à passer à la sporogénèse. C'est aussi le mode de reproduction des parasites chez lesquels le trophocyte n'est pas génétiquement polarisé.

*Schizodinium sparsum* nous offre par son mode de reproduction un intermédiaire entre la scissiparité primitive et la palisporogénèse très évoluée des *Blastodinium*.

PARASITISME. — Le parasitisme des *Schizodinium* est de même ordre que celui des *Blastodinium*. C'est aussi un parasitisme chylifique s'aidant encore de l'assimilation chlorophyllienne. Au point de vue de leur pouvoir d'expansion, les premiers se trouvent, par rapport aux seconds, dans un manifeste état d'infériorité.

Qu'au pis aller, un *Blastodinium Mangini* ne fournisse pas plus de spores, en un temps donné, en vingt-quatre heures par exemple, pour une poussée qu'un *Schizodinium*, il peut, grâce à la sporogénèse périodique, en fournir chaque jour une nouvelle. Un *Schizodinium* ayant sporulé ne peut recommencer à le faire que si ses spores ont été ingérées par un autre *Corycæus*. C'est du moins probable, car il semble que les spores des *Schizodinium*, pas plus que celles des *Blastodinium*, ne peuvent se développer directement dans l'hôte même où elles ont pris naissance. Et tout naturellement, l'on est amené à penser que l'infériorité numérique du *Schizodinium sparsum*, par rapport au *Blastodinium Mangini*, chez *Corycæus rostratus*, a pour cause, toutes choses semblant égales d'ailleurs, sa plus faible capacité de prolifération.

Genre **HAPLOZOON** DOGIEL 1906*Haplozoon* V. DOGIEL (1906, p. 895).*Haplozoon* V. DOGIEL (1908, p. 417).*Haplozoon* V. DOGIEL (1910, p. 400).*Microtœniella* CALKINS (1915, p. 46) <sup>1</sup>.Espèce type du genre *Haplozoon armatum* V. DOGIEL 1906.

## Sommaire

Découverte des *Haplozoon*, p. 255. — Controverses sur la nature des *Haplozoon*. « Mésozoaires » ou Péridiniens, p. 256.*Haplozoon armatum*, p. 258. — Stade unicellulaire, p. 258. — Division, p. 260. — Sporogenèse itérative, p. 261. — Bourgeonnement, p. 262. — Cytologie, p. 263.*Haplozoon lineare*, p. 264.*Haplozoon delicatulum*, p. 266.*Haplozoon ariciae*, p. 267.*Haplozoon macrostylum*, p. 268.*Haplozoon obscurum*, p. 269.Les *Haplozoon* sont des Péridiniens, p. 271.

I. — Homologies anatomiques et physiologiques, p. 271. — Identité cytologique, p. 271. — Organes fixateurs, p. 271. — Myofibrilles, p. 272. — Coques gélatinées, p. 273.

II. — Valeur relative des caractères péridiniens des *Haplozoon*, p. 273. — Structure et divisions nucléaires, p. 273. — Division transversale du trophocyte, p. 273. — La sporogenèse itérative, p. 274. — Etat bi- et quadriénergide, p. 275. — Caractères mineurs, p. 275.III. — Arguments contre la nature péridinienne des *Haplozoon*, p. 275. — La forme des spores, p. 275. — L'état pluricellulaire, p. 276.

IV. — Relations avec d'autres groupes, et en particulier avec les Mésozoaires, p. 277.

DÉCOUVERTE DES *Haplozoon*. — Dans une note préliminaire du 27 novembre 1906 au *Zoologischer Anzeiger*, V. DOGIEL annonçait la découverte à la côte de Murman, de singuliers parasites à corps pluricellulaire, vivant dans le tube digestif d'une Polychète de la famille des Ophéliens : *Travisia (Ophelia) forbesi* JOHNSTON. Ces parasites sont fixés, dans le premier tiers de l'intestin, aux cellules épithéliales, à la fois par un stylet et par des pseudopodes filamenteux rétractiles, qui pénètrent la cellule hôte. Les plus jeunes ont l'aspect de grégarines ; leur corps est indivis, avec un gros noyau central, et protégé par une fine pellicule, toujours adhérente au cytoplasme.

Ces jeunes individus subissent une première division subtransversale, un peu oblique en deux éléments, l'un proximal ou « Kopfzelle », l'autre distal qui est la cellule-mère d'une génération de « Geschlechtszellen ». De la cellule céphalique se séparent d'une façon continue, par cloisonnement, de nouvelles cellules et pendant ce temps toutes les cellules déjà

1. G. N. CALKINS (1915) a décrit sous ce nom, un parasite de l'annélide marine : *Clymenella torquata*, et l'a rapporté provisoirement aux Schizogrégarines. Nous y reconnaissons un *Haplozoon* très voisin d'*H. delicatulum* V. DOGIEL.

existantes se divisent aussi. Comme elles le font dans un sens perpendiculaire au premier plan de séparation, l'organisme se trouve constitué par une cellule céphalique suivie de plusieurs séries ou générations de cellules dont le nombre est d'autant plus élevé que les séries sont de formation plus ancienne. Dans celles-ci, le nombre des noyaux est de quatre. Il est de deux dans les cellules des générations moyennes.

Les cellules de la génération la plus ancienne, situées à l'extrémité postérieure ou distale du parasite, se détachent, tombent dans la cavité intestinale et sont expulsées immobiles dans les excréments. L'auteur n'a pu suivre le sort ultérieur des « Geschlechtszellen » et il n'a pas vu leur état de complète maturité qui eût pu, dans une large mesure, éclairer les affinités du parasite qu'il venait de découvrir.

CONTROVERSES SUR LA NATURE DES *Haplozoon*. « MÉSOZOAIRES » OU PÉRIDIINIENS. — DOGIEL, sur ce point, n'a pas hésité à se prononcer : « Wie aus meiner kurzen Beschreibung hervorgeht, zwingt, die Einfachheit der Organisation, das Fehlen der Differenzierung nicht nur des Mesoderms, sondern auch des Ecto- und Entoderms, sowie auch die eigenartige Entwicklung aus dem einzelligen Stadium, das *Haplozoon* den Mesozoa zuzureihen.

« Der flache, einschichtige Körper, die Eigentümlichkeit der Kopfzelle und die Art der Entstehung der Geschlechtszellen erfordert für das *Haplozoon* eine neue Gruppe der Mesozoa zu bilden. »

Mais ce n'était pas là, semblait-il, s'engager beaucoup, et dans l'annexion des *Haplozoon* aux Mésozoaires, l'on ne voyait qu'une provisoire mesure d'ordre, lorsque DOGIEL, dans son mémoire définitif, tenta de la consacrer en créant les « Catenata, eine neue Mesozoengruppe ».

A la lecture de la note préliminaire, j'avais été frappé de tout ce que les *Haplozoon* offraient de commun avec les *Blastodinium* et les *Apodinium* : polarité de la « cellule céphalique », division subtransversale de celle-ci, hétérodynamie des cellules-filles, sporogénèse itérative, intermédiaire par la brièveté de la période entre celle des *Apodinium* et celle des *Blastodinium*, avance de la division nucléaire sur la division cytoplasmique, et à partir de ce moment, seule la démonstration que les éléments reproducteurs des *Haplozoon* n'avaient pas la morphologie péridinienne, eût pu me convaincre que ces organismes n'étaient point des Dinoflagellés très modifiés par suite de leur mode de vie. J'exprimai cette conception dans une note du 4 avril 1907 : « Dans une note préliminaire également toute récente, le même auteur (DOGIEL) a décrit, sous le nom d'*Haplozoon*

*armatum*, un organisme parasite du tube digestif d'un Ophélien, *Travisia forbesi* JOHNST, et dont il fait le type d'un nouveau groupe de Mésozoaires. Par sa forme et son mode de reproduction, cet être rappelle de très près les Blastodiniides. L'étude ultérieure montrera peut-être qu'il doit leur être rattaché. » L'année suivante, le 25 juin 1908, je dis encore plus catégoriquement : « ...les genres *Blastodinium* et *Apodinium* auxquels il faut certainement adjoindre le genre *Haplozoon*... »

Quelques semaines après paraissaient les « *Catenata* eine neue Mesozoengruppe » où j'eus plaisir à constater que l'auteur reconnaissait en fait la nature péridinienne des *Haplozoon* tout en les maintenant dans les Mésozoaires. Ce sont, dit-il en substance, des Mésozoaires qui dérivent des Péridiniens, ce que l'on pourrait appeler des Métapéridiniens : « Nach der vorstehenden, eingehenden Besprechung der Systematischen Stellung von *Haplozoon*, halte ich es für am meisten begründet, diese Form zu den Mesozoa zu stellen. Einerseits zeigt sie keinerlei direkten Zusammenhang mit den Metazoa ; andererseits ist die Abstammung des *Haplozoon* von den Peridinea und dessen Verwandtschaft mit dieser Gruppe der Protisten, so sehr dieselben mir auch wahrscheinlich vorkommen, einstweilen doch noch unbewiesen. ...Sollte es gelingen den unmittelbaren Zusammenhang zwischen *Haplozoon* und den Peridinea, festzustellen, so wäre es sogar vielleicht besser für diese Gruppe die Bezeichnung Metaperidinea aufzustellen » (p. 470-471).

Cette conception mixte ne satisfait point NERESHEIMER (1908) qui, discutant du point de vue des Mésozoaires, rendit à la question toute sa précision : « ist *Haplozoon* wie CHATTON meint, als ein parasitisches Dinoflagellat, also als Protozoon zu betrachten, oder mit DOGIEL als Mesozoon ? » Et il conclut que le genre *Haplozoon* doit être exclu de la série des Mésozoaires et rangé parmi les Protozoaires. Entre lui et *Apodinium mycetoïdes*, il n'y a, dit-il, aucune différence fondamentale. Et il ajoute : « Damit fällt aber auch die von Dogiel aufgestellte Gruppe der *Catenata*... »

DOGIEL ne se range-t-il pas en définitive à cette manière de voir lorsqu'il dit en 1910 : « Der Unterschied zwischen die Auffassung von NERESHEIMER und der meinigen scheint mir hauptsächlich auf der Verschiedenheit unsrer Auffassungen von der Gruppe der *Mesozoa* zu beruhen. Während ich selbst die Mesozoa als eine provisorische, sehr verschiedene Charakterzüge anweisende Gruppe von Übergangsformen zwischen den *Protozoa* und den *Metazoa* auffasse (selbstverständlich immer im morphologischen, nicht aber im phylogenetischen Sinne ge-

meint). ...ist die Ansicht von NERESHEIMER über diese Gruppe eine ganz andre. Dieser Autor hält es mit HARTMANN für möglich den Begriff von den Mesozoa ganz bestimmt zu definieren... » (p. 437-438).

Et dans son dernier mémoire, l'idée d'une étroite parenté des *Haplozoon* avec les Péridiniens lui tient parfois tant à cœur, qu'il pense pouvoir s'en attribuer la conception : « Wie schon aus verschiedenen Stellen der vorliegenden Arbeit zu ersehen war, beharre ich auf meiner früheren Auffassung, wonach die *Peridinea* als die *Haplozoon* am nächsten stehenden verwandten Formen anzusehen sind » (p. 436). Sauf sur ce point, d'ailleurs tout secondaire, DOGIEL, NERESHEIMER et moi, sommes maintenant d'accord, au moins en général.

Je ne rappellerai ici, que pour être complet, que POCHE 1911 a créé dans ses « *Klassen und höheren Gruppen des Tierreichs* pour les *Haplozoon* une classe spéciale de Plasmodromes, celle des *Haplozooidea* (pourquoi pas *Catenata* qui avait la priorité ?) équivalente à celle des *Flagellata*, *Rhizopoda*, *Cnidosporidia*, *Sporozoa*. (Voir aussi POCHE 1913).

Je me propose dans ce chapitre d'extraire des descriptions de DOGIEL tout ce que les *Haplozoon* présentent d'intéressant à notre point de vue, pour préciser ensuite comment je me représente leurs liens avec les autres Péridiniens parasites et en particulier les *Blastodinium* et les *Apodinium*. Les descriptions de DOGIEL sont très minutieuses et j'y renvoie le lecteur pour tous les détails dont la connaissance ne nous est pas immédiatement utile. Partout, j'userai de la terminologie, ainsi que de la notation de la sporogénèse que j'ai établie dans ce mémoire.

### **Haplozoon armatum DOGIEL 1906**

*Haplozoon armatum* DOGIEL (1906, p. 895-899, fig. I-VIII).

*Haplozoon armatum* DOGIEL (1908, p. 418-446, pl. XXVI, fig. 1-25, et pl. XXVII, fig. 26-47).

*Haplozoon armatum* DOGIEL (1910, pl. XIV, fig. 30).

A la côte de Murman, sur la mer Blanche, comme aux Iles Schiergaard, près de Bergen, toutes les *Travisia forbesi* (DOGIEL dit 99 p. 100) hébergent des *Haplozoon* presque toujours par centaines. Ceux-ci se trouvent dans la région de l'intestin antérieur où débouchent les glandes œsophagiennes, fixés à l'épithélium à la manière des grégaires.

STADE UNICELLULAIRE. — C'est un élément fusiforme de 35 à 40  $\mu$  de long, renflé en son milieu, où se trouve un gros noyau, à limites imprécises, ellipsoïdal. Le cytoplasme est incolore, hyalin vers l'extrémité fixée ou céphalique (Kopfende), granuleux vers le bout libre. Tout le corps

est enfermé dans une mince cuticule incolore, soudée au protoplasme.  
L'extrémité céphalique porte d'un côté un stylet rigide, très aigu,

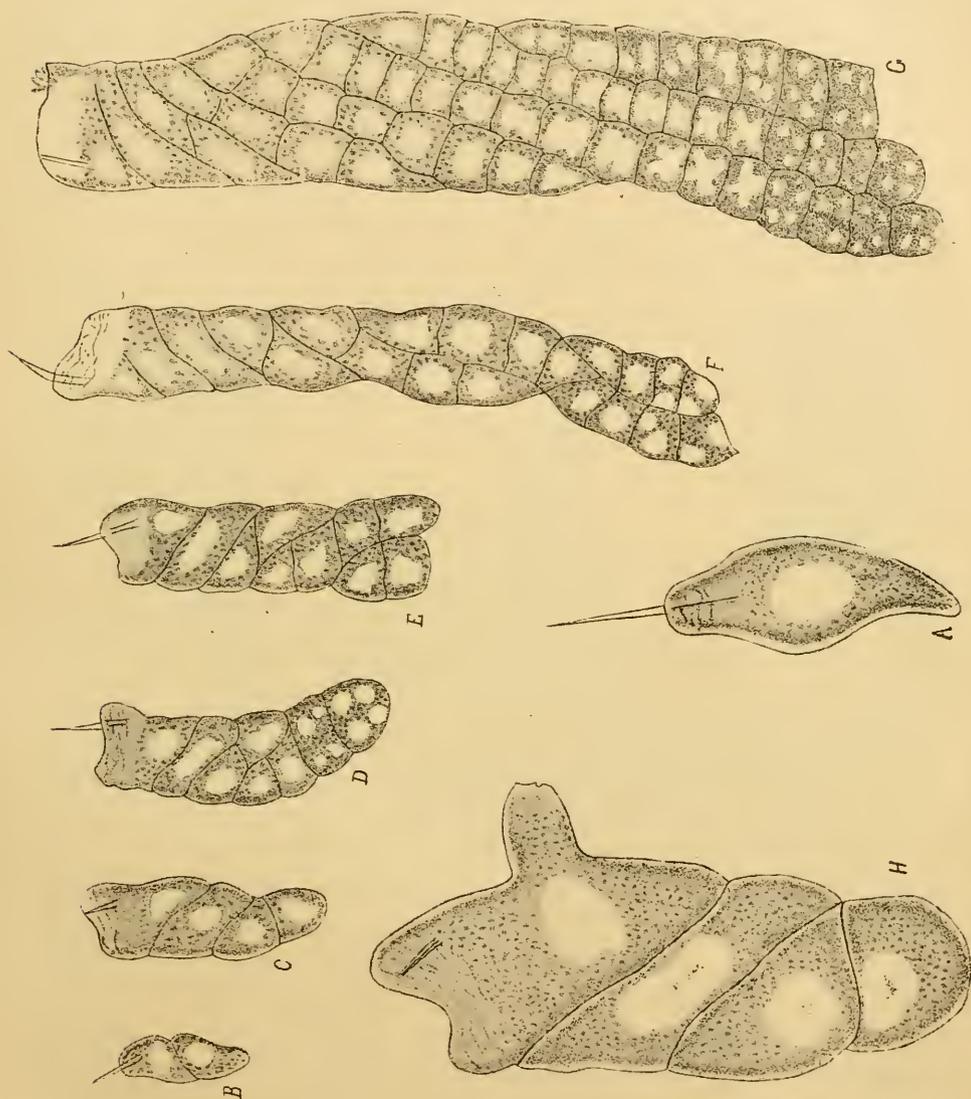


FIG. CXXIV. *im.* DOGIEL (1908). *Haplozoon armatum* DOGIEL; a, individu unicellulaire ( $\times 1200$ ); b, c, d, stades à 2-4-8 cellules ( $\times 450$ ); e, , stades plus avancés; g, à cellules déhiscentes à l'extrémité postérieure: Urgeschlechtszellen ou sporocytes. (Remarquer l'état bi-et quadriénergide des cellules postérieures) ( $\times 450$ ); h, individu en bourgeonnement ( $\times 1200$ ).

mobile, rétractile dans une sorte de gaine formée par une invagination de la cuticule, et, de l'autre côté, bien développé surtout chez les individus

plus âgés, un faisceau de pseudopodes filamenteux, non ramifiés, quelquefois animés de vibrations comme des flagelles, et faisant saillie ou rentrant dans le corps par un orifice de la cuticule. Stylet et pseudopodes pénètrent les cellules intestinales, servant à la fixation et à la nutrition. Toujours à l'extrémité antérieure, il existe des myonèmes longitudinaux, fibrillaires, grâce auxquels cette région jouit d'une assez vive contractilité.

Le corps en s'accroissant acquiert une symétrie bilatérale marquée par un léger aplatissement tel que sa section est elliptique, et qu'à l'ex-

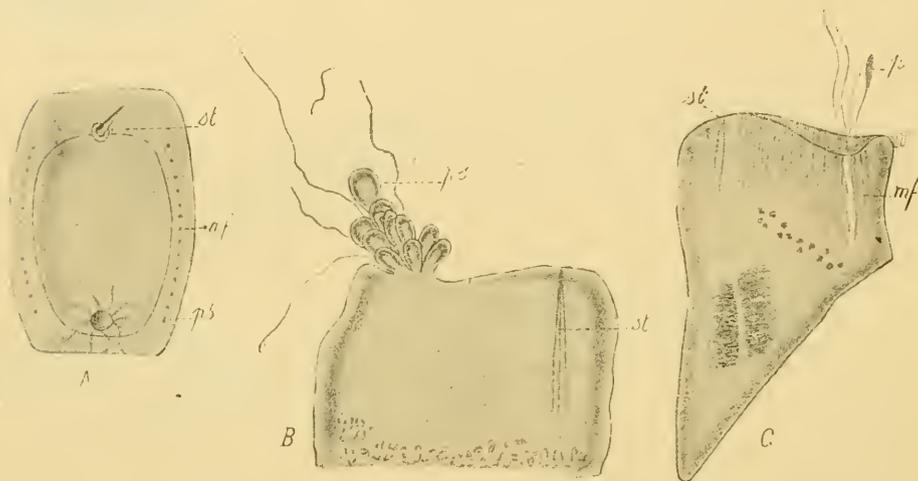


FIG. CXXV. *in.* DOGIEL (1930) *Haplozoon armatum* DOGIEL; *a*, figure schématique représentant la structure de la cellule céphalique : *koptzelle* = trophocyte vue par le pôle antérieur; *st*, stylet; *ps*, pseudopodes; *mf*, myofibrilles; *b*, structure de la cellule céphalique (trophocyte) vue de profil; *st*, stylet; *ps*, pseudopodes en partie contractés en boules ( $\times 1200$ ); *c*, cellule céphalique vue de profil colorée au fer, *st*, stylet; *ps*, pseudopodes; *mf*, myofibrilles.

trémité antérieure, le stylet et les pseudopodes occupent les deux pôles de cette ellipse. DOGIEL décide de désigner comme dorsal le côté où s'insère le stylet, et comme ventral celui d'où naissent les pseudopodes.

DIVISION. — La division nucléaire survient d'abord. Puis apparaît dans la région dorsale un sillon qui circonscrit le corps et l'étrangle progressivement suivant un plan qui est incliné de  $45^\circ$  sur le plan transversal du corps, tout comme le plan de division du trophocyte des *Blustodinium*. Cette division intéresse la pellicule, qui ne se décolle pas du cytoplasme. Une pellicule mitoyenne, en continuité avec la superficielle est sécrétée entre les deux cellules-filles. Il en sera de même dans toutes les divisions suivantes.

SPOROGENÈSE ITÉRATIVE. — Au stade à deux cellules, le parasite est composé d'une cellule céphalique ou trophocyte portant tous les organes fixateurs et contractiles, et d'un gonocyte dépourvu de toutes ces différenciations. Le développement ultérieur va se faire par la séparation périodique de nouvelles cellules du trophocyte, et par la multiplication simultanée de ces cellules, le tout correspondant à une croissance active du parasite, et à une évolution très prolongée.

Aussitôt après sa première division, le trophocyte  $I_2$  se divise à nouveau dans le même sens, et en même temps que lui le gonocyte 1, mais celui-ci dans un sens subperpendiculaire au précédent, réalisant ainsi le stade I-1-2 où les deux sporocytes 2 ont leur axe fortement incliné sur les deux cellules  $I_2$  et 1. Les divisions de ces cellules se continuent synchroniquement et d'une manière très régulière. Voici comment on peut résumer cette multiplication :

$I_1-1$

$I_2-1-2$

$I_3-1-2-4$

$I_4-1-2-4-8$

$I_5-1-2-4-8-16$

$I_6-1-2-4-8-16-32$ .

Les divisions du trophocyte s'effectuent toujours dans le même plan transversal que la division initiale, celles des sporocytes 1-2-4-n, suivant la même inclinaison marquée par rapport à ce plan, que celle de la cellule 1. Une lame cellulaire se constitue ainsi, formée d'une seule assise de cellules, disposées en autant de files obliques qu'il y a eu de poussées. Le nombre des cellules par files doubles de l'extrémité antérieure vers la postérieure. Le parasite entier peut mesurer alors jusqu'à 300  $\mu$ , dimension qui est du même ordre de grandeur que celles de nos *Blas-todinium*.

Le nombre des files peut atteindre 8, mais jamais les dernières files ne sont complètes, car leurs cellules se séparent du parasite et tombent dans l'intestin. Il est même rare de trouver, dit DOGIEL, des files postérieures complètes à 16 cellules.

Dans chaque file, les cellules postérieures sont mûres et se détachent avant les antérieures. Leur cytoplasme se charge de petits globules amy-lacés et leur noyau est deux fois dédoublé par suite d'une avance considérable prise par la division nucléaire sur la division cytoplasmique. Dans les cellules antérieures des files et dans les files antérieures, cette avance

n'aboutit encore qu'à un état binucléé, comme chez les *Blastodinium* ou les *Apodinium*<sup>1</sup>.

Les sporocytes postérieurs granuleux se détachent par paires. Ils sont entourés d'une fine pellicule propre. Expulsés avec les excréments du

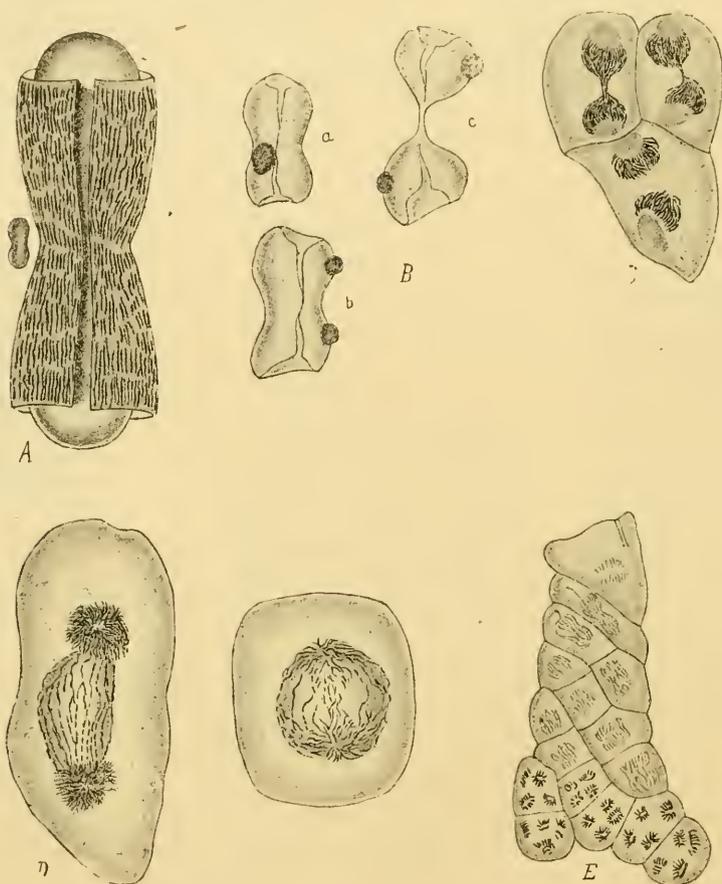


FIG. CXXVI. *in.* DOGIEL (1908), *Haplozoon armatum* DOGIEL; a, schéma de la division du noyau (à comparer avec le schéma donné par CALKINS (899) de la division du noyau chez *Noctiluca*); b, b, c, e, images des divisions nucléaires ( $\times 1200$ ); e, parasite coloré *in toto* ( $\times 450$ ). (Comparer c et d, e aux caryodières des *Blastodinium*).

Ver dans l'eau de mer, ils s'y altèrent au bout de très peu de temps.

BOURGEONNEMENT ? — En plus de ce mode de reproduction, qui assure

1. Je ne crois pas devoir ici insister sur les anomalies et les variations de forme des *Haplozoon*. Je n'ai pas l'intention de discuter les espèces que DOGIEL a établies et qui me paraissent très bien caractérisées. Le degré de différenciation de ces organismes est plus élevé que celui des *Blastodinium* et la spécification purement morphologique en est moins difficile.

l'expansion du parasite au dehors, il existerait d'après DOGIEL une reproduction endogène par bourgeonnement. De rares *Haplozoon* présentaient sur la face dorsale de leur trophocyte un promontoire cytoplasmique que l'auteur considère comme un bourgeon. Mais il n'a jamais vu le noyau s'y prolonger, ni d'organes fixateurs s'y différencier. Il n'a pas rencontré de semblables bourgeons chez les autres espèces qu'il a étudiées. Ne sont-ce pas là de simples malformations ?

CYTOLOGIE. — Les noyaux des *Haplozoon*, tout comme ceux des *Apo-dinium*, des *Blastodinium*, des *Schizodinium* et des *Syndinium* sont d'une manière constante en état de division. A ce point que DOGIEL déclare n'en point connaître la forme de repos. Comme chez les *Blastodinium*, les noyaux des sporocytes les plus jeunes montrent des figures mitotiques complètes, qui passent insensiblement, à mesure que ces sporocytes vieillissent à des mitoses plus frustes, celles-ci probablement, n'apparaissant telles que du fait de la diminution de taille des éléments.

Les figures les plus complètes montrent : de nombreux chromosomes, deux sphères polaires achromatiques, des fibres rayonnant de ces sphères dans la masse du noyau, peut-être deux centrosomes, et enfin le « kern-körper » ou nucléole.

Les chromosomes, dont le nombre est toujours supérieur à 100, sont ici encore, constitués par des files de microsomes très basophiles, d'autant plus basophiles qu'ils appartiennent à des cellules plus anciennes<sup>1</sup>. Ces chromosomes sont associés parallèlement en une gerbe creuse entourant les sphères achromatiques, qui la dépassent à chaque pôle. Leur division consiste dans une simple scission transversale. D'un certain point de ces sphères, divergent dans la masse du noyau deux ou trois fibres au plus, que l'hématoxyline au fer fait apparaître très bien définies et fortement teintées, alors que tout le reste du noyau est déjà décoloré, de sorte, dit l'auteur, qu'elles ont plutôt l'aspect de bâtonnets que celui de fibres. Il n'y en a jamais de semblables divergeant des sphères polaires dans le cytoplasme. Rappelons tout de suite que nous n'avons rien observé d'analogue chez les autres Péridiniens parasites. Nous aurons à discuter l'opinion de DOGIEL, qui tient à considérer ces fibres comme l'équivalent d'un « fuseau central ». Et nous regardons aussi avec l'auteur lui-même, comme tout à fait incertaine la signification centrosomienne du grain sidérophile qu'on voit dans sa figure 47 au pôle d'un fuseau. Par contre, le « kern-

1. Cela est tout à fait conforme à ce que nous connaissons chez les *Blastodinium* (v. p. 217).

kö per » ou nucléole qui chez *Haplozoon armatum* réside et se divise en dehors de la masse même du noyau, me paraît bien l'homologue de ces nucléoles qui chez les *Blastodinium* se montrent entre les fibres de la figure achromatique. Il en a les affinités pour les couleurs basiques et la solubilité partielle dans les réactifs fixateurs, d'où lui vient cet aspect souvent vacuolaire et même vésiculeux que nous connaissons déjà au nucléole des *Blastodinium*.

Après que le manchon des chromosomes s'est scindé en deux masses, il persiste, les unissant, une ou plusieurs files de bâtonnets sidérophiles que l'auteur appelle chromosomes de liaison : « Verbindungschromosomen ». Cette appellation ne serait pas heureuse si elle devait impliquer une assimilation de ces bâtonnets, qui nous paraissent correspondre à un résidu fusorial avec les chromosomes vrais.

A aucun stade de son évolution, le noyau des *Haplozoon*, non plus que celui des *Apodinium*, des *Blastodinium* et des *Syndinium*, ne possède de membrane nucléaire. Les divisions se succèdent sans répit.

Les mitoses des sporocytes antérieurs se font toutes suivant le même axe. Dans les sporocytes postérieurs, elles peuvent se faire successivement dans la même cellule, suivant deux axes normaux l'un par rapport à l'autre. Nous savons qu'il en est de même chez certains *Blastodinium* (*B. hyalinum*).

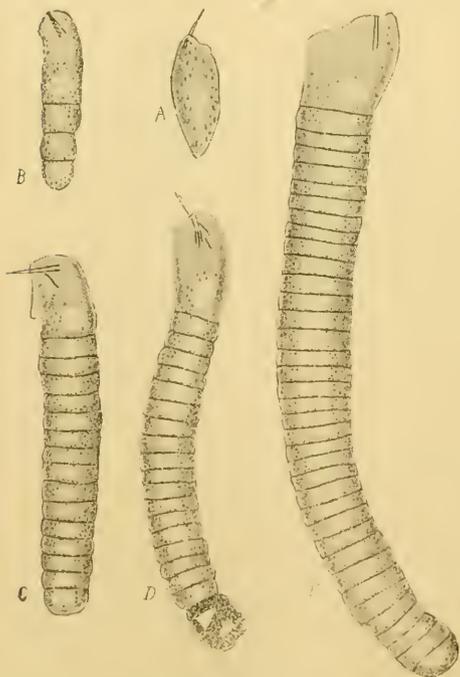


FIG. CXXVII. *im.* DOGIEL (1903). *Haplozoon lineare* DOGIEL ; a, individu unicellulaire ; b, c, d, e, stades successifs du développement. En d une « Urgerchlechtszelle » (sporocyte déhiscence).

### *Haplozoon lineare* DOGIEL 1908

*Haplozoon lineare* DOGIEL (1908, p. 447-453, pl. XXVII, fig. 48-58 et pl. XXVIII, fig. 59-72).

Parasite dans le tube digestif de l'Annélide *Clymene* (= *Nichomache*) *lumbricalis* (auct ?) à Alexandrovsk. Au contraire du précédent, il se rencontre, généralement peu abondant, sur toute la longueur de l'intestin. Les stades jeunes sont tout à fait identiques à ceux d'*Haplozoon*

*armatum*, mais ils s'en différencient dès la première division, qui est normale à l'axe du corps. Comme toutes les divisions successives se font dans le même sens, aussi bien celles du trophocyte que celles des cellules suivantes, le corps du parasite se compose d'une chaîne linéaire de cellules toutes égales, aplaties en disque, et parmi lesquelles on ne peut distinguer de groupes ou de séries correspondant à des poussées successives. C'est pourquoi, vraisemblablement, DOGIEL ne nous renseigne pas sur la fréquence relative des divisions le long de la chaîne. La durée de

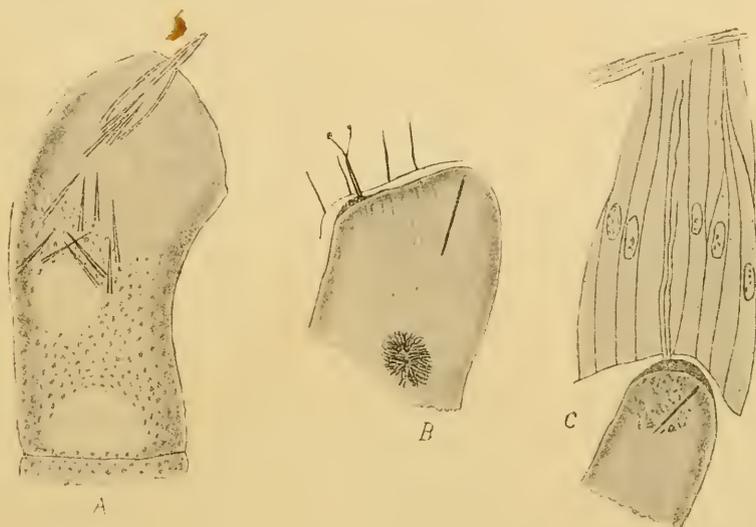


FIG. CXXVIII. *in.* DOGIEL (1908). *Haplozoon lineare* DOGIEL; a, b, c, cellules céphaliques (trophocytes) de divers individus. Chez b et c les pseudopodes pénètrent l'épithélium intestinal de l'hôte ( $\times 1200$ ).

la période reste donc ici inconnue. Il semble, d'après les figures, qu'elle doit être comme chez *H. armatum* égale à l'unité. La chaîne serait donc aussi de la forme I-1-2-4-8-16-32. DOGIEL a observé ainsi des chaînes de près de cent cellules, et qui mesuraient jusqu'à 350  $\mu$  de long.

Cette disposition linéaire est le caractère principal d'*H. lineare*. Le parasite en possède un autre fort curieux : le trophocyte, qui a d'autre part la même structure que celle d'*H. armatum*, montre, outre le stylet fixateur protracté ou rétracté, engagé dans sa gaine, de nombreux stylets de remplacement disséminés sans ordre dans le cytoplasme. Malheureusement, l'auteur n'a pu assister à la disparition du stylet fonctionnel, ni au mécanisme du remplacement.

Du côté ventral, le trophocyte montre deux ou trois pseudopodes fili-

formes qui s'insinuent entre les cellules épithéliales jusqu'à atteindre la basale.

La structure intime est essentiellement la même que chez *H. armatum*. Le dualisme des noyaux est plus précoce encore chez *H. lineare*. Le trophocyte lui-même possède deux noyaux bien individualisés. Et dans les sporocytes moyens et postérieurs de la chaîne, il y a normalement 4 unités nucléaires. Mais chose curieuse, ces unités, représentées par un groupe très dense de chromosomes sont enfermées à l'intérieur d'une membrane

commune, fait que l'on peut rapprocher de ceux qui ont amené HARTMANN (1909) à sa conception des noyaux polyénergides. Ces noyaux composés se scindent suivant un plan normal à l'axe du corps, formant deux noyaux doubles dans chaque cellule-fille.

**Haplozoon delicatulum DOGIEL,  
1910**

*Haplozoon delicatulum* DOGIEL (1910, p. 401-405, pl. XIII, fig. 1-5).

Parasite du tube digestif d'une Annélide indéterminée de la famille des Maldaniens. Trondheim. Norvège.

Espèce se rapprochant beaucoup d'*H. lineare*. Même structure du trophocyte, dont la cuticule est finement plissée à la partie antérieure.

Le trophocyte se divise normalement à l'axe du corps, don-

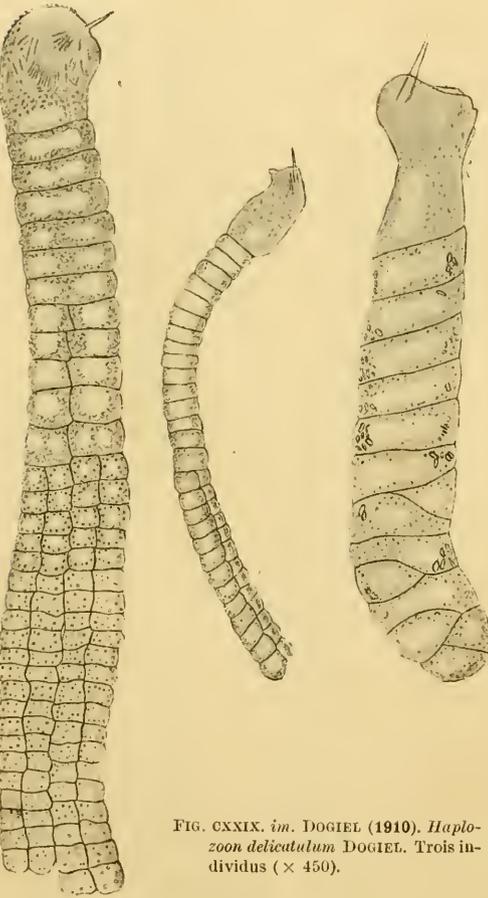


FIG. CXXIX. *in.* DOGIEL (1910). *Haplozoon delicatulum* DOGIEL. Trois individus ( $\times 450$ ).

nant naissance à une file linéaire de cellules. Mais à partir de la septième cellule environ, cette file est dédoublée par suite de la division des cellules suivant un plan longitudinal et frontal. Ces deux files sont elles-mêmes dédoublées un peu plus postérieurement par suite d'une nouvelle division

de chacune des deux cellules suivant le même plan. Les dimensions atteignent 250  $\mu$ .

La période sporogénétique n'est pas connue avec précision. Elle serait, d'après DOGIEL, inférieure à l'unité. C'est-à-dire que la cellule céphalique se diviserait 5, 6, 10 fois avant que la première cellule du corps se soit elle-même divisée. On aurait une série de la forme :

I-1-1-1-1-1---2-2-2---4-4-4-4---

A comparer la sporogénèse d'*H. delicatulum* à celle d'*H. lineare* et à considérer les figures de l'auteur, on est amené à douter de la justesse de cette interprétation. Il semble bien, en effet, que les cellules de la file simple sont capables de se diviser dans le sens transversal tout comme chez *H. lineare* avant de commencer à se scinder dans le sens longitudinal. Et ne le sont-elles pas encore après l'avoir fait ? DOGIEL, dans sa figure 3, paraît avoir saisi sur le vif de telles figures de division transversale.

Les caractères cytologiques sont les mêmes que ceux des espèces précédentes. Le trophocyte est uni-nucléé, les cellules suivantes sont bi- puis quadrinucléées. Dans les sporocytes postérieurs, les quatre noyaux paraissent eux-mêmes composés de quatre et même huit groupes de chromosomes.

#### Haplozoon ariciae DOGIEL 1910

*Haplozoon ariciae* DOGIEL (1910, p. 405-411, pl. XIII, fig. 6-11, pl. XIV, fig. 29).

Parasite dans le tube digestif de l'Annélide *Aricia norvegica* M. SÆRS. Trondheim. Norvège.

Le parasite existe chez tous les individus et souvent en grand nombre.

Le trophocyte, souvent étranglé en une sorte de col, est muni d'un seul stylet, comme *H. armatum*. Il présente en outre des inclusions grasses.

Sa division s'effectue obliquement, moins cependant que chez *H. armatum*. Ce plan oblique est incliné de la face ventrale vers la face dorsale. Il se produit ainsi une file de six ou sept sporocytes,

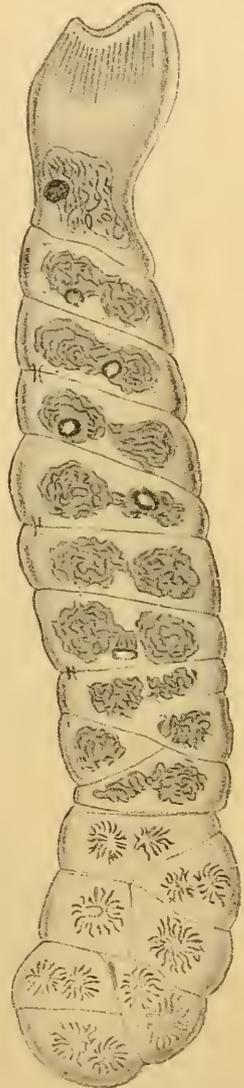


FIG. CXXX. im. DOGIEL (1910).  
*Haplozoon ariciae* DOGIEL  
( $\times 450$ ).

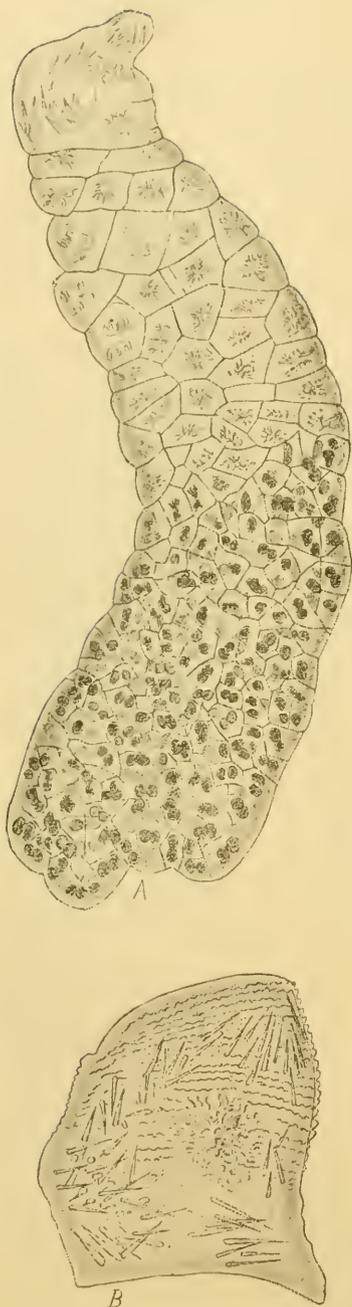


FIG. CXXXI. *in.* DOGIEL (1910). *Haplozoon macrostylum* DOGIEL; a, individu entier ( $\times 450$ ); b, cellule céphalique (trophocyte) ( $\times 1200$ ).

que DOGIEL considère comme étant tous issus séparément du trophocyte. Les plus anciens de ces sporocytes se divisent à leur tour suivant un plan qui coupe chacun d'eux en diagonale.

La longueur totale des individus, où le nombre des cellules n'est jamais très élevé (6 à 17 cellules) ne dépasse pas  $200 \mu$ .

La période serait donc ici encore plus petite que l'unité et la forme de la série serait :

[1-1-1-1-1-1-2-2-2-2-----]

Mêmes caractères cytologiques que chez les espèces précédentes.

#### Haplozoon macrostylum DOGIEL 1910

*Haplozoon macrostylum* DOGIEL (1910, p. 411-413, pl. XIV, fig. 12-17).

Parasite dans l'intestin d'une Annélide indéterminée de la famille des Maldaniens. Trondheim. Norvège.

N'a été observé que chez deux individus où il était rare. Jeunes stades inconnus.

Cuticule du trophocyte finement plissée longitudinalement et ondulée transversalement. Stylet légèrement incurvé; nombreux stylets de remplacement disposés sans ordre, existant non seulement dans le trophocyte, mais encore dans la cellule suivante.

Les individus les moins développés qui aient été observés possédaient au moins 80 cellules; les plus développés, qui mesurent 250 à  $300 \mu$ , en avaient un nombre très élevé. Ces cellules sont disposées en files successives à direction sub-transversale, et sont en nombre double

d'une file à la suivante, de l'avant vers l'arrière. La forme de la série est donc, comme chez *H. armatum* : I<sub>n</sub>-1-2-4-8-16-32-64---. Cet agencement en files n'est d'ailleurs apparent que dans les deux ou trois premières, après lesquelles, les cellules paraissent associées sans aucun ordre. Elles forment une lame aplatie latéralement, mais qui à la partie postérieure est cependant composée de plusieurs assises par suite de la division des cellules selon le plan sagittal du corps, caractère qui faisait défaut chez les espèces précédentes.

Le trophocyte est uninucléé, la plupart des éléments suivants sont binucléés et tous montrent durant la division ces filaments que DOGIEL a déjà signalés chez *H. armatum* et qu'il interprète, à tort selon nous, comme des fibres fusoriales.

### Haplozoon obscurum DOGIEL 1910

*Haplozoon obscurum* DOGIEL (1910, p. 413-427, pl. XIV, fig. 18-28, 31-34).

Parasite de l'Annélide *Terebellides strömii* SARS à Trondheim, Norvège. Cet *Haplozoon* est strictement localisé à la région du détroit qui donne accès de l'estomac dans l'intestin, où se trouvent généralement de 5 à 15 individus groupés en faisceau.

Le trophocyte adhère étroitement par sa face antérieure qui est organisée en une sorte de ventouse, à l'épithélium creusé d'une dépression à son contact. Un seul stylet non fonctionnel. Des pseudopodes filamenteux dont la racine se prolonge dans le cytoplasme du trophocyte et jusque dans celui de la cellule suivante en passant par un pont intercellulaire. Nombreux myonèmes longitudinaux.

Les parasites peu développés rappellent de très près *H. armatum* aux stades correspondants. La forme de la série sporogénétique est la même, ainsi que l'agencement des sporocytes en files très obliques. Dans les individus plus développés, les sporocytes postérieurs se disposent en plusieurs assises par suite de divisions dans le sens sagittal, comme chez *H. macrostylum*.

Trophocyte à noyau unique, le gonocyte et les sporocytes suivants à deux, et les postérieurs à quatre noyaux. Cytoplasme très granuleux, sombre. Dans la partie antérieure du corps, les sporocytes de chaque file sont réunis deux à deux par un pont protoplasmique, vestige de la dernière scission subie par ces cellules, en rapport avec le « *Verbindung chromosom* » que DOGIEL a signalé aussi chez *H. armatum*.

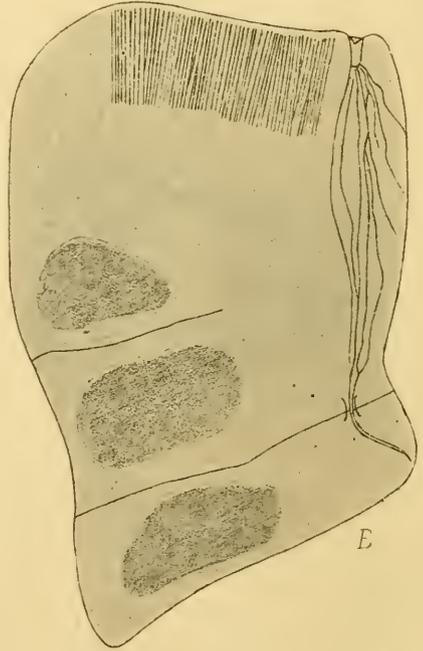
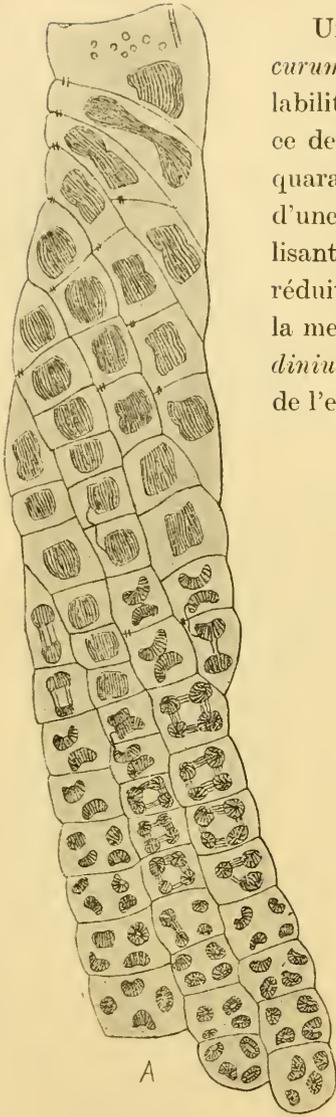


FIG. CXXXII. *im.* DOGIEL (1910), *Haplozoon obscurum* DOGIEL; a, individu entier ( $\times 450$ ); b, cellule céphalique (trophocyte) ( $\times 1200$ ).

Tels sont les faits principaux de l'histoire des *Haplozoon*, que nous devons à V. DOGIEL<sup>1</sup>.

1. Il faut ajouter ici *Haplozoon clymenelle* (g. n. CALKINS) 1915, p. 46, fig. 1-5, parasite du Maldanien *Clymenella torquata*, qui est très voisin d'*H. delicatulum* DOGIEL (cf. POCHÉ Arch. f. Protistenk. XXXVII, p. 6-14, 1917).

Mentionnons aussi d'après F. MESNIL (Bull. Inst. Pasteur, xv, p. 230, 1917) l'existence chez le Spiondien *Scolelepis fuliginosa*, d'un *Haplozoon*. M. MESNIL m'a montré une préparation de ce parasite. Le matériel était trop réduit pour en établir l'identité et en faire la description.

## Les Haplozoon sont des Péridiniens

## I. HOMOLOGIES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES.

J'ai, chemin faisant, relevé les caractères et les analogies qui lient étroitement les *Haplozoon* aux Péridiniens, et particulièrement aux *Apodinium* et aux *Blastodinium*, et qui justifient l'opinion que j'avais émise en 1906, que ces organismes ne pouvaient être séparés dans la systématique. Dans l'historique du début de ce chapitre, on a vu que DOGIEL (1909), s'était peu à peu rallié en fait à cette manière de voir. Il avait d'ailleurs étudié les Gymnodiniacées et il n'aurait pu manquer de reconnaître entre les *Haplozoon* et les Péridiniens de frappantes analogies d'organisation sur lesquelles il a insisté à plusieurs reprises dans ses mémoires de 1908 et de 1910.

IDENTITÉ CYTOLOGIQUE. — DOGIEL a mis en lumière l'existence d'une uniformité structurale de l'appareil nucléaire des *Haplozoon*, des Gymnodiniacées et des Noctiluques, uniformité qui s'étend aussi aux *Apodinium*, aux *Syndinium*, aux *Schizodinium* et aux *Blastodinium*. L'étude cytologique de ces derniers a confirmé particulièrement les analogies qui existent sous ce rapport entre les Péridiniens et les Cystoflagellés.

ORGANES FIXATEURS. — DOGIEL cherche à établir que les organes de fixation, stylets et pseudopodes auxquels les *Haplozoon* doivent leur habitus si particuliers ne sont point sans analogies chez les Péridiniens normaux et chez les Péridiniens parasites. Il rappelle que chez les *Podolampas* SCHÜTT (1895) a vu un réseau de fins pseudopodes anastomosés sortir de la coque par l'orifice flagellaire et que ZACHARIAS (1899) a fait la même observation sur *Gymnodinium palustre*. C'est de semblables pseudopodes que dériveraient les filaments fixateurs des *Haplozoon* auxquels l'auteur assimile le pédoncule des *Oodinium* (*Gymnodinium pulvisculus*) et celui d'*Apodinium mycetoides*. La discussion de ces vues trouvera sa place dans le chapitre relatif aux adaptations au parasitisme chez les Dinoflagellés.

En ce qui concerne les stylets des *Haplozoon*, l'auteur considère comme primitive la condition offerte par les espèces où ils sont nombreux : et comme secondaire, celle réalisée par les espèces où ils sont uniques. Il les considère ainsi implicitement comme des inclusions cellulaires secondairement mises au service de la fonction fixatrice, qui est elle-même une acquisition secondaire. Et comme telles, il cherche à les com-

parer à certaines inclusions cytoplasmiques signalées chez les Périidiniens tout en avouant qu'il ne leur trouve pas chez eux d'équivalents rigoureux. Il ne s'arrête guère à les homologuer aux nématocystes du *Gymnodinium armatum* et des *Polykrikos*, et préfère les assimiler aux aiguillons en faisceaux que SCHÜTT (1895) a décrit chez les *Podolampas*.

J'ai eu aussi l'occasion d'observer à Banyuls un gros *Gymnodinium* qui n'était pas rare en mai 1907 et dont le cytoplasme superficiel contenait de nombreux stylets qui, par leur disposition générale, rappelaient les trichocystes des Ciliés quoiqu'ils fussent de taille bien supérieure. Très aigus à une extrémité, ils sont franchement tronqués à l'autre. Ils sont orientés obliquement par rapport à la surface, leur pointe étant toujours dirigée vers celle-ci. Ce sont là autant de caractères qui les rapprochent des stylets des *Haplozoon*. Mais j'ai montré d'autre part (1914 *b*) que, sous le rapport de leur mode de formation, ils ne sont pas sans rapports avec les nématocystes des Gymnodiniens armés.

On verra que les dinospores des *Syndinium* renferment aussi dans leur cytoplasme superficiel des inclusions aciculées très ténues, analogues aux trichocystes des ciliés. Il y aura intérêt à discuter les rapports de ces formations : stylets, trichocystes, nématocystes au chapitre des inclusions cellulaires, dans la deuxième partie de ce mémoire, d'autant que nous ne subordonnerons pas à cette discussion celle, qui nous occupe en ce moment, de la parenté des *Haplozoon* avec les Périidiniens. Il nous suffit ici de montrer avec DOGIEL que l'existence de stylets, comme celle de pseudopodes chez les *Haplozoon*, ne peut en aucune façon plaider contre cette parenté, puisque des formations peut-être point homologues mais tout à fait analogues se rencontrent chez des Périidiniens avérés.

MYOFIBRILLES. — Ce que nous venons de dire des pseudopodes de fixation et des stylets, nous le redirons des fibrilles musculaires qui existent dans le trophocyte de tous les *Haplozoon*, bien que DOGIEL prétende voir dans leur existence « la seule différence essentielle entre ces organismes et les Périidiniens ». De semblables différenciations structurales existent certainement chez les Dinoflagellés. J'ai pu les observer avec certitude chez *Gymnodinium obtusum*. Les stries longitudinales qui ornent le corps de ce gros Périidiniens ne sont pas des lignes d'épaississement de la euticule, mais des fibres immédiatement sous-jacentes à celle-ci d'un cytoplasme condensé doué de propriétés contractiles.

Leur contractilité se manifeste par des mouvements brusques et énergiques du corps tout entier ou d'une partie seulement de son étendue,

qui ont pour effet de modifier d'une façon passagère son galbe et son volume. A ces contractions succède une détente progressive qui ramène le corps à sa forme primitive. Ces mouvements n'ont rien de commun avec ceux que SCHÜTT (1895) a signalés chez *Gymnodinium cucumis* et d'autres Périidiniens et qui seraient dus à l'expulsion brusque d'une certaine partie du suc aqueux que contient en abondance le cytoplasme de tous les Périidiniens. Ils rappellent, au contraire, ceux que DOGIEL a vus se produire dans la cellule céphalique des *Haplozoon*.

COQUES GÉLIFIÉES. — DOGIEL attribue avec juste raison une assez grande importance à la faculté que possèdent en commun *Haplozoon* et les Périidiniens de sécréter autour d'eux, particulièrement dans des conditions d'existence nocives, des coques gélifiées successives, souvent emboîtées les unes dans les autres. S'il est vrai de dire que cette propriété n'est pas l'apanage exclusif des Périidiniens (beaucoup de rhizopodes la possèdent ainsi que les Ciliés et les Acinétiens), elle en est du moins un trait caractéristique qui s'ajoute aux autres que nous venons d'énumérer.

## II. VALEUR RELATIVE DES CARACTÈRES PÉRIDINIENS DES HAPLOZOON.

STRUCTURE ET DIVISION NUCLÉAIRES. — Si nous avons à ordonner selon l'importance que nous leur attribuons les caractères dinoflagellés des *Haplozoon*, nous donnerions la première place à ceux tirés de la structure du noyau et de son mode de division. Ils nous sont suffisamment connus maintenant pour que nous n'ayons pas à y revenir ici. Ce sont là des caractères ancestraux, au premier chef, qu'aucune influence extérieure n'a pu modifier, comme en témoigne leur uniformité d'un bout à l'autre du groupe, quelles que soient les conditions d'existence des formes qui le constituent. L'exemple des *Syndinium* montrera qu'ils survivent intégralement à la disparition, durant la période végétative, de tous les autres caractères qui distinguent un Dinoflagellé vrai. Et leur valeur est d'autant plus grande qu'ils ne se rencontrent en dehors des Dinoflagellés que chez les Cystoflagellés, qui leur sont si étroitement apparentés<sup>1</sup>. Nous considérons que les caractères du noyau et de la mitose des *Haplozoon* suffiraient à leur marquer une place parmi les Périidiniens.

LA DIVISION TRANSVERSALE DU TROPHOCYTE. — Nous donnerons

1. On retrouve des caractères cytologiques nucléaires tout à fait semblables à ceux des Dinoflagellés, chez les Radiolaires, à certaines phases de leur évolution. Mais nous soulèverons à ce sujet la question de savoir s'il n'existe point chez ces Rhizopodes des Périidiniens parasites intracellulaires comme ceux qui infestent les œufs et les protistes (p. 327).

le second rang au caractère de la division transversale du trophocyte. On sait que ce mode de scission est donné généralement comme distinguant les Péridiniens d'entre tous les Flagellés. Mais on ne peut en toute rigueur affirmer que la scission de la cellule céphalique des *Haplozoon* s'effectue dans le sens transversal, si l'on n'a préalablement défini l'orientation de cette cellule par rapport à celle de la forme flagellée, et montré qu'elles coïncident. Or nous ne possédons sur ce point aucune indication. Nous ne nous arrêterons cependant pas à cette objection, car nous avons défini cette orientation de la cellule initiale chez les *Apodinium* et les *Blastodinium* et montré qu'elle était la même que celle de la dinospore. La comparaison qui s'impose à tous égards entre les *Haplozoon*, les *Apodinium* et les *Blastodinium* entraîne pour nous la conviction que la cellule initiale des premiers est tout à fait homologue de la cellule initiale des seconds, que son orientation et le sens de sa scission sont tout à fait les mêmes que chez les deux autres parasites.

Remarquons au surplus que pour trouver dans la série des Protistes libres et parasites, une scission perpendiculaire au grand axe de la cellule, qui est en même temps l'axe de fixation, il faudrait l'aller chercher dans des groupes auxquels les *Haplozoon* ne confinent par aucun caractère : les Ciliés et les Phycomycètes.

LA SPOROGÉNÈSE ITÉRATIVE. — A peine est-il besoin d'insister sur l'importance des caractères tirés des phénomènes de la sporogénèse, ceux qui nous ont frappé dès l'abord, car ils se déroulent d'une façon rigoureusement parallèle chez les *Haplozoon*, les *Apodinium* et les *Blastodinium*. Il convenait cependant de les subordonner aux précédents, car ils sont d'un ordre moins général, puisqu'ils sont le monopole de genres parasites et que par là même ils peuvent être tenus pour récemment acquis et purement adaptatifs. Nous montrerons effectivement que la polarité du trophocyte, qui est une condition du phénomène de la sporogénèse périodique, est elle-même une conséquence immédiate des rapports trophiques du parasite avec son hôte. Mais nous montrerons aussi qu'une autre condition de ce phénomène est la division transversale qui sépare dans cette cellule initiale deux cellules-filles hétérodynamiques.

Nous dissocierons ainsi ce caractère complexe de la sporogénèse itérative en un caractère qui est d'acquisition récente, la polarité du trophocyte propre aux parasites, et un caractère qui est de possession ancienne, actuellement générale aux Péridiniens : la division transversale, dont nous avons fait valoir l'importance dans le paragraphe précédent.

Ajoutons que par leur condition fixée, la brièveté de leur période sporogénétique, leur défaut général de pigmentation, les *Haplozoon* offrent plus d'analogies avec les *Apodinium* qu'avec les *Blastodinium*. C'est vraisemblablement pourquoi DOGIEL a complètement éliminé ces derniers de sa discussion par ailleurs très touffue, et ceci bien à tort, car dans le domaine où nous sommes, les faits ne sont pas encore si nombreux qu'on puisse en négliger.

ETAT BI- ET QUADRI-ÉNERGIDE. — Nous mentionnerons ici un autre caractère qui paraît propre aux parasites : c'est l'inhibition de la division cytoplasmique, qui aboutit chez les *Blastodinium* à un état constamment binucléé des éléments du parasite, et souvent chez les *Apodinium* et les *Haplozoon* à un état quadrinucléé. Bien que l'on doive considérer cette inhibition comme une conséquence de l'hypernutrition due à l'existence parasitaire (v. p. 421) elle tient aussi à ce fait très général chez les Péridiniens, et sur lequel DOGIEL a lui-même insisté, que leur noyau est en perpétuel état de caryodiérèse.

CARACTÈRES MINEURS. — Après les caractères majeurs, nous n'aurons plus qu'à rappeler ceux qui n'étant pas propres aux Péridiniens, n'infirmement cependant pas, mais ne confirment que peu la nature dinoflagellée des *Haplozoon* : la faculté de sécréter des coques gélatinées, d'élaborer des inclusions aciculées dans leur cytoplasme et de pousser des filaments servant à la fixation.

### III. ARGUMENTS CONTRE LA NATURE PÉRIDIINIENNE DES HAPLOZOON.

C'est le lieu ici d'examiner les arguments que l'on pourrait produire contre l'annexion des *Haplozoon* aux Péridiniens largement justifiée à notre sens par les faits que nous venons d'exposer. A la vérité, je n'en ai pas trouvé dans la discussion de DOGIEL qui puisse nous retenir.

LA FORME DES SPORES. — On n'en peut naturellement tirer aucun de l'ignorance où nous sommes de la forme définitive des spores, des « Urgeschlechtszellen », comme les appelle DOGIEL. Ce terme même implique que DOGIEL leur suppose la condition essentielle des gamètes : la motilité. Mais il n'a pas précisé quelle forme il leur attribuait. Il s'est contenté de remarquer qu'elles ont au moment de leur mise en liberté l'aspect de petits *Gymnodinium*. Il eût pu les comparer très exactement aux sporocytes des *Blastodinium* avec lesquels ils offrent en outre cette particularité commune de n'acquérir leur forme définitive que plusieurs heures après leur évacuation dans le milieu extérieur. C'est à la con-

naissance de la morphologie des spores des *Haplozoon* dont l'intérêt n'est pas à souligner, que devront tendre avant tout les efforts des chercheurs. Nous ne doutons point qu'elle confirme la place que nous donnons à ces organismes parmi les Péridiniens stricts.

« L'ÉTAT PLURICELLULAIRE ». — Il est un argument dont DOGIEL a joué beaucoup dans sa discussion, et dont il a fait le pivot de son interprétation mésozoaire des *Haplozoon*, c'est ce qu'il appelle l'état pluricellulaire de ces derniers, qu'il oppose à l'état unicellulaire des Péridiniens. Il dit par exemple : « Der gange Unterschied zwischen *Haplozoon* und *Apodinium* besteht demnach darin, dass letzteres stets ein einzellige Organismus bleibt, indem seine Urschlechtzelle sofort nach ihrer Bildung abfällt, während *Haplozoon* bereits eine höhere Stufe der Organisation erreicht hat und mehzzellig geworden ist. »

Dans la distinction qu'il établit entre l'état unicellulaire et l'état pluricellulaire, DOGIEL semble user plutôt du critérium tiré du mode d'union des cellules et de leur degré d'adhérence, que du critérium tiré du nombre même des cellules. Ce dernier le conduirait à classer trop de Protozoaires parmi les Mésozoaires. Mais le premier ne nous semble pas meilleur. Ce qui fait que des cellules restent unies après la division, c'est-à-dire la constitution physique de la membrane est une chose qui varie dans un même agrégat, avec l'âge des éléments. Nous avons vu que chez *Apodinium mycetoïdes*, contrairement à ce que dit DOGIEL, les cellules de la génération la plus ancienne restent un certain temps unies, sans autre cause que la viscosité de leur cuticule. Plus mûres, elles se séparent. Les *Haplozoon* présentent cette adhérence à un degré plus accusé. Les cellules mettent plus de temps à mûrir et leur cuticule à se solidifier. L'association cellulaire est un peu plus durable ici que là, sans que cela puisse s'interpréter comme une différence essentielle.

Cette aptitude à former des agrégats n'est d'ailleurs pas propre aux Péridiniens parasites. Elle se manifeste à tous les degrés chez les Péridiniens libres, par la formation de chaînes. Dans certaines de ces chaînes les individus ne sont que lâchement unis (*Dinophysidae*, *Ceratium*), par simple contact des individus les uns avec les autres ; chez d'autres formes, il y a liaison protoplasmique des composants (*Ceratium candelabrum*, *Gonyaulax catenata*). Enfin chez *Gonyaulax series*, KÖFOID et RIGDEN (1912) ont fait connaître une association en chaîne où les limites des individus, bien marquées sur le squelette, ne le sont plus du tout dans le cytoplasme qui est continu d'un bout de

la chaîne à l'autre, formant ainsi un long plasmode. KOFOID et RIGDEN considèrent les *Polykrikos* comme représentant encore une exagération de cette disposition.

#### IV. RELATIONS AVEC D'AUTRES GROUPES, EN PARTICULIER LES MÉSOZOAIRES.

Nous ne pouvons résumer et critiquer ici les longues dissertations auxquelles DOGIEL s'est livré, où jouent tour à tour les Coccidies et les Grégarines, les Cnidosporidies, les Ciliés, les Phycomycètes (*Blastulidium*, *Amaoebidium*), les Mésozoaires et les Métazoaires à développement schizogonique. Les comparaisons qu'il établit entre tous ces organismes sont, de son aveu même, toutes superficielles.

Pour ce qui est des relations des *Haplozoon* avec les Mésozoaires, je renvoie aux deux mémoires de l'auteur et à la critique de NERESHEIMER (1908). Avec ce dernier, je pense qu'il faut restreindre la compréhension des Mésozoaires aux deux groupes des Orthonectides et des Dicyémides, qui présentent entre eux de réelles affinités, faute de quoi on leur refuse toute signification, et on leur interdit d'intervenir en tant que groupe naturel dans les discussions systématiques et les spéculations phylogéniques. Je serai plus strict encore que NERESHEIMER et je distrairai des Mésozoaires les *Neresheimeria* (*Lohmanella*) et les *Amoebophrya*, pour les raisons que j'exposerai après avoir étudié les *Paradinium* au voisinage desquels la place des *Neresheimeria* me semble marquée.

### III. PARASITES A SIÈGE CŒLOMIQUE

#### LES PÉRIDIINIENS PARASITES CŒLOMIQUES ET LES PARADINIDES

##### Sommaire

- Les *Syndinium* et les Paradinides, p. 277.  
 La cavité générale; les glandes génitales des hôtes et leurs parasites, p. 279.  
 I. — Cavité générale, p. 279.  
   Système nerveux; muscles, p. 279. — Appareil circulatoire, p. 279.  
 II. — Glandes génitales, p. 280.  
   Copépodes à 2-3 pléonites, p. 280. — Copépodes à 4 pléonites, p. 280. — Mâle à 5 pléonites; la dernière mue; phénomènes relevant de l'épitoquie, m. 281. — Masses oléo-adipeuses, p. 282.  
 III. — Les parasites du coelome et des glandes génitales autres que les Périidiniens, p. 282.

LES *Syndinium* ET LES PARADINIDES. — Nous ne connaissons de Périidiniens parasites des cavités fermées, véritables parasites internes, que chez les Copépodes pélagiques. Ils présentent ce caractère très particulier, et inconnu jusqu'ici dans le groupe, de végéter en plasmodes