de ce dernier, les premières fibres de la nappe sont très courtes; sur les suivantes, un peu plus grandes et rejetées vers l'extérieur, repose le noyau; une ou deux lanières qui viennent ensuite, beaucoup plus longues, conservent leurs rapports avec la sphère profonde du centrosome; elles longent tout d'abord le flanc supérieur de la ceinture en se repliant en gouttière, atteignent le bord de la crête puis descendent verticalement. Les lames les plus proches de celles-ci sont encore verticales, elles sont larges et leur extrémité, antérieure, spatulée, est située dans la crête; mais les suivantes sont de plus en plus obliques et les toutes dernières, couchées transversalement, s'étendent sous le noyau.

En l'absence de périnéma, c'est du centrosome que dérive directement tout le système fibreux. Ce dernier se forme en deux temps : l'ébauche du squelette cytopharyngien est déjà présent dans le germe infestant (fibres tapissant le sillon ventral). Les autres lanières ne se développent qu'au moment de l'individualisation du mastigocœle.

Nous n'avons pas observé la dévagination des trophontes synénergides. Chez les vermiformes plurinucléés, les mitoses sont particulièrement actives, et, comme chez *A. grassei,* les noyaux (1 μ de diamètre) se répartissent sur plusieurs rangs le long de la ligne blépharoplastique (Pl. XXX, fig. 3). Les spores restent inconnues.

AMŒBOPHRYA STICHOLONCHÆ KOEPPEN, 1894

Ce parasite a été le premier *Amœbophrya* découvert. Nous ne décrirons pas dans le détail son cycle évolutif. Nous signalerons seulement ici ses caractères distinctifs.

a) ***Localisation morphologique.*** — *A. sticholonchæ* est toujours extérieur à la capsule centrale de son hôte, mais il est relié à celle-ci de façon constante par un rhizoïde postérieur terminé par un disque adhésif. Ce rhizoïde est généralement court et grêle, et le trophonte siège dans l'ectoplasme du Radiolaire; mais il arrive qu'il constitue un véritable pédoncule, deux fois plus long que le corps cellulaire : l'*Amœbophrya* pourrait alors être considéré comme un ectoparasite; son aspect ressemble étrangement à celui du sporonte d'*Hollandella mycetoides* (Pl. XXXI, fig. 6).

b) ***Appareil nucléaire.*** — Ou bien le trophonte reste durant tout le développement mononucléé — son noyau synénergide présente alors successivement les mêmes structures que celui d. *A. acanthometræ,* mais il est relativement plus petit (Pl. XXVIII, fig. 15 et 16) — ou bien des mitoses interviennent dès les toutes premières phases de la croissance : un individu de 10 μ renferme déjà 8 noyaux pourvus à leur antipôle d'un nucléole hémisphérique (Pl. XXX, fig. 5, et Pl. XXXI, fig. 7). Nous n'avons observé aucun intermédiaire entre ces deux modes d'évolution nucléaire. Il n'existe jamais de noyau polyploïde.

c) ***Mastigocœle et ceintures.*** — Le mastigocœle ne communique avec l'extérieur que par un orifice étroit. La columelle est particulièrement volumineuse, l'épicône relativement important. Chez les individus mononucléés, l'ébauche du mastigocœle n'apparaît que tardivement (Protistes de 25 à 30 μ) (Pl. XXVIII, fig. 13 et 14) et la ceinture reste peu développée (8 à 10 tours d'hélice), elle s'enroule surtout sur la columelle, presque toute la paroi du mastigocœle est lisse, dépourvue de crête. Par contre, si le trophonte est polynucléé, toute la surface de son mastigocœle est parcourue par les nombreux tours de la ceinture.

La forme du mastigocœle demeure, jusqu'à la dévagination, très régulière puisque le trophonte n'est pas gêné dans son développement par le squelette de son hôte (spicules articulés).

d) ***Centrosomes et dérivés centrosomiens.*** — Les centrosomes des trophontes plurinucléés sont, dès les premières mitoses, réduits à de minuscules granules, également répartis le long d'un périnéma très fin.

L'unique centrosome des individus mononucléés devient au contraire très important. Son extrémité antérieure, très épaisse, a la forme d'une navette disposée parallèlement au chapelet blépharoplastique. De chaque côté, cette navette s'amenuise insensiblement pour constituer les deux branches du périnéma.

C'est toujours sur plusieurs tours d'hélice et à l'intérieur de la columelle que le périnéma donne naissance aux lanières fibreuses. Ces dernières, de la sorte, se répartissent tout d'abord en un cône spiral et ne s'étalent jamais dans la paroi du mastigocœle. Les fibres, le plus souvent, sont issues d'une région très antérieure du périnéma, et, en conséquence, l'unique noyau des individus synénergides est généralement extérieur à l'entonnoir spiral. Lorsque les lanières constitutives de ce dernier se sont détachées du périnéma, elles tendent à se grouper selon deux cônes circulaires concentriques. Le plus grand, évasé vers l'avant, est entouré à l'arrière d'une vacuole annulaire très importante; l'interne, étroit et plus court, constitue un tubule cytopharyngien fonctionnel analogue à celui d'*A. ceratii.*

Il n'existe pas de formation fibreuse au niveau de l'orifice mastigocœlien.

Enfin, nous considérons comme dérivés centrosomiens des lamelles extrêmement sidérophiles qui sont situées au-dessus du périnéma. Normales à la surface, verticales, elles sont disposées comme les feuillets d'un livre à l'intérieur de la crête dont elles occupent tout le volume. Deux fois plus hautes que larges et arrondies à l'avant, elles sont aiguës à l'arrière où elles se prolongent par une fine desmose. Nous n'avons pas pu préciser si cette desmose croise le périnéma pour

s'insérer sur un blépharoplaste, ou si elle s'arrête sur le périnéma lui-même, au point précisément auquel aboutit une racine flagellaire. Toujours est-il qu'à chaque blépharoplaste correspond une lamelle (Pl. XXVIII, fig. 17).

Nous inclinons à considérer ces organites comme analogues à des trichocystes : chez le vermiforme, ils sont susceptibles d'être expulsés sous l'action des fixateurs en de longues membranelles très minces et, de ce fait, peu colorables. De toute façon, elles sont certainement homologues de ce que nous avons décrit chez certains *Duboscquella (D. nucleocola)*, mais ici leur rapport avec le centrosome (que ce soit par l'intermédiaire du périnéma ou du blépharoplaste) est évident.

e) ***Vermiforme et sporogenèse*** (Pl. XXXI, fig. 8, 9 et 10). — L'évolution du vermiforme n'offre rien de spécial. Elle est calquée, selon le cas, sur celle d'*A. acanthometræ* ou sur celle d'*A. ceratii*. Notons toutefois que le vermiforme d'*A. sticholonchæ* est bien reconnaissable au fait qu'il est dilaté au niveau de sa vacuole digestive. Celle-ci contient toujours, en effet, la capsule centrale du Radiolaire, inclusion volumineuse qui persiste longtemps avant d'être digérée.

Au dimorphisme des trophontes correspond une dualité sporale, microspores de 2 µ, macrospores de 7 à 8 µ, mais nos préparations ne nous ont pas permis de préciser la morphologie de ces éléments.

AMŒBOPHRYA LEPTODISCI NOV. SP.

Il n'est pas fréquent d'observer des *Leptodiscus medusoides* parasités par les *Amœbophrya*. Certains de ces derniers sont vraisemblablement des *A. ceratii*. D'autres appartiennent manifestement à une espèce distincte qui, semble-t-il, ne s'attaque qu'à ce Péridinien. Nous la nommerons *A. leptodisci*. Ce Protiste se différencie aisément à son cytopharynx rudimentaire, mais de morphologie très particulière.

De la structure nucléaire et des mitoses, cet *Amœbophrya* n'apporte rien que nous ne connaissions déjà, si ce n'est que son noyau renferme 8 et non 6 chromosomes. Mais cette nouvelle espèce — et c'est là, croyons-nous, le principal intérêt de son étude — peut présenter tous les intermédiaires entre une évolution nucléaire mono-énergide, polynucléée, type *A. ceratii*, et une évolution synénergide, type *A. acanthometræ*. C'est pour cette raison que nous avons préféré reporter sa description après celle de ces deux espèces. Le déclenchement des premières mitoses peut se produire à n'importe quel moment du cycle évolutif. Il peut être très précoce, s'observer chez le trophonte plus ou moins âgé, ou n'intervenir seulement qu'après la dévagination. Corrélativement, la morphologie du Protiste, de son mastigocœle et de son système squelettique subissent des variations.

La formation du mastigocœle précède toujours la division du noyau. Elle peut donc avoir lieu très tôt, mais elle est considérablement retardée si le trophonte reste longtemps mononucléé. C'est ainsi que la première ébauche de la ceinture n'apparaît parfois que lorsque l'individu a plus de 70 µ de diamètre (Pl. XXXII, fig. 1). Le noyau est alors à peu près central; à son pôle antérieur s'observe, encastrée dans la vésicule nucléaire, une sphère centrosomienne. Cette dernière est en connexion avec un minuscule granule situé au sommet de la cellule et qui correspond à la sphère centrosomienne superficielle d'*A. tintinni*, à l'extrémité antérieure de la baguette centrosomienne d'*A. acanthometræ*. Toutefois, la liaison entre ces deux éléments du centrosome est trop ténue pour être visible à ce moment; elle n'apparaîtra que plus tard, au moment de la mitose.

Le granule superficiel donne tout d'abord naissance à une cloche membraneuse dont il occupe l'apex et dont le bord, évasé, vient s'appliquer contre la vésicule nucléaire. Cette cloche limite à son intérieur un cytoplasme très dense. S'aperçoivent ensuite, issus également du granule superficiel, blépharoplastes et périnéma logés au fond d'une très légère rainure arquée, ébauche de la ceinture. Tandis que cette dernière, en se développant, s'enroule en hélice et que le mastigocœle se creuse, la cloche membraneuse se déchire à son sommet et perd le contact avec la surface (Pl. XXXII, fig 2). Elle se transforme ainsi en un tube ouvert à ses deux extrémités; l'orifice inférieur est plus étroit et son bord se roule vers l'extérieur en une gouttière circulaire. Le tube descend en direction de l'antipôle de la cellule, en déformant le noyau qui pénètre à son intérieur; finalement, il se referme à sa base; en même temps, sa paroi se découpe en lanières longitudinales qui s'épanouissent tout autour du noyau. C'est alors seulement qu'on se rend compte de la structure fibreuse de cet appareil squelettique. Lorsque l'évolution du mastigocœle est plus précoce, les processus sont les mêmes, mais le système squelettique, une fois formé, ne suivra pas la croissance du Protiste, il restera, en conséquence, peu développé, à l'encontre du mastigocœle qui, lui, deviendra très important.

La formation du squelette cytopharyngien est indépendante de cette évolution. Le cytopharynx existe déjà chez les plus petits *Amœbophrya* observés (7 µ) et ne s'accroît guère (il atteint sa taille définitive lorsque le Protiste mesure une quinzaine de microns). Cet organite est situé à la partie latéro-postérieure de la cellule. Il est constitué d'un tubule très éosinophile de 1 µ de diamètre, 2 à 3 de long, parfaitement cylindrique. Ce tubule s'ouvre à la surface par un orifice à bords francs, non rebroussés. A son extrémité profonde, il se dilate brusquement en une cupule à peine concave de 2 µ de diamètre. Des bords de cette cupule s'enfoncent et se perdent dans le cytoplasme de courtes fibrilles, très ténues, rigides, parallèles. Ce cytopharynx ressemble étrangement à un minuscule pinceau dont le manche est constitué par le tubule et la virole par la cupule.

Les difficultés auxquelles on se heurte pour conserver en élevage les *Leptodiscus* nous ont empêché de poursuivre l'étude de l'évolution sporogénétique de leurs parasites. Nous avons seulement pu observer la dévagination de trophontes mononucléés. Nous devons cependant noter que, dans certains cas, lorsque les mitoses ont été particulièrement précoces et actives chez le trophonte, des éléments biflagellés s'individualisent sur la crête, à l'intérieur même du mastigocœle. On distingue sur chacun l'ébauche d'une ceinture et d'un sillon, mais leurs deux flagelles paraissent semblables. Ce ne sont pas encore des spores : ces éléments, qui restent fixés, sont susceptibles de se diviser *in situ* (Pl. XXXII, fig. 4 et 5).

PARTIE GÉNÉRALE

I. — CYTOLOGIE COMPARÉE DES PÉRIDINIENS PARASITES

A. — CENTROSOMES ET SES DÉRIVÉS

Blépharoplastes et flagelles, périnéma et système squelettique, trichocystes.

Sous le terme de dérivés centrosomiens, nous désignons des organites qui, prenant naissance au niveau du centrosome, paraissent être reliés à ce dernier de façon permanente ou temporaire. Cela ne signifie pas qu'ils procèdent directement de la substance centrosomienne. Bien au contraire, il est vraisemblable que la plupart d'entre eux se forment au voisinage du centrosome, et sous l'influence inductrice de ce dernier.

1° Le centrosome.

En dépit de certaines apparences, le centrosome joue, à notre avis, un rôle de premier plan dans la mécanique caryocinétique des Péridiniens. Nous développerons notre opinion à ce sujet lors de l'étude comparative des processus mitotiques. Pour l'instant, nous nous occuperons seulement du centrosome de l'individu végétatif et de son action morphogène par l'intermédiaire des organites auxquels il donne naissance.

Le centrosome proprement dit est parfois difficile à mettre en évidence chez le trophonte. Ainsi, celui de *Duboscquella* est toujours réduit à un minuscule granule. Il devient plus gros chez d'autres espèces et ne reste généralement pas sphérique. Il est claviforme chez *Amœbophrya acanthometræ* et chez *Collinella* ressemble à un haltère disposé perpendiculairement à la surface du Protiste, car il est scindé en deux éléments reliés par une desmose. Cette desmose peut être

vrillée sur elle-même *(Amœbophrya tintinni)* ou devenir imperceptible *(A. leptodisci)*. Ce dédoublement correspond, semble-t-il, à une spécialisation des deux régions de ce complexe centrosomien : la région superficielle engendre système fibrillaire et blépharoplastes; elle est squelettogène et cinétogène; l'autre, profonde, juxtanucléaire ou même endonucléaire, n'intervient qu'à la mitose.

Une disposition analogue a été observée chez certains Péridiniens libres : le système centroblépharoplastique de *Gyrodinium pavillardi* Biech. serait constitué, selon BIECHELER, de deux blépharoplastes superficiels, d'un granule intercalaire et d'un granule juxtanucléaire. Ces deux derniers ne correspondraient-ils pas au complexe centrosomien d'*Amœbophrya tintinni* par exemple ? Peut-être conviendrait-il de comparer aussi cet appareil à celui des Spirotrichonymphines et des Trichonymphines, chez lesquelles existeraient soit des baguettes centriolaires s'étendant d'une bande flagellaire au noyau *(Holomastigotoides tusitala, Leptospirotrichonympha)*, soit des centroblépharoplastes apicaux et des centrosomes *sensu stricto* juxtanucléaires, avec ou sans liaison apparente *(Barbulanympha, Trichonympha chattoni)*.

2° *Blépharoplastes.*

Les blépharoplastes du germe infestant disparaissent toujours de façon définitive dès le début de la croissance du parasite. Ceux qui s'observent par la suite naissent à partir du centrosome et se multiplient par bipartition. Ils ont tous les mêmes potentialités durant la sporogenèse.

L'hétérodynamie des fouets, caractéristique des Dinoflagellés, n'apparaît que chez la spore, à la suite d'une division différentielle des cinétosomes. Cette division différentielle d'un organite aussi petit ne doit pas surprendre davantage que celle qui donne naissance aux blépharoplastes à partir du centriole. Les blépharoplastes du sporocyste sont, en règle générale, de petits granules. Chez *Amœbophrya tintinni*, toutefois, ils sont réniformes; leurs deux extrémités, tangentes à la surface, sont plus colorables que la région hilaire; l'unique flagelle qu'ils portent s'insère sur leur région postérieure. Nous ne voyons pas en ces granules des blépharoplastes dédoublés en granule infraflagellaire et corpuscule flagellaire, mais des couples blépharoplastiques, hétérodynames, restant associés au cours des bipartitions successives jusqu'à la formation des spores.

La multiplication des blépharoplastes du trophonte — particulièrement intense chez les *Amœbophrya* — est toujours indépendante de la division nucléaire, comme cela s'observe chez divers Flagellés parasites (Calonymphidæ, Hypermastiginæ et Opalines). Chez ces Protistes également, la dissociation des complexes centronucléaire et blépharoplastique s'accompagne généralement d'une homodynamie des flagelles.

3° *Périnéma.*

Nous avons ainsi nommé une bandelette, d'importance variable, issue du centrosome, et qui donne naissance à des formations squelettiques.

Nature et origine. — C'est abusivement sans doute que nous avons parfois parlé de fibres périnématiques; en réalité, le périnéma est constitué d'une substance très claire sur le vivant, homogène sur préparations, et que rien, apparemment, ne distingue de la substance centriolaire. Ainsi chez *Amœbophrya acanthometræ*, il ne se voit aucune discontinuité entre périnéma proprement dit et baguette centriolaire. Cette dernière se dédouble à son apex en deux processus divergents, filiformes, parallèles au chapelet blépharoplastique. Le périnéma correspondrait-il à une portion spécialisée du centrosome, devenue secondairement, dans quelques cas, indépendante ? Il se pourrait. On connaît, en effet, chez d'autres Protistes, des annexes du centrosome : battachie et tigelle des *Jœnia*, corpuscule en demi-cercle des *Rhizonympha*, et chez les Péridiniens même *(Polykrikos, Gyrodinium)*, les fibres paramitiques constituent des anneaux autour des blépharoplastes (CHATTON et WEILL, 1924; B. BIECHELER). Nous avons observé nous-même, chez *Cochlodinium*, *Warnovia* et *Erythropsis*, une bandelette sidérophile qui longe la ceinture et qui, semble-t-il, est en rapport avec la cinétide.

Parmi les Péridiniens parasites, outre les *Duboscquella* et *Amœbophrya*, les *Oodinium* (Pl. XXXV, fig. 1) et *Haplozoon* (Pl. XXXVI, fig. 7) possèdent également un périnéma que nous reconnaissons à ses rapports avec le système fibrillaire du pédoncule, mais dont nous n'avons pas suivi l'origine centrosomienne. On sait que, chez les *Oodinium*, l'imprégnation de l'argyrome (HOVASSE) montre que le corps du Protiste est constitué d'un épicône géant; une dépression, particulièrement nette chez *O. fritillariæ*, entoure la base du pédoncule; nous la considérons comme une ceinture : dans celle-ci débouchent, en effet, un ou deux pusules, à proximité desquels nous avons cru reconnaître deux blépharoplastes; or, au fond de cette ceinture existe une bandelette qui, tout comme le périnéma de *Duboscquella aspida*, présente de petites saillies éosinophiles, sur lesquelles prennent appui des fibrilles; parmi celles-ci, les unes, dirigées vers l'extérieur, s'enfoncent dans les tissus de l'hôte (fibres du pédoncule), les autres sont internes (racines du pédoncule). Chez un *Oodinium* d'*Appendicularia sicula* et que nous rapportons à l'espèce *O. fritillariæ*, ce périnéma décrit plusieurs tours d'une spirale sénestre; celui d'*Haplozoon inerme* et celui d'*Oodinium acanthometræ* sont circulaires. Pour les deux premières espèces, les corpuscules d'insertion des fibres sont accolés au périnéma. Ils en sont distincts chez *Oodinium acanthometræ* et se disposent selon un cercle

de plus petit diamètre; chacun d'eux est relié à l'anneau périnématique par un fin tractus.

Au périnéma nous assimilons également :

— la baguette sidérophile que mentionne et figure BROWN (1931) chez les sporocystes d'*Oodinium (Amyloodinium) ocellatum* dans l'ébauche de la ceinture;

— la fibrille (CHATTON, 1920; fig. 7) sous-jacente à la ceinture des spores d'*Oodinium fritillariæ*.

Nous mentionnerons ici les observations que nous avons faites chez *Neresheimeria catenata*, dont l'appareil de fixation peut être comparé à celui d'*Haplozoon*. Nous ne préjugeons pas, pour autant, des affinités de ces deux Protistes; nous avons trop rarement récolté *Neresheimeria* pour en avoir pu suivre le cycle évolutif et émettre une opinion sur sa position systématique. Cependant, nous pouvons affirmer, contrairement aux interprétations de CHATTON, que le parasite possède un organe absorbant et fixateur qui lui est propre et qui est bien délimité des tissus de l'hôte (Pl. XXXV, fig. 8). C'est un bourrelet cytoplasmique anucléé qui ceinture la région inférieure du Protiste (région céphalique pour NERESHEIMER), émet de courts rhizoïdes et contient des fibrilles. Ces dernières, sur coupes sagittales, sont disposées en éventail; elles sont insérées sur une bandelette circulaire, très colorable, vraisemblablement homologue d'un périnéma (1).

Peut-être conviendrait-il de rapprocher également de cette formation l'anneau chromatique situé dans la ventouse de *Parallobiopsis*, mais nous n'avons pas étudié personnellement ce Protiste, et sur les *Ellobiopsis* nous n'avons rien vu de semblable (2).

Le périnéma des *Amœbophrya* est toujours, nous l'avons vu, sous-jacent au chapelet des blépharoplastes, auquel, dans certains cas, il est relié par de fines racines. Il vient évidemment à l'esprit de le comparer aux formations morphologiquement analogues que présentent divers Flagellés termiticoles et les Opalines. Les lames sous-blépharoplastiques de *Deltotrychonympha*, *Spirotrychonympha*, les rubans internes de *Macrospironympha*, les « fibres » sous-flagellaires des Opalines sont eux aussi de structure homogène, amorphe, et, bien que d'affinités tinctoriales assez différentes, ne sont peut-être pas sans homologie avec le périnéma. (Ce dernier est très colorable, sidérophile, éosinophile au Mann; les lames sous-blépharoplastiques des Hypermastigines, par

(1) Noyaux et mitoses ressemblent étrangement à ceux d'un *Syndinium*; si d'autres arguments (morphologie des spores notamment) permettaient de rapprocher les *Neresheimeria* des Péridiniens, peut-être faudrait-il considérer la gouttière creusée entre le corps cellulaire et le bourrelet fixateur comme une ceinture au fond de laquelle se trouve le périnéma. Depuis la rédaction de ce travail, nous avons obtenu des chaînes de sporocytes et des spores du type *Duboscquella* (sous presse).

(2) Nous ne pensons pas qu'il faille exclure, non plus la possibilité d'une parenté entre les Ellobiopsidæ et les Péridiniens. Nous avons suivi, en effet, la sporogenèse des *Ellobiopsis* sp. *(chattoni ?)*. Les spores (4 μ) présentent une dépression cingulaire subéquatoriale au fond de laquelle s'insèrent deux flagelles : l'un longitudinal et postérieur, l'autre plus court et transversal.

contre, sont particulièrement achromatiques; les fibres sous-flagellaires des Opalines, seules, sont argyrophiles.)

Terminons ce paragraphe concernant le périnéma en disant quelques mots sur la formation que nous avons nommée « bouclier » chez *Duboscquella*. Nous avons utilisé ce terme pour les besoins de la description, mais il ne correspond pas à un organite particulier. Il s'agit simplement d'une condensation du cytoplasme à la surface de l'épicône. Le bouclier est donc simplement une membrane plasmatique qui, chez les *Duboscquella*, est assez épaisse et rigide. Cette membrane est astructurée : les fibres qu'on y peut observer lui sont sous-jacentes et d'origine périnématique.

4° *Formations squelettiques.*

Nous avons mis en évidence des systèmes fibreux endocytoplasmiques chez de nombreux Dinoflagellés libres ou parasites. Peu d'exemples *(Oodinium)* en étaient connus jusqu'ici. Chez *Gymnodinium* sp. et *Gyrodinium* sp. (1) s'observe, sous le sillon longitudinal, un bouquet de fibrilles qui convergent vers l'avant. Nous considérons cette formation, qui siège au niveau de la région phagocytaire du Protiste, comme l'ébauche d'un squelette cytopharyngien. Son développement est très variable selon les individus; elle peut faire complètement défaut. Nous ne lui avons pas vu de rapport avec le complexe centroblépharoplastique. Nous avons pu colorer un système fibrillaire comparable, chez *Peridinium depressum* et *P. divergens*. Chez *Cochlodinium* existe en outre, nous l'avons vu, une bandelette qui longe la ceinture et que nous homologuons à un périnéma. Or, ce périnéma, dans certaines espèces *(Cochlodinium striatum)*, donne naissance à de très nombreuses fibrilles parallèles, longitudinales, régulièrement espacées, qui sont situées sous la membrane cellulaire. De la présence de ces fibrilles résultent des stries méridiennes à la surface du Protiste. Ces stries se forment donc de la même façon que les sillons du bouclier des *Duboscquella*. Mais elles intéressent aussi bien l'hypocône que l'épicône. Nous croyons que la striation de surface d'autres Gymnodinides *(Gymnodinium obtusum, Plectodinium nucleovolvatum...)* a la même origine, mais nous n'avons pas vu le périnéma, et seules les fibres longitudinales se colorent.

Dans le cytoplasme de *Noctiluca miliaris*, le trichrome de Masson met particulièrement bien en évidence des travées fibreuses contournant dorsalement le noyau. Elles s'étendent de la région phagocytaire — au fond du sillon ventral — en direction de l'auget apical. Elles sont disposées radiairement comme les ailettes d'un empennage autour des ingesta, mais ne délimitent pas de lumière cytopharyngienne.

(1) Espèces n'ayant pu être déterminées car étudiées sur préparations colorées en masse.

Leptodiscus medusoides, par contre, possède un cytopharynx bien différencié : c'est un entonnoir aplati dissymétriquement, dont la paroi épaisse est constituée de fibres longitudinales, étroitement accolées. Il communique avec l'extérieur par l'intermédiaire d'un sac buccal qui s'ouvre au niveau d'une légère dépression de la surface. Cette dépression correspond au sillon ventral du Dinoflagellé, car il y débouche, d'après nos observations, un pusule. A ce pusule est annexé un puits flagellaire distinct de celui décrit par HERTWIG et qui loge un fouet longitudinal, rudimentaire. Les formations squelettiques cytopharyngiennes de *Leptodiscus* sont donc bien identifiables aux faisceaux fibreux rudimentaires des Gymnodinides et Péridinides. Lors de la division végétative, ce système squelettique se clive en son milieu. A la sporogenèse, il disparaît et, dans les très jeunes trophontes, il se reconstitue vraisemblablement à partir du centrosome; mais il perd très tôt, de même que les deux blépharoplastes, toute connexion avec le centre cinétique. Ce dernier, en effet, s'isole avec le noyau, sous une épaisse capsule. Outre le cytopharynx, il n'y a, chez *Leptodiscus,* aucune autre formation squelettique, sinon quelques fibrilles torsadées autour du puits flagellaire latéral (Pl. XXXIII, fig. 7).

En résumé, chez les Péridiniens libres peuvent exister deux systèmes fibrillaires : l'un initialement relié directement au centrosome (fibres cytopharyngiennes) est sous-jacent au sillon ventral, l'autre, qui s'insère sur le périnéma, a son origine au niveau de la ceinture.

De tous les Péridiniens parasites, ce sont les *Duboscquella* et *Amœbophrya* qui présentent « l'endosquelette » le plus complexe. Nous avons décrit en détail sa constitution. Insistons seulement ici sur le fait que la lamina pharyngæ des premiers, les fibres cytopharyngiennes des seconds sont strictement homologues : nous avons fait usage d'une double terminologie parce que, chez *Duboscquella,* ne s'individualise pas de tubule cytopharyngien fonctionnel. Rappelons aussi que chez certains *Amœbophrya,* aux fibres cytopharyngiennes *sensu stricto* viennent s'adjoindre des fibres d'origine périnématique, de telle sorte que le système fibrillaire disposé en une volute ne constitue plus qu'un seul ensemble. L'endosquelette d'*Hollandella* est réduit à la lamina pharyngæ; celui de *Collinella* fait totalement défaut.

Il en est de même, semble-t-il, chez les Blastodinides, les Coccidinides et la plupart des Syndinides. Toutefois, chez *Syndinium* sp. parasite des Acanthaires, décrit par A. HOLLANDE et M. ENJUMET, nous avons mis en évidence un tubule axial, évasé à son extrémité périphérique, et assurant une communication entre le plasma du parasite et celui de son hôte. Ce tube est rigide; à la surface, ses bords se rebroussent. Dans sa région profonde, les fibres qui constituent sa paroi se dissocient. Il en résulte la formation d'une masse au travers de laquelle les substances ingérées filtrent dans l'endoplasme, où elles sont envacuolées. Après fragmentation du plasmode primaire, le canal axial disparaît; on n'en trouve plus trace dans les plasmodes secondaires.

Sur les macrospores syndinides de Copépodes, CHATTON a observé, sous-jacente au sillon, soit une courte fibrille appendue au système cinétique (rhizostyle ?), soit une striation oblique (trichites ?). Peut-être s'agit-il d'une ébauche de système cytopharyngien ?

Chez les parasites épicellulaires *(Oodinium, Haplozon, Apodinium* et *Parapodinium, Diplomorpha)* ne s'individualise pas de tubule cytopharyngien (1). Tout le système squelettique se localise pratiquement au pédoncule de fixation. Chez ces Dinoflagellés, l'épicône seul est bien développé. L'étude de la tabulation d'*Oodinium* (HOVASSE) en témoigne. La ceinture est souvent réduite ou nulle, et le pédoncule, à lui seul, semble représenter l'hypocône. Au complexe fibrillaire de ce dernier peuvent participer les deux systèmes caractéristiques des Péridiniens libres ou endoparasites (système du sillon et système de la ceinture). La double origine des fibres est particulièrement évidente chez *Haplozoon inerme* (2) : les fibres périphériques s'insèrent, nous l'avons vu, sur le périnéma dont elles sont issues, par l'intermédiaire d'un corpuscule. Elles se terminent, dans la paroi pharyngienne de l'Appendiculaire, en un crampon en pointe de flèche que ne possèdent pas les fibres pédonculaires centrales. Ces dernières sont indépendantes du périnéma; aucun granule n'est interposé sur leur trajet; elles ont valeur de fibres cytopharyngiennes. A cette dualité d'origine correspond une dualité de fonction du pédoncule : les fibres périphériques assurent la fixation du parasite, le pinceau de fibres centrales, seul, joue un rôle dans l'absorption : il est englué dans un cytoplasme clair émettant de fins pseudopodes. Ceux-ci, on le sait, naissent, chez les Péridiniens libres, au fond du sillon ventral, là où précisément peuvent exister des fibres cytopharyngiennes. C'est là un fait qui confirme notre manière de voir.

Le pédoncule des Oodinidæ a une constitution analogue; toutefois, les fibres fixatrices sont dépourvues de crampon; on les différencie uniquement à leur corpuscule basal (elles n'apparaissent qu'au cours du développement, les jeunes trophontes en sont dépourvus).

Chez *Oodinium poucheti,* où nous n'avons pas vu le périnéma, il se pourrait que toutes les fibres appartiennent au système cytopharyngien : aucune d'entre elles ne porte de corpuscule. Le périnéma semble également manquer chez *Diplomorpha.* Le coussinet de fixation de ce Protiste a une structure très particulière : son plasma, amœboïde, contient une multitude de courtes fibrilles aciculaires, orientées selon le grand axe de l'organite; à sa base existent, répartis dans un

(1) Sauf chez *Amyloodinium ocellatum* où il est cylindrique et sans doute fonctionnel. Par bien d'autres caractères : morphologie nucléaire, nature des réserves glucidiques, inclusions protidiques (ingesta ?), ces parasites s'écartent notablement des *Oodinium.* Peut-être doit-on également considérer comme cytopharynx l'anneau vivement colorable que DOGIEL figure à la surface des *Chytriodinium* et qu'il nomme opercule (Deckelchen), il serait rudimentaire tel celui d'*Amœbophrya leptodisci.*

(2) Le stylet des *Haplozoon* des Annélides n'existe pas chez *Haplozoon inerme.*

plan, un grand nombre de petits corpuscules qui paraissent indépendants.

Le pédoncule des *Apodinium* comprend, selon CHATTON, une gaine et un axe cytoplasmique central : la gaine d'*A. mycetoides* est grossièrement cylindrique; elle se renfle, à l'origine, à l'intérieur de la coque du parasite en une ampoule; celle d'*A. rhizophorum* est constituée d'une columelle en partie intracellulaire et d'une cupule à son extrémité distale. Selon CHATTON, l'organite fixateur de ces Protistes (et des Péridiniens ectoparasites en général) est une différenciation cœnogénétique. Cet auteur en veut pour preuve l'exemple d'un trophocyte qui, par une évolution aberrante, s'est précocement différencié en Gymnodinien flagellé : le pédoncule est inséré à un pôle et n'a aucun rapport avec ceinture, sillon ou système flagellaire de l'animalcule. En fait, la figure que CHATTON en donne (1920, fig. 26) nous montre que le Protiste n'est pas relié au pédoncule : il est libre dans la coque; il s'agit très probablement, à notre avis, d'un *Gymnodinium* étranger qui s'est logé là accidentellement.

Nos observations d'*A. mycetoides* nous conduisent à une toute autre interprétation de la constitution de l'organite fixateur : c'est par son hypocône, filiforme, que l'*Apodinium* est relié à son hôte. Ampoule ou columelle est extérieure à la coque (cuticule de l'épicône). Cette dernière est seulement déprimée et réfléchie à son niveau. Il existe, autour de la base du pédoncule, une gouttière circulaire, profonde et très étroite, que nous considérons comme la ceinture du Péridinien. La gaine pédonculaire (cuticule de l'hypocône) est constituée d'une membrane assez épaisse, hyaline, et plus ou moins fripée, sus-jacente à un tubule fibreux, mince (fibres périnématiques ?). Cet hypocône bien particulier n'est pas creusé d'un sillon longitudinal. A son extrémité, l'orifice (cupule), par où s'échappent les rhizoïdes, correspond à la région buccale des Péridiniens libres, région buccale reportée ici très en arrière.

La même structure pédonculaire se retrouve chez *Parapodinium*. La dépression cingulaire de *P. catenaria* est plus large que celle d'*A. mycetoides*. Le périnéma se distingue nettement; il porte deux séries de fibrilles, les unes courtes, dirigées vers le noyau, les autres plus longues s'étendent à la surface du pédoncule (Pl. XXXIV, fig. 18). Chez *P. chattoni*, la ceinture est à peine marquée. Les fibres périnématiques du pédoncule sont peu nombreuses et régulièrement espacées. Elles déterminent des côtes à la surface de la gaine qui est courte, conique, et rappelle par sa forme un filtre plissé. Il en résulte un aspect bien caractéristique de l'organite fixateur. De la gaine s'échappe un tronc cytoplasmique cylindrique qui traverse l'épithélium de l'Appendiculaire, puis se divise en deux lobes, appliqués contre la surface du muscle caudal. Ces lobes sont de contours réguliers, ont la forme d'une feuille dont le pétiole, très dilaté, et les nervures sont fortement éosinophiles (Pl. XXXIV, fig. 16). Ils atteignent un très grand développement (50 µ, soit à peu près la longueur du corps cellulaire). A la fin de la phase trophique du parasite, chaque lobe se détache du muscle et s'enroule en cornet sous l'épiderme (Pl. XXXIV, fig. 17).

Station zoologique VILLEFRANCHE-SUR-MER

En résumé, le système fibrillaire des Péridiniens ectoparasites peut être schématiquement décrit de la façon suivante : sur le périnéma, situé à la base du pédoncule, au niveau de la ceinture, s'insèrent, d'une part, une collerette faite de racines qui s'enfoncent dans le cytoplasme, et, d'autre part, des fibrilles qui forment un manchon à l'organite fixateur. Dans la région axiale de ce dernier, un plasma, susceptible d'émettre des pseudopodes, contient un faisceau fibrillaire (fibres cytopharyngiennes), qui s'épanouit à sa base au voisinage du noyau.

Existe-t-il chez d'autres Protistes des formations analogues ? Nous avons été frappés par la ressemblance du système périnématique des *Duboscquella* avec l'anneau lipidique postérieur et les fibrilles méridiennes qui s'observent chez *Deltotrichonympha* (KIRBY, 1944). Si, de plus, comme le suggère GRASSÉ, cet anneau lipidique est l'homologue de l'anneau de fécondation des *Trichonympha* (CLEVELAND), c'est lui qui délimite, tel le périnéma d'un *Duboscquella*, l'area phagocytaire. Ignorant l'origine de cet organite, nous nous garderons de voir autre chose qu'une convergence fortuite entre cet appareil squelettique et celui de *Duboscquella*. Peut-être en est-il de même des rapprochements que nous avons pu faire avec celui des Grégarines. On sait que ces Sporozoaires (ROSKIN et LEVINSON, 1929) possèdent un double système de fibrilles contractiles (myonèmes) et squelettiques (morphonèmes). Or, chez certaines espèces, ces fibres affectent la même disposition que chez les Péridiniens ectoparasites : au niveau de l'épimérite ou du mucron, les fibrilles longitudinales prennent insertion sur un anneau superficiel *(Hyalosporina, Sycia)* ou seulement sur une couronne de corpuscules *(Actinocephalus)*. Parfois ces fibrilles sculptent, à la surface, des côtes *(Asterophora)*. En outre, à leur voisinage peut s'observer un granule chromatique (ou deux diplosomes de *Lankesteria*) qui pourrait être un centrosome (LÉGER, DUBOSCQ).

5° *Trichocystes.*

Dans quelle mesure pouvons-nous homologuer à des trichocystes les formations lamellaires qui s'observent sous les côtes de certains *Duboscquella* ou dans la crête d'*Amœbophrya*, et qui sont susceptibles d'expulser, sous l'action de divers stimuli, des filaments rubanés ? Le terme de trichocystes a été créé pour les Ciliés, chez lesquels il correspond à un organite issu du système blépharoplastique. Il a été ensuite appliqué à des formations analogues qu'offrent de nombreux Flagellés, mais dont on ne connaît que rarement l'origine. A. HOLLANDE pense qu'il faut limiter l'acception de ce terme à des organites authentiques, ou bien issus de l'appareil centrosomien, ou bien — s'ils en sont secon-

dairement séparés — doués de pouvoir autoreproducteur. Dans tous les autres cas, il s'agirait seulement de corps mucifères, simples accumulations de sécrétions cytoplasmiques, localisées en certaines régions de la cellule. Bien souvent, il reste délicat de faire le partage entre ce qui est trichocystes de ce qui est corps mucifères.

Chez *Amœbophrya sticholonchæ*, les formations lamellaires sont particulièrement importantes. Nous n'avons pu préciser si elles sont en rapport avec les blépharoplastes ou avec le périnéma (nous penchons plutôt vers cette dernière interprétation puisque, chez *Duboscquella*, elles siègent au voisinage des fibres périnématiques et sont éloignées des blépharoplastes). De toute façon, puisque le périnéma est issu du centrosome, ces lamelles, elles aussi, pourraient en dériver indirectement (1).

B. Biecheler (1938) a décrit, chez de nombreux Péridiniens libres, des trichocystes (ceux de *Plectodinium* notamment sont lamellaires et intercalés entre les stries de la surface, comme chez *Duboscquella*). Etant donné l'existence, chez ces Protistes, des fibres périnématiques, il nous paraît bien probable que ces formations sont indirectement sous la dépendance du centrosome. Cela n'exclut pas la présence, chez les Péridiniens, de corps mucifères : nous en avons décrit au pôle antérieur de *Duboscquella*, sous la surface de l'épicône des *Amœbophrya*. Ils sont particulièrement abondants chez certains Gymnodinides (*Cochlodinium*, *Warnovia* surtout). Grâce à eux, le Protiste peut s'envelopper très rapidement d'une coque mucilagineuse lorsque les conditions deviennent défavorables (au cours d'un examen au microscope).

B. — PUSULE

Nous avons pensé primitivement homologuer le cytopharynx des *Amœbophrya* aux pusules des Péridiniens libres (Kofoid pense, en effet, qu'au niveau de ces dernières peut s'effectuer l'absorption de substances nutritives). Nous avons dû abandonner cette façon de voir : pusule et cytopharynx ou son homologue coexistant en effet chez certains Péridiniens *(Leptodiscus, Oodinium)*.

C. — CHONDRIOME

Dans nos descriptions cytologiques, nous n'avons pas signalé la présence de chondriome, car il n'offre rien de particulier : partout où nous

(1) Rappelons que, sous la cuticule de *Diplomorpha paradoxa*, existent de puissants faisceaux lamellaires. Nous ne pouvons nous prononcer sur leur nature : ils ne réagissent à aucun stimulus, leur origine nous est inconnue.

l'avons recherché, par la méthode d'Altmann (Fuchsine anilinée), nous avons mis en évidence des chondriochontes, très ténus, ramifiés, siégeant surtout dans le cytoplasme périphérique, plus abondant, semble-t-il, dans l'épicône.

D. — LES PLASTES

Aucun des parasites étudiés (à l'exception des *Protoodinium*) ne possède de plastes. La coloration brunâtre des trophontes âgés, particulièrement foncée chez *Duboscquella melo*, *Amœbophrya acanthometræ* et *Diplomorpha paradoxa*, est due, comme celle d'*Oodinium*, à un lipochrome diffus dans le cytoplasme et soluble dans l'alcool.

E. — APPAREIL DE GOLGI

Nous n'avons pu, chez les Péridiniens parasites, déceler ni dictyosomes, ni parabasal. Rappelons que Chatton et Grassé assimilent à des dictyosomes les plaquettes osmiophiles de *Polykrikos schwartzi*; nos recherches ne nous ont pas donné de résultats probants sur cette espèce; par contre, dans les spores de *Noctiluca miliaris*, s'observe, en toute netteté, un unique dictyosome.

F. — FORMATIONS ERGASTOPLASMIQUES

Le développement de l'ergastoplasme est en rapport, semble-t-il, avec des remaniements cytoplasmiques importants. Nous avons surtout noté sa présence aux premiers stades de sporogenèse des Duboscquellidæ, mais les travées cytoplasmiques qui envahissent la cavité centrale du vermiforme d'*Amœbophrya* et des sporocystes de *Diplomorpha* paraissent en contenir également. Garnier et Bouin, Prenant, Brachet ont montré que les formations ergastoplasmiques sont des organites particulièrement riches en acide ribonucléique. Leur apparition dans le cytoplasme au moment des premières mitoses des Péridiniens parasites est peut-être consécutive de la fonte du matériel nucléolaire, si importante chez les trophontes (1).

(1) Les observations en microscopie électronique que nous avons faites depuis la rédaction de ce mémoire confirment l'existence d'un système ergastoplasmique permanent chez les Péridiniens et montrent son accroissement considérable au moment de la sporogenèse *(Noctiluca, Duboscquella, Amœbophrya, Oodinium)*.

G. — LE NOYAU

1° La notion de dinocaryon.

CHATTON considère que les structures nucléaires des Dinoflagellés sont « assez uniformes et caractéristiques du groupe » pour que le terme de dinocaryon représente une entité. En fait, si l'on se reporte aux définitions mêmes que donne cet auteur, cette uniformité n'apparaît guère : la chromatine du noyau du Péridinien se présente « soit sous forme de grains très fins, séparés, soit sous forme de grains plus gros, unis par des trabécules formant réseau, soit sous forme de grains alignés en file et qui, juxtaposés, constituent des filaments moniliformes ou d'apparence striée, soit enfin sous forme de filaments homogènes disposés en pelote ou en écheveau ». Certes, cette diversité tient-elle pour une part à l'évolution du noyau durant l'interphase, mais toujours est-il qu'il nous semble difficile de définir un type morphologique moyen valable dans tous les cas. Mieux vaut donc, croyons-nous, limiter l'acception du terme « dinocaryon » à une structure plus étroitement définie, à celle d'un noyau « quiescent », dont les chromosomes sont épais, très chromatiques, moniliformes ou filamenteux. Un dinocaryon *sensu stricto* est, en somme, un noyau dont les chromosomes présentent pendant l'interphase, un aspect assez semblable à celui qu'ils ont à la métaphase. Un tel type nucléaire s'observe toujours à un moment ou à un autre du cycle évolutif des Péridiniens, mais il n'est ni spécifique, ni caractéristique de cette classe de Protistes.

2° Constitution et structure nucléaires des Péridiniens parasites.

Chez tous les Péridiniens parasites, le noyau interphasique des sporocytes, aux dernières générations du moins, et celui des spores sont des dinocaryons *sensu stricto*; la structure nucléaire des individus végétatifs est, par contre, très variée. Le cas le plus simple est celui des parasites tels les Syndinides, chez lesquels les mitoses interviennent de façon très précoce au cours de la croissance. Les Protistes deviennent polynucléés, leurs noyaux conservent sensiblement la taille, la structure, la constitution de celui du germe infestant. Ce sont des dinocaryons (1). Il en est de même de la plupart des *Amœbophrya*;

(1) Parfois, pour des raisons qui nous échappent, le rythme des mitoses se ralentit ou s'arrête. Les filaments chromatiques se déspiralisent alors et le noyau devient finement granuleux : ce serait là son véritable aspect interphasique.

toutefois, chez certains de ces derniers *(A. ceratii)*, la caryotomie ne suit pas toujours le dédoublement des chromosomes et nous avons décrit, à ce propos, des boyaux nucléaires de type dinocaryon, constitués en réalité de plusieurs noyaux intriqués. Cette polyploïdie transitoire s'observe également chez *Apodinium* (1), *Haplozoon*; elle est particulièrement nette chez *Parapodinium catenaria*.

En somme, pour tous ces Protistes, des synthèses nucléaires résulte, au cours de la phase trophique, une multiplication des lots chromosomiques, multiplication suivie de mitoses totales ou ébauchées. Même dans l'intervalle de ces divisions, les chromosomes restent bien distincts, fortement Feulgen positifs.

Chez les autres Péridiniens parasites (Oodinides, Blastodinides, Duboscquellidés, des *Amœbophrya*, tels qu'*A. acanthometræ*...), l'unique noyau du trophonte s'accroît durant toute la phase végétative. En général, il est très différent d'un dinocaryon et ressemble davantage à une vésicule germinative d'ovocyte. CHATTON l'a qualifié de noyau synénergide.

Il existe cependant des trophontes mononucléés dont le noyau n'est pas synénergide. Le noyau de *Protoodinium*, celui d'*Amyloodinium* conservent toujours une structure de dinocaryon. Ni HOVASSE, ni BROWN, qui ont étudié et décrit ces parasites, n'ont jamais observé de clivages chromosomiques au cours des mitoses sporogoniques. En outre, HOVASSE remarque que le noyau de *Protoodinium* adulte paraît contenir un plus grand nombre de chromosomes que celui de la spore. Il émet l'hypothèse d'une polyploïdie du trophonte, les divisions palintomiques rétablissant le nombre chromosomique normal (2). De fait, il semble que le jeune trophonte possède beaucoup moins de chromosomes que l'adulte (cf. HOVASSE, 1935, fig. 3). Au cours du développement, des dédoublements successifs des chromosomes amèneraient une polyploïdie temporaire et progressive, mais rien ne permet de distinguer les unes des autres, dans le noyau du trophonte, les énergides constitutives.

Le noyau synénergide, par contre, n'est jamais le siège d'endomitoses : au moment des divisions sporogénétiques, on se rend compte que le lot chromosomique est resté inchangé. Durant la longue période d'accroissement, les filaments chromatiques, Feulgen positifs, s'étirent considérablement, au point de devenir imperceptibles. Les synthèses nucléaires ne conduisent pas à la formation de thymonucléoprotéines. Les nucléoprotéines élaborées sont surtout ribonucléiques; elles se localisent principalement en des points privilégiés des chromosomes et participent à la constitution de volumineux nucléoles. La production de protéines acidophiles est également importante. Dans certains cas,

(1) Le trophonte d'*Apodinium mycetoides* serait plutôt polyénergide que binénergide comme le pense CHATTON : bien avant la plasmotomie, son noyau présente, au moins, 4 lobes correspondant chacun à une énergide.

(2) Rappelons également qu'HOVASSE (1923) compte un nombre très variable de chromosomes, de 50 à plus de 1 000, dans le dinocaryon de *Zooxanthella (Endodinium) chattoni*.

celle-ci s'accumule à l'intérieur même du chromosome qu'elle gonfle *(Blastodinium)*; le plus souvent, elles sont exsudées dans le suc nucléaire. Ce dernier, devenu abondant, coagule à la fixation en un réseau très colorable dans les mailles duquel il est difficile de reconnaître les chromosomes ténus.

En règle générale, l'évolution synénergide débute à partir même du germe infestant; autrement dit, le noyau synénergide dérive directement d'un noyau interphasique de type dinocaryon. Il arrive cependant que des phénomènes mitotiques interviennent entre temps. Chez *Blastodinium*, le noyau du germe se divise tout d'abord. On sait que normalement la duplication des chromatides s'effectue dès la métaphase. Or, ici, ce clivage ne se produirait pas : le noyau paraît incapable de synthèses thymonucléiques. Figé à ce stade métaphasique, il évolue vers un type synénergide particulier : les deux lots « chromatiques » restent polarisés sur les aires archoplasmiques qui persistent. Les chromosomes ne s'étirent guère mais deviennent acidophiles. *Hollandella lobata* nous montre un autre processus évolutif : le noyau du germe infestant subit une série de mitoses successives qui, tout comme chez *Amœbophrya rosei*, ne sont pas suivies de caryotomies totales. Les énergides restent intriquées en des boyaux ramifiés. Par la suite, elles évoluent chacune vers le type synénergide, tandis que, peu à peu, elles se séparent les unes des autres.

En résumé, le noyau synénergide se caractérise par l'importance de ses réserves ribonucléiques (nucléole), l'abondance des protéines acidophiles de la caryolymphe (protéines non histoniques), la faible teneur en acides thymonucléiques, ce qui a pour conséquence (ou peut-être pour cause) l'absence de clivage des chromosomes, et ce que traduit le peu de chromaticité de ces derniers (1).

On sait que les Coccidies, Grégarines, Foraminifères monogamiques et la plupart des Radiolaires possèdent également, durant leur phase trophique, une énorme vésicule nucléaire dont le diamètre dépasse parfois 150 µ. Cette vésicule présente apparemment de grandes analogies avec le noyau des Péridiniens synénergides. De fait, l'intérêt qui s'attache à leur connaissance ne nous a pas échappé : beaucoup d'entre eux, semble-t-il, sont aussi dans une condition synénergide. Durant toute la croissance, ils conservent, en effet, selon les auteurs, le même stock génétique que la spore ou le gamète dont ils sont issus. Les travaux de Léger et Duboscq, de Le Calvez en témoignent.

En ce qui concerne les Radiolaires, Hollande et Enjumet avaient tout d'abord admis que le noyau primaire, quelle que soit sa grosseur, conservait un nombre réduit de chromosomes. Ils en voulaient pour

(1) Cela n'est pas en opposition avec les données de Brachet, selon lequel, au cours de la segmentation de l'œuf, la teneur en acides ribonucléiques va de pair avec la rapidité des mitoses : il est certain que la présence de réserves importantes en nucléoprotéines peut autoriser la production rapide de l'acide thymonucléique nécessité par la multiplication accélérée des chromatides, mais elle ne provoque pas cette multiplication. Nous reviendrons sur ce point à propos de la dépolyploïdisation naturelle des Péridiniens parasites.

preuve qu'au stade présporogénétique rayonnent, à partir de la sphère archoplasmique, des filaments sidérophiles en nombre peu important. Plus récemment, ils ont toutefois abandonné cette manière de voir et reconnu que ces filaments représentaient seulement des chromosomes nucléoliens. Les autres éléments du génôme leur avaient échappé; ils se présentent, en effet, sous forme de très fins chromonemata, enroulés en spirale mineure, très peu chromatiques et formant dans leur ensemble une masse granuleuse éosinophile, comparable, à première vue, à un coagulum nucléoplasmique. Les photographies reproduites par ces protistologues semblent bien traduire la nature polyploïde de ces noyaux : les premières cinèses sporogoniques correspondent à des ségrégations de génômes. Seules les mitoses des noyaux secondaires présentent un nombre fixe de chromosomes. Ainsi, en dernière analyse, le noyau végétatif des Radiolaires serait, comme le pensait Hartmann dès 1909, comme l'ont également soutenu, sur la base de données théoriques, divers autres cytologistes, un noyau dont le degré de polyploïdie ne cesse de s'accroître durant toute la phase trophique. Au terme de cette dernière, le noyau comporterait plusieurs milliers de chromosomes. Ces données nouvelles, appuyées sur un très grand nombre d'observations, nous ont amené à reprendre l'étude de nos préparations pour vérifier notre première interprétation. La substance fondamentale des noyaux vésiculeux de Dinoflagellés, elle aussi éosinophile, ne correspondrait-elle pas également à des chromosomes très ténus ? Nous n'avons pu nous persuader du fait, bien au contraire. A toutes les divisions sporogénétiques il y a le même nombre de chromosomes. Nous devons donc conclure qu'en dépit d'une morphologie apparemment semblable, les noyaux trophiques des divers Protistes ne sont pas homologues.

3° *Nombre chromosomique.*

Chez les Péridiniens libres, il est malaisé de compter les chromosomes tant ils sont nombreux. Il en est de même chez tous les Péridiniens parasites épicellulaires ou intestinaux. Le noyau des Péridiniens endocellulaires, par contre, contient peu de chromosomes, de 5 à 8. Le fait que ceux-ci puissent être en nombre impair nous autorise à penser que trophonte, sporocyte et spore sont tous, vraisemblablement, des haplontes — chez *Amœbophrya*, il est vrai, il y en a 6 ou 8, mais un seul, en général, beaucoup plus long que les autres, porte l'organisateur nucléolaire (même remarque pour *Merodinium*, Pätau, 1937).

Il se peut que tous les autres Péridiniens qui présentent un nombre élevé de chromosomes soient polyploïdes, au sens où l'entendent les botanistes : leur polyploïdie serait génétiquement stable. L'observation de certaines figures de division semblent venir à l'appui de cette hypothèse. A la télophase, notamment, on remarque souvent que les chromosomes sont polarisés sur les pôles mitotiques, non pas en un faisceau

compact, mais en plusieurs faisceaux distincts, une dizaine au plus. Cela est particulièrement net chez *Noctiluca* (cf. Ishikawa, 1894, fig. 5), *Ceratium* (cf. Hall, 1925, fig. 27), *Prorocentrum* (observations personnelles), *Blastodinium* (cf. Chatton, 1920, fig. 108), *Oodinium* (cf. Hovasse, 1935, fig. 14 et 19). A l'interphase même, le peloton des chromosomes se trouve parfois formé de l'enchevêtrement d'écheveaux de filaments chromatiques parallèles *(Plectodinium nucleovolvatum)*. Chaque faisceau, chaque écheveau, pourrait être constitué de chromosomes homologues : le stock chromosomique de ces Péridiniens se composerait de plusieurs génômes élémentaires comprenant chacun un nombre relativement faible de chromosomes, nombre variant de 5 à une dizaine, par suite de polysomie. En règle générale, chez les Péridiniens libres, la polyploïdie serait maintenue lors des divisions. Dans quelques cas cependant, il semble qu'on ait obtenu, en intervenant sur le milieu de culture, le début d'une dépolyploïdisation des *Ceratium* (Hasle et Nordli, 1951). Des conditions trophiques pourraient en être la cause. Rappelons, à ce propos, qu'on a pu provoquer expérimentalement, chez les êtres pluricellulaires, la résolution de certains noyaux polyploïdes en leurs énergides constitutives sous l'effet d'un traitement au ribonucléate de sodium ou à l'acide indol-acétique (Huskins et coll. 1951; Wilson et Cheng, 1949). Chez certains Péridiniens parasites et plus particulièrement chez ceux qui, endocellulaires, sont davantage affectés par la vie parasitaire, se produirait naturellement (*Protoodinium, Endodinium,* Hovasse) ou serait maintenue, tout au cours du cycle évolutif, une telle dépolyploïdisation.

Nos observations sur *Amœbophrya ceratii* semblent confirmer cette interprétation. Ces Protistes peuvent s'attaquer, soit au noyau, soit au cytoplasme de leur hôte. Dans le premier cas seulement, ils passent par un stade polyploïde. Dans le second, les génômes se ségrègent dès leur dédoublement; or, dans le cytoplasme de l'hôte, la teneur en acide ribonucléique et en composés indoliques (tryptophane) est sans doute plus élevée que dans le noyau. A propos des trophontes synénergides, nous avons souligné la richesse en protéines acides et en acide ribonucléique : leur stock chromosomique reste à l'état haploïde.

4° *Structure du chromosome interphasique.*

De nombreux Péridiniens offrent aux cytologistes la possibilité de suivre, durant toutes les phases du cycle nucléaire, l'évolution des chromosomes puisque, dans le dinocaryon, ces derniers restent optiquement discernables et bien individualisés, même pendant l'intercinèse. Le chromosome moniliforme a surtout retenu l'attention des spécialistes. Ceux-ci, s'appuyant sur les travaux de Casperson (1935) à l'ultraspectroscope, ont d'abord considéré les granules ou chromomères qui s'échelonnent tout au long de ce chromosome, comme des centres d'accumulation de nucléo-protéines. Ces amas résulteraient chacun de l'activité de synthèse d'un gène et seraient en somme la matérialisation de celui-ci. Plus récemment, Darlington et Lacour (1946) ont admis cette interprétation pour les chromosomes de Végétaux, mais les observations de Pätau (1937) sur *Merodinium* ont montré que ces renflements sont dus, en réalité, chez les Péridiniens, à des boucles d'un filament chromatique de section sensiblement uniforme : lorsque ces boucles sont contiguës, le chromosome prend l'aspect d'un bâton cylindrique, massif.

Comme il est difficile d'analyser la constitution d'un élément aussi condensé que le chromosome du dinocaryon, il nous semble préférable d'étudier auparavant les filaments chromatiques beaucoup plus étirés du noyau synénergide.

*a) **Structure des chromosomes dans le noyau synénergide.*** — Chez le jeune trophonte synénergide, le chromosome est un filament Feulgen positif situé dans l'axe d'un fourreau cylindrique (1 μ de diamètre environ), à paroi mince, colorable par l'éosine. Nous considérerons le filament central comme le chromonema (Vejdowsky, 1912), le fourreau comme une gaine ou pellicule (Heitz, 1935, et de Robertis, 1956). L'espace entre chromonema et gaine est optiquement vide.

Lorsqu'on suit l'évolution du chromosome durant la croissance du parasite, on s'aperçoit que le chromonema s'amenuise puis cesse d'être visible (trophonte adulte). Trois interprétations sont à envisager : le filament axial est susceptible de s'étirer comme un fil élastique, il est très finement spiralisé, puis se déspiralise; enfin, ce que nous nommons chromonema est en réalité une formation complexe, le chromonema proprement dit étant enrobé d'un cortex dont l'épaisseur varie.

L'élongation et la dissémination des filaments chromosomiques au sein d'une vésicule nucléaire hypertrophiée ne peuvent expliquer l'absence presque totale de coloration au Feulgen du noyau synénergide et la brusque réapparition de cette dernière au moment de la première division sporogonique.

En conséquence, à notre avis, la théorie de la constance du stock d'ADN d'une cellule n'a pas une valeur absolue. Parallèlement à l'ADN partie intégrante du chromonema et qu'on peut qualifier d'ADN génétique, existerait un ADN parachromonématique, mobilisable, labile, dont le taux, sensiblement constant, dans le cas général d'un noyau monoénergide, décroît au cours d'une évolution synénergide, au profit de la reproduction d'ARN.

Nous avons pu vérifier cette dernière hypothèse, en réduisant convenablement le temps de coloration au réactif de Schiff ou de Unna. Pour un même stade, on met alors en évidence, dans la gaine, au lieu d'un cordon cylindrique et homogène, un filament beaucoup plus fin, au trajet sinueux. Lorsqu'on laisse agir plus longtemps le colorant, ce filament se trouve masqué par un manchon qui l'enveloppe. Nous homologuons ce manchon à la matrice chromosomique (Sharp, 1929). Ce n'est pas un élément permanent et stable du chromosome, mais une

sécrétion du chromonema proprement dit. HEVESY a montré, par l'emploi du phosphore radio-actif, que les nucléo-protéines du noyau interphasique sont en perpétuel remaniement. Les synthèses d'origine chromonématique peuvent compenser les pertes cataboliques et l'aspect du noyau reste inchangé. Ainsi, dans un dinocaryon, la matrice conserve les mêmes affinités tinctoriales que le chromonema, de sorte qu'on ne peut les distinguer l'un de l'autre. Par contre, le noyau synénergide se caractérise notamment, nous l'avons vu, par sa faible teneur en acide thymonucléique; au cours de la croissance du trophonte, vient un moment où la synthèse de cet acide est déficitaire. La coloration au Feulgen de la matrice est alors moins brutale, le réactif de Schiff se fixe plus rapidement sur les régions du chromosome plus riches en ADN, c'est-à-dire sur le chromonema et à son voisinage immédiat. Nous ne prétendons pas, en effet, colorer uniquement, par cette technique, le chromonema. Nous n'avons pas eu, jusqu'ici, la possibilité d'effectuer sur notre matériel des recherches au microscope électronique, mais les observations de HANS RISS (1954), de GRASSÉ, CARASSO et FAVARD (1957) sur le chromosome de Végétaux ou de Métazoaires, nous enseignent que le chromonema proprement dit est beaucoup trop fin pour être visible au microscope optique : chez les Péridiniens, selon GRASSÉ et DRAGESCO, le chromonema serait constitué d'une dizaine de génofibrilles, chacune d'elles ne dépassant pas un centième de μ d'épaisseur. En somme, dans toutes nos descriptions, ce que nous avons appelé chromonema est, en fait, un faisceau très ténu de fibrilles toujours plus ou moins recouvert de sécrétions matricielles. Dans le noyau synénergide, nous venons de le rappeler, celles-ci perdent peu à peu de leur acide thymonucléique, de sorte que le filament chromosomique devient acidophile; cela ne signifie pas que le chromonema lui-même soit acidophile : nous savons qu'il supporte les gènes et « de nombreux arguments sont en faveur de l'idée que les acides nucléiques jouent un rôle génétique important » (BRACHET). Nos techniques cytochimiques ne seraient pas assez sensibles pour détecter ces acides lorsqu'ils se localisent uniquement sur le chromonéma. Par la suite, les protéines acidophiles de la matrice disparaissent à leur tour, la gaine chromosomique paraît dès lors optiquement vide; il devient impossible de distinguer le chromonema qu'elle contient en réalité.

En d'autres termes, la structure chromosomique d'un noyau synénergique dérive de celle d'un dinocaryon par perte de la substance matricielle et déspiralisation des filaments chromatiques. Il n'est pas impossible que, même totalement déroulé, le chromonema ne soit encore susceptible de s'étirer par élasticité (l'ultrastructure multifibrillaire du chromonema, découverte par HANS RISS, dans les cellules animales et végétales, et confirmée, chez les Péridiniens, par GRASSÉ et DRAGESCO, rend plausible cette hypothèse). On s'expliquerait alors l'extraordinaire allongement des chromosomes au cours de l'évolution qui mène du petit dinocaryon du germe infestant à l'énorme vésicule nucléaire de l'individu végétatif synénergide.

*b) **Structure des chromosomes du dinocaryon.*** — L'étude des différentes étapes de l'évolution nucléaire vers l'état synénergide nous permet d'émettre une opinion sur la structure initiale du chromosome, celle qu'il présente dans le dinocaryon. Nous avons constaté que le chromosome était susceptible d'une élongation considérable : cette élongation pourrait bien provenir du relâchement d'une double spiralisation, l'une, spiralisation mineure intéressant uniquement le chromonema (1) (ou plus exactement ses fibrilles constitutives), l'autre, spiralisation majeure intéressant à la fois le chromonema et la substance matricielle qui l'enrobe. Il nous est impossible de reconnaître cette bispiralisation dans le chromosome en chapelet ou en bâtonnet, tant sont serrés les tours d'hélice, tant est abondante et chromatique la matrice. Bien qu'à l'observation au microscope électronique ce chromosome ne se montre pas enveloppé d'une pellicule (GRASSÉ et DRAGESCO), nous pensons qu'une gaine subsiste néanmoins, très mince, distendue par la spiralisation majeure du chromonema dont les boucles seraient à son contact. De ce fait, cette gaine est difficile à déceler; dans quelques cas, cependant, nous croyons l'avoir mise en évidence; on rencontre souvent, parmi les ingesta de Tintinnides, divers *Gymnodinium* ou *Peridinium;* sous l'action des diastases digestives du Cilié, il vient un moment où chaque chromosome du Péridinien apparaît comme un boyau cylindrique contenant un lysat faiblement colorable. Sa paroi éosinophile reste nette assez longtemps; ce serait la gaine.

S'il en est ainsi, la bispiralisation du chromosome de Péridinien ne serait pas homologue de celle des chromosomes méiotiques des Métazoaires et des Végétaux *(Tradescantia)* chez lesquels on désigne, sous le nom de spiralisation majeure, un enroulement en hélice du chromosome tout entier, y compris la gaine.

*c) **Structure des chromosomes dans les noyaux réticulés.*** — Il nous faut maintenant examiner la structure des chromosomes dans les noyaux des types réticulés ou finement granuleux, tels qu'on les observe chez divers Péridiniens libres (Péridinides notamment). Ces noyaux dérivent eux aussi d'un dinocaryon. Leurs chromosomes ont subi une forte élongation, mais ils conservent une matrice, comme en témoignent les colorations au Feulgen. Ils n'ont, croyons-nous, pas de gaine; nous en voulons pour preuve qu'en certains points la substance matricielle s'accumule en flaques importantes et conflue d'un chromosome à l'autre, formant les nœuds d'un réseau. Il est possible qu'à ces niveaux le chromosome ait conservé une bispiralisation. Au stade réticulé fait place un stade finement granuleux, qui correspond à la véritable interphase. Un tel stade apparaît fort tard chez de nombreuses espèces; il précède immédiatement la division. Il fait défaut lorsque les cinèses sont accélérées (cas des sporocytes). Dans les noyaux granuleux,

(1) L'étude du chromosome lors de la division nous amènera à critiquer cette notion de spiralisation mineure.

la matrice s'est amenuisée; on y observe de nombreux filaments ténus, Feulgen positifs, à section irrégulière, qui s'enchevêtrent; bien que très longs, ces filaments ne semblent pas entièrement déroulés. Nous croyons voir en effet, à l'intérieur de la matrice, un filament noduleux (spire = mineure).

Ainsi, dans un dinocaryon, l'hétérogénéité apparente des chromosomes est due à la spiralisation majeure. Dans un noyau granuleux, elle résulte de la spiralisation mineure.

Pour nous résumer, durant l'intercinèse, le chromosome de Péridinien peut se présenter sous trois aspects principaux :

— chromonema doublement spiralisé et entouré d'une matrice (Feulgen +) et d'une gaine *(dinocaryon)*;

— chromonema à spirale simple, noyé dans une matrice Feulgen + et dépourvu de gaine *(noyau réticulo-granuleux)*;

— chromonema totalement déspiralisé et finalement dépourvu de matrice; la gaine persiste jusqu'à la fin de la déspiralisation; par la suite, elle disparaît peut-être *(noyaux synénergides)*.

Ainsi, de nos recherches découlent des conclusions qui rejoignent celles de Serra J. B. (1948). Selon cet auteur qui a étudié divers chromosomes de Métazoaires et de Métaphytes, ce serait la matrice qui, par gélification, provoquerait la spiralisation du chromonema. Nous constatons nous-même une certaine relation entre l'abondance de substances matricielles et la torsion du chromonema.

5° *Formations nucléolaires.*

La substance fondamentale du nucléole est, on le sait, une production du chromosome, ou plus exactement d'une région spécialisée de certains chromosomes : l'organisateur nucléolaire. A la surface de ce dernier existerait, selon Estable et Sotello (1951), un organite particulier, doué de continuité génétique et responsable de la sécrétion, le nucléolonema.

Chez les Péridiniens, selon les espèces et selon les stades évolutifs considérés, importance et forme, structure et affinités tinctoriales du nucléole sont variées. L'activité de l'organisateur, l'accumulation ou la mobilisation des produits élaborés sont, le plus souvent, en rapport avec le cycle mitotique et les conditions trophiques du Protiste. Toutefois, malgré ses aspects divers, le nucléole peut toujours être identifié de façon certaine par le test de Brachet : la pyroninophilie de la substance fondamentale disparaît après traitement à la ribonucléase.

Le nucléole des *Syndinium* paraît de structure particulièrement simple et relativement constante. Celui du *Merodinium* a été décrit par Pätau. La substance nucléolaire, très sidérophile, homogène, forme une perle sphérique à l'extrémité d'un chromosome. Ce dernier est représenté à l'intérieur du nucléole par un tubule rectiligne, clair, dans l'axe duquel s'observe un filament qui ne retient pas la laque ferrique. Chez *Ichthyodinium*, nous nous sommes assuré, par la réaction de Feulgen, de la nature chromonématique de ce filament. Le tubule a-t-il une paroi propre qui correspondrait à la gaine de l'organisateur nucléolaire ? Chez les Syndinides du moins, nous n'avons pu le constater, tant est colorable la substance fondamentale. Pour la même raison, nous ne pouvons nous prononcer sur l'existence de nucléolonema chez ces Protistes.

A la mitose, le nucléole des Syndinides persiste : en fin de prophase, les deux chromatides dont il dépend entraînent chacune la moitié de la substance nucléolaire.

Les noyaux des *Amœbophrya* polyénergides possèdent un nucléole de type syndinien. Toutefois, au cours des divisions nucléaires successives qui mènent à la formation des spores, la substance nucléolaire s'amenuise et finalement disparaît. C'est là un phénomène général qui s'observe lorsque l'individu se trouve privé d'apports nutritifs.

Nous avons déjà décrit la structure et les modalités évolutives du nucléole d'*Amœbophrya* monoénergides *(A. acanthometræ)* et des Duboscquellidæ synénergides. Rappelons seulement ici les principaux résultats de cette étude. Plusieurs organisateurs nucléolaires peuvent participer à la constitution du nucléole (nucléoles complexes provenant de la confluence de nucléoles simples). Chacun d'eux est constitué d'un chromonema et d'une gaine (parfois fort nets); mais nous n'avons jamais vu de nucléolonema. La substance fondamentale est localisée tout d'abord à la surface de la gaine, elle s'épaissit et enrobe dans une masse commune les organisateurs nucléolaires enchevêtrés; puis elle migre et s'accumule à la périphérie de l'organite, forme un cortex très dense autour du peloton chromosomique central qui, lui, est peu colorable (un tel nucléole ressemble beaucoup à celui d'un gamonte de Coccidies).

Par la suite, le cortex s'égrène dans le suc nucléaire (formation de nucléolites) ou devient vacuolaire et se dissout. Les organisateurs nucléolaires libérés peuvent, chez certaines espèces, élaborer à nouveau de la substance pyroninophile, mais ne reconstituent pas un organite massif (nucléole rameux). De toute façon, au moment de la mitose du trophonte, toute substance nucléolaire disparaît, à l'exception des nucléolites dispersés dans le suc nucléaire, et d'ailleurs en voie de résorption. Rien ne distingue alors des autres segments chromosomiques ceux qui, durant la phase trophique, ont été le siège d'une intense synthèse ribonucléique. Aucune formation nucléolaire n'apparaît dans le noyau des sporocytes.

Chez d'autres parasites synénergides (*Oodinium, Diplomorpha*, [Pl. XVI, fig. 16 à 20]), nous avons observé un cycle nucléaire analogue. *Oodinium acanthometræ* conserve longtemps un volumineux nucléole compact. Hovasse (1935) a reconnu la nature nucléolaire des boyaux sidérophiles du noyau d'*O. poucheti* : très tôt, au cours du développement, le nucléole devient rameux. A juste titre, cet auteur en

compare l'évolution à celle du nucléole d'une vésicule germinative de Métazoaires (Téléostéens; JORGENSEN, 1913). Chez *Diplomorpha paradoxa* existe un nombre variable de nucléoles; certains se fusionnent en un nucléole complexe; d'autres restent indépendants.

Chez les Péridiniens libres, nous avons plus spécialement suivi l'évolution du nucléole de *Leptodiscus* qui se prête particulièrement bien à cette étude. Nous résumerons ici brièvement nos observations. Le volumineux nucléole signalé par HERTWIG occupe le tiers postérieur du noyau. Il persiste lors de la division végétative du Protiste, se fragmente et disparaît au cours de la sporogenèse. Nous avons assisté à sa formation chez le jeune individu : plus d'une dizaine d'organisateurs nucléolaires, très longs, participent à sa constitution. Chacun d'eux se dédouble de façon très précoce durant l'intercinèse. A leur surface apparaissent, répartis selon une hélice, des granules pyroninophiles, de plus en plus nombreux (nucléosomes de A. CH. HOLLANDE ?). Ceux-ci viennent à se toucher et simulent un filament enroulé autour de la gaine (nucleolonema d'ESTABLE et SOTELLO ?), puis forment un manchon continu (Pl. XXXII, fig. 8, 9 et 10). Par places, ce manchon s'épaissit considérablement. On s'aperçoit alors que les granules qui le constituent sont disposés en file radiaire prenant origine sur l'organisateur (aspect de rosettes sur coupes transversales). A ce stade intervient la mitose végétative, le nucléole se clive (Pl. XXXIII, fig. 11, 12 et 13-14). Dans les nucléoles-fils les granules des rosettes se dissolvent. Ils laissent de larges espaces clairs au sein d'une substance subhomogène qui envahit bientôt tout l'organite. On perd alors de vue les organisateurs nucléolaires qui se sont très fortement étirés. Lorsqu'ils réapparaissent (Feulgen positifs) et que débute un nouveau cycle d'activité, ils sont dédoublés.

Aux premières mitoses sporogoniques, le nucléole complexe du trophonte se dissocie en ses éléments, puis cesse l'élaboration de substance nucléolaire.

En résumé, l'organisateur nucléolaire, chez les Péridiniens étudiés, ne se différencie pas morphologiquement d'un tronçon chromosomique quelconque et ne paraît pas posséder d'éléments spéciaux doués de continuité génétique et optiquement discernables. Il est fait d'une gaine et d'un chromonema. La matrice, si elle existe, reste très mince. Chez certaines espèces s'observe un cycle de spiralisation, mais cette dernière n'intéresse que le chromonema (spiralisation mineure).

La substance nucléolaire est toujours extérieure à la gaine. Dans certains cas, elle est structurée. Sa production est en rapport avec l'activité trophique du Protiste; elle est particulièrement intense lorsque l'intercinèse est de longue durée (noyau synénergide) : elle diminue et s'annule à la sporogenèse. L'organisateur nucléolaire se comporte alors comme toute autre région chromosomique : il sécrète une matrice épaisse et se spiralise fortement.

6° Evolution du chromosome lors de la mitose.

PÄTAU (1937) a décrit les modifications successives dont le chromosome est le siège au cours de la division d'un dinocaryon, celui de *Merodinium*. Nos observations concernant les parasites polyénergides et les sporocytes des formes synénergides, cadrent avec les interprétations de cet auteur. Le chromosome, relativement court durant l'intercinèse, s'étire en tout début de prophase sans jamais toutefois se déspiraliser complètement. Puis il se raccourcit à nouveau et apparaît dédoublé. Ce raccourcissement est maximum à la télophase. Durant la mitose, nous n'avons jamais pu différencier les chromonemata de leur matrice, car les chromosomes sont toujours très fortement colorables par le Feulgen; nous ignorons donc le moment auquel se produit le clivage du filament chromonématique. Dans le cas général, chez les Métazoaires par exemple, ce clivage, on le sait, intervient dès la fin de la mitose précédente, à la télophase; la déspiralisation du chromosome à l'interphase rend possible l'individualisation de ces chromatides qui restent intiment accolées; à la prophase, chacune d'elles se spiralise pour son propre compte et ce n'est qu'à l'anaphase qu'elles s'écartent l'une de l'autre. Si nous comparons ce cycle mitotique classique à celui d'une dinomitose, nous nous rendons compte que l'intercinèse du dinocaryon représente, en réalité, un stade anaphasique. Le début de la prophase, marqué par une élongation du chromosome, correspond, lui, à un stade interphasique très court et tardif; la véritable prophase ne commence qu'au moment où le chromosome se raccourcit, plus exactement lorsque ses deux chromatides constitutives se spiralisent. Cette distinction n'est en somme qu'une question de terminologie, et le problème reste entier quant au mode de séparation des chromatides de chaque couple. PÄTAU note que chez *Merodinium* le déroulement de la spire majeure n'est pas total dans le noyau prémitotique (1). A plus forte raison, la spiralisation mineure, dont nous avons fait état, doit-elle être très peu affectée. Nous concevons mal, dès lors, le processus par lequel les deux vrilles chromonématiques-filles intriquées, entrelacées, parviennent à se séparer; il faudrait supposer qu'elles tournent sur elles-mêmes, se dévissent en quelque sorte; plusieurs centaines de tours au moins seraient nécessaires. Cela nous semble peu vraisemblable, d'autant plus que certaines mitoses se déroulent en moins d'une heure. Il est, croyons-nous, plus rationnel d'admettre que ce que nous nommons « spiralisation mineure » correspond, en réalité, soit à un pliage « en accordéon », soit à des boucles tantôt dextres, tantôt sénestres du chromonema dans sa matrice. On ne peut toutefois s'en convaincre dans les conditions actuelles d'observa-

(1) Nous dirons même qu'aux dernières divisions sporogoniques, de la majorité des parasites, l'élongation des chromosomes est imperceptible.

tion. Si notre interprétation est exacte, après le clivage du chromonema, l'enroulement interrelationnel des deux chromonemata-fils résulte uniquement de la spiralisation majeure; leur séparation à la mitose ne nécessiterait donc pas, dans ces conditions, un nombre considérable de rotations.

Qu'advient-il de la gaine chromosomique durant la division ? Il nous est difficile de le préciser; dès que les chromosomes, en effet, s'allongent, elle ne se met plus en évidence. A-t-elle effectivement disparu, ce qui permettrait précisément à la spiralisation de se relâcher. Ce n'est pas indispensable, contrairement à ce qu'on admet généralement, puisque dans un noyau synénergide la persistance de la gaine n'empêche pas le déroulement total des filaments chromatiques. Pas davantage nous ne pouvons déduire son existence du fait que les chromatides restent jumelées tout au long de la prophase; en effet, les chromosomes interphasiques des noyaux réticulés n'ont pas de gaine; cependant, à la prophase, leurs chromatides affectent la même disposition. Une chose est certaine : il n'y a plus d'enveloppe commune autour des deux chromatides à l'anaphase. Schrader (1931-1953), il est vrai, suggère que les gaines chromosomiques, très étirées, peuvent constituer les fibres interchromatidiennes (connexions interzonales) de certaines figures achromatiques. Rien de tel n'existe chez les Péridiniens.

Il est probable qu'autour de chaque chromatide se reconstitue assez tôt une gaine propre néoformée. Peut-être existe-t-elle dès la prophase : par sa présence, elle maintiendrait un certain écartement entre les deux chromatides associées. Nous ne l'avons observée qu'après l'anaphase.

Il n'y a pas lieu de décrire par le détail l'évolution des chromosomes durant la division des noyaux de type réticulo-granuleux: elle ne diffère guère de celle que nous venons d'exposer; toutefois, l'élongation du filament chromatique se produit bien avant toute manifestation mitotique. Dès la spiralisation prophasique des chromatides, les figures caryocinétiques sont identiques à celles que laisse observer un dinocaryon. C'est d'ailleurs à d'authentiques dinocaryons qu'aboutit la télophase. Plus tard seulement, longtemps après la plasmotomie des individus-fils, chacun des noyaux peut recouvrer sa fine structure interphasique initiale. Nous noterons que les chromatides à la prophase, non seulement se spiralisent, mais augmentent considérablement de volume. A l'anaphase, elles occupent la presque totalité de la vésicule nucléaire et se colorent de façon intense par le Feulgen. On doit en conclure qu'à la mitose, la chromatide est le siège de synthèses importantes de substances matricielles, synthèses en rapport, croyons-nous, avec la spiralisation elle-même. Il en est de même à la division d'un dinocaryon, mais le phénomène est moins net parce que le chromosome conserve, pendant l'intercinèse, une forte spiralisation et une matrice épaisse.

La structure des noyaux synénergides en division varie selon les espèces. A la prophase, d'une façon constante, les chromonemata, dédoublés, s'enrobent de substance matricielle, et se spiralisent (spire mineure). L'enroulement majeur est, selon les cas, serré ou non, total

ou partiel, précoce ou tardif. Il est parfois à peine perceptible. C'est le cas au cours des premières divisions sporogoniques d'*Amœbophrya acanthometræ*, où les chromatides, peu colorables au Feulgen, sont très longues, grêles, sinueuses plutôt que spiralisées. Jusqu'à la caryotomie, les deux lots chromatiques sont intimement intriqués : il semble que leur séparation, en fin de télophase, soit due uniquement à l'écartement, fort important d'ailleurs, des deux pôles mitotiques. L'évolution chromosomique des trophocytes de Blastodinides en division est sensiblement la même.

Chez *Duboscquella aspida*, jusqu'à la métaphase, les chromatides restent étirées, sauf au voisinage des centromères où la spiralisation est par contre très serrée. Il en résulte qu'à ce niveau s'observent, dès la prophase, tout d'abord un granule, puis un bâtonnet qui, seuls, sont fortement Feulgen +. Les portions étirées des chromatides sont lâchement torsadées deux à deux et forment un chevelu peu colorable. En fin de télophase, seulement, la spiralisation gagne peu à peu les régions télomériennes des chromatides et les séparent les unes des autres.

Un processus sensiblement analogue s'observe, à la division des *Oodinium*, mais le grand nombre de chromosomes de ces Protistes rend les images plus délicates à interpréter.

Enfin, lors de la division sporogonique du noyau d'*Hollandella*, de *Collinella* ou de *Duboscquella melo*, le raccourcissement des chromatides tout entières intervient dès la prophase. Dans de tels noyaux s'observe d'abord l'épaississement des filaments chromatiques (spiralisation mineure), puis se voient les couples de chromatides torsadées l'une autour de l'autre. Le pas des spires (avec les restrictions que nous avons faites sur l'acception de ce terme) est hors de proportion, beaucoup plus petit que celui de la torsade, et nous ne voyons aucune relation de cause à effet entre ces deux enroulements. La spiralisation mineure aurait pour résultat, en épaississant et en décollant l'un de l'autre les deux chromonemata-fils, de rendre plus visible leur enroulement interrelationnel préexistant. En plusieurs points de cette torsade, et non seulement au voisinage du centromère, les chromatides s'épaississent, par suite, semble-t-il, d'une spiralisation majeure propre à chacune d'elles. Le sens de cette spiralisation est tel que, chaque fois que s'ajoute un tour de spire à ces hélices majeures, disparaît un tour de l'enroulement interrelationnel. Ainsi, de proche en proche, les deux chromatides, de torsadées qu'elles étaient deviennent indépendantes l'une de l'autre, parallèles. A vrai dire, sur les préparations, les bâtonnets chromatiques qui s'observent alors ne montrent pas cette dualité de constitution tant sont serrées l'une contre l'autre les deux chromatides. Celles-ci, très épaisses sont, croyons-nous, maintenues étroitement accolées et comprimées par la gaine du chromosome initial. Elles ne montrent leur individualité que peu avant l'anaphase, lorsque cette gaine n'existe plus. Nous verrons par ailleurs le processus par lequel chacune d'elles gagne respectivement l'un des pôles mitotiques. Au cours de cette ascension, elles continuent à se raccourcir, mais ici, ce

raccourcissement n'intervient pas dans la ségrégation des chromatides : ce sont des chromatides massives qui se déplacent tout d'un bloc, comme c'est généralement le cas au cours des mitoses de Métazoaires ou de Métaphytes.

Dès les premières manifestations mitotiques, la spiralisation des filaments chromatiques rend difficile la mise en évidence d'une gaine. Nous avons vu qu'on peut supposer son existence jusqu'à la fin de la prophase. Autour du chromosome métaphasique apparaît une membrane qui l'isole, au sein d'un plasma très clair, du cytoplasme. Elle est particulièrement nette chez les Duboscquellidæ où elle forme le « sac chromosomique ». Nous hésitons à l'identifier à une gaine. Par la suite, en effet, les sacs chromosomiques deviennent coalescents et forment une unique vésicule qui enveloppe l'ensemble des chromosomes : c'est la membrane nucléaire (1). Or, pendant l'intercinèse suivante, chaque chromosome aura néanmoins sa gaine : faudrait-il supposer qu'au cours d'un cycle mitotique les chromosomes puissent élaborer deux gaines successives ? Dans un noyau de Grégarines existent bien deux membranes nucléaires, l'une qui enveloppe la vésicule nucléaire du trophocyte, l'autre, plus interne, apparaît autour du micronucleus.

Des divers modes d'évolution chromosomique résultent, selon les espèces, des images nucléaires qui, pour un même stade, ne se ressemblent guère. En fait, il n'y a pourtant pas de différences fondamentales, mais seulement des variations en importance et en durée des phases de spiralisation majeure et de déspiralisation des chromosomes ou des chromatides, variations qui semblent en corrélation avec celles d'un cycle de synthèse matricielle.

En principe, dans le cas des Péridiniens parasites, tout au moins, matrice et spiralisation régressent et disparaissent lorsque l'intercinèse est de longue durée (noyaux synénergides); toutefois, chez *Amyloodinium* et quelques autres genres, les chromosomes du trophonte restent épais, du type de ceux d'un dinocaryon. Il y a là peut-être un comportement en rapport avec une éventuelle polyploïdisation du noyau (cf. p. 105).

A la lumière de ce que nous connaissons du mode de disjonction des chromatides torsadées dans un noyau synénergide, on peut en déduire, croyons-nous, celui des chromatides au cours de la mitose d'un dinocaryon. Dans ce dernier, en effet, les chromosomes, toujours très fortement spiralisés en fin de prophase, se prêtent mal à l'observation. Après le clivage du chromonema, enroulement orthospiral ou torsade interrelationnelle de deux chromatides sont deux aspects d'un même phénomène. Cleveland (1949) l'a déjà fait remarquer; la seule variable est le pas de l'hélice. La spiralisation propre de chaque chromatide dans les deux cas détruit ou, plus exactement, annule la spiralisation de l'ensemble, et il en résulte la séparation des deux éléments. Nos recherches sur le chromosome du Péridinien nous ont conduit à examiner d'un point de vue beaucoup plus général le mécanisme de spiralisation des filaments chromatiques au cours des cycles mitotiques. Exposer ici nos conclusions sortirait du cadre de ce travail. Elles font l'objet d'une publication distincte à laquelle le lecteur voudra bien se reporter.

(1) Selon Cleveland (1949), la membrane nucléaire des Spirotrichonymphines se forme de la même façon.

7° *Cinétique mitotique.*

Grassé a été amené à distinguer deux types fondamentaux de division nucléaire chez les Protistes : orthomitose et pleuromitose. Dans une orthomitose, les chromosomes s'insèrent par leurs centromères sur des fibres fusoriales et, en métaphase, se disposent selon un plan équatorial (stade d'équilibre analogue à celui réalisé chez les Métazoaires). Dans une pleuromitose, au contraire, les chromosomes ou bien se fixent sur la membrane nucléaire, ou bien sont rattachés à des fibrilles centrosomiennes indépendantes du fuseau proprement dit. En conséquence, il n'y a pas de stade métaphasique : à aucun moment, les chromosomes ne se disposent en plaque équatoriale.

Une telle systématisation des mécanismes caryocinétiques répond à de nombreux faits d'observation, mais, comme toute classification en biologie, elle ne doit pas être considérée comme absolue, et ne constitue pas un cadre rigide qui compartimenterait des modes évolutifs irréductibles. Nos propres observations sur les Péridiniens et les Coccidies, celles de Le Calvez sur les Foraminifères, de Grassé et Hollande, de Cleveland sur les Flagellés termiticoles, nous montrent en effet, à l'intérieur d'un même phylum (et, dans quelques cas, au cours du cycle biologique d'une même espèce), des processus caryocinétiques, les uns typiquement pleuromitotiques, d'autres qu'on pourrait tout aussi bien considérer comme orthomitotiques.

Chez les Péridiniens, en accord avec les données de Grassé, nous interprétons la division nuclaire comme étant à l'origine une pleuromitose. Au sein du groupe, toutefois, les aspects du noyau en division sont fort variés et permettent d'observer toutes les transitions entre le type apparemment le plus simple de pleuromitose (mitose syndinienne; Chatton, 1921) et des pleuromitoses aussi complexes que celles qui s'observent chez les Trichonymphines ? En outre, maintes images cytologiques permettent, dans une certaine mesure, d'établir le passage entre pleuromitose et orthomitose. Schématisons tout d'abord l'évolution de la pleuromitose chez les Dinoflagellés telle que nous la concevons.

Comme nous l'avons mentionné ci-dessus, les Syndiniens paraissent fournir l'exemple d'une pleuromitose particulièrement simple. Nos observations de Syndinides parasites d'Acanthaires *(Amphilonche)*, de *Sticholonche*, de Copépodes, n'ajoutent rien aux données de Chatton sur la mitose du *Syndinium turbo* : ne se voient ni centrosome, ni système achromatique, et, en l'absence de ces organites, le jeu des centro-

mères assurerait seul la répartition des chromosomes entre les deux lots-fils. Cette pleuromitose serait donc une mitose purement centromérienne, du moins dans l'état actuel de nos connaissances (1).

Chez *Amœbophrya,* les cônes mitotiques sont également constitués des branches chromatidiennes, mais, à leur sommet, existe en toute certitude un centrosome; les centromères qui lui sont accolés, sans l'interposition, semble-t-il, d'aucune fibrille : tout porte à croire qu'il est effectivement le centre cinétique : lorsqu'il se clive, en fin de prophase, les centrosomes-fils s'écartant l'un de l'autre sont responsables de la ségrégation anaphasique des chromatides qui leur sont appendues. Cette division est, certes, une pleuromitose : jamais ne s'observe de figure achromatique, mais les centromères n'y jouent pas — croyons-nous — le rôle principal. S'il n'existe pas de fuseau, les centrosomes-fils sont cependant reliés, chez certaines espèces, par une fibrille. Nous ne saurions dire s'il s'agit seulement du périnéma, préexistant et sur lequel glissent les centres cinétiques, ou s'il se forme, en outre, venant le doubler, une authentique centrodesmose.

Nous nous sommes étendu, dans la partie descriptive de ce travail, sur la mitose des Duboscquellidæ, et nous avons souligné la simplification progressive des images caryocinétiques au cours des divisions successives de la sporogenèse : finalement, aux dernières générations, les mitoses sont typiquement syndiniennes.

Il est peu vraisemblable qu'une même espèce présente des modalités de mécanique cinétique bien différentes : cette simplification serait plus apparente que réelle, elle s'expliquerait par la difficulté d'observation de noyaux de plus en plus petits.

Résumons brièvement les faits. Aux premières divisions, de *D. aspida,* par exemple, apparaît, en début de prophase, un cône fibrillaire issu du centrosome et dont certains éléments (fibres cinéto-centrosomiennes) se mettent en rapport avec les centromères chromatidiens. Ce cône se dédouble en même temps que le centrosome : ses deux moitiés basculent de part et d'autre; à leur base commune sont groupées les chromatides, à leur sommet siègent les centrosomes-fils qui sont reliés entre eux par des fibres. Celles-ci sont superficielles, extérieures à l'aire nucléaire. Ainsi la figure achromatique se trouve constituée de deux sortes d'éléments, les uns forment un fuseau tendu entre les pôles mitotiques et sous-jacent au sillon flagellaire du Protiste, les autres s'enfoncent obliquement dans le plasma nucléaire, s'y terminent librement ou s'arrêtent sur un centromère. Nous comparons ces dernières aux « chromosomal fibers » qui, dans une orthomitose, connectent, au sein du fuseau, centrosome et centromère, et dont l'existence a été confirmée par des études sur le vivant (Hugues et Swanns, 1948; Lindford et Smiles, 1950). Par la suite, le raccourcissement de ces fibrilles et l'écartement des centrosomes-fils conjuguent leur effets pour provoquer la séparation des lots

(1) Le centrosome fait-il réellement défaut ? Chatton avait cru l'apercevoir lors de ses premières observations (1920, fig. 55). La spore possède deux blépharoplastes; naissent-ils de novo ?

chromatiques et l'ascension des centromères vers les pôles. En fin de caryotomie, les desmoses cinéto-centrosomiennes sont si courtes que les centromères paraissent être insérés directement sur le centrosome. Aux mitoses ultérieures, le fuseau est moins important, puis se réduit à une unique centrodesmose qui, finalement, ne se voit plus. Les deux cônes cinéto-centrosomiens constituent alors à eux seuls, semble-t-il, le système achromatique. Libres de toute interconnexion apicale, ils peuvent, en fin de prophase, s'opposer par leur base l'un à l'autre selon un axe diamétral, et simulent étrangement un véritable fuseau. Aux ultimes générations sporogoniques, les fibres cinéto-centrosomiennes restent très courtes, même à la prophase. De la sorte, les centrosomes-fils, en s'écartant, entraînent immédiatement les centromères et provoquent, de ce fait, la ségrégation précoce et progressive des chromatides : ces images anaphasiques sont calquées sur celles d'*Amœbophrya* : bien plus, sur ces petits noyaux il devient très difficile d'individualiser nettement au microscope le centrosome des centromères. Si l'on ne tenait compte de ce que les divisions sporogoniques initiales nous ont enseigné, décrire objectivement ces dernières mitoses reviendrait à décrire celles d'un *Syndinium.* Dans l'état actuel de nos connaissances, nous nous garderons donc de considérer comme effective l'apparente simplicité de la mitose syndinienne.

Nous avons pris comme exemple *Duboscquella aspida,* les autres Duboscquellidæ ne présentent de ce point de vue que des différences mineures : le fuseau ne semble jamais exister chez *D. melo, Collinella ovoides*; chez *Hollandella mycetoides,* il se formerait secondairement, par soudure de fibres cinéto-centrosomiennes venant à la rencontre les unes des autres (1).

Nous interprétons de la même façon la mitose de *Merodinium.* Selon Bělař (1926), en fin de prophase, les chromatides sont insérées en bouquets au milieu d'une fibrille assez épaisse, tendue entre les centrosomes. A. Hollande et M. Enjumet (1953) ont montré qu'en réalité des filaments ténus, tangents à la centrodesmose, relient ces chromatides aux centrosomes-fils. Pour ces auteurs, il s'agirait de chromonemata : les chromatides seraient coudées à angle droit et, longeant la centrodesmose, atteindraient le pôle mitotique; là siégeraient leurs centromères. En d'autres termes, cette « prophase » correspondrait à l'anaphase d'un *Amœbophrya.* Seule la région télomérienne des chromatides serait encore jointive. La coloration au Feulgen ne confirme pas cette interprétation. Plus probablement, à ce stade, les centromères sont encore à mi-distance des pôles mitotiques auxquels ils sont reliés par des fibrilles cinéto-centrosomiennes comme chez les Duboscquellidæ. Les différences d'aspect tiennent seulement au fait que ces fibrilles sont appliquées contre la centrodesmose.

(1) On sait que chez les Métazoaires le fuseau peut, de même, se constituer soit par étirement de filaments tendus dès le clivage centrosomique entre les granules-fils, soit — plus tard seulement — par jonction de fibres diastériennes primitivement indépendantes.

A quelques détails près, les processus caryocinétiques de tous les Péridiniens parasites que nous avons étudiés se ramènent à ceux des Duboscquellidæ. Chez les *Amœbophrya,* le fuseau est réduit à une centrodesmose ou disparaît; quant aux fibres cinéto-centrosomiennes, elles sont trop courtes pour qu'on puisse les distinguer. Les Haplozoonidæ offrent des images mitotiques analogues. La division nucléaire des Oodinidæ est du type de celle de *D. melo* : absence de fuseau, sphères archoplasmiques importantes, fibres cinéto-centrosomiennes bien développées. Chez *Oodinium acanthometræ,* notamment, on se rend compte du mode de rétraction de ces dernières à l'anaphase : elles se spiralisent. Les Blastodinidæ, Diplomorphidæ présentent un puissant fuseau qui contourne d'abord la vésicule nucléaire, puis s'y encastre (Pl. XXXIV, fig. 15). Les fibres cinéto-centrosomiennes sont alors difficiles à distinguer, car elles sont situées à la surface du fuseau. De la sorte, en fin de prophase, les chromatides paraissent fichées par leur centromère à l'équateur du fuseau lui-même. A ce stade, les images caryologiques diffèrent peu, en somme, de celles d'une métaphase d'orthomitose. On remarquera cependant que les chromatides ne sont pas incluses dans le système fusorial : elles se disposent autour du fuseau, selon un fer à cheval, et non selon une circonférence (absence de symétrie axiale); seule la région centromérienne de ces chromatides est située dans le plan équatorial; leurs branches suivent un trajet désordonné (il n'existe pas, à proprement parler, d'état d'équilibre préanaphasique des deux lots chromatiques).

Comme chez *Duboscquella,* les mitoses d'*Oodinium,* de *Blastodinium* ou de *Diplomorpha* paraissent se simplifier tandis que progresse la sporogenèse : finalement, elles sont très comparables à celles d'un *Syndinium.*

De tels processus caryocinétiques ne sont pas particuliers aux Péridiniens parasites. Les mitoses végétatives, l'évolution des mitoses sporogoniques de *Leptodiscus medusoides* Hertwig que nous avons plus spécialement étudiées, rappellent beaucoup celles des Blastodinides (Pl. XXXIII, fig. 13 et 14). Il en est sensiblement de même chez *Noctiluca miliaris* et *Cochlodinium strangulatum* Schutt (Pl. XXXVI, fig. 9). Nous n'avons pas réussi à mettre en évidence, de façon certaine, de figure achromatique chez les autres Péridiniens libres : toutefois, le noyau anaphasique de *Peridinium divergens,* celui de *Gyrodinium* sp. d'*Oxyrrhis marina* présentent souvent une encoche. Ce pourrait bien être l'emplacement d'un système achromatique qui n'apparaît pas sur les préparations (1). Récemment, O. Skoczylas (1958) a réussi à imprégner par l'argent un fuseau appliqué contre le noyau de *Ceratium.* Selon cet auteur, les chromosomes se disposent en une plaque métaphasique très dissymétrique, à l'équateur de cette formation. Personnellement, nous avons remarqué une telle polarisation des filaments chromatiques sur le hile de noyaux réniformes, mais nous interprétons plutôt ce stade, chez *Peridinium divergens* du moins, comme une prophase : le fuseau ne serait pas encore étiré. En effet, dès que l'encoche s'allonge, les lots chromatiques basculent de part et d'autre; les centromères suivraient d'assez près les pôles mitotiques dans leur déplacement. Si l'on suppose qu'existent des fibres tractrices, celles-ci seraient relativement courtes !

(1) Hall (1926) a montré qu'une paradesmose se développe à la division d'*Oxyrrhis marina.* Elle est appliquée contre la vésicule nucléaire et ne semble pas prendre une part directe à la ségrégation des chromatides. Ces dernières se disposent au-dessous d'elle d'une façon rayonnante à la prophase (convergence des centromères), puis s'orientent selon l'axe du Protiste. Ce stade, que l'auteur considère comme une métaphase, serait plutôt une anaphase. Chez *Ceratium hirundinella* également, les figures mitotiques données par Hall (1925) ne montrent pas davantage de véritable plaque équatoriale métaphasique.

La convergence des chromatides sur les pôles, aussi bien à la prophase qu'à la télophase, y est beaucoup moins accusée que chez un *Syndinium* : à l'anaphase, les chromosomes-fils, encore intriqués par leurs extrémités distales, paraissent constituer un unique faisceau de filaments parallèles. Au moment de la caryotomie, on a l'impression que ces filaments se sectionnent en leur milieu. Le clivage longitudinal du chromosome intervient, en réalité, beaucoup plus tôt; il se produit avant toute autre manifestation mitotique, et, dans un noyau apparemment interphasique, s'observent déjà des chromatides-sœurs intimement accolées et torsadées l'une autour de l'autre. Ainsi que nous l'avons précédemment indiqué, la torsade se défait à la suite d'une spiralisation de chaque chromatide. Il en découle nécessairement une rotation du chromosome (ou plus exactement du couple chromatidien) sur lui-même. Si cette rotation intervient avant le raccourcissement prophasique des chromosomes, elle provoque un brassage de toute la masse chromatique faite de longs filaments enchevêtrés. C'est là, croyons-nous, l'explication de la cyclose nucléaire qui précède la division de certains Péridiniens (Pouchet, 1883; Biechelier, 1948). Cette cyclose que nous avons observée nous-même à plusieurs reprises serait sans rapport avec le mouvement de bascule anaphasique des chromatides, comme on l'a suggéré. Par contre, si l'enroulement interrelationnel des filaments chromatiques ne disparaît qu'au moment de l'anaphase — et c'est le cas par exemple de *Ceratium cornutum* étudié par O. Skoczylas, *loc. cit.* —, la rotation des couples chromatidiens, relativement courts et orientés, ne produit vraisemblablement pas de mouvement d'ensemble du contenu nucléaire. Les observations semblent prouver que la cyclose nucléaire prémitotique n'est pas un phénomène général, ou du moins que son importance est très variable, même pour une espèce déterminée. Ceci laisse penser que le déroulement des processus caryocinétiques est sujet à quelques variations mineures d'ordre individuel.

En résumé, malgré la diversité des images nucléaires que présentent les Péridiniens, la mécanique caryocinétique de tous ces Protistes reste essentiellement la même. Différence de taille, d'état physico-chimique, de certains organites constitutifs de l'appareil nucléaire et cinétique, seraient à l'origine de la distinction entre dinomitose acentrique, dino-

mitose à centrodesmose, dinomitose à amphiaster. Cette distinction serait rendue plus apparente par l'imperfection de nos moyens d'investigation (fixation, coloration, pouvoir résolvant du microscope). Dans les cas les plus favorables s'observent des centrosomes reliés entre eux par un fuseau et connectés aux chromatides par des fibrilles (« chromosomal fibers). S'il n'était pas trop téméraire de vouloir interpréter le dynamisme de la division à partir de données statiques, nous dirions que la séparation des lots chromatiques résulte essentiellement de trois facteurs inégalement actifs selon les cas :

— raccourcissement (spiralisation) des fibrilles tractrices;
— écartement des centrosomes-fils;
— spiralisation des chromatides.

Parfois le fuseau lui-même semble jouer un rôle moteur; chez *Leptodiscus*, il est arqué et paraît se détendre comme une lame de ressort à l'anaphase et à la télophase.

Souvent centrosome, fuseau ou fibrilles cinéto-centrosomiennes semblent faire défaut, et cela même chez des Protistes qui, à d'autres moments de leur cycle biologique, en sont normalement pourvus; aussi leur absence n'est-elle vraisemblablement pas effective. Chez *Syndinium*, il se pourrait également qu'existent, mais trop ténus pour être visibles, centres cinétiques et fibres achromatiques. En d'autres termes, aucune mitose de Péridiniens ne s'effectuerait par un mouvement propre et autonome des centromères. Cette proposition reste, bien sûr, du domaine de l'hypothèse, puisqu'elle ne repose pas sur des données descriptives. Nous ferons remarquer toutefois qu'il est, croyons-nous, plus rationnel d'admettre que la mécanique de la mitose syndinienne, observée surtout chez des parasites, dérive de celle de formes libres et non l'inverse.

8° Mitoses de quelques Protistes comparées à celles des Péridiniens. Intérêt phylogénétique des données caryologiques.

Nous limiterons, cela va de soi, cette étude à des Protistes dont le mode de division nous a paru présenter des analogies assez étroites avec celui des Dinoflagellés. Ce que nous venons d'exposer nous incite à utiliser comme terme de comparaison non pas des mitoses syndiniennes, dont l'interprétation reste sujette à caution, mais plutôt des mitoses qui montrent mieux leur complexité, telles celles de *Cochlodinium*, *Leptodiscus* ou *Duboscquella*.

On est alors frappé par les étroites similitudes que présentent, de ce point de vue, certains Flagellés termiticoles, *Trichonympha* et *Spirotrichonympha* plus particulièrement. Chez eux non plus le fuseau ne participe pas directement à la ségrégation des chromatides, une fibre extra-fusoriale vient connecter le centromère de chacune de celles-ci au centrosome dont elle dépend.

Il semble en être de même chez les Oxymonadines, d'après les données de Cleveland et de Cross.

Chez les Trichomonadines, la séparation des lots chromatiques semble s'effectuer sans intervention d'aucune fibrille, par le seul glissement des centromères sous la membrane nucléaire. Toutefois, chez certaines espèces *(Caduceia theobromæ, Trichomonas termopsis)*, il est bien difficile d'affirmer que les centromères ne contractent pas de liaison avec le système achromatique. La paradesmose, homologue du fuseau, se trouve appliquée contre le noyau et, immédiatement en dessous d'elle, dans sa direction, se polarisent les chromosomes : de telles images ne sont pas sans rappeler celles d'un *Merodinium*; de plus, à la télophase de *C. theobromæ*, P. P. Grassé et A. Hollande ont observé, à chaque pôle mitotique, un minuscule cône fibrillaire qui paraît s'arrêter sur les centromères.

La division sous kystes des Retortomonadines ressemble beaucoup à celle des Trichomonadines, tandis que la mitose des individus végétatifs, des trophozoïdes, comporte des fibrilles achromatiques, intranucléaires, sur lesquelles sont insérées les chromatides. Peut-être existe-t-il, en outre, une paradesmose extra-nucléaire. N'assiste-t-on pas, chez ces parasites, à une évolution cyclique de la mécanique caryocinétique analogue à celle que nous avons suivie durant la sporogenèse de *Duboscquella* ? Dans l'individu enkysté, il se pourrait que les fibrilles cinéto-centrosomiennes deviennent à ce point courtes que la mitose paraisse s'effectuer sans leur intermédiaire ? Nous ne voulons cependant l'affirmer, n'ayant pas étudié personnellement ces Protistes dont les mitoses sont d'interprétation délicate.

Ainsi, aux analogies que nous avons pu faire remarquer antérieurement entre Péridiniens parasites et divers Flagellés termiticoles, à propos de leurs dérivés centrosomiens, appareil blépharoplastique et système squelettique, viennent s'ajouter celles de leur mécanique mitotique. Il nous semble toutefois bien prématuré de vouloir tirer de ces rapprochements des conclusions phylogénétiques valables : peut-être s'agit-il seulement de phénomènes de convergence.

Des affinités plus réelles existeraient par contre entre Péridiniens, Sporozoaires, Radiolaires et même Foraminifères. Sans doute l'origine de ces derniers reste-t-elle encore obscure : Deflandre, se fondant sur des données paléontologiques, émet l'hypothèse qu'ils dérivent de Dinoflagellés calcaires (1). Dès 1938, Le Calvez souligne les analogies évidentes de leur mitose « avec celle désignée par Chatton sous le nom de dinomitose et qui, non seulement caractérise les divisions nucléaires

(1) Le système pseudo-axial des Foraminifères n'est pas sans rappeler l'appareil de fixation de certains Péridiniens parasites. Chez *Diplomorpha*, les rhizoïdes, ramifiés, sont constitués d'un scléroplasme axial, englué d'une substance hyaline et adhésive; ils sont susceptibles de se rétracter. Ajoutons qu'au niveau de la bouche des Foraminifères, l'ectoplasme pseudopodial, finement strié, s'enfonce et s'épanouit dans l'ectoplasme, comme le faisceau fibrillaire pédieux des *Oodinium*. Ainsi s'explique que Bargoni (1894), Brooks et Kellner (1908) aient pris ces derniers pour des Foraminifères parasites.

des Péridiniens libres ou parasites, mais se retrouve encore dans la sporogenèse des Radiolaires, dans celle de leurs commensaux et de quelques-uns de leurs parasites et dans certaines divisions sporogoniques des Coccidies... La seule différence reste dans la position du fuseau qui, ici, naît et demeure intranucléaire ». Toutefois, GRASSÉ (1952) met en doute la réalité d'un véritable centrofusome chez ces Rhizopodes. Selon cet auteur, les cônes fibrillaires pourraient être constitués par les chromatides elles-mêmes; celles-ci seraient étirées à leur apex en de fines chromodesmoses qui convergeraient jusqu'aux pôles mitotiques; là seraient groupés leurs centromères en une plaque prise par LE CALVEZ pour un centrosome. La division, acentrique, serait donc essentiellement différente d'une dinomitose telle que nous la concevons. Certes, chez *Patellina corrugata* les images schizogoniques auxquelles se réfère GRASSÉ permettent cette interprétation : l'origine centrosomienne des cônes mitotiques n'y est pas évidente, mais il n'en est pas de même, croyons-nous, si l'on se rapporte à d'autres espèces étudiées par LE CALVEZ. Cet auteur figure notamment une « métaphase » gamogonique d'*Iridia lucida* (Pl. III, fig. 16) : les chromosomes sont perpendiculaires aux fibrilles achromatiques et s'y insèrent tous d'un même côté. Ne serait-ce la permanence de la membrane nucléaire, cette mitose serait très comparable à celle d'un *Duboscquella*. Très probablement, ce sont donc des centrosomes et non des centromères qui siègent aux pôles mitotiques, la figure achromatique comporterait des fibrilles cinéto-centrosomiennes. L'examen de la première mitose gamogonique de *Myxotheca arenilega* vient confirmer cette façon de voir. Selon FOYN (1936), se développent sous la membrane nucléaire, à partir de deux granules, deux asters indépendants l'un de l'autre, et sans connexion apparente avec les filaments chromatiques; secondairement seulement, certaines de leurs fibrilles entrent en rapport avec les chromatides; il ne peut donc s'agir de chromodesmose, mais des formations centrosomiennes.

Ajoutons qu'aux dernières divisions schizogoniques ou gamogoniques des Foraminifères ne s'observent plus de fibrilles achromatiques, les cônes mitotiques paraissent constitués uniquement des chromatides épaisses, comme chez un *Syndinium* : l'évolution des processus caryocinétiques serait, au cours des mitoses successives, semblable à celle d'un *Duboscquella* en sporogenèse.

Quant aux Radiolaires, nous nous référerons aux données récentes de A. HOLLANDE et M. ENJUMET sur la cytologie des Acanthaires, des Sphærellaires et des Sphærocollides. Les mitoses de ces Actinopodes sont parfois d'interprétation délicate par suite de la polyploïdie du noyau de l'individu végétatif ou de la polyténie de ses chromosomes. Dans leurs grandes lignes cependant, selon ces auteurs, elles sont comparables à celles de Dinoflagellés. Les images de plaque équatoriale (de *Thalassicolla*) figurées par BELAR correspondent en fait à des coupes sagittales de noyau télophasique. Il n'y a pas de véritable métaphase. Dès la prophase, les connexions entre centrosome et centromères sont

en général courtes (chez les Sphærocollides, les centromères sont disposés en fer à cheval tout contre la sphère archoplasmique). De la sorte, le dédoublement des chromosomes, dans leur région proximale du moins, est concomitant de celui du centrosome : comme chez *Amœbophrya*, le mouvement de bascule anaphasique des chromatides est immédiatement provoqué par l'écartement des centrosomes-fils. Entre ces derniers peut s'étirer fuseau ou paradesmose, mais ces formations fibrillaires ne contractent en aucun cas de rapports avec les filaments chromatiques.

Nous avons nous-même suivi l'évolution sporogonique de *Sticholonche zanclea*, et nous interprétons de la même façon les mitoses de ce Radiolaire aberrant.

Ces données caryologiques auxquelles s'ajoutent peut-être d'autres critères cytologiques (voir Traité de Zoologie) rendent probables les origines péridiniennes des Radiolaires.

L'étude des processus mitotiques permet aussi, croyons-nous, de préciser indirectement la phylogénie des Sporozoaires. Eugléniens (BÜTSCHLI, 1883-1889), Bodonidés (LÉGER et DUBOSCQ, 1910) et Péridiniens (CHATTON et BIECHELER, 1934) ont été tour à tour considérés comme les lointains ancêtres des Sporozoaires. Pour CHATTON, les *Coccidinidæ*, par leur morphologie, leur cycle évolutif, leur mode de division nucléaire paraissent témoigner des liens unissant les Péridiniens aux Coccidies et peut-être même aux Grégarines : ils pourraient « tout aussi bien être placés dans les Sporozoaires que dans les Dinoflagellés ». Du point de vue nucléaire, seules — malheureusement — ont été suivies les dernières mitoses du perlage gamogonique et ces parasites. Elles sont de type syndinien et CHATTON y voit de grandes analogies avec les mitoses correspondantes d'une Coccidie. GRASSÉ, toutefois, fait remarquer que les mitoses coccidiniennes les mieux connues, celles des premières divisions du schizonte ou du gamonte d'*Aggregata*, ne sont pas de ce type. Par la présence d'un fuseau ou de deux hémi-fuseaux sur lesquels sont fixés en fin de prophase les chromosomes, elles paraissent suivre des processus caryocinétiques tout autres que ceux d'un noyau de *Syndinium*, et s'apparenteraient plutôt à une orthomitose; orthomitose bien particulière, il est vrai, car la plaque équatoriale ne s'étend que d'un seul côté du système achromatique. Ces différences d'aspect, pour importantes qu'elles soient, ne semblent pas plus importantes que celles qui s'observent au sein des Dinoflagellés eux-mêmes, entre la mitose d'une Noctiluque et celle d'un *Syndinium* par exemple.

Personnellement, nous nous croyons autorisé, d'après nos connaissances sur les noyaux synénergides des Dinoflagellés, de *Duboscquella* par exemple, à établir un rapprochement entre mitose sporozoarienne et mitose péridinienne.

Sans doute une telle manière de voir surprend-elle lorsqu'on considère les premières divisions nucléaires du gamonte ou du schizonte d'*Aggregata*; les cônes mitotiques, en effet, chez cette Coccidie, basculent et se mettent dans le prolongement l'un de l'autre avant toute

séparation des chromatides. Ces dernières paraissent ainsi disposées à l'équateur d'un authentique fuseau. Mais aux divisions ultérieures, ségrégation des lots chromatiques et écartement des hémi-fuseaux sont simultanés et on constate alors qu'il n'y a pas de stade métaphasique. L'étude des mitoses grégariniennes est plus probante encore. Dès la division sporogamique initiale du sporadin, qu'il y ait ou non individualisation de micronucleus, que le système centrosomique soit intra- ou extra-nucléaire, le système achromatique se trouve constitué de deux formations astériennes qui se font face et qui, le plus souvent, restent indépendantes l'une de l'autre.

Poussant plus loin la comparaison entre Sporozoaires et Péridiniens, nous ajouterons que l'évolution synénergide du noyau des individus végétatifs, le cycle de ses acides nucléiques, la constitution et les aspects successifs de ses formations nucléolaires offrent, dans les deux groupes, de nombreuses similitudes. L'individualisation du micronucleus des Grégarines n'est pas sans rappeler l'extrême condensation des éléments chromatiques au sein de l'énorme vésicule nucléaire du trophonte de *Duboscquella melo* en mitose. De plus, n'avons-nous pas remarqué une sorte de ségrégation nucléaire somato-germinale chez *Hollandella mycetoides,* comme il en existe chez certaines Grégarines ?

Rappelons que du point de vue cytologique nous avons souligné les analogies du système fibrillaire des Grégarines et des Péridiniens. Il est surprenant de constater que les sporoductes de l'enveloppe kystique de *Gregarina,* les expansions digitées de la coque de *Diplomorpha* se développent puis se dévaginent de la même façon. Chez certains *Monocystis (M. buccalis)* existent cytostome et cytopharynx comme chez *Amœbophrya* et peut-être même une vacuole digestive permanente comme chez *Leptodiscus.*

De tous ces caractères communs entre Sporozoaires et Péridiniens, nous voulons bien reconnaître que certains sont peut-être d'acquisition secondaire, mais il nous paraît peu probable qu'ils résultent tous d'un phénomène fortuit de convergence.

II. — CYCLES ÉVOLUTIFS DES PÉRIDINIENS PARASITES

A. — INFESTATION

La reproduction végétative des Péridiniens parasites se fait soit par simple bipartition (*Blastodinium* et peut-être *Protoodinium*), soit par schizogonie (*Merodinium* et *Syndinium*). Elle fait souvent défaut. Ce qui est constant, par contre, dans le cycle évolutif des Dinoflagellés parasites, c'est la formation des dinospores. Ces dernières semblent représenter de simples éléments de dissémination. Comme nous l'indiquerons ci-dessous, nous n'éliminons pas cependant la possibilité qu'elles ont de copuler pour donner le germe infestant. Ce dernier, dans quelques cas (*Blastodinium, Duboscquella* des Ciliés) est avalé ou phagocyté avec les aliments, mais le plus souvent, il joue un rôle actif; il se fixe (ectoparasites), puis s'inocule (parasites intracœlomiques et la plupart des parasites intracytoplasmiques). Un tentacule fait de cytoplasme hyalin permet au jeune *Oodinium* ou *Diplomorpha* d'adhérer à son hôte. Ce tentacule, postéro-ventral, homologue de celui qui se forme dans la région phagocytaire, au fond du sillon, chez certains Péridiniens libres, s'insinue dans le tissu ou le cytoplasme de l'hôte. Il conserve une structure primitive chez les ectoparasites peu évolués *(Protoodinium),* se transforme, nous l'avons vu chez d'autres espèces, en un appareil fixateur complexe, des éléments de l'hypocône (gaine du pédoncule, racines fixatrices d'origine périnématique) venant s'adjoindre à lui.

Le mode de pénétration des parasites intracœlomiques (Syndinides) reste inconnu. Nous avons, par contre, observé l'inoculation d'*Amœbophrya* parasite de *Gymnodinium* : le germe se comporte d'abord comme celui d'un ectoparasite; il se fixe à l'aide d'un tentacule. Ce dernier fore un passage par lequel le parasite pénètre dans le plasma de son hôte. L'infestation, somme toute, ressemble à celle d'un Crabe par la Sacculine.

B. — PHASE TROPHIQUE. MODE DE NUTRITION

Chatton et Hovasse font dériver les Péridiniens parasites de formes libres phototrophes, et ces auteurs retracent les étapes successives d'une physiologie osmo-phototrophe *(Protoodinium, Blastodinium),* puis purement osmotrophe. Nous avons montré qu'il existe, en outre, des

Péridiniens parasites à la fois osmotrophes et phagotrophes. L'ingestion d'éléments figurés peut s'observer durant la croissance (*Syndinium* des Acanthaires, *Amœbophrya* de Péridiniens...). A la fin du développement la phagotrophie est de règle chez tous les *Amœbophrya*; elle est facultative chez les *Duboscquella*.

Nous pensons, en conséquence, que des Dinoflagellés libres phagotrophes stricts peuvent être également à l'origine de lignées parasites. En général, il est d'ailleurs plus fréquent qu'un parasite ait pour ancêtre direct un être hétérotrophe plutôt qu'un être autotrophe (Amibes, Bodonidés, Champignons). Nous avons remarqué que certains Péridiniens hétérotrophes libres se comportent parfois comme des parasites : un *Gyrodinium* incolore se fixe à l'aide d'un pédoncule ventral, sous l'ombrelle de *Leptodiscus* (jusqu'à 8 individus résultant de divisions successives peuvent rester accolés bout à bout par leur pédoncule en une longue chaîne). Phorétique, croyons-nous, plutôt que réellement parasite, il présente, lorsqu'il est détaché et que son pédoncule est rétracté, tous les caractères morphologiques de *Gyrodinium contortum* et, à l'état libre, lorsqu'il se multiplie, les individus-fils se séparent.

C. — *LES PROCESSUS SPOROGÉNÉTIQUES*

« *Tant qu'un Protozoaire parasite se nourrit, il ne se divise pas. Ce défaut de multiplication se présente à deux degrés : le défaut de scission cytoplasmique qui mène à l'état plasmodial ou polyénergide, et le défaut simultané de scission cytoplasmique et de division nucléaire qui conduit à l'état que j'ai appelé synénergide. Dans les deux cas, le défaut de scission est compensé au terme de la période trophique, par une brusque multiplication : dans le premier, dissociation par syntomie des formes polyénergides, en leurs énergides constituantes, dans le second, scission précipitée du type de la segmentation de l'œuf ou palintomie.* »

Chatton (1938) résume et synthétise ainsi les grands traits du cycle biologique des Péridiniens parasites. Sans doute acceptons-nous cette conclusion, toutefois les deux types d'évolution qu'empruntent les Péridiniens parasites sont, à notre avis, loin d'être aussi nettement tranchés (1).

Les *Amœbophrya*, selon les espèces, et même selon les individus, peuvent être durant leur phase soit très précocement polynucléées *(A. grassei)* ou temporairement polyploïdes *(A. rosei)*, soit synénergides, de façon permanente *(A. acanthometræ)* ou transitoire *(A. leptodisci)*. Le trophonte d'*Hollandella lobata* est polyploïde, puis polynucléé; chaque noyau devenant ensuite synénergide. L'évolution sporogonique, de même, offre tous les degrés entre syntomie et palintomie.

(1) La nutrition n'entrave pas toujours la division : multiplication végétative *(Blastodinium)*, plasmotomie des trophocytes de toutes les espèces palisporogénétiques.

La syntomie *sensu stricto*, individualisation simultanée des énergides du trophonte, n'existe que chez *Coccidinium*. La palintomie vraie, divisions binaires successives d'éléments de plus en plus petits, sans phase de repos, est celle de l'*Oodinium* ou de *Diplomorpha*. En général, les sporocystes, ceux des premières générations du moins, sont plasmodiaux même s'ils sont issus d'un trophonte synénergide; chez les *Amœbophrya* polyénergides à l'état trophique, les noyaux des sporocystes continuent néanmoins à se diviser : ce n'est que peu à peu que les plasmotomies prennent le pas sur les mitoses et conduisent à l'individualisation d'éléments mononucléés. Les *Syndinium*, *Ichtyodinium* notamment, offrent à ce point de vue un cas extrême : tout au cours de sa croissance, le plasmode se scinde périodiquement. Il est impossible de distinguer, chez ces parasites, phase trophique et phase sporogénétique qui sont superposées.

Chatton fait une mention spéciale du mode de reproduction sporogonique d'*Apodinium*, *Haplozoon* et *Blastodinium*. Chez ces Protistes, croissance et sporogenèse sont également simultanées, mais les divisions du trophonte mènent à deux cellules dont l'évolution est différente: l'une, le gonocyte, se divise successivement jusqu'à la formation de spores, l'autre, le trophocyte, s'accroît avant de se diviser pour donner à nouveau trophocyte et gonocyte de seconde génération, et ainsi de suite (1). Ces Protistes présenteraient des poussées sporogoniques périodiques la vie durant. Chatton nomme ce processus « palisporogenèse » ou « sporogenèse itérative ».

Pour cet auteur, *Chytriodinium* offre l'exemple d'une palisporogenèse ébauchée. Les deux cellules, issues de la première mitose, ne se diviseraient pas, par la suite, selon le même rythme, l'une serait un trophocyte, l'autre un gonocyte. Les données de Dogiel, les seules que nous possédions de ces Protistes, ne justifient pas, croyons-nous, cette distinction. Dogiel a insisté sur le fait qu'en fin d'évolution sporogonique l'enveloppe kystique de *C. roseum* contient 16 sporocystes, celle de *C. affine* 32; chacun de ces sporocystes se divise en 4 spores. La palintomie comporte donc 7 mitoses pour la première espèce, 8 pour la seconde. Ces mitoses sont égales et, en général, synchrones. Il est impossible de distinguer, dans cette évolution, trophocytes de gonocytes. Dans un cas cependant, chez *C. affine*, Dogiel observe, à l'intérieur d'un kyste, des sporocystes de deux types: les uns, les plus nombreux, sont normaux, tétrasporés, les autres, plus gros, au nombre de 8, sont seulement binucléés. L'auteur interprète cette anomalie par un retard des divisions de l'un des 4 premiers sporoblastes, resté en connexion avec le cytoplasme de l'hôte. Finalement, chacun de ces sporocytes se résout, tout comme les autres, en 4 spores (2). C'est sur cette unique observation que Chatton fonde son interprétation de sporo-

(1) Nous conservons le terme de gonocytes pour rester fidèle aux descriptions de Chatton : le gonocyte est en somme un sporocyte de premier ordre.

(2) Nous avons nous-même constaté parfois un asynchronisme plus ou moins prononcé des divisions palintomiques de l'*Oodinium*, sans qu'on puisse faire intervenir une influence trophique.

genèse itérative. Selon cet auteur, *Chytriodinium affine* peut effectuer deux poussées sporogoniques, car il parasite des œufs plus riches en réserves que ceux auxquels s'attaque *C. roseum*. Cela ne ressort pas des observations de Dogiel : les œufs sont approximativement de même taille dans les deux cas et, bien plus, les seconds seuls possèdent des inclusions lipidiques. En accord avec Dogiel, nous pensons que la sporogenèse de *Chythriodinium* suit un processus palintomique banal.

Nous n'avons pas disposé d'un matériel suffisamment abondant pour reprendre en détail l'étude des cycles évolutifs des *Blastodinium* et *Apodinium*. Chez ces derniers, toutefois, nous doutons de la pérennité théorique du trophocyte. Nous avons, en effet, observé la résolution intégrale en sporocytes d'*Apodinium mycetoides* âgés (1). Il est possible que la palisporogenèse de ces parasites ne soit qu'une palintomie un peu particulière, au cours de laquelle l'élément banal, porteur du pédoncule, se divise beaucoup plus lentement que les autres tant qu'il puise dans l'hôte des substances nutritives; en élevage, du moins, la croissance du trophocyte, dans l'intervalle de deux « poussées » sporogoniques, n'est pas suffisante pour que l'individu recouvre sa taille initiale : le gonocyte auquel il donne naissance n'est guère plus gros que chacun des deux premiers sporocytes de la génération précédente (cf. également Chatton, 1920, fig. 32).

Les *Parapodinium* dont nous avons suivi le cycle évolutif (*P. catenaria* et *P. chattoni*) présentent une palisporogenèse assez spéciale, du fait que les plasmotomies ne suivent pas les mitoses et que les caryotomies elles-mêmes restent très longtemps incomplètes : la cellule basale, qui occupe la place du trophocyte d'un *Apodinium*, est polyénergide; celle de *P. chattoni* (Pl. XXXIV, fig. 16 et 17) contient ainsi de 8 à 12 noyaux empilés, de taille très différente, les plus gros étant inférieurs. Cette cellule représente en réalité un trophocyte, un gonocyte et des sporocytes de premier et de deuxième ordre, indivis. Les sporocytes de quatrième ordre, eux, s'isolent de la cellule basale en un plasmode de 16 noyaux. Toutes les mitoses se sont effectuées jusqu'ici selon l'axe longitudinal du parasite, elles sont transversales. Les caryocinèses de cinquième et sixième ordre se font perpendiculairement à l'axe du Protiste : le plasmode d'ordre 6 présente quatre files de 16 noyaux; c'est à ce moment que s'individualisent des éléments uninucléés, les spores. Par la suite, comme nous l'avons signalé, les deux folioles du pédoncule se décollent du muscle caudal de l'Appendiculaire et s'enroulent en cornet sous l'épiderme. Le parasite, bien que restant fixé à son hôte, ne se nourrit plus, et la sporogenèse se termine par une palintomie totale et égale. Chez *Parapodinium catenaria* (Pl. XXXIV, fig. 18), ce sont les deux mitoses longitudinales qui s'effectuent les premières, à partir même du noyau du trophonte (2).

(1) On obtient expérimentalement un résultat identique en isolant le parasite de son hôte. Chatton a montré qu'il en est de même des Blastodinides.

(2) Il vient évidemment à l'esprit que ces deux mitoses longitudinales pourraient correspondre à une réduction chromatique. En fait, le nombre des chromosomes, très élevé, ne semble pas varier.

Puis interviennent de nombreuses divisions transversales, toutes égales et synchrones : ces caryotomies sont incomplètes. Les branches chromosomiques sont intriquées en une lame continue d'où émergent, très régulièrement disposés en quatre files et 8 à 12 rangs, les cônes mitotiques. Rien ne différencie les noyaux correspondant à trophocyte, gonocyte et sporocyte. Ce plasmode si particulier se tronçonne périodiquement, et dans les segments distaux s'individualisent les spores.

Haplozoon inerme (Pl. XXXVI, fig. 7, 10 et 11) est également polyénergide, contrairement aux autres espèces de ce genre qui, elles, parasitent des Annélides. Mais ici, il est aisé de reconnaître, non seulement par la position mais aussi par la taille, les noyaux correspondant à trophocyte, gonocyte, et sporocyte, et les images palisporogénétiques qu'offre ce Protiste sont d'une netteté presque schématique : toutes les divisions nucléaires sont transversales. L'évolution sporogonique de chaque poussée ne comporte *in situ* que deux mitoses successives seulement. Les sporocytes qui en résultent restent longtemps fixés à la souche avant d'être libérés par groupes de 4 correspondant à une génération entière.

D. — FACTEURS DÉCLENCHANT LA SPOROGENÈSE

Chatton invoque la rupture ou seulement le déséquilibre des relations trophiques entre l'hôte et le parasite comme facteur déterminant la sporogenèse en effet, un *Blastodinium* ou un *Oodinium* isolé expérimentalement se divise immédiatement de façon palintomique (1). Chatton admet que « la nutrition parasitaire » a pour effet d'inhiber les scissions jusqu'à un certain seuil, seuil qui n'existe plus dès que l'élément est séparé de son hôte.

Hovasse (1935) fait remarquer que cela explique plutôt l'état synénergide de la phase de croissance : le déclenchement même de leur sporogenèse est un phénomène plus complexe. Il compare, à ce point de vue, les trophontes parasites aux œufs de Métazoaires. Ceux-ci, tandis qu'ils accumulent des réserves, ne se divisent pas, et, par la suite, la segmentation ne peut intervenir que si deux conditions sont réalisées : maturation et activation. De même, les Péridiniens parasites ne peuvent sporuler s'ils n'ont atteint un certain seuil de maturation.

1° Maturation.

Nous avons répété les expériences de Hovasse sur *Oodinium poucheti* : seuls les trophontes de plus de 100 µ produisent des spores lorsqu'ils sont isolés : la palintomie d'individus de taille inférieure est

(1) Nous avons remarqué, de même, que parmi les Péridiniens libres *Leptodiscus* et *Noctiluca* cessent d'absorber des proies au moment de la sporogenèse.

anormale et abortive. Nous n'avons jamais obtenu la division d'*Oodinium* de moins de 30 µ. Les *Duboscquella* mis accidentellement au contact de l'eau de mer dégénèrent s'ils sont immatures; au-delà d'un certain stade, par contre, leur évolution morphogénétique est accélérée, et, après épibolie complète du bouclier, ils se divisent : nous n'avons jamais pu provoquer la dévagination des *Amœbophrya* avant que ceux-ci n'aient terminé leur croissance. A l'opposé, chez d'autres Péridiniens parasites, la maturation est très précoce et les plasmotomies s'effectuent, au cours de la croissance, en dépit des apports nutritifs.

Le découpage d'un plasmode de Syndinide tel qu'*Ichthyodinium* intervient de bonne heure, bien avant que les réserves de l'œuf de Sardine ne soient épuisées. Les plasmodes-fils se développent et se scindent à leur tour, mais peu à peu, les ressources s'amenuisant, les plasmotomies prennent le pas sur les mitoses, et finalement des éléments uninucléés, les spores, s'individualisent. Nous remarquerons qu'un vermiforme d'*Amœbophrya* qui digère son inclusion trophique offre une évolution tout à fait comparable. La palisporogenèse des Apodinidés et Haplozoonidés n'est qu'un cas particulier de ce processus; là non plus, la nutrition du trophonte n'entrave pas la division.

2° *Activation.*

Que l'arrêt de la nutrition ne soit pas responsable du déclenchement naturel de la plasmotomie, il reste cependant un fait expérimental à expliquer : il suffit de détacher de son hôte un *Oodinium* à maturité pour qu'il se divise aussitôt. Hovasse pense, à juste titre, que le traumatisme ainsi produit détermine l'activation du parasite, de même qu'une piqûre amène celle d'un œuf de Grenouille (Bataillon). Un simple ébranlement suffit à provoquer celle de *Protoodinium*.

Aux manifestations de l'activation de l'œuf des Métazoaires correspondraient, chez *Oodinium* et *Protoodinium*, la sécrétion d'une membrane kystique et un remaniement cytoplasmique (lyse des fibres pédonculaires). Pour ces deux Protistes, dans les conditions physiologiques normales, la rupture du pédoncule, et par suite l'interruption des apports nutritifs, serait une conséquence et non une cause de l'activation.

Grâce aux techniques de récolte que nous avons mises au point, nous avons rapporté au laboratoire des *Oikopleura* encore incluses dans leur logette, et nous avons suivi l'évolution d'*Oodinium* préservés de tout traumatisme. Dans ces conditions, l'activation du Protiste précède la rupture du pédoncule; l'*Oodinium*, avant d'être libéré, n'est déjà plus en communication avec l'hôte : sur des individus âgés, on voit progressivement se refermer l'orifice de la coque au niveau duquel est inséré l'organite fixateur. Le Protiste se trouve finalement isolé et se détache de lui-même. Si l'on se rappelle que cet orifice est cerné du périnéma, on reconnaît là un processus tout à fait comparable à celui que nous

avons décrit chez *Duboscquella*, lorsque l'anneau périnématique se resserre autour de l'antipôle : nous devons donc considérer aussi l'épibolie du bouclier comme une manifestation de l'activation du trophonte. Il en est de même de l'évagination des *Amœbophrya*.

Nous n'avons pu suivre l'activation, très précoce, des Syndinides, mais des remaniements cytoplasmiques sont certains, puisque le cytopharynx du *Syndinium* de l'Acanthaire disparaît à la première division du plasmode.

Nos observations sur *Diplomorpha paradoxa* (Pl. XXXVI, fig. 12 et 13) mettent particulièrement bien en évidence l'indépendance des facteurs trophiques et de l'activation, ainsi que la distinction entre maturité et activation. Il ne suffit pas, en effet, de séparer de l'hôte de gros trophontes (100 µ de long) pour obtenir leur division : plus d'un millier d'essais ont tous été négatifs. Par contre, nous avons obtenu, à tout coup, l'activation de ces Protistes en les faisant ingérer par un Siphonophore. A l'intérieur de la cavité gastrique, le Protiste devient turgescent, déchire son ancienne enveloppe et en déploie une seconde préexistante, pourvue de longues expansions verticillées jusqu'alors invaginées (1). La suite de l'évolution doit obligatoirement s'effectuer en pleine eau, une fois le parasite rejeté : le cytoplasme se rétracte et s'entoure d'une nouvelle membrane kystique, lisse, à l'intérieur de laquelle il sporule (Pl. XXXV, fig. 14; Pl. XXXVI, fig. 15). Ce processus en deux temps n'est pas sans rappeler l'activation, puis la régulation de l'œuf.

Des agents physico-chimiques variés (eau de mer concentrée, chlorure de magnésium, bleu de méthylène, pH acide, piqûres, compression entre lame et lamelle) provoquent eux aussi le début d'une activation (émission de quelques verticilles), mais cette évolution, en dehors du gastrozoïte, reste incomplète et aucun traitement ultérieur n'est efficace pour éviter la lyse du parasite. L'intérêt de ces dernières expériences réside surtout dans le fait qu'on peut provoquer l'activation de Protistes encore fixés à leur hôte.

Si l'on s'adresse à un trophonte relativement jeune (d'une soixantaine de microns environ), on obtient dans le gastrozoïte l'évagination complète de la coque verticillée. Mais le Protiste ne poursuit pas son évolution et meurt. Au-delà d'un certain stade, l'activation est donc possible, en dépit de l'état immature. Inversement, la surmaturation semble ne pas déclencher l'activation : nous avons conservé plus d'une semaine de très gros trophontes, soit isolés, soit fixés à leur hôte, et nous n'avons jamais observé chez eux la moindre évolution.

En conclusion, nous croyons devoir dissocier deux notions confondues sous le terme de sporogenèse, et distinguer d'une part la division

(1) Cette curieuse évolution de l'ectoparasite dans la cavité gastrique est peut-être le rappel d'une phase trophique interne, aujourd'hui disparue chez cette espèce, mais qui existe chez un genre de morphologie analogue, *Actinodinium apsteini*.

du Protiste, d'autre part la formation de spores. La première est sous le contrôle de conditions internes (maturation) qui, nous venons de le voir, sont réalisées plus ou moins tôt au cours du développement. Avant de se diviser, le Protiste est le siège de remaniements cytoplasmiques qui peuvent être assimilés aux manifestations d'activation d'un ovule. Comme dans une parthénogenèse expérimentale, cette activation peut être provoquée par des agents externes, mais normalement elle est d'origine intrinsèque, de même que celle d'une parthénogenèse naturelle (1). Conséquence mécanique soit de l'activation, soit de la division, il se peut que les conditions de la nutrition du Protiste se trouvent modifiées à la suite de ces processus. Si les apports trophiques sont interrompus, il est bien évident que les plasmotomies ultérieures, en l'absence de toute croissance intercinétique, ne peuvent mener qu'à l'individualisation de spores. Le facteur trophique ne fait donc qu'orienter l'évolution vers la multiplication végétative ou la sporulation : multiplication végétative si les individus-fils peuvent eux-mêmes se nourrir, palisporogenèse si l'un d'eux seulement est privé de ressources, palintomie totale lorsque dès la première division les deux éléments ne disposent d'aucun apport extérieur. Le déséquilibre trophique peut ne pas être brutal : à la multiplication végétative fait place insensiblement la sporulation : c'est le cas d'*Ichthyodinium*. On peut prouver qu'il n'y a pas de différences fondamentales entres ces deux processus en repiquant dans un œuf de Sardine indemne un plasmode secondaire d'*Ichthyodinium*. Sa sporulation se trouve différée, il s'accroît et se multiplie jusqu'à épuisement des nouvelles ressources dont il dispose.

En somme, la vie parasitaire n'a pas pour effet de différer la division. Bien au contraire, il est fréquent que les mitoses (formes plasmodiales) et même les plasmotomies *(Ichthyodinium, Apodinium)* soient particulièrement précoces. La croissance n'est pas aussi hypertrophique que pourrait le faire croire la comparaison du trophonte et du germe infestant; la dimension maxima du parasite ne dépasse pas en moyenne celle d'espèces libres. Parce qu'isolés de l'hôte et incapables de subvenir seuls à leurs propres besoins, les sporocytes diminuent de taille à chaque génération, et finalement les spores, elles, comptent parmi les plus petits Péridiniens connus. Ainsi le parasitisme peut-il affecter indirectement la spore elle-même.

(1) *Diplomorpha paradoxa* semble faire exception. En fait, nous ne connaissons que sa palintomie provoquée expérimentalement. Jamais, dans nos récoltes, nous n'avons trouvé d'individus ingérés par un Siphonophore, et il est possible que, dans les conditions naturelles, le cycle de ce parasite s'effectue tout autrement. Certes, on rencontre assez fréquemment dans les gastrozoïtes, sous forme verticillée, un autre *Diplomorpha* : *D. echinaria* n. sp., mais ce Protiste est toujours contenu dans une carapace de Copépode : nous avons tout lieu de croire qu'il s'agit en réalité d'un parasite interne du Copépode. *D. echinaria* est ingéré avec son hôte, circonstance fortuite qui n'autorise pas à comparer son cycle évolutif à celui de *D. paradoxa*.

E. — LA SPORE. MORPHOLOGIE. INTÉRÊT SYSTÉMATIQUE

La dissémination des Péridiniens parasites est assurée par des éléments flagellés que CHATTON nomme dinospores. Ces dernières possèdent, en effet, une cinétide typique d'un Dinoflagellé : leur connaissance constitue le meilleur critère de la nature péridinienne de ces Protistes.

Ces dinospores sont de formes très variées, ce qui laisse présager un polyphylétisme. Nous nous étions proposé de tirer de leur étude morphologique les arguments permettant de classer par affinités les parasites au sein des Péridiniens libres. Nous avons dû y renoncer. Certes, les Blastodinides, Oodinides, les *Haplozoon* et les *Chytriodinium* paraissent, à ce point de vue, constituer un groupe homogène : leurs spores, pourvues de sillon et ceinture en croix, le premier longitudinal, la seconde subéquatoriale et fermée, ressemblent toutes à un *Gymnodinium*. Quant aux autres, CHATTON a déjà fait remarquer que « vouloir répartir les Péridiniens parasites d'après le type de leurs spores dans les subdivisions existantes obligerait par exemple à faire des *Syndinium* trois familles et à en créer une quatrième pour *Trypanodinium* ». On peut évidemment objecter que ces Protistes sont considérablement dégradés par le parasitisme et que le seul caractère qu'ils présentent en commun — celui de posséder des dinocaryons à cinq chromosomes dans des plasmodes polymorphes — n'implique pas qu'ils appartiennent à la même famille (1). Par contre, les trophontes de *Duboscquella* et *Amœbophrya* possèdent en commun suffisamment de caractères morphologiques et biologiques pour qu'il soit impossible — croyons-nous — de douter de leurs affinités. Or, leurs spores ne se ressemblent pas. Est-ce une conséquence du parasitisme ?

Chez les Métazoaires, la morphologie des éléments reproducteurs et les premiers stades du développement ne sont pas affectés par le parasitisme des individus. Leur étude permet de préciser la phylogénie de ces animaux, et de les intégrer dans la systématique des formes libres. Par contre, la plupart des Protistes parasites constituent des ordres, des classes, voire des sous-embranchements qui ne comptent aucune espèce libre (2), et dont les affinités sont encore l'objet de nombreuses

(1) La morphologie des spores n'autorise pas même la diagnose spécifique des *Syndinium*. CHATTON (1952) distingue, selon que les spores sont gyro- ou cochlodiniformes, deux sous-genres : *Syndinium* parasite de *Paracalanus* et *Cochlosyndinium* parasite de *Corycæus*. Si l'on se rapporte à son travail original de 1920, d'où est issue l'illustration qu'il donne, on s'aperçoit que les macrospores de *Cochlosyndinium corycei* proviennent *pro parte* de parasites de *Paracalanus*, ainsi que les deux types de ses microspores (dont l'une est décrite sous le nom d'*Atelodinium*). Par contre, la macrospore de *Syndinium sensu stricto* se rapporte en réalité à un parasite de *Corycæus*.

(2) Sans parler de nombreux genres ou familles qui restent *incertæ sedis*.

controverses. C'est dire qu'à aucun moment du cycle évolutif de ces organismes ne s'observent d'éléments dont les caractères archaïques permettraient de retrouver, de façon certaine, une filiation.

Que la morphologie sporale ait permis de rapporter aux Péridiniens nombre de parasites apparaît plutôt comme une exception due à la constitution très spéciale et relativement stable de la cinétide de ces Flagellés. Vouloir en déduire des arguments plus précis nous paraît hasardeux : un *Syndinium* à spore cochlodiniforme a-t-il pour ancêtre direct un Péridinien libre à ceinture spiralée, ou dérive-t-il, par une évolution parallèle à celle des Gymnodiniens libres, d'un *Syndinium* à spore gyrodiniforme, nous ne saurions le dire. Le fait que le polymorphisme sporal soit beaucoup moins accentué chez les Péridiniens épicellulaires que chez les endocellulaires nous conduirait plutôt à la deuxième hypothèse, le parasitisme des premiers nous paraissant plus primitif que celui des seconds.

F. — DUALITÉ SPORALE. NATURE DES SPORES

Pour une même espèce, la dimension des spores est fonction des ressources nutritives dont le trophonte a disposé : les spores issues d'un *Oodinium* détaché prématurément de son hôte (100 µ de long, au lieu de 130 à 140 µ) sont, en effet, plus petites que celles d'un trophonte ayant achevé sa croissance. De même, *Amœbophrya ceratii,* selon le Péridinien qui l'héberge, donne naissance à des spores dont la grosseur oscille entre 5 et 12 µ. Le facteur trophique intervient seul chez les ectoparasites; des individus placés dans les mêmes conditions produisent des spores de dimensions sensiblement égales. Mais bien souvent, on observe, pour un endoparasite déterminé, l'individualisation de spores de tailles différentes et parfois morphologiquement distinctes : au sein d'un même hôte, certains trophontes donnent des macrospores, tandis que d'autres se résolvent en microspores. Le fait a déjà été reconnu par Chatton.

Le dimorphisme des éléments reproducteurs traduirait-il l'existence d'un processus sexué ? D'une façon très générale, micro- et macrosporogenèse suivent un cours semblable et aucun indice de sexualisation ne permet de distinguer entre eux les trophontes. Quelques exceptions sont cependant à signaler. C'est tout d'abord le cas de *Coccidinium duboscqui* chez lequel, selon Chatton, les trophontes fournissant les macrospores sont plus riches en réserves amylacées et s'entourent d'un kyste avant de se diviser. Chez *Duboscquella aspida,* les macrosporocytes restent agrégés en chapelet tandis que les microsporocytes s'égrènent sitôt leur formation. De telles observations sont insuffisantes à elles seules pour plaider en faveur d'un processus sexué. La copulation des spores n'a, en effet, jamais été observée chez ces espèces. Chez d'autres Péridiniens, par contre *(Duboscquella tintinnicola, D. anisospora, Coccidinium mesnili, Noctiluca miliaris),* plusieurs auteurs ont décrit l'accolement puis la fusion des éléments flagellés. Au cours de très nombreux élevages de diverses espèces de *Duboscquella,* nous avons cherché à retrouver les processus suivis par nos devanciers, mais en aucun cas il ne nous a été donné d'observer la fécondation. Fréquemment, il est vrai, nous avons rencontré des spores nageant accolées deux à deux. Suivies au microscope inversé, en eau renouvelée, ces spores se sont toujours séparées l'une de l'autre. Mises entre lame et lamelle (milieu confiné), elle se fondent bien en une masse commune qui s'arrondit, mais il s'agit d'un processus de dégénérescence, comme en témoignent les colorations (Feulgen) : il n'y a pas de caryogamie. L'existence de couples, dans le matériel que nous avons observé, tient, selon nous, à une plasmotomie encore incomplète des derniers éléments fournis par la sporogenèse.

Il ne semble pas cependant que cette interprétation soit à généraliser, puisque Duboscq et Collin, Chatton, puis Grassé, ont assisté à l'appariement des spores : *Duboscquella tintinnicola* est isogame; il y a toujours, selon Grassé, union d'une macro- et d'une microspore de *D. anisospora.* Chez *Coccidinium mesnili* (1) existe, selon Chatton, un grand polymorphisme des spores; parmi ces dernières, deux seraient « des subisogamètes dont la fusion a été observée minutieusement à bien des reprises ». Nous n'avons retrouvé — nous l'avons dit — aucune de ces trois espèces, mais ce que nous pouvons dire, c'est que pour tous les Péridiniens étudiés, nous avons été incapable de mettre en évidence, malgré de multiples observations, un processus sexué. Nous sommes donc amené, à titre de conclusion, à formuler l'hypothèse suivante : la sporogenèse des Péridiniens (qu'il y ait ou non anisosporogenèse) représenterait initialement une forme de reproduction sexuée, mais cette dernière ne se serait maintenue que chez quelques espèces seulement; chez les autres, les spores seraient susceptibles de reproduire directement de nouveaux trophontes (2).

Une telle perte de la sexualité n'est pas pour nous surprendre. On sait en effet (Cleveland) que les Hypermastigines de la Blatte *Cryptocercus,* au moment de la mue de l'hôte, présentent une évolution sexuée qui fait défaut chez les Flagellés termiticoles. Chez ces derniers, toutefois, on assiste, lors de la mue imaginale de l'hôte, à des transformations complexes qui aboutissent à l'individualisation de formes gamétoïdes vouées à la dégénérescence. Chez les Grégarines également, la copulation des éléments reproducteurs peut faire défaut et l'on connaît de nombreux cas de développement « parthénogénétique » de « gamétokystes ».

(1) Dans cette espèce, Chatton n'a pas observé de sexualisation des trophontes
(2) La contamination, directement par la spore, a été obtenue chez deux espèces : *Protoodinium chattoni* (Hovasse) et *Duboscquella aspida* (Cachon).

III. — CONSIDÉRATION SUR LA SYSTÉMATIQUE DES PÉRIDINIENS PARASITES

Tous les auteurs se fondent principalement sur la morphologie des spores pour admettre — rappelons-le — le polyphylétisme des Péridiniens parasites. Cependant, ces parasites, en l'absence de données permettant de préciser leurs origines diverses, ont tous été groupés jusqu'ici dans une même tribu, celle des *Blastodinida* que CHATTON (1952) range parmi les Trophontodinines.

Pour hétérogène que soit cette légion des Trophontodinines, il ne fait aucun doute que tous ses représentants sont apparentés aux Normodinines Chatton (les caractères des autres Péridiniens, Adinides et Dinophysines, sont bien spéciaux).

Dérivent-ils de Gymnodinides ou de Péridinides ? Nous ne pensons pas que, de la seule étude des spores, il soit possible de serrer de plus près le problème : n'existe-t-il pas, en effet, chez *Peridinium* par exemple, des stades de multiplication dépourvus de coque et dont la morphologie est très proche d'un Gymnodinide ? Parmi ces derniers, ne range-t-on pas dans une même famille des genres très variés dont la ceinture est ou antérieure équatoriale ou postérieure, circulaire ou ouverte, et plus ou moins hélicoïdale ? C'est donc aux caractères cytologiques et physiologiques des trophontes eux-mêmes qu'il faut surtout s'adresser pour rechercher des critères phylogénétiques, en dépit des modifications dues à leur vie parasitaire.

Nous sommes ainsi amené à ne laisser dans la tribu des *Blastodinida* que les *Blastodinidæ*, les *Protoodinidæ*, les *Apodinidæ*, les *Haplozoonidæ* et les *Oodinidæ* (1). Ainsi limitée, cette tribu présente d'étroites affinités avec celle des *Dinococcidæ*. Toutes leurs spores sont du même type, gymnodiniformes : elles ne présentent pas de dualité de taille. Leurs trophontes sont généralement mononucléés (si des mitoses interviennent, elles restent longtemps figées au stade anaphasique). Leur nombre chromosomique est élevé. Ils sécrètent une coque cellulosique et leur sporogenèse, palintomique totale ou itérative, s'effectue sous

(1) Nous croyons nécessaire de séparer les *Protoodinium* des *Oodinidæ*. Les premiers, seuls, ont un hypocône bien développé et distinct du pédoncule de fixation. Nous ne tiendrons pas compte du genre *Paulsenella* que CHATTON incorpore aux Oodinides. Il nous paraît en effet prématuré de vouloir rapporter aux Péridiniens des Protistes dont on ne connaît pas la spore et dont on ignore totalement la cytologie, en se fondant seulement sur le fait que leur membrane est cellulosique, leur noyau volumineux et leurs stades de multiplication palmelloïdes.

cette enveloppe (qui se rompt plus ou moins tôt). Ils ne sont jamais phagotropes et certains ont conservé le pouvoir de photosynthèse. A juste titre, CHATTON a montré les similitudes entre *Blastodinium* et *Pyrocystis*. Nous avons nous-même découvert un authentique Dinococcide parasite, *Stylodinium gastrophylum*, fixé par son pédoncule à l'endoderme de divers Siphonophores Calycophorides. Il ne diffère de ses congénères dulçaquicoles libres que par l'absence de pigments.

Dinococcides et Blastodinides dérivent vraisemblablement de Péridinides. Ces derniers ont toujours une ceinture fermée ou peu ouverte, approximativement équatoriale; eux aussi peuvent se diviser palintomiquement et donner naissance, à l'intérieur de leur thèque cellulosique, à des spores nues gymnodiniformes. En outre, HOVASSE (1935) a montré, chez *Oodinium* et *Protoodinium*, que l'imprégnation argentique mettait en évidence, chez ces parasites, une tabulation comparable à celle des Péridiniens cuirassés.

Peut-être convient-il de rattacher aux *Blastodinida* la famille des *Diplomorphidæ*, bien que leurs spores s'écartent notablement du type gymnodinien; en effet, elles sont rendues turgescentes par la présence d'une lacune aqueuse importante qui estompe, en grande partie, la ceinture. Cette lacune est beaucoup moins développée chez les autres *Blastodinida*. Nous avons, par ailleurs, émis une hypothèse permettant d'expliquer les particularités du cycle évolutif de ces Protistes (endoparasites devenus secondairement ectoparasites).

Nous grouperons les *Amœbophryidæ*, *Duboscquellidæ* et *Syndinidæ*, tous endoparasites, dans une nouvelle tribu, celle des *Duboscquodinida*. Leur évolution dans le sens animal est beaucoup plus accentuée : ils ne sécrètent jamais de cellulose (1), sont dépourvus de plastes (même de leucoplastes), peuvent être phagotrophes. Ils possèdent souvent des trichocystes. Les trophontes des *Duboscquodinida* sont généralement polyénergides, les chromosomes de leurs noyaux sont peu nombreux (de 5 à 8). Des divisions plasmodiales précèdent l'individualisation des spores; elles s'effectuent soit *in situ*, en cours de croissance, à l'intérieur de l'hôte (Syndidinés), soit à partir d'un stade libre flagellé qui continue à s'accroître grâce à une volumineuse inclusion alimentaire (sporocytes primaires des *Duboscquella*, vermiforme des *Amœbophrya*). Les trophontes eux-mêmes de ces deux derniers genres sont flagellés et polycinétiques. Leurs spores sont très polymorphes, certaines rappellent *Oxyrrhis*, d'autres *Gyrodinium* ou *Cochlodinium*; elles ne sont jamais de type *Gymnodinium*.

Par tous ces caractères les Duboscquodinides sont bien différents des *Blastodinida*, des *Dinococcida* et des *Trophontodinines* en général. Nous croyons qu'ils tirent leur origine de Péridiniens nus. N'existe-t-il pas aussi, chez ces derniers, une tendance à la structure polyénergide et polycinétique *(Polykrikos)* et pour certains une phase sporogonique *(Noctiluca, Leptodiscus)*. La ceinture des Dubosquodinides (de la spore

(1) La capsule des *Syndinium*, de nature conjonctive, appartient à l'hôte.

ou du trophonte) affecte, nous l'avons vu, des dispositions très variées qui ne se retrouvent que chez les Gymnodinides. Nous avons indiqué comment pouvaient s'expliquer les différences de caryotype entre ces deux groupes.

La position systématique des *Coccidinidæ* reste pour nous fort énigmatique. La présence d'une membrane kystique pourvue de sporoductes, le perlage radiaire des dinospores, la morphologie très aberrante de ces dernières, l'absence de toutes données précises sur la structure du noyau et les modalités de sa division ne nous permettent pas d'avoir une opinion sur des Protistes que nous n'avons pas personnellement observés. CHATTON et BIECHELER ont eux-mêmes hésité avant de les considérer comme Péridiniens (1). Seule la ressemblance de leurs jeunes trophontes avec ceux d'*Amœbophrya* et de *Duboscquella* nous les fait ranger, provisoirement du moins, parmi les *Duboscquodinida*.

(1) « Les *Coccidinium* constituent le type d'un ordre nouveau, les *Coccidinea*, avec la famille des *Coccidinidæ* qu'on peut placer tout aussi bien dans les *Sporozoaires* que dans les Dinoflagellés » (CHATTON et BIECHELER, 1934). Les recherches ultérieures de ces auteurs sur les *Coccidinium* n'apportent aucun argument nouveau à ce sujet, bien au contraire : les spores qu'ils décrivent en 1936 s'écartent davantage du type syndinien que celles qu'ils ont primitivement observées.

RÉSUMÉ

Les Péridiniens parasites sont, le plus souvent, à ce point modifiés dans leur morphologie que leurs affinités avec les formes libres sont difficiles à mettre en évidence. Ceinture et sillon, épicône et hypocône ne sont pas apparents, cinétide pleurocontée et hétérodyname, pusule, argyrome, plastes et pigments manquent généralement. Deux critères jusqu'ici ont été surtout retenus pour rapporter ces Protistes à la classe des Dinoflagellés : cinétide des spores (dinospores) et mode de division nucléaire des sporocytes (dinomitose syndinienne). Aussi la méconnaissance de ces derniers rendait-elle douteux le rattachement aux Péridiniens de nombreux Protistes parasites.

En huit années de pêches planctoniques presque quotidiennes, nous avons observé la plupart des Péridiniens parasites décrits. Nous en avons repris l'étude et approfondi leur cytologie et les modalités de leur évolution. La découverte d'espèces et de genres nouveaux nous a permis de compléter ces données et d'intégrer à la classe des Dinoflagellés des Protistes jusqu'ici *incertæ sedis*.

Deux objectifs principaux ont orienté notre travail : préciser les homologies de structure entre Péridiniens libres et Péridiniens parasites, dégager les caractères essentiels du cycle évolutif de ces derniers.

Morphologie et cytologie comparées.

Un premier point a retenu notre attention : c'est l'importance morphogénétique d'appareils fibrillaires que possèdent la plupart des parasites et beaucoup de formes libres. Nous avons distingué deux systèmes : l'un directement relié au centrosome (système cytopharyngien), l'autre qui en dérive indirectement par l'intermédiaire d'une production particulière de cet organite, le périnéma (système périnématique). Le premier intéresse la région du corps cellulaire voisine du sillon longitudinal; le périnéma, lui, est sous-jacent à la ceinture. En suivant l'évolution de ces formations, on put ainsi repérer ce qui correspond à la ceinture et sillon, épicône et hypocône, même chez des individus végétatifs dont la morphologie s'écarte beaucoup de celle d'un Dinoflagellé typique.

La ceinture (et le périnéma) des trophontes ectoparasites (*Protodinium* excepté) est postérieure. Le corps cellulaire correspond presque entièrement à l'épicône. L'hypocône est réduit ou s'incorpore au pédoncule de fixation. Le germe infestant d'endoparasites présente la même constitution, puis subit de profondes modifications morpholo-

giques lorsqu'il pénètre dans l'hôte. Sa ceinture devient très antérieure. Progressivement ou brusquement au cours du développement, elle gagne à nouveau la région postérieure du corps avant que ne commence la sporogenèse.

Cinétide.

Chez le trophonte parasite, ou bien tout le système flagellaire est absent, ou bien les fouets sont nombreux, tous semblables. Ceux-ci sont homologues du flagelle traînant des formes libres, le flagelle transversal n'apparaît que chez la spore, à la suite de divisions différentielles des blépharoplastes.

Noyau.

Si l'intercinèse est de courte durée (sporocytes, trophontes polynucléés), le noyau est fait de chromosomes épais, moniliformes, enchevêtrés au sein d'un nucléoplasme peu abondant. Un tel type nucléaire (dinocaryon de CHATTON) est fréquent chez les Péridiniens libres : toutefois il n'est pas spécial aux Dinoflagellés et s'observe chez d'autres Protistes : il résulte de la persistance, après la télophase, de la spiralisation chromosomique.

Lorsque le parasite, à l'état végétatif, reste mononucléé, son noyau s'hypertrophie, devient vésiculeux, très clair (noyau synénergide de CHATTON). Les chromosomes sont imperceptibles dans un suc nucléaire important; seuls sont chromatiques de volumineux nucléoles. Nous nous sommes assuré que de tels noyaux ne sont pas polyploïdes. L'étude de leur évolution nous a permis de préciser la constitution des chromosomes de Péridiniens (chromonema, matrice, gaine), celle des nucléoles et le cycle d'activité de ces organites.

Mitose.

Les premières divisions des gros noyaux synénergides montrent, mieux que celles des dinocaryons (mitose syndinienne de CHATTON), le détail des processus mitotiques. Ce sont des pleuromitoses présentant toutefois de nombreux points communs avec une orthomitose. Les centromères ne sont pas seuls responsables de la ségrégation des chromatides; des fibrilles distinctes de celles du fuseau les connectent au centrosome. Peu avant l'anaphase, les chromatides convergent à l'équateur du noyau, mais ne constituent pas cependant de plaque métaphasique : elles ne se disposent pas selon un plan et sont extérieures au fuseau qui est latéral. Des Foraminifères, Radiolaires, Sporozoaires, Flagellés termiticoles offrent des images mitotiques analogues.

Aux divisions ultérieures de la sporogenèse s'observent toutes les transitions avec la mitose du type syndinien; aussi nous semble-t-il probable que chez cette dernière également les centromères soient sous la dépendance d'un centrosome.

Cycles évolutifs.

Tous les intermédiaires s'observent entre les types d'évolution végétative (polyénergide, synénergide) et sporogonique (syntomique, palintomique, palisporogénétique) définis par CHATTON.

Le déclenchement de la sporogenèse n'est pas dû à l'arrêt de la nutrition. Il peut être comparé, HOVASSE l'a remarqué, à celui de la segmentation de l'œuf. Il dépend de facteurs intrinsèques : maturation du trophonte, activation et peut-être régulation. L'activation, comme dans le cas d'une parthénogenèse expérimentale, peut être provoquée par des agents physico-chimiques, un traumatisme, un déséquilibre trophique. Ce dernier, dans les conditions naturelles, est une conséquence et non une cause de l'activation : celle-ci s'accompagne en effet de modifications physiologiques (passage de l'osmotrophie à la phagotrophie...), de remaniements cytoplasmiques (occlusion du cytopharynx, étranglement du pédoncule absorbant, sécrétion d'une coque) qui provoquent l'isolement du parasite.

Aucun indice de sexualité n'a été relevé chez les espèces étudiées. Dans certains cas, nous avons obtenu le développement direct des spores. Si ces dernières avaient primitivement la valeur de gamètes, d'une façon générale, elles ont probablement perdu la faculté de copuler.

Morphologie, cytologie et physiologie permettent de distinguer, chez les Péridiniens parasites, deux tribus : *Blastodinida* et *Duboscquodinida*. Les premiers sont apparentés aux Trophontodinines et aux *Peridinida*, les seconds dériveraient vraisemblablement des *Gymnodinida*.

BIBLIOGRAPHIE

Belar (K.), 1926. — Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichende morphologische Studie. G. Fischer, Jena.

Biecheler (B.), 1934. — Sur un Dinoflagellé à capsule périnucléaire, *Plectodinium* nov. gen. *nucleovolvatum* nov. sp., et sur les relations des Péridiniens avec les Radiolaires. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **198**, p. 404. — 1952. Recherches sur les Péridiniens. *Bull. Biol. France et Belgique*, Suppl. **36**, p. 1-145.

Borgert (A.), 1897. — Beitrage zur Kenntniss des in *Sticholonche zanclea* und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten (Spiralkörper Fol, *Amœbophrya* Koeppen). *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, **63**, p. 141.

Boschma (H.), 1948. — Sur les organelles d'absorption chez une espèce d'*Amallocystis (Protozoa Ellobiopsidæ). Proc. Kon. Ned. Akad. Wetersch.* Amsterdam, **51**. — 1949. *Ellobiopsidæ. Discovery Reports*, **25**.

Brooks (W.) et Kellner (C.), 1908. — On *Oikopleura tortugensis*, a new Appendicularian from the *Tortugas*, Florida, with notes on its embryology. Carnegie Inst. Publ. n° 102, p. 189-194.

Brown (E.) et Hovasse (R.), 1945. — *Amyloodinium ocellatum* (Brown) a Peridinian parasitic on marine fishes. A Complementary Study. *Proc. Zool. Soc.*, **116**, part 1, p. 33-46.

Butschli (O.) et Askenasy (E.), 1885. — Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. *Morph. Jahrb.*, *X*, p. 529-577.

Cachon (J.), 1953. — Morphologie et Cycle évolutif de *Diplomorpha paradoxa* (Rose et Cachon), Péridinien parasite des Siphonophores. *Bull. Soc. Zool. France*, **78**, n° 5-6, p. 408-414. — 1957. Sur quelques techniques de pêches planctoniques pour études biologiques. *Bull. Inst. Océan.*, n° 1103, p. 1-6.

Caullery (M.), 1910. — *Ellobiopsis chattoni* n. gen., n. sp., parasite de *Calanus helgolandicus* Claus., appartenant probablement aux Péridiniens. *Bull. Soc. Biol. France-Belgique*, **44**.

Chatton (E.), 1910. — Sur l'existence de Dinoflagellés parasites cœlomiques. Les *Syndinium* chez les Copépodes pélagiques. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **102**, p. 654-656. — 1920. Les Péridiniens parasites. Morphologie, reproduction, éthologie. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **59**, p. 1-475. — 1922. Sur le dimorphisme et la maturation des spores des Syndinides (Péridiniens). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **174**, p. 126-128. — 1923. Les Péridiniens parasites des Radiolaires. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **177**, p. 1246. — 1934. L'origine péridinienne des Radiolaires et l'interprétation parasitaire de « l'anisosporogenèse ». *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **198**, p. 309. — 1938. Titres et travaux scientifiques (1906-1937). — 1952. Classe des Dinoflagellés ou Péridiniens. *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, **1**, fasc. 1, p. 309-390.

Chatton (E.) et Biecheler (B.), 1934. — Les Coccidinides, Dinoflagellés coccidiomorphes parasites de Dinoflagellés, et le phylum des *Phytodinozoa*. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **199**, p. 252-255. — 1935. Les *Amœbophrya* et les *Hyalosaccus*; leur cycle évolutif. L'ordre nouveau des Cœlomastigines dans les Flagellés. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **200**, p. 505-507. — 1936. Documents nouveaux relatifs aux Coccidinides (Dinoflagellés parasites). La sexualité de *Coccidinium mesnili*. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **203**, p. 573-575.

Chatton (E.) et Grassé (P. P.), 1929. — Le chondriome, le vacuome, les vésicules osmiophiles, le parabasal, les trichocystes et les cnidocystes du Flagellé *Polykrikos schwartzi* Bütsch. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **100**, p. 281-284.

Chatton (E.) et Hovasse (R.), 1937. — *Actinodinium apsteini* nov. gen., nov. sp., Péridinien parasite entérocœlomique des *Acartia* (Copépodes). *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **79**, N. et R., n° 1, p. 24-29.

Chatton (E.) et Weill (R.), 1924. — Sur l'appareil flagellaire des Péridiniens et en particulier du *Polykrikos schwartzi* et sur ses relations avec l'appareil nucléaire. *C. R. Soc. Biol.*, **91**, p. 580-584.

Cleveland (L. R.), 1949. — The whole life cycle of chromosomes and their coiling systems. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, **39**, part 1, p. 1-100.

Collin (B.), 1913. — Sur un Ellobiopsidé nouveau, parasite des Nébalies (*Parallobiopsis coutieri* nov. gen., nov. sp.). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **156**, p. 1332.

Coutière (H.), 1940. — Sur les *Ellobiopsis* des Crevettes bathypélagiques. *Rés. Camp. Scient. Albert I^er^ Monaco*, fasc. 103.

De Robertis, Nowinski et Saez, 1956. — *General Cytology*. Saunders Co., London.

Dogiel (V.), 1906 *a*. — Beiträge zur Kenntniss der Peridineen. *Mitt. aus. der Zool. Stat. zu Neapel*, **18**, p. 1-45. — 1906 *b*. *Haplozoon armatum* nov. gen., nov. sp. der Vertreter einer neuen Mesozoagruppe. *Zool. Anz.*, **30**, p. 895-899. — 1908. *Catenata* eine neue Mesozoengruppe. *Zeitschr. f. Wiss.*, **89**, p. 417-487, pl. 26-28. — 1910. Untersuchungen über einige neue *Catenata*. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, **94**, p. 400-446.

Duboscq (O.) et Collin (B.), 1910. — Sur la reproduction sexuée d'un Protiste parasite des Tintinnides. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **151**, p. 340-341.

Enz (G.), 1909. — Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. *Arch. f. Prot.*, **15**, p. 93-226.

Estable (C.) et Sotello (F. R.), 1951. — Una nueva estructura celular : el nucleolonema. *Publ. Inst. Inv. Cien. Biol.*, **1**, p. 105.

Fage (L.), 1938. — A propos d'un nouvel Ellobiopsidé, *Amallocystis capillosus* nov. sp., parasite de *Pasiphæ tarda* Kröper (Crust. Décap.). Trav. Stat. Zool. Wimereux, **13**.

Fol (H.), 1883. — Sur le *Sticholonche zanclea* et un nouvel ordre de Rhizopodes. *Mém. Inst. Nat. Génevois*, 15.

Foyn (B.), 1936. — Ueber die Kernverhältnisse der Foraminifere *Myxotheca arenilega* Sch. *Arch. f. Prot.*, **87**, p. 272-295.

Grassé (P. P.), 1952. — Les Pleuromitoses, in *Traité de Zoologie*, **1**, fasc. 1, p. 104-116. — Les *Cœlomastigina* (Chatt. et Biech., 1935) et les *Blastuloidæ* Nereisheimer, 1904. *Ibidem*, p. 1020-1022. — Les *Ellobiopsidæ* (Coutière, 1911). *Ibidem*, p. 1023-1030.

Grassé (P. P.) et Dragesco (J.), 1957. — L'ultrastructure du chromosome des Péridiniens et ses conséquences génétiques. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **245**, p. 2447-2452.

Hall (R.), 1925 *a*. — Mitosis in *Ceratium hirundinella* with notes on nuclear phenomena in encysted forms and the question of sexual reproduction. *Univ. Calf. Publ. Zool.*, **28**, p. 24-54. — 1925 *b*. Binary fission in *Oxyrrhis marina* Dujardin. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **26**, n° 16, p. 281-324.

Hasle (G. R.) et Nordli (E.), 1934. — Form variation in *Ceratium fusus* and *tripos* populations in cultures and from the sea. *Avhandl. Norske Vidensk. Akad. Mat. Nat.*, **51**, n° 4.

Heitz (E.), 1935. — Chromosomenstruktur und Gene. *Zeitschr. Induk. Abst. Vererb.*, **70**, p. 402.

Hertwig (R.), 1877 *a*. — Ueber *Leptodiscus medusoides*, eine neue den Noctilucen verwabdte Flagellate. *Jenaische Zeitsch. f. Naturwiss.*, **11**, p. 307-323. — 1877 *b*. Studien über Rhizopoden. I. *Sticholonche zanclea*. *Jenaisch. Zeitsch. f. Naturwis.*, **11**, p. 327. — 1920. Die Einkernigkeit bei den Acantharien. *Arch. f. microsc. Anat.*, **94**.

Hollande (A.) et Cachon (J.), 1953. — Morphologie et évolution d'un Péridinien parasite des œufs de Sardine *(Ichthyodinium chabelardi)*. *Bull. St. Aquic. et pêche Castiglione*, nouv. série, n° 4).

HOLLANDE (A.) et ENJUMET (M.), 1953 *a*. — Parasites et cycle évolutif des Radiolaires et des Acanthaires. *Bull. Stat. Aquic. et Péche Castiglione*, série 7, p. 153-176. — 1953 *b*. Contribution à l'étude des Sphærocollides et de leurs parasites. Partie I. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e série, **15**, p. 405-437. — 1959. La polyploïdie du noyau végétatif des Radiolaires. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **248**, p. 2641-2643. — 1960. Cytologie, évolution et systématique des Sphæroïdes (Radiolaires). *Arch. Museum, Paris*, **7**, 7e série, p. 1-134.

HOLLANDE (A.), ENJUMET (M.) et MANCIET (J.), 1953. — Les Péridiniens parasites des Phæodariés et le problème de la sporogenèse chez ces Radiolaires. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **236**, p. 1607-1609.

HOVASSE (R.), 1923 *a*. — *Endodinium chattoni* nov. gen., nov. sp., parasite des Velelles. Un type exceptionnel de variation du nombre des chromosomes. *Bull. Biol. France-Belgique*, **62**, fasc. 1, p. 107-130. — 1923 *b*. Les Péridiniens intracellulaires. Zooxanthelles et *Syndinium* chez les Radiolaires coloniaux. Remarques sur la reproduction des Radiolaires. *Bull. Soc. Zool. France*, **48**, p. 337-338. — 1923. Quelques faits nouveaux concernant le parasitisme de *Blastodinium* et de *Syndinium*. *C. R. Soc. Biol.*, Marseille, **89**, p. 321. — 1926. *Parallobiopsis coutieri* Collin. Morphologie, cytologie, évolution, affinités des *Ellobiopsidæ*. *Bull. Biol. France-Belgique*, **60**. — 1935. Deux Péridiniens parasites convergents : *Oodinium poucheti* (Lemm.), *Protoodinium chattoni* gen. nov., sp. nov. *Bull. Biol. France-Belgique*, **79**, fasc. 1, 28 p. — 1951. Contribution à l'étude de la cnidogenèse chez les Péridiniens. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **87**, p. 299-334. — 1951. Contribution à la connaissance biologique des *Ellobiopsidæ* : la sporulation chez *Ellobiopsis fagei* nov. sp. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **233**, p. 980-982. — 1952. Les *Ellobiopsidæ* se propagent par flagellispores. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **181**.

HOVASSE (R.) et BROWN (E. M.), 1953. — Contribution à la connaissance des Radiolaires et de leurs parasites syndiniens. *Ann. Sc. Nat.*, 11e série, **15**, p. 405-435.

HUGHES (A. F.) et SWANN (M. M.), 1948. — Anaphase movements in the living cell. A study with phase contrast and polarized light on chick tissue cultures. *Journ. Exp. Biol.*, **25**, p. 45.

ISHIKAWA (C.), 1891. — Vorlaüfige Mitteilungen ueber die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. *Zool. Anz.*, **14**. — Studies of reproductive elements. II : *Noctiluca miliaris* Sur. : its division and spore-formation. *Journ. Coll. Sc. Imperial Univ. Tokyo, Japan*, **6**, part IV, p. 297-334. — 1894. Ueber die Kernteilung ben *Noctiluca miliaris*. *Ber. Naturf. Ges. Freiburg*, **8**. — 1899. Further observations on the nuclear division of *Noctiluca*. *Journ. Sc. Coll. Imperial Univ. Tokyo*, **12**.

JOLLOS (V.), 1910. — Dinoflagellatenstudien. *Arch. f. Prot.*, **19**, p. 178-206.

KELLNER (C.), 1907. — Bericht über Embryologie von *Oikopleura Zool. Anz.*, **31**, p. 653-654.

KOFOID (CH. A.) et SWEZY (O.), 1921. — The free-living unarmoured Dinoflagellata. *Memoirs Univ. Calif.*, **5**, p. 1-534.

KOEPPEN (N.), 1894. — *Amœbophrya sticholonchæ* nov. gen., nov. sp. (corps spiral de FOL). *Zool. Anz.*, **17**, p. 417-424. — 1903. *Hyalosaccus ceratii* nov. gen., nov. sp., parasit Dinoflagellat'. *Zapiski Kiev. obshch.*, **16**, p. 89-135.

KOROTNEFF (A.), 1891. — Zoologische paradoxen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, **51**, p. 613-628, p. XXX-XXXII.

KUWADA (Y.) et NAKAMURA (T.), 1934. — Behaviour of chromonemata in mitosis II. *Cytologia*, **5**, p. 36-37.

LAACKMANN (H.), 1906. — Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Tintinniden. *Zool. Anz.*, **30**, p. 440-443.

LE CALVEZ (J.), 1938. — Recherches sur les Foraminifères. I : Développement et reproduction. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **80**, p. 163-333.

LÉGER (L.) et DUBOSCQ (I. O.), 1908. — L'évolution schizogonique de l'*Aggregata (Eucoccidium) eberthi* (Labbé). *Arch. f. Prot.*, **12**, p. 44-108.

LOHMANN (H.), 1908. — Untersuchungen zur Feststellung des Vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters*, Kiel, N. F., **10**, p. 129-370, pl. IX-XVIII.

NERESHEIMER (E.), 1904. — Ueber *Lohmannella catena*. *Zeitschr. f. wiss. zool.*, vol. **76**, p. 137-167, pl. X-XI. — 1908. Die Mesozoen. *Zool. Zentralblatt*, **15**, p. 257-312.

NIGRELLI (R. F.), 1936. — The morphologie, cytology and life-history of *Oodinium ocellatum* Brown, a Dinoflagellate parasitic on marine fishes. *Zoologica*, N. Y., **21**, p. 129.

PÄTAU (K.), 1937. — SAT-Chromosom und Spiralstruktur der Chromosomen der extrakapsulären Körper (*Merodinium* spec.) von *Collozoum inerme* Müller. *Cytologia*, Fujii Jubilaei Volumen, pars II, p. 641-1146. — 1937. Ueber die Natur der sog. Anisosporen der Radiolarien. *Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges.*, Leipzig.

POUCHET (G.), 1882. — Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités d'organisation qui les rapprochent des Noctiluques. *C. R. Acad. Sc.*, Paris 2e semestre, **95**, n° 18, p. 794-796. — 1884. Sur un Péridinien parasite. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **98**, p. 1345-1346. — 1885. Troisième contribution à l'histoire des Péridiniens marins. *Journ. Anat. Phys.*, **21**, p. 526-534.

RIS (H.), 1945. — The structure of meiotic chromosomes in the Grasshopper and its bearing on the nature of « chromomeres » and lampbrush chromosomes. *Biol. Bull.*, **89**, p. 242-257. — 1954. The submicroscopic structure of chromosomes. *Fine Structure of Cells Symposium*, Leiden, séries B, n° 21, p. 121-134.

ROBIN (CH.), 1878. — Recherche sur la reproduction gemmipare et fissipare des Noctiluques. *Journ. Anat. et Phys.*, 14e année, n° 5, p. 563-629.

SCHRADER (F.), 1953. — *Mitosis. The movements of Chromosomes in Cell Division*. 2nd edition, Columbia Univ. Press, New-York, 159 p.

SERRA (J.), 1948. — Composition of chromonemata and matrix and the rôle of nucleoproteins in mitosis and meiosis. *C. S. H. Symp. Quant. Biol.*, **12**, p. 192. Genetica General e filosofia, Coimbra, 1948.

SHUMWAY (W.), 1924. — The genus *Haplozoon* Dogiel. Observations on the life history and systematic position. *Journ. Paras.*, **11**, p. 59.

SKOCZYLAS (O.), 1958. — Ueber die Mitose von *Ceratium cornutum* und einigen anderen Peridineen. *Arch. f. Protist.*, **103**, Heft L/2, p. 193-225.

ZIMMERMANN (W.), 1930. — Neue und wenig bekannte Kleinalgen von Neapel I-IV. *Zeitschr. f. Bot.*, **23**, 11 fig.

LÉGENDES DES PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE I

Fig. *1 à 5.* — *Cyttarocylis ehrenbergi* parasité par *Duboscquella aspida.* Trophonte adulte, sporocytes et spores (× 250). L'un des sporocytes, plus gros que les autres (fig. *3* et *4*), contient l'inclusion trophique.

Fig. *6.* — *Amœbophrya ceratii.* Trophonte en cours de croissance (in *Prorocentrum micans*) (× 1 800) ; remarquer le cytopharynx ouvert latéralement sur une vacuole digestive. Coupe oblique.

PLANCHE II

Fig. *7 et 8.* — *Amœbophrya ceratii.* Trophonte adulte (in *Godioma* sp.). Coupe transversale et *in toto.*

Fig. *9 et 10.* — *Amœbophrya ceratii.* Microsporocytes (disposés en hélice). (× 2 000.)

Fig. *11.* — *Amœbophrya ceratii.* Macrospore. (× 2 000.) (Par suite d'une erreur dans la composition des planches, c'est en réalité la macrospore d'*A. acanthometræ* qui est reproduite ici. Celle d'*A. ceratii* n'en diffère que par la présence d'inclusions réfringentes, plus grosses et moins nombreuses.)

PLANCHE III

Duboscquella aspida nov. sp.

Fig. *1 à 4.* — Premiers stades de la croissance. Développement du nucléole, formation du bouclier. (× 2 000.)

Fig. *5.* — Nucléole à cortex d'un jeune trophonte. (× 1 600.)

Fig. *6 et 7.* — Lyse du cortex. Poussée des cordons nucléolaires. Nucléole rameux (× 1 600) (en 7, seul le noyau est représenté).

Fig. *8.* — Epicône d'un jeune trophonte vu de face. Périnéma, trame fibreuse et *lamina pharyngæ.* Au centre du bouclier, le centrosome et une chaîne de 4 blépharoplastes. (× 2 000.)

Fig. *9.* — Trophonte adulte osmotrophe (× 800), face dorsale. Le périnéma est interrompu au niveau de l'extrémité dilatée de la *lamina pharyngæ.* Au fond du sillon sagittal une fibrille, sur la lèvre droite le centrosome, sur la lèvre gauche 7 blépharoplastes en division. Par transparence, on aperçoit le noyau.

Fig. *10 et 11.* — Coupes sagittales de trophontes adultes. Remarquer la section transversale du périnéma. Fragmentation du nucléole. (× 1 000.)

Fig. *12.* — Trophonte au moment de l'épibolie de l'hypocône. Coupe sagittale. (× 800.)

PLANCHE IV

Duboscquella aspida.

Fig. *13 et 14.* — Fin d'anaphase de la première division (× 650). En *13*, sur reconstitution partielle de coupes, seul un des pôles mitotiques est figuré.

Fig. *15.* — Trophonte phagotrophe. Coupe transversale au niveau de la vacuole digestive. Remarquer, en haut, la *lamina pharyngæ* et ses fibres radiaires.

Fig. *16.* — Début de prophase à la première division. (× 650.)

Fig. *17.* — Sporocyte II. Anaphase de la deuxième division. Seules les portions antérieures des chromosomes sont fortement spiralées. (× 650.)

Fig. *18.* — Sporocytes stade II-IV. Télophases montrant la coalescence des sacs chromosomiques. La plasmotomie de la première division n'est pas terminée. La coupe n'intéresse qu'un pôle de chaque mitose, le lot chromatique dépendant de l'autre pôle n'est représenté que par une section transversale postérieure. (× 650.)

Fig. *19 à 22.* — Divers aspects de la mitose des sporocytes (× 1 400). *19* et *20*, anaphases et télophases de la 6e division, « hémi-fuseaux ». *21*, début d'anaphase de la 7e division : pseudo-métaphase. *22*, fin de télophase de la 8e division : noyau typiquement syndinien.

Fig. *23.* — Microsporocytes et microspores. (× 2 000.)

Fig. *24.* — Macrospore. (× 2 000.)

PLANCHE V

Fig. *1 à 8.* — *Duboscquella cnemata* nov. sp.

Fig. *1 à 4.* — Très jeunes trophontes. Développement du bouclier. Noter l'importance de la cavité qui le surmonte. (× 1 250.)

Fig. *5 et 6.* — Trophontes adultes (× 1 000). En *5*, coupe sagittale. Nucléole compact, côtes à section carrée. En *6*, vue d'ensemble, bouclier de face, d'après reconstitution de coupe. Remarquer le cytopharynx en entonnoir (sur la figure en bas du bouclier).

Fig. *7.* — Sporocyte de 2e génération. Début de prophase de la 2e division, les chromosomes se raccourcissent et sont bispiralisés. (× 800.)

Fig. *8.* — Spores en culture, avec leur tubule hyalin. En bas, à droite, dernière division sporogonique. (× 1 000.)

Fig. *9.* — *Duboscquella caryophaga* nov. sp. in *Strombidium*, jeune trophonte à nucléole polaire. (× 1 400.)

PLANCHE VI

Fig. *10.* — *Duboscquella caryophaga* nov. sp., trophonte adulte. Du nucléole subsistent seulement des gouttelettes appliquées contre la membrane nucléaire. Les côtes du bouclier ne sont pas visibles sur la photographie. Le macronucleus de l'hôte est réduit à une mince calotte. (× 1 000.)

Fig. *11 à 15.* — *Duboscquella* sp. parasite de divers Péridinides. *11 et 12*, in *Goniaulax; 13, 14, 15*, in *Peridinium* (× 1 250). *11*, jeune trophonte intracytoplasmique à nucléole polaire.

Fig. *12, 13 et 14.* — Diverses étapes du développement intranucléaire. Remarquer l'importance de la cavité qui surmonte le bouclier.

Fig. *15.* — Trophonte adulte, bouclier côtelé vu de face.

PLANCHE VII

Fig. *16*. — *Duboscquella* sp. parasite de Gymnodinides. Tout le développement s'effectue dans le cytoplasme de l'hôte.

Fig. *17 à 24*. — Stades évolutifs de *Duboscquella melo* nov. sp.

Fig. *17*. — *Noctiluca miliaris* parasité par de jeunes trophontes. (× 120.)

Fig. *18*. — Stade infestant : pas de nucléole, légère dépression cingulaire. (× 2 500.)

Fig. *19*. — Début de la croissance, formation du nucléole polaire.

Fig. *20*. — Apparition du bouclier (au tiers antérieur). (× 1 600.)

Fig. *21*. — Le bouclier recouvre les deux tiers du corps; il est encore lisse. Remarquer la calotte de granules superficiels au pôle antérieur. (× 1 600.)

Fig. 22. — Trophonte adulte. (× 600.)

Fig. 23. — Chaîne de sporocytes de la sixième génération. Il n'existe plus qu'un seul sillon, ventral. (× 750.)

Fig. 24. — Macrospore et microspore. (× 2 000.)

PLANCHE VIII

Duboscquella melo nov. sp.

Evolution du nucléole. Le nucléole gagne le centre du noyau *(1)*. Les gaines chromosomiques s'enflent par places *(2)*, tout le nucléole prend un aspect « vacuolaire » qui se limite ensuite à la région corticale *(3)*. Au centre, les chromosomes sont très fins, enchevêtrés. Remarquer le goulot ménagé dans le cortex et par lequel sortent du nucléole ces chromosomes *(4)*. Il ne reste plus qu'un nucléole vide d'éléments chromatiques *(5)* qui s'homogénéise et se résorbe *(6)*.
(fig. *1* : × 1 500; fig. *2 à 5* : × 1 000; fig. *6* : × 800.)

PLANCHE IX

Duboscquella melo nov. sp.

Stades de prophase de la première division (× 1 000). Après disparition du nucléole, tout le noyau est occupé par un réseau d'abord grossier, puis de plus en plus fin (*7* et *8*). On aperçoit en *8*, au fond du sillon flagellaire, le centrosome. Apparaissent, dans ce noyau très peu colorable, des portions chromosomiques plus épaisses *(9)* qui se rassemblent en un écheveau central *(10)*. Finalement, on peut compter huit chromosomes, massifs, fortement spiralisés *(11)* : l'un d'eux, en avant du plan de coupe, n'est pas représenté sur le dessin. Autour du centrosome, se développe un archoplasme *(10)* qui s'encastre dans le noyau *(11)* et y envoie des plasmodendrites.

Fig. *12*. — Première division du trophonte (× 1 000). Fin d'anaphase. Coupe polaire transversale. Remarquer l'extrême condensation des chromatides.

PLANCHE X

Duboscquella melo nov. sp.

Fig. *13 à 15*. — Première division du trophonte. *13*, télophase. Coupe longitudinale. Formation des sacs chromosomiques. *14*, coalescence des sacs chromosomiques. *15*, plasmotomie. (× 1 000.)

Fig. *16 et 17*. — Sporocytes de deuxième génération (× 1 500). *16*, début de prophase : les chromosomes, assez longs, sont constitués chacun de deux chromatides torsadées. *17*, raccourcissement par spiralisation des chromosomes en des bâtonnets massifs, fissurés (nous considérons le noyau représenté ici comme anormal) : il contient en effet non pas 8 mais 16 couples chromatidiens.

Fig. *18 à 20*. — Stades interphasiques *(18)*, prophasique *(19)* et télophasique *(20)* aux dernières générations de la sporogenèse de *Duboscquella melo* (× 1 500). Les noyaux sont des dinocaryons typiques.

PLANCHE XI

Duboscquella nucleocola nov. sp.

Fig. *1 à 3*. — Stades successifs de croissance du parasite à l'intérieur du noyau de *Leptodiscus medusoides*. L'ébauche du bouclier *(3)* apparaît très tardivement. Remarquer la résorption progressive du matériel chromatique de l'hôte (en *3*, il ne subsiste plus qu'une mince calotte nucléolaire) et la persistance de sa capsule nucléaire, très distendue. (× 600.)

Fig. *4*. — Trophonte adulte. Coupe sagittale (× 550). Remarquer les faisceaux de fibrilles qui, à partir du périnéma, s'étalent en éventail dans chaque côte.

Fig. *5*. — Coupe oblique montrant les sillons du bouclier, profonds et nombreux. (× 550.)

Fig. *6*. — Détail du bouclier, au sommet de chaque côte deux lamelles trichocytaires, sur les flancs des travées du cytoplasme dense. (× 1 250.)

PLANCHE XII

Fig. *7 à 9*. — *Duboscquella nucleocola* nov. sp.

Fig. *7 et 8*. (× 550.) — A la fin de la phase trophique, le bouclier se creuse en cloche et recouvre la presque totalité du corps cellulaire. Remarquer, à la surface des côtes *(7)*, les lamelles trichocytaires disposées en chevrons. Sur coupe sagittale *(8)* les fibrilles et la section du périnéma. Le nucléole est presque complètement résorbé.

Fig. *9*. — Chaîne de sporocytes (stade 32). (× 100.)

Fig. *10*. — *Actinosphæra capillaceum* parasité par *Duboscquella* (?) *piriformis* nov. sp. (× 300) (emprunté à Hollande et Enjumet). En bas, à droite, au fond d'une encolure, la *lamina pharyngæ*.

PLANCHE XIII

Fig. *11*. — *Plegmosphæra coronata* parasité par *Hollandella (?) lobata* nov. sp. Remarquer, contre les lobes du gros trophonte, en bas, un parasite beaucoup plus petit, que nous rapportons à la même espèce.

Fig. *12 à 16*. — *Amœbophrya ceratii* Koeppen.

Fig. *12*. — Germe infestant fixé à *Gyrodinium* sp. par son hypocône. (× 1 000.)

Fig. *13*. — Jeune trophonte dans le cytoplasme de *Gyrodinium*. Formation du mastigocœle. Ceinture effectuant un tour et demi. Une dizaine de noyaux. Coupe sagittale. (× 1 000.)

Fig. *14*. — Trophonte intranucléaire (coupe sagittale) (× 800). Le noyau de l'hôte forme une couronne autour du parasite.

Fig. *15*. — Disparition du noyau de l'hôte. Coupe sagittale. (× 800.)

Fig. *16*. — Trophonte très âgé occupant la totalité de l'hôte (vue polaire) et dont la columelle est repliée sur elle-même.

PLANCHES XIV ET XV

Collinella ovoides nov. gen., nov. sp., parasite *d'Acanthometra pellucida*.

Fig. *1 à 6*. — Développement du trophonte, évolution du nucléole (× 900). Les nucléoles primaires *(1)* fusionnent en un unique nucléole complexe dans lequel les filaments chromosomiques s'enchevêtrent *(2)*. Le suc nucléolaire se condense au centre et à la périphérie de cet organite *(3)* puis se dissout *(4)*. Une seconde poussée élaboratrice enrobe de sécrétion le buisson chromatique central *(5)*. Enfin, le nucléole se fragmente : ses tronçons chromosomiques se répartissent dans tout le noyau du trophonte adulte *(6)*.

Fig. *7 à 12*. — Premiers stades de la sporogenèse.

Fig. *7*. — Début de raccourcissement des chromosomes. Baguette centrosomienne et cône fibrillaire extranucléaire. (× 650.)

Fig. *8*. — Individualisation des chromosomes massifs constitués de deux chromatides fortement spiralées et contiguës. Dédoublement du centrosome et du cône fibrillaire (un seul pôle mitotique est visible sur la photographie, en bas) ; l'autre, bien que très voisin, n'est pas dans le plan de la coupe. (× 1 000.)

Fig. *9*. — Disparition de la membrane nucléaire, les chromosomes, extrêmement condensés, se groupent à la base des cônes fibrillaires qui pénètrent dans le noyau. (× 650.)

Fig. *10*. — Noyau interphasique de seconde génération ; chromosomes noueux hérissés de granules. (× 650.)

Fig. *11*. — Détail d'un chromosome. (× 1 500.)

Fig. *12*. — Ergastoplasme des sporocytes. (× 2 500.)

Fig. *13*. — Sporulation (microsporogenèse) de *Collinella ovoides in situ*, à l'intérieur du Radiolaire. Vue d'ensemble (le squelette d'Acanthaire a été dissous par les réactifs). (× 350.)

Fig. *15*. — Macrospore obtenue en élevage. (× 700.)

PLANCHE XVI

Fig. *14*. — Sporocytes de *Collinella ovoides*. Les noyaux sont manifestement des dinocaryons ; l'un d'eux est en prophase (au centre). (× 1 200.)

Fig. *16 à 18*. — Evolution du nucléole d'*Oodinium* sp. parasite d'Acanthaire. Stades successifs : nucléole compact *(16)*, rameux *(17)* et lyse de la substance nucléolaire *(18)*. (× 500.)

Fig. *19 et 20*. — Evolution du nucléole de *Diplomorpha paradoxa* (× 2 000). *19*, nucléoles en formation ; remarquer les organisateurs et leur gaine. *20*, en fin d'évolution trophique, la substance nucléolaire se lyse.

PLANCHES XVII, XVIII ET XIX

Hollandella mycetoides nov. gen., nov. sp.

Développement du trophonte (planche XVII) et fig. *8*.

Fig. *1 à 3*. — Premiers stades intracytoplasmiques. En *1*, forme infestante, la ceinture péridinienne est encore visible. (× 1 500.)

Fig. *4 à 6*. — *Spongosphæra* infestés : lyse du noyau de l'hôte ; le noyau du parasite s'étire en de longs cordons *(5)* et se fragmente *(6)* (× 400.)

Fig. 7. — Détail d'un cordon nucléaire ; remarquer les boyaux nucléolaires. (× 1 200.)

Fig. *8*. — A l'extrémité d'un cordon cytoplasmique, cytopharynx frangé de fibres superficielles. Dans le cytoplasme, des faisceaux d'acicules. (× 1 200.)

Fig. *9 à 11*. — Sporontes.

Fig. *9*. — Microphotographie sur le vivant. (× 160.)

Fig. *10*. — Coupe longitudinale ; hypertrophie du noyau apical. (× 400.)

Fig. *11*. — Dégénérescence des autres noyaux. (× 400.)

Fig. *12 à 17*. — Sporogenèse.

Fig. *12*. — Lyse du nucléole rameux. (× 1 200.)

Fig. *13*. — Prophase. Disparition de la membrane nucléaire. Les 8 chromosomes sont environnés de gouttelettes nucléolaires (nucléolites) et ne sont pas en rapport avec les 2 asters. (× 1 400 ; photographie retouchée.)

Fig. *14*. — Début d'anaphase. Remarquer les fibres centromériennes plus épaisses (tordues) que les fibres fusoriales. Entre ces dernières, de nombreux nucléolites. (× 1 400.)

Fig. *15*. — Télophase du stade II-IV. A l'un des pôles mitotiques (en haut de la figure), chaque chromosome, fortement spiralé, est enveloppé d'un sac ; dans l'autre, la télophase est un peu plus avancée, les sacs chromosomiques sont coalescents et la torsion des filaments chromatiques moins serrée laisse voir une double spiralisation. (× 1 000.)

Fig. *16*. — Dès la première division, des côtes apparaissent au pôle où s'est effectuée la plasmotomie. (× 1 400.)

Fig. *17*. — Sporocyte de cinquième génération. (× 1 400.)

PLANCHES XX ET XXI

Amœbophrya grassei nov. sp.

Fig. *1 et 2*. — Trophonte adulte représenté ouvert sagittalement (d'après reconstitution de coupes) (× 1 200). (Seul du système fibreux a été représenté l'entonnoir, au centre de la figure *1*.)

Fig. *3*. — Jeune *Oodinium poucheti* parasité par *Amœbophrya grassei*. Cet individu contient une douzaine de parasites, aux premiers stades de développement. Il en a été expulsé d'autres qui ont laissé à sa surface de larges déchirures. (× 2 000.)

Fig. *4*. — Très jeune stade intracytoplasmique (× 3 000). Ceinture, sillon et blépharoplastes sont encore très nets.

Fig. *5*. — Jeune trophonte. Formation du mastigocœle empli du cytoplasme de l'hôte. Remarquer, vers le bas, l'entonnoir fibreux. (× 2 500.)

Fig. *6*. — Coupe transversale de trophonte adulte. Détail du flanc supérieur de la crête : mamelons contenant les noyaux, méandres du chapelet blépharoplastique (les flagelles ne sont pas représentés). (× 2 500.)

Fig. 7. — Microphotographie d'une coupe sagittale de trophonte adulte. (× 600.)

Fig. *8 à 10.* — Evolution du vermiforme d'*Amœbophrya grassei* (flagelles non représentés). *8.* Portion du vermiforme peu après l'évagination. Le chapelet blépharoplastique est rompu, la lame fibreuse est dissociée en lanières dont une extrémité affleure la surface (× 2 000). *9.* Le vermiforme se fragmente. Dans chaque article, les blépharoplastes alternent sur deux rangées (× 2 000). *10.* Les noyaux soulèvent à la surface une rampe hélicoïdale; puis le cytoplasme axial se lyse (en haut à gauche). (× 800.)

Fig. *11.* — Couple de microspores (plasmotomie inachevée) et macrospore. (× 3 000.)

PLANCHES XXII, XXIII, XXIV et XXV

Amœbophrya rosei nov. sp.

Fig. *1 et 2.* — Trophonte adulte en tonnelet inclus dans le cytoplasme de l'Apostome, et représenté ouvert longitudinalement. Remarquer la disposition des crêtes secondaires (× 1 500) (d'après reconstitution de coupes).

Fig. *3.* — Apostomes sp. nageant dans l'oléocyte du Siphonophore *Abylopsis tetragona*, et parasités par *A. rosei.* (× 130.)

Fig. *4 et 5.* — Très jeunes stades. En *4*, début de formation du mastigocœle. (3 μ de diamètre environ.)

Fig. *6.* — Forme discoïdale (schéma). Le cytoplasme de l'hôte a été en partie enlevé pour montrer le parasite. (× 500.)

Fig. *7 à 11.* — Stades successifs d'élongation puis de fragmentation du vermiforme *(7)* sitôt après évagination (longueur : 600 μ). *8*, 5 minutes après (longueur : 1 500 μ). *9*, 12 heures après (long. : 3 700 μ) et 24 heures après (en haut fragment; × 25). En *10*, 2 jours (× 500) et en *11*, article mononucléé (4 jours; × 2 000).

PLANCHES XXVI ET XXVII

Amœbophrya acanthometræ Borgert.

Fig. *1.* — Jeune trophonte, dépourvu de mastigocœle. (× 200.)

Fig. *2.* — Trophonte adulte (contraste de phase). (× 200.)

Fig. *3.* — Vue polaire. Orifice du mastigocœle. Remarquer les côtes fibreuses. (×1 000.)

Fig. *4.* — Coupe sagittale. Le fourreau fibreux qui entoure le noyau délimite, à sa base, une vacuole annulaire. Nucléole rameux. (× 1 000.)

Fig. *5.* — Noyau du vermiforme avant la mitose. La substance nucléolaire qui, dans ce cas, a persisté se lyse peu à peu; les chromosomes se spiralisent. (× 1 500.)

Fig. *6.* — Trophonte parasité par *A. ceratii* qui détruit le noyau. (× 800.)

Fig. *7.* — Vermiforme. Télophase de la première division. (× 800.)

Fig. *8.* — Vermiforme parasité par *A. ceratii.* (× 800.)

Fig. *9.* — Noyau du vermiforme en anaphase (l'un des pôles mitotiques n'est pas représenté sur la coupe). Remarquer, dans la plage claire laissée par le nucléole, les deux chromatides nucléologènes. (× 1 000.)

Fig. *10 et 11.* — Macrospore et microspores. (× 3 000.)

PLANCHE XXVIII

Amœbophrya sticholonchæ Koeppen.

Fig. *12 et 13.* — Très jeunes trophontes. Au pôle supérieur, légère dépression au niveau du centrosome (fig. *12* : × 200; fig. *13* : × 600).

Fig. *14.* — Formation du mastigocœle. (× 800.)

Fig. *15 et 16.* — Trophontes adultes, synenergides. Remarquer l'importance du complexe centropérinématique et du système trichocytaire. (× 800.)

Fig. *17.* — Détail d'un trophonte adulte, polyénergide. Lamelles trichocytaires occupant la crête, noyaux, blépharoplastes, périnéma (schéma). (× 3 000.)

PLANCHE XXIX

Amœbophrya tintinni nov. sp.

Fig. *1 et 2.* — Forme monoénergide. Coupe sagittale, moitiés droite et gauche. (× 2 000.)

PLANCHE XXX

Fig. *3 et 4.* — *Amœbophrya tintinni* nov. sp. En *3*, forme polynucléée vermiforme (× 1 000). En *4*, forme polynucléée. Trophonte en cours de croissance. (× 1 000.)

Fig. *5.* — *Amœbophrya sticholonchæ.* Trophonte en cours de croissance. Forme polynucléée. (× 1 000.)

PLANCHE XXXI

Amœbophrya sticholonchæ Koeppen.

Fig. *6.* — Jeune trophonte dont le suçoir très long forme un pédoncule. (× 500.)

Fig. *7.* — Forme polynucléée. Trophonte adulte. (× 500.)

Fig. *8 et 9.* — Stades successifs du vermiforme en microsporogenèse. En *9*, 10 minutes après l'évagination (× 200); en *8*, 12 heures après. (× 600.)

Fig. *10.* — Fragment du vermiforme au moment de l'individualisation des macrospores.

PLANCHES XXXII ET XXXIII

Fig. *1 à 5.* — *Amœbophrya leptodisci* nov. sp.

Fig. *1 et 2.* — Trophontes mononucléés (× 1 000). Noter la forme très particulière du cytopharynx. En *1*, cloche fibreuse coiffant le noyau. Au pôle supérieur, ébauche de la ceinture et du chapelet de blépharoplastes. En 2, formation du mastigocœle. La cloche s'est ouverte à son sommet et, vers le bas, étrangle le noyau.

Fig. *3.* — Trophonte polynucléé parasité par *A. ceratii.* (× 1 000.)

Fig. *4 et 5.* — Détails de la paroi mastigocœlienne. Individualisation, sur la crête, d'éléments biflagellés qui se divisent *in situ* (sporocytes). (× 2 000.)

Fig. *6.* — *Syndinium* sp. parasite d'Acanthaire. Coupe longitudinale au niveau du cytopharynx. (× 1 000.)

Fig. *7 à 14.* — *Leptodiscus medusoides* Hertwig.

Fig. *7.* — Détails de la région cytopharyngienne : de bas en haut, cytostome, cytopharynx fibreux, pusule et puits flagellaire annexe, vacuole digestive, puits flagellaire latéral. (× 750.)

Fig. *8 à 12.* — Détails du nucléole (× 2 000). Stades successifs du début de la sécrétion jusqu'à la formation des « rosettes ».

Fig. *13 et 14.* — Noyaux : *13*, pseudo-métaphase; *14*, anaphase. (× 1 000.)

PLANCHE XXXIV

FIG. *15*. — Noyaux de sporocytes de *Diplomorpha paradoxa*. Pseudo-métaphase. (× 1 500.)

FIG. *16 et 17*. — *Parapodinium chattoni* nov. sp. Evolution sporogénétique. Noter aussi le développement de l'appareil fixateur (fig. *16* : × 700; fig. *17* : × 400).

FIG. *18*. — *Parapodinium catenaria* nov. sp. (× 900.)

PLANCHES XXXV ET XXXVI

FIG. *1*. — *Amœbophrya grassei* nov. sp. Jeune *Oodinium fritillariæ* parasité par *A. grassei* (× 2 000). Remarquer, à la base du pédoncule de l'*Oodinium*, la dépression cingulaire et le périnéma.

FIG. *2 à 4*. — *Amœbophrya tintinni* nov. sp. Trophonte (× 700), vermiforme (× 500), et sporocytes (× 500), dans la *lorica* de *Xystonella lohmanni*.

FIG. *5 et 6*. — *Amœbophrya leptodisci* nov. sp. En *5*, trophonte précocement polynucléé (× 1 000). En *6*, trophonte âgé ne possédant que 4 noyaux en mitose (coupe transversale). (× 700.)

FIG. *7*. — *Haplozoon inerme* nov. sp. Coupe sagittale de la région postérieure et du pédoncule de fixation. (× 1 000.)

FIG. *8*. — *Neresheimeria catenata* (Neresheimer); coupe sagittale de la région postérieure. Bourrelet et fixateur. (× 1 000.)

FIG. *9*. — *Cochlodinium strangulatum*. Anaphase. (× 1 000.)

FIG. *10 et 11*. — *Haplozoon inerme* nov. sp. parasitant *Appendicularia sicula* (fig. *10* : × 125). Individualisation des sporocytes (fig. *11* : × 300.)

FIG. *12 à 15*. — *Diplomorpha paradoxa* nov. gen., nov. sp. Cycle évolutif. *12*, trophonte adulte (ectoparasite) (× 700). *13*, forme verticillée à l'intérieur d'un gastrozoïde d'*Abylopsis tetragona* (activation) (× 200). *14*, sitôt expulsé du gastrozoïde, le Protiste rétracte son cytoplasme et sécrète une coque ovoïde (régulation) (× 250). *15*, sporogenèse stade VIII. (× 250.)

FIG. *16*. — Coupe tangentielle du bourrelet fixateur de *Neresheimeria catenata* montrant le périnéma et les fibrilles qu'il porte. (× 500.)

Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris.
12e Série, Tome **VI**, pp. 159-212.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA STOLONISATION CHEZ LES SYLLIDIENS (ANNÉLIDES POLYCHÈTES).

II. — *AUTOLYTINÆ*

Par Maurice DURCHON et Jean-Claude WISSOCQ

SOMMAIRE

INTRODUCTION 160

MATÉRIEL ET TECHNIQUES 160

I. — ***Etude de la stolonisation naturelle*** 162

II. — ***Etude expérimentale du déterminisme de la stolonisation*** 176

III. — ***Etude expérimentale des potentialités céphaliques du 14e segment chez Autolytus pictus*** 181

IV. — ***Dissociation somato-germinale au cours de la stolonisation. Influence des produits génitaux sur la différenciation des caractères sexuels secondaires*** 197

RÉSUMÉ 207

BIBLIOGRAPHIE 209

VILLEFRANCHE - SUR - MER
Station Zoologique

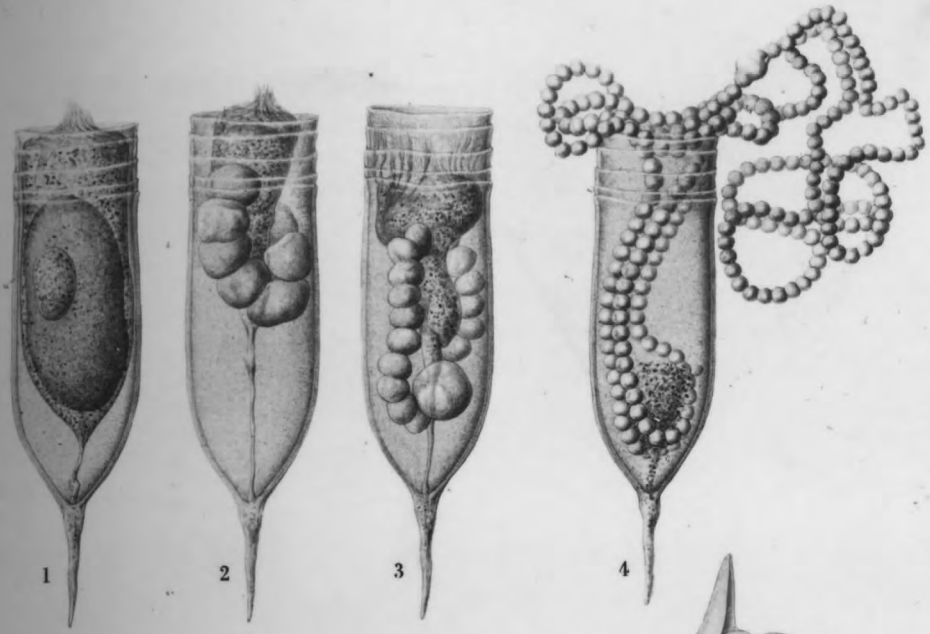
MASSON et Cie, Editeurs,
120, Bd St-Germain, Paris (VIe).

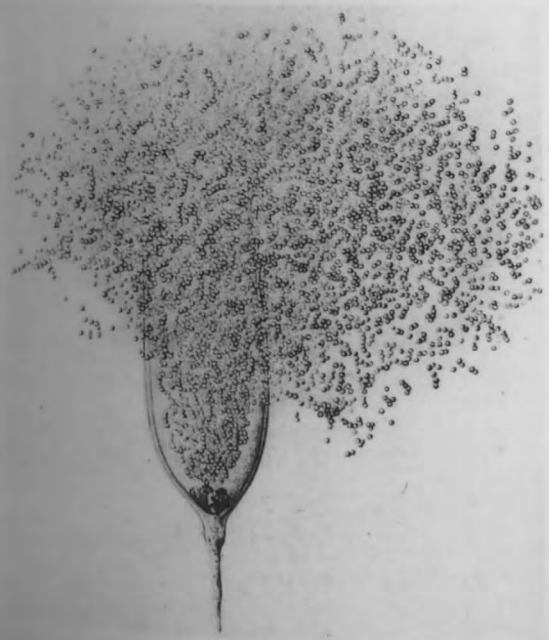
Dépôt légal : 2e trim. 1964.
No 4131.

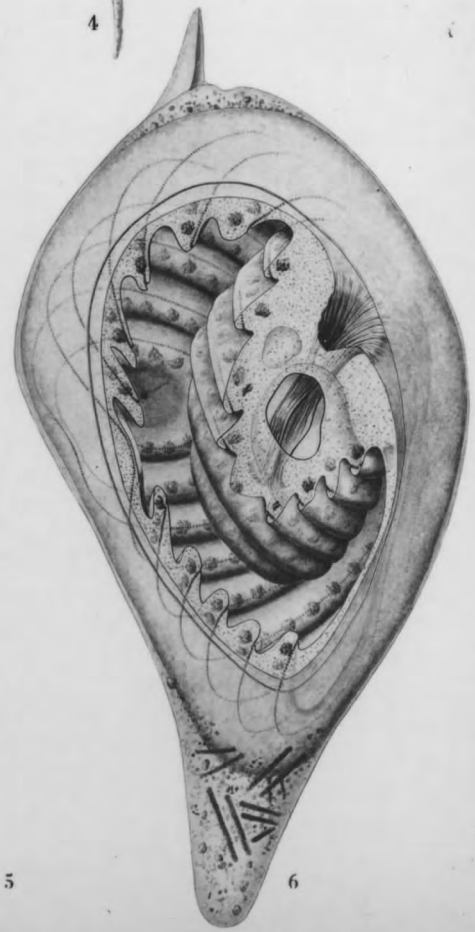
Imprimé
en France.

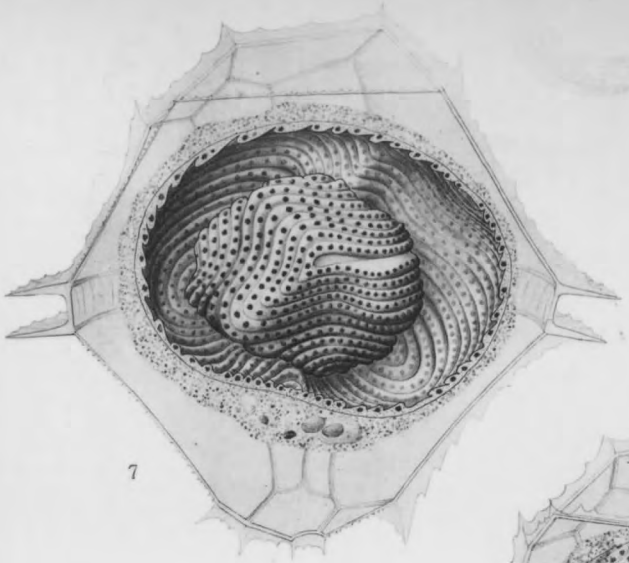
SOULISSE ET CASSEGRAIN,
Imprimeurs, Niort.

Dépôt légal : 2e trim. 1964.
No 648.

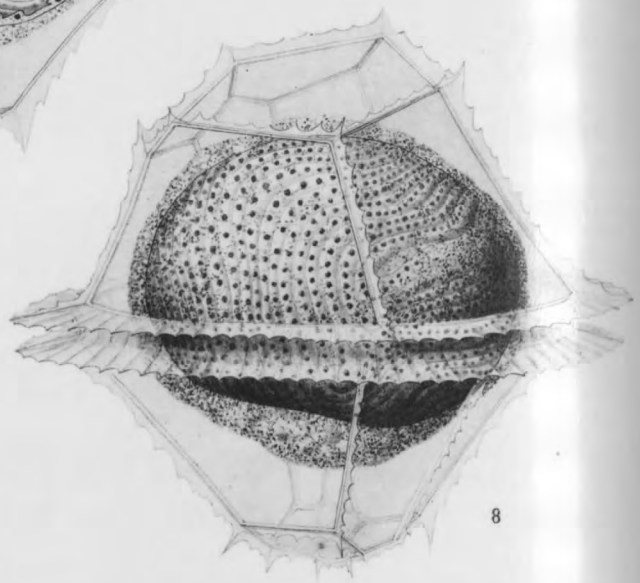








7



8

9

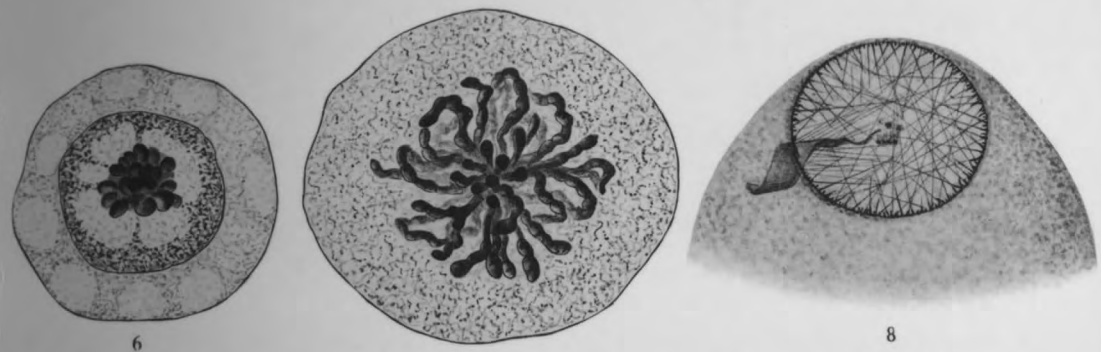
10

11

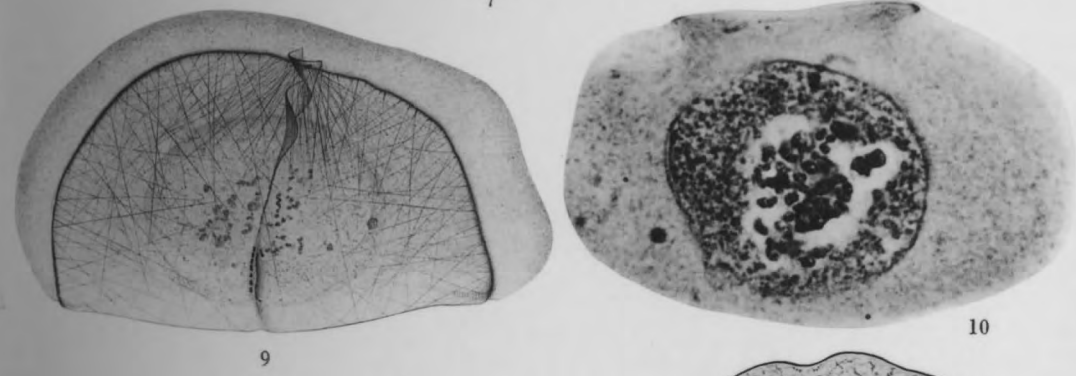
MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

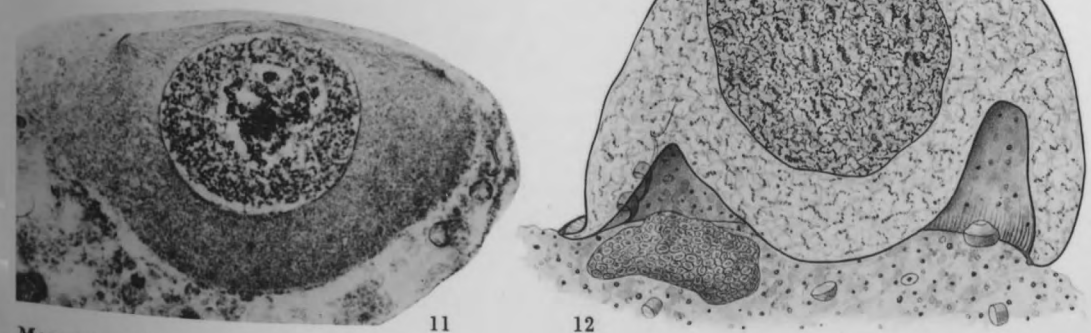
1 2 3 4 5



6 7 8



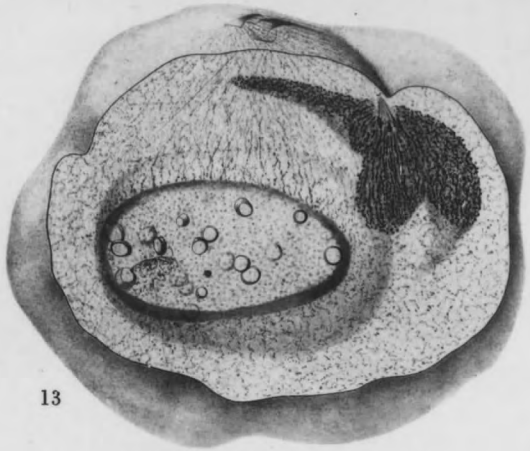
9 10



11 12

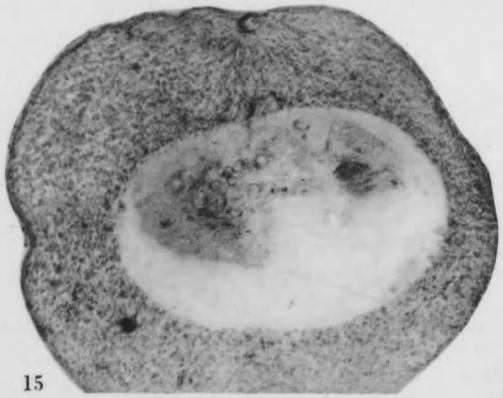
MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

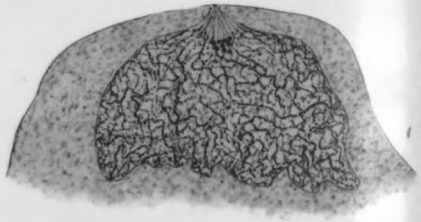


13

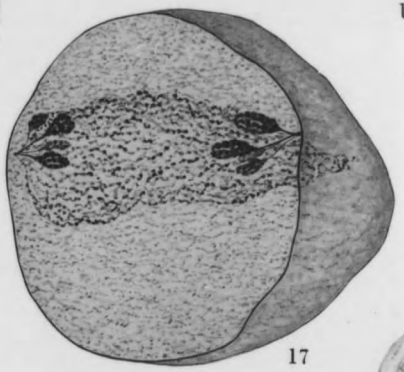
14



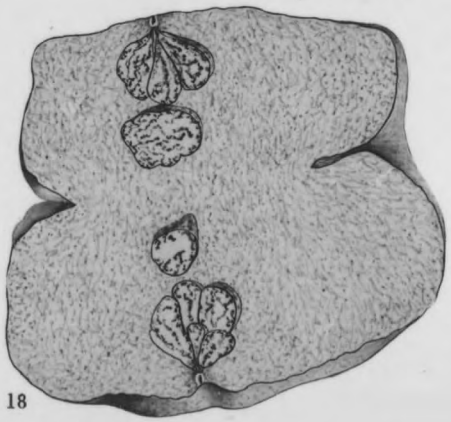
15



16



17



18

19

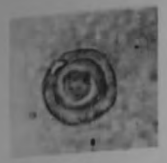
20

24

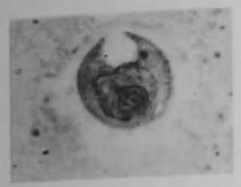
21

22

23

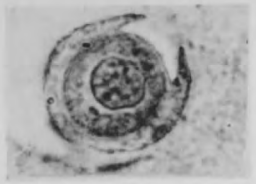


1



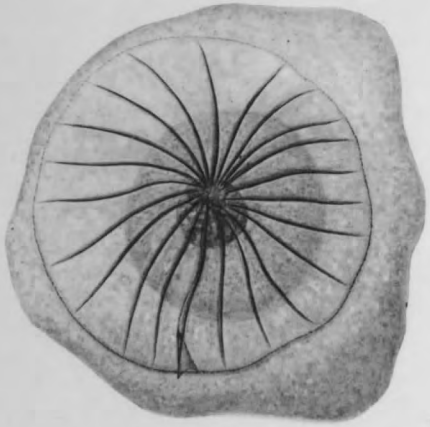
2

3

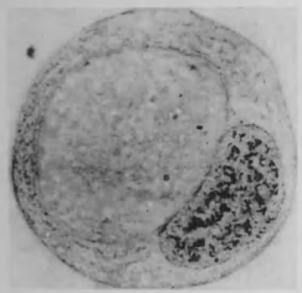


4

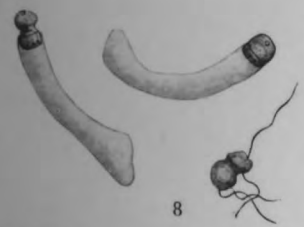
5



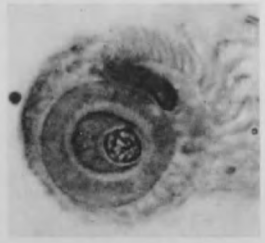
6



7



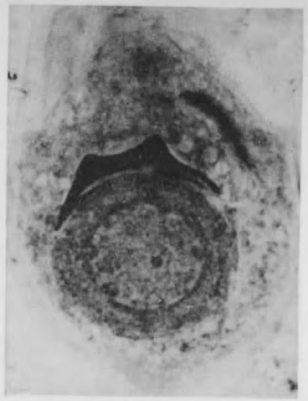
8



9

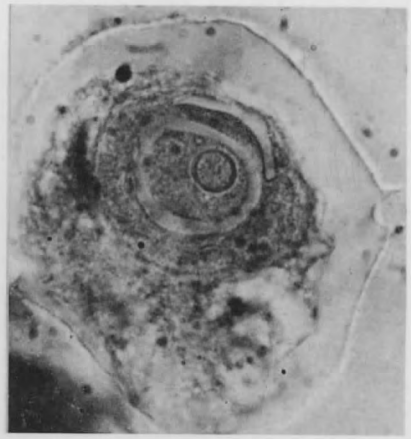
MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

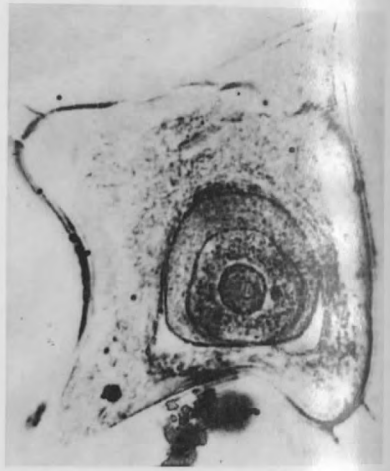


10

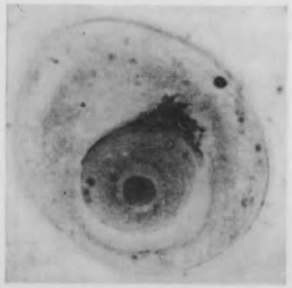
11



12



13



14

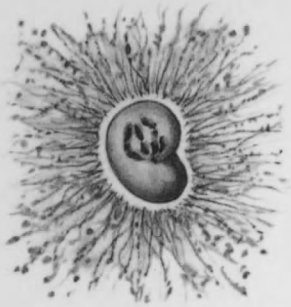
15

MASSON ET Cie

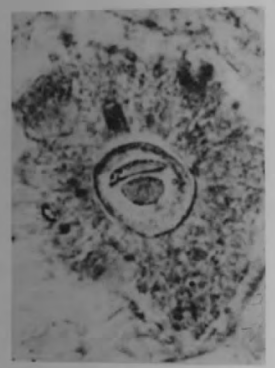
Phototypie Brunissen - Paris

16

17

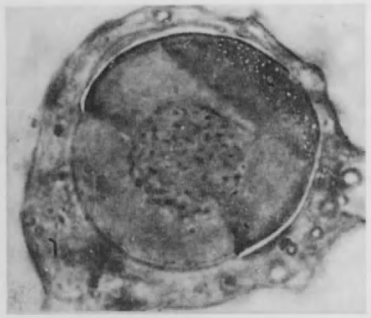


18



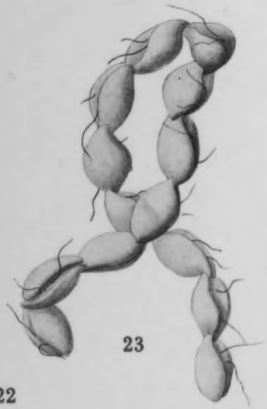
19

20

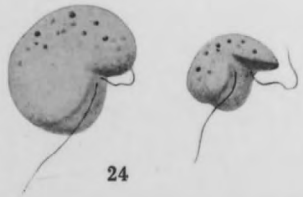


21

22



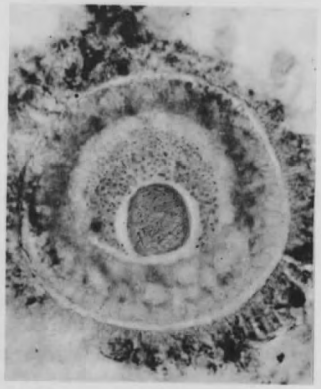
23



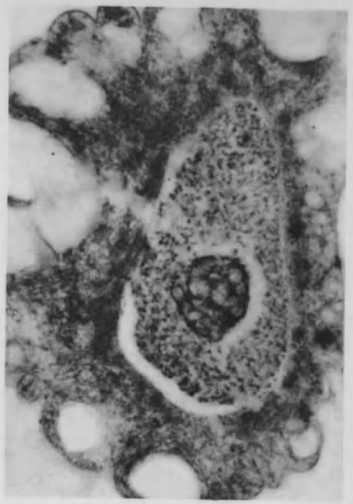
24

MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

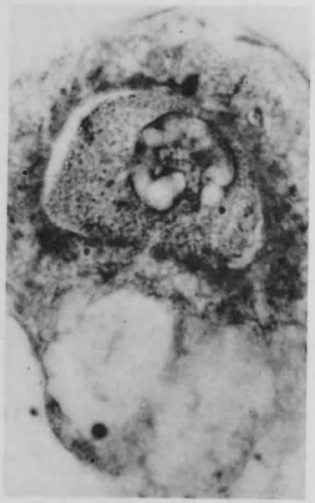


1

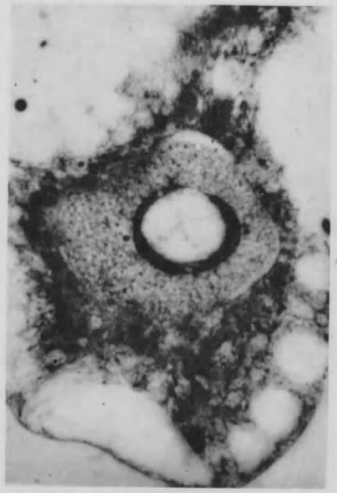


2

3



4

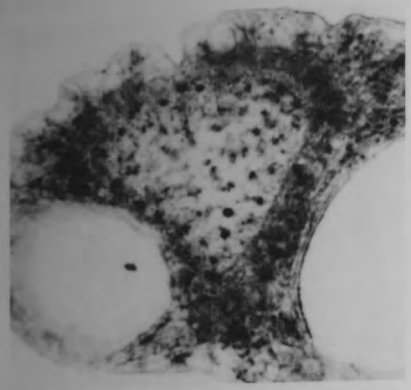


5

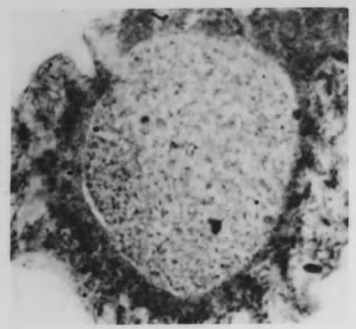
6

MASSON ET Cie

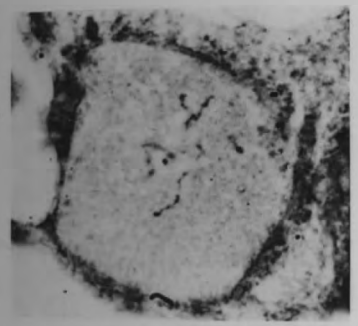
Phototypie Brunissen - Paris



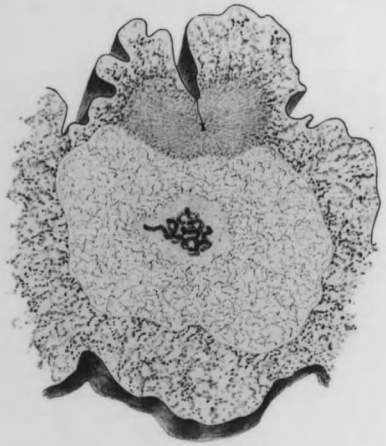
7



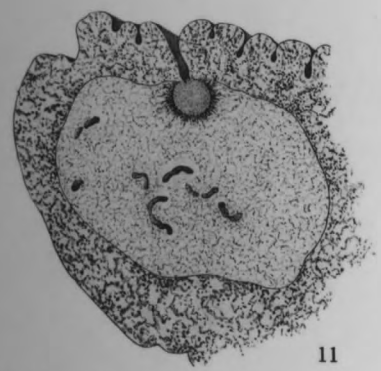
8



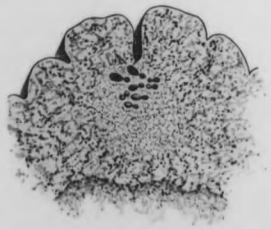
9



10



11



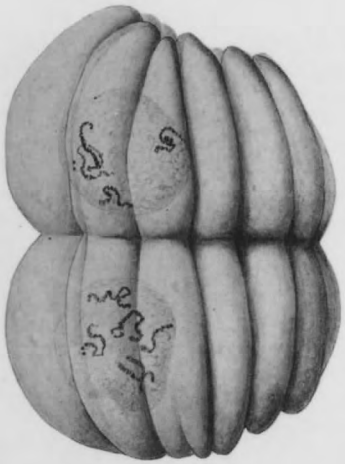
12

MASSON ET Cie

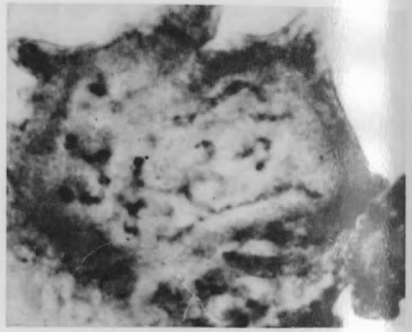
Phototypie Brunissen - Paris

13

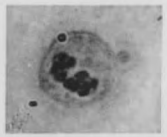
14



15

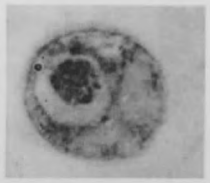


16

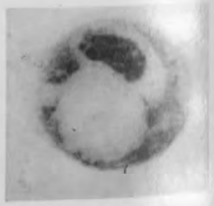


20

17



18

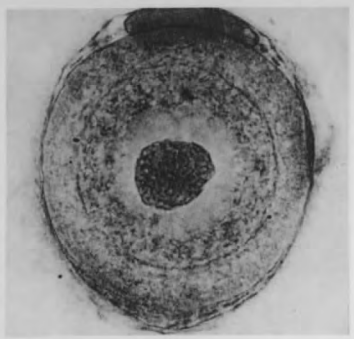


19

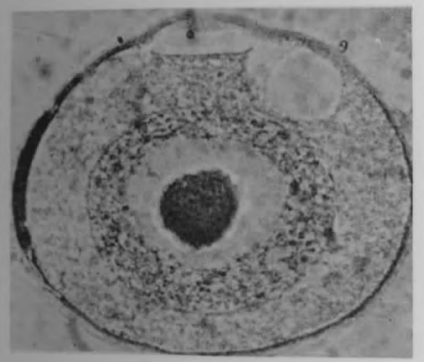
MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

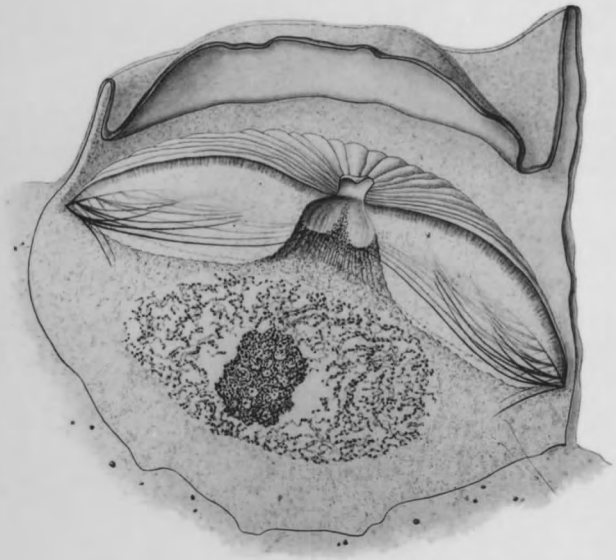
1



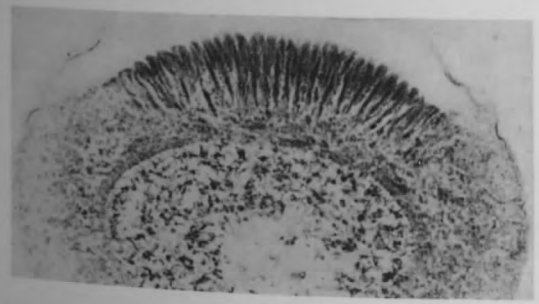
2



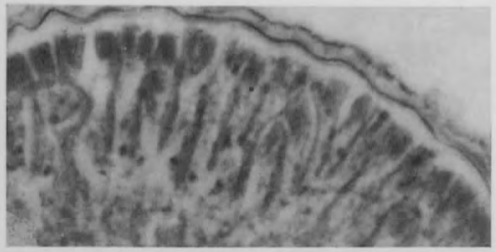
3



4



5

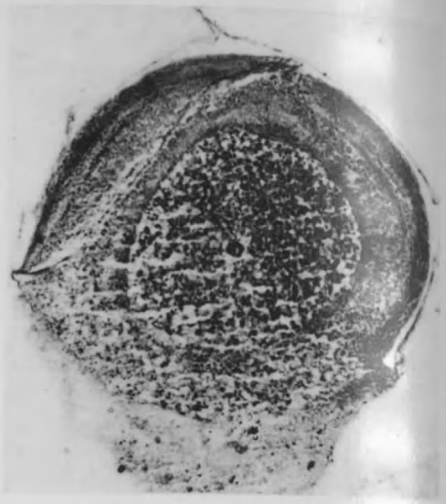


6

MASSON ET Cie

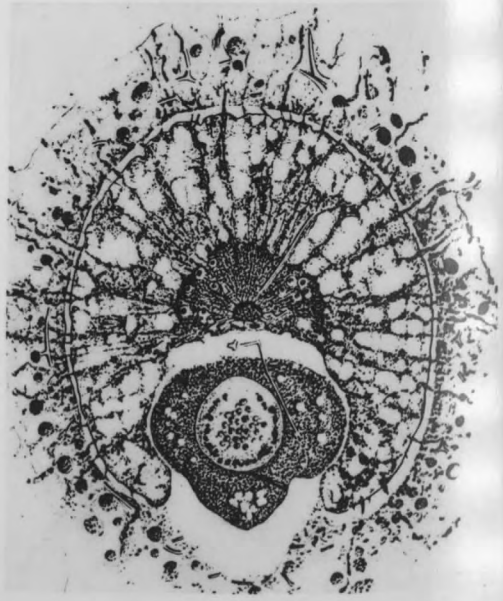
Phototypie Brunissen - Paris

7



8

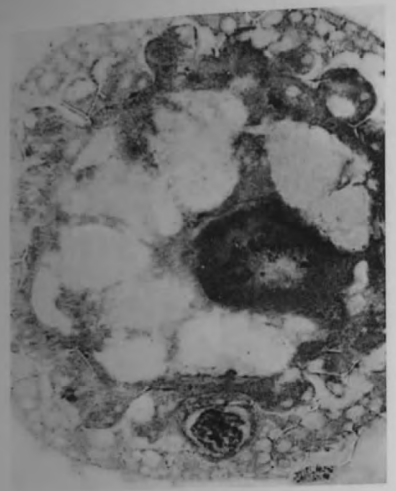
9



10

MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

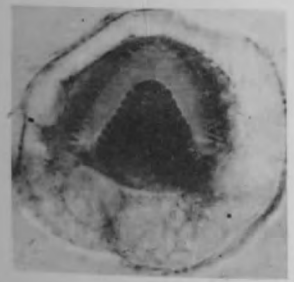


11

12

13

14

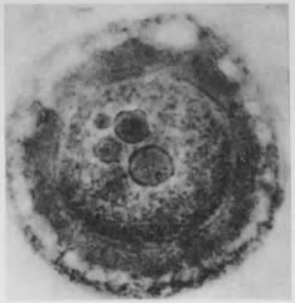


15

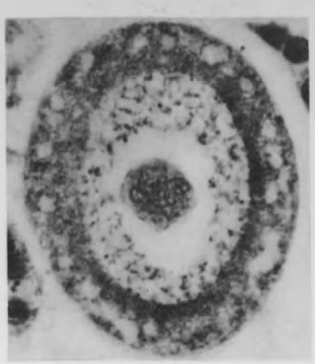
16

MASSON ET Cie

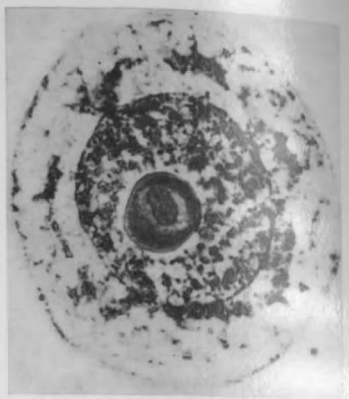
Phototypie Brunissen - Paris



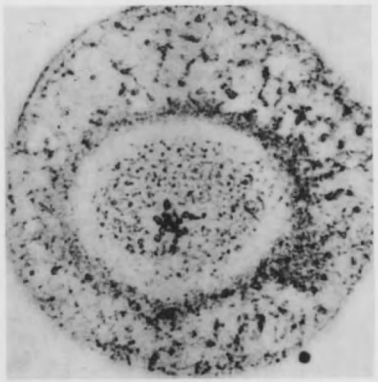
1



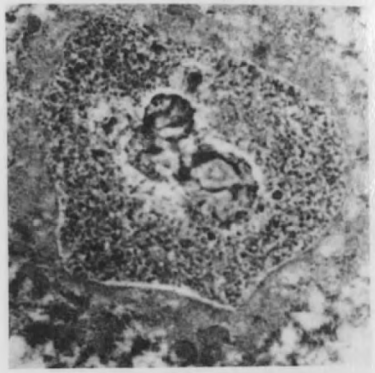
2



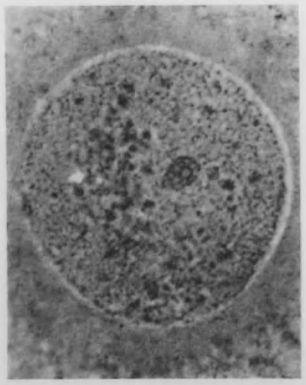
3



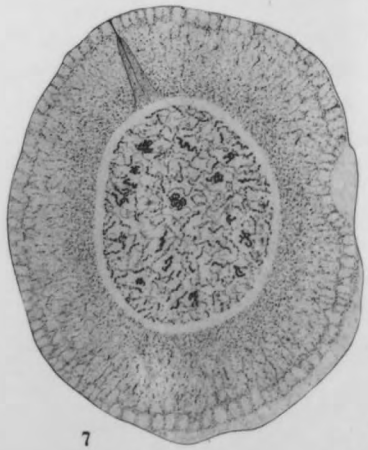
4



5

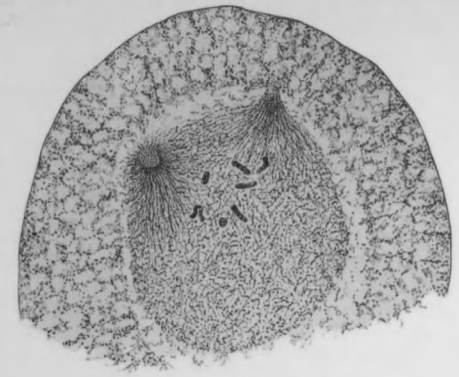


6

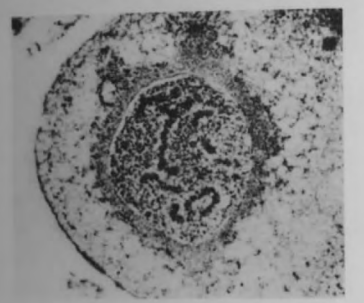


7

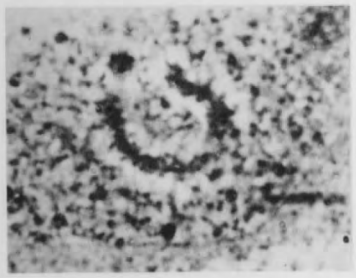
8



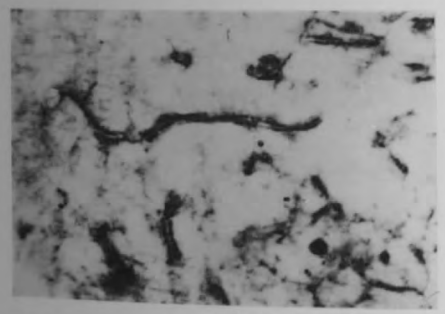
9



10

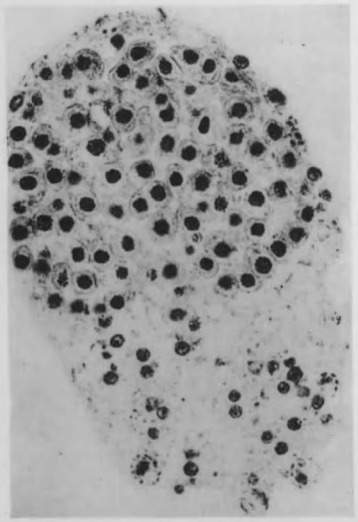


11

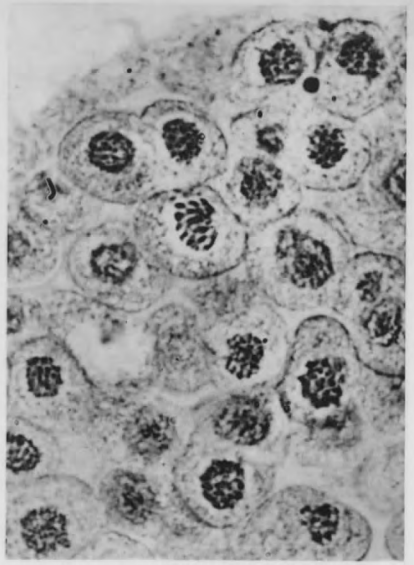


12

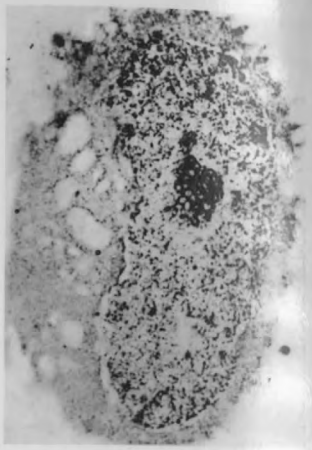
15



13



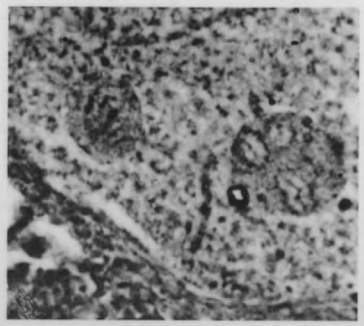
14



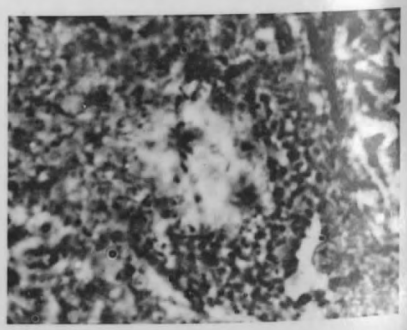
16

17

18



19



20

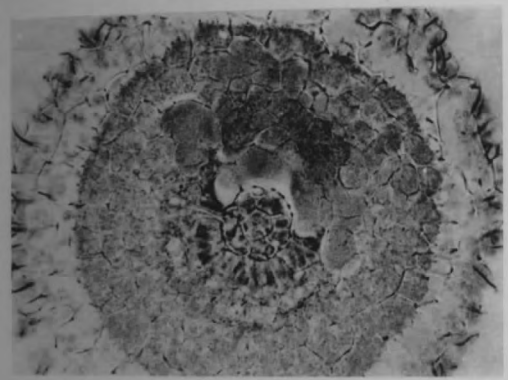
MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

1

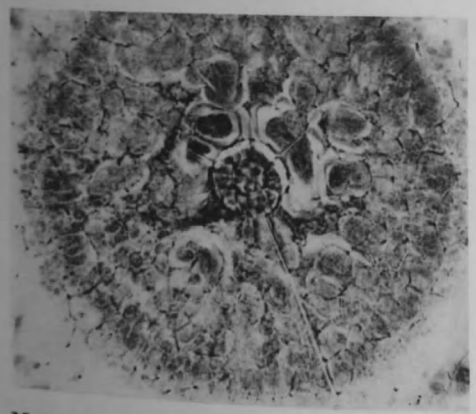
2

3

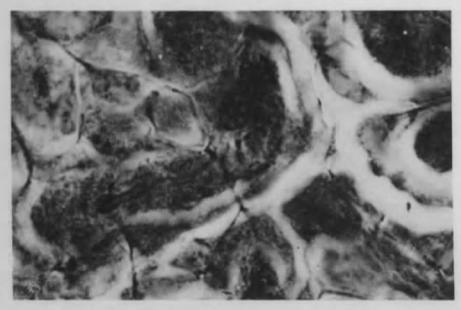


4

5



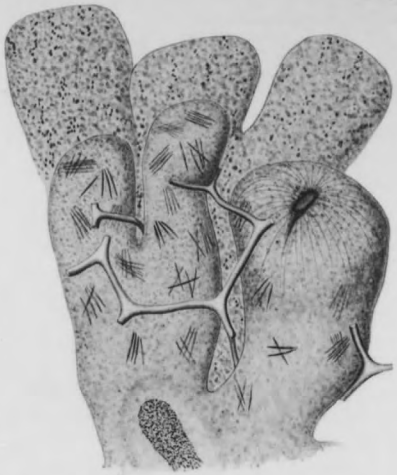
6



7

MASSON ET Cie

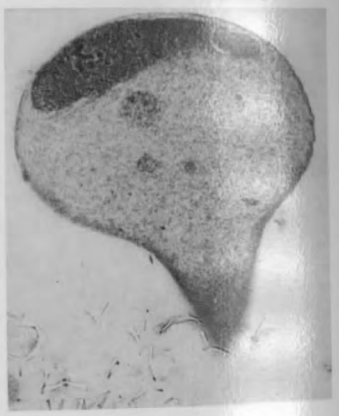
Phototypie Brunissen - Paris



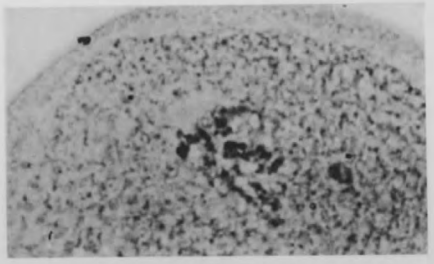
8

9

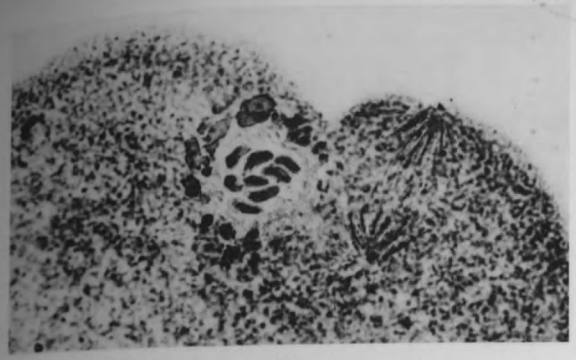
10



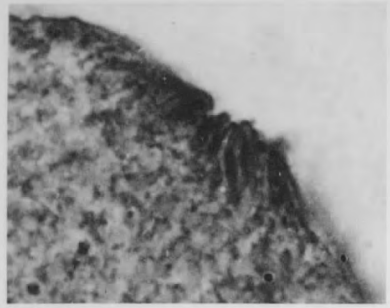
11



12

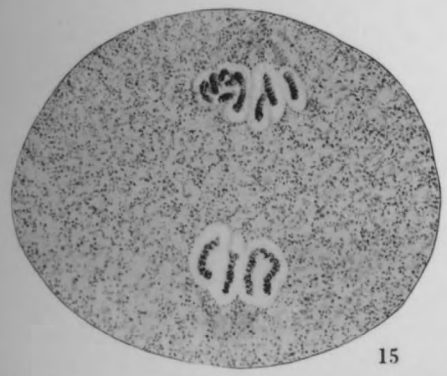


13



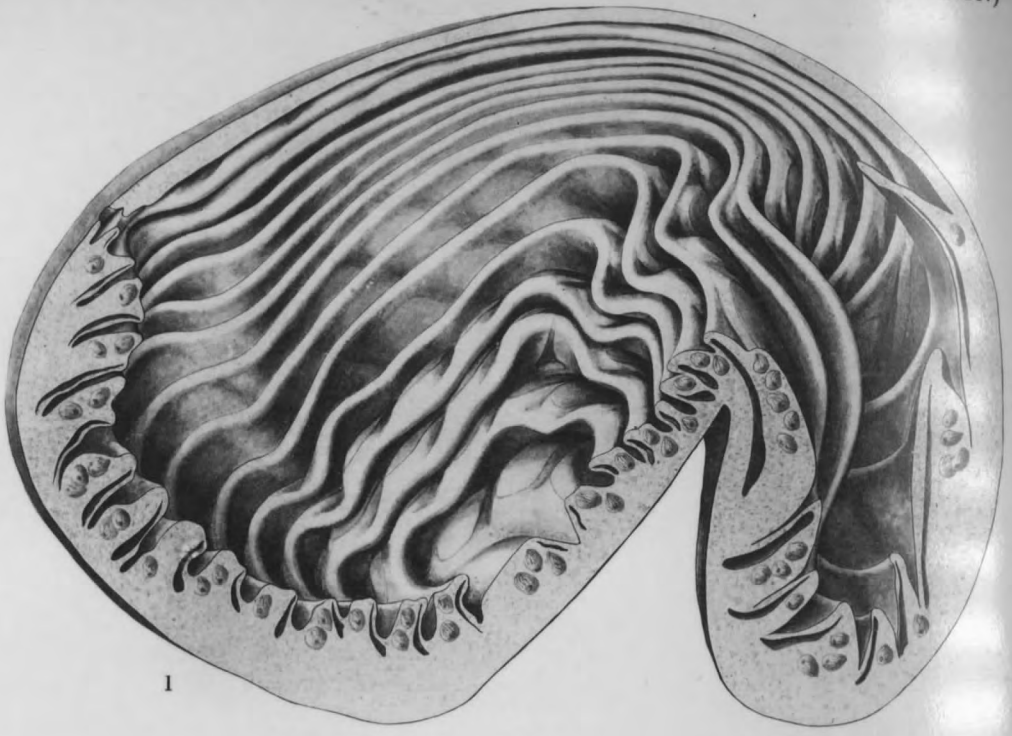
16

14

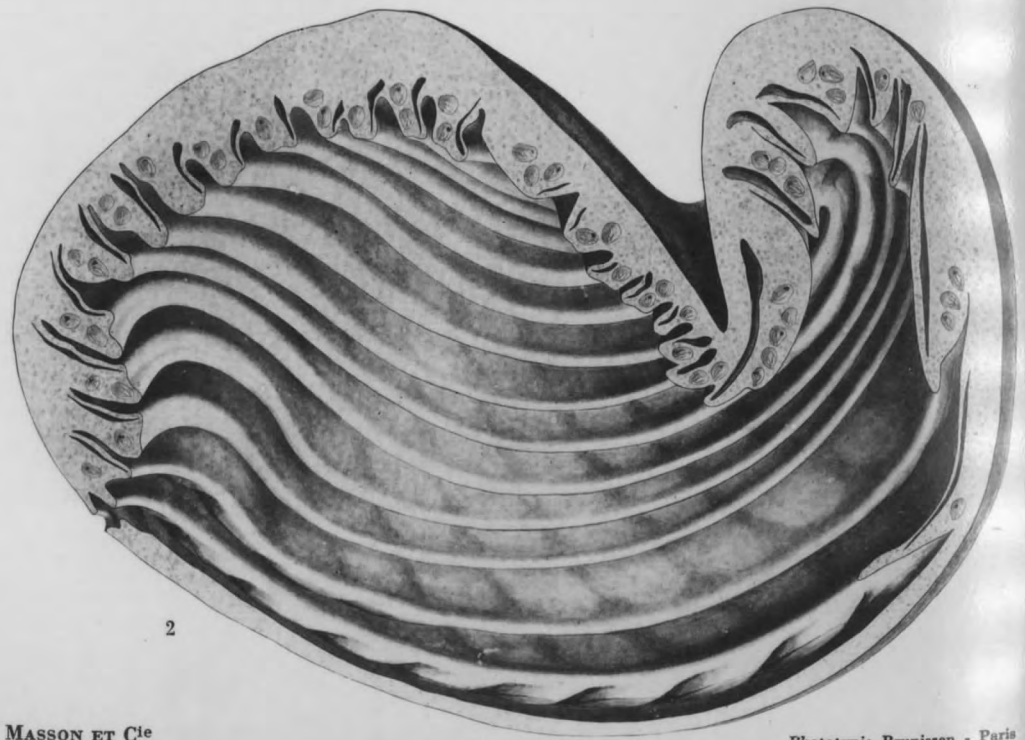


15

17



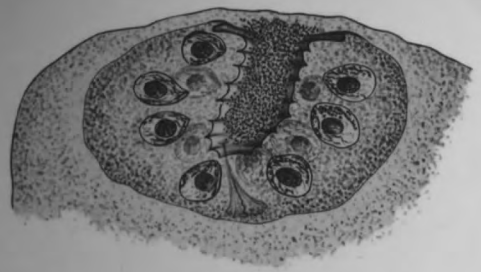
1



2

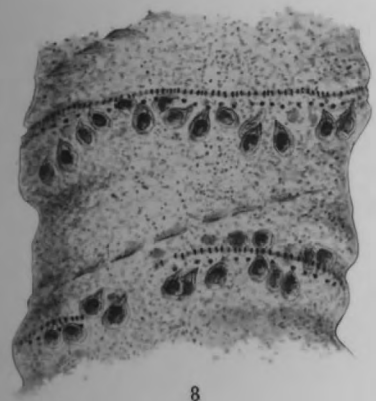
MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris



5

7



8

6

3.

4

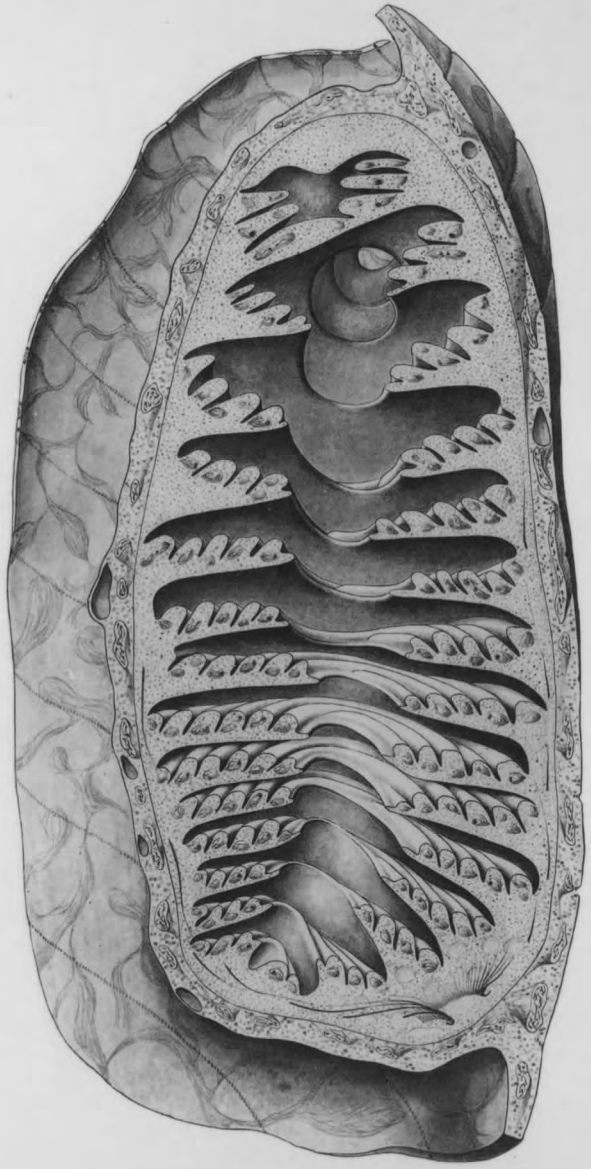
10

9

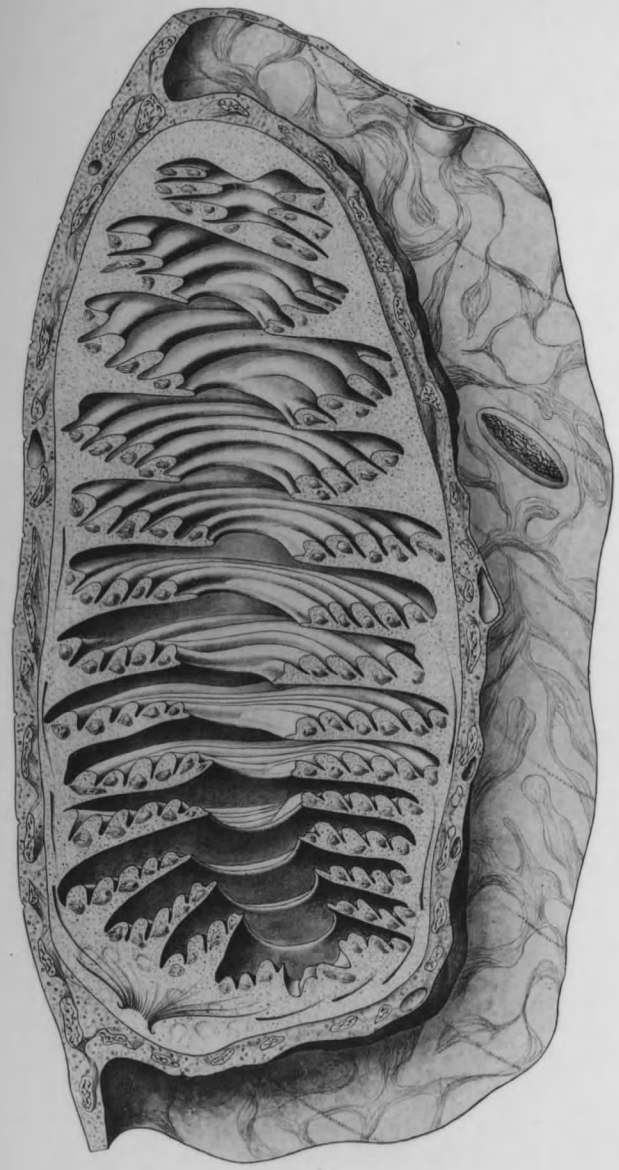
11

MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris



1



2

4

3

5

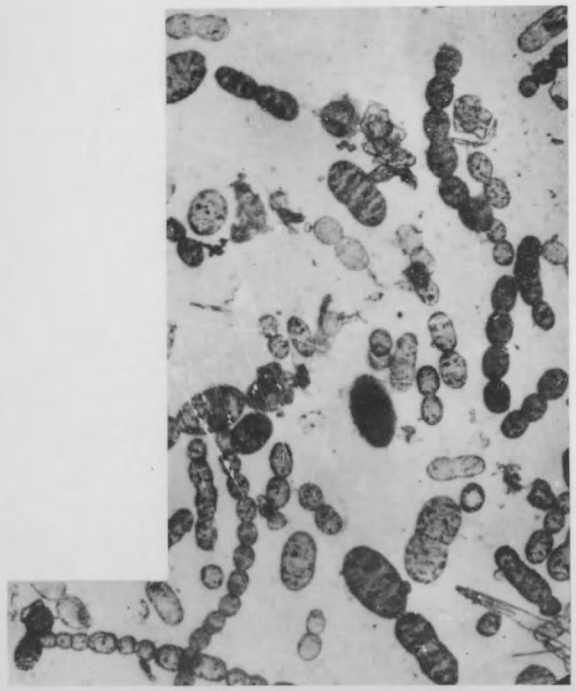
6

9

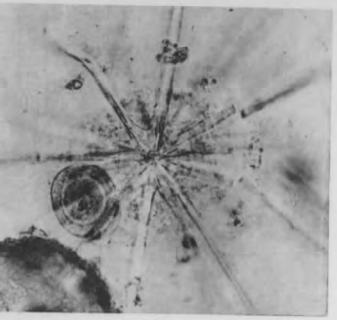
8

7

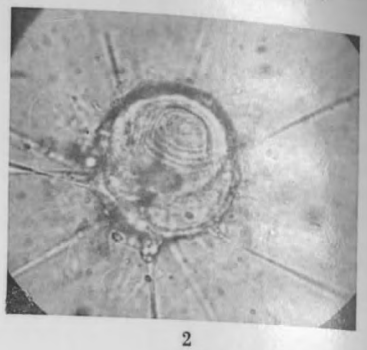
11



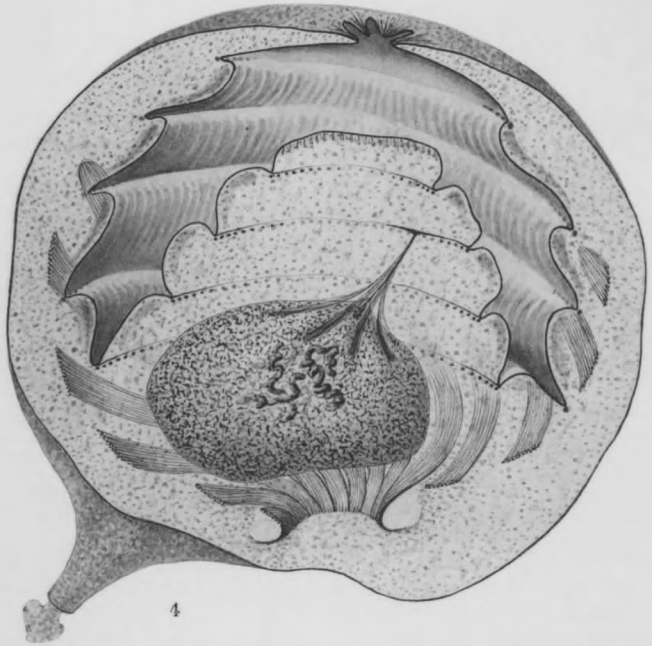
10



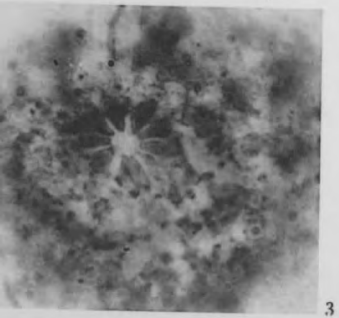
1



2



4

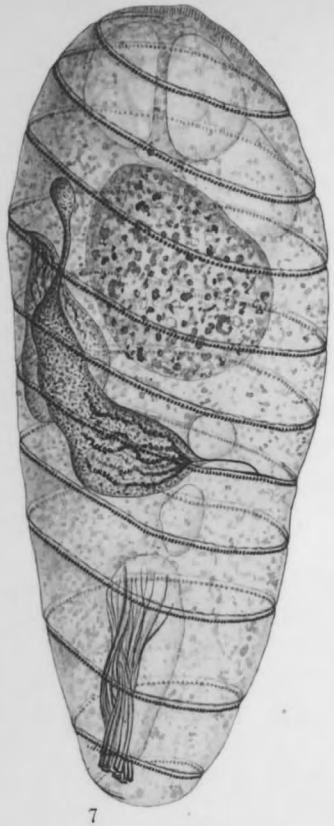


3

5

6

8



7

11

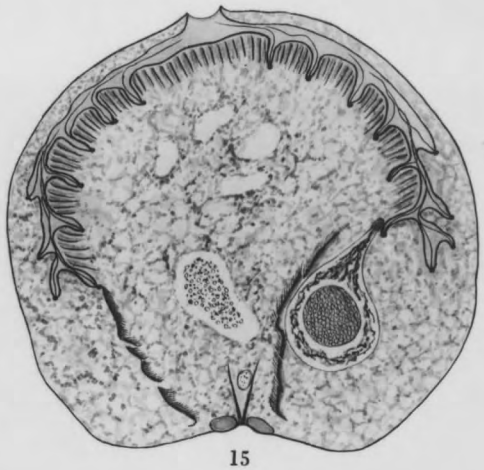
10

9

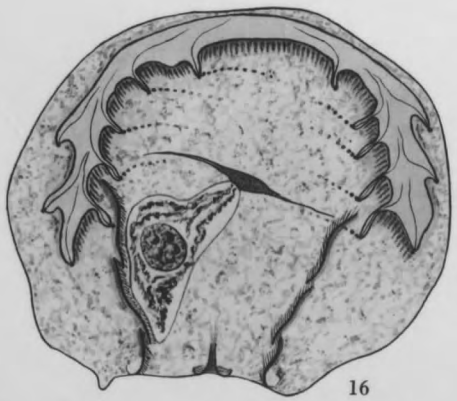
13

12

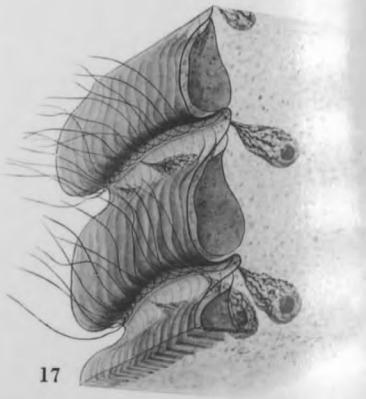
14



15



16



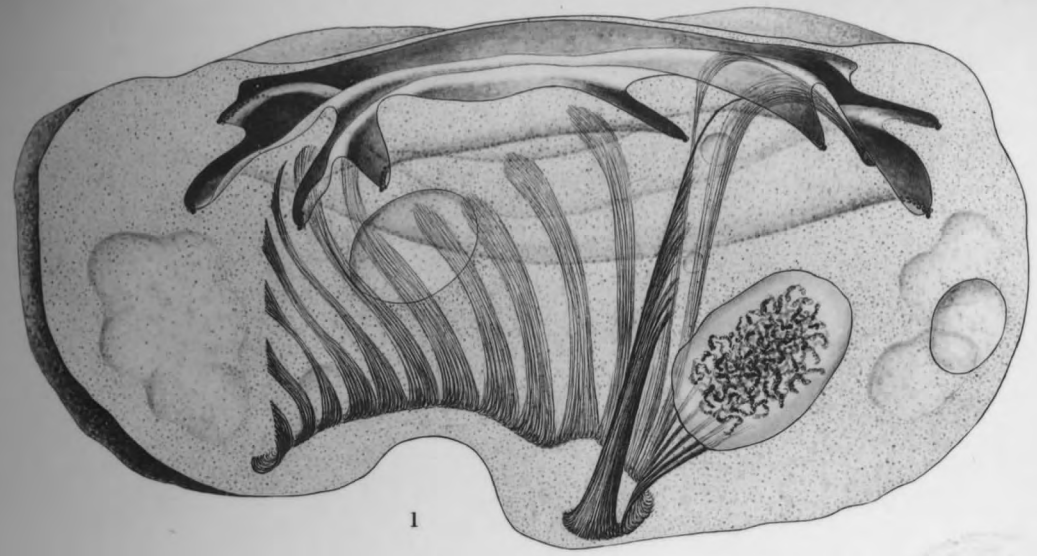
17

MASSON ET Cie

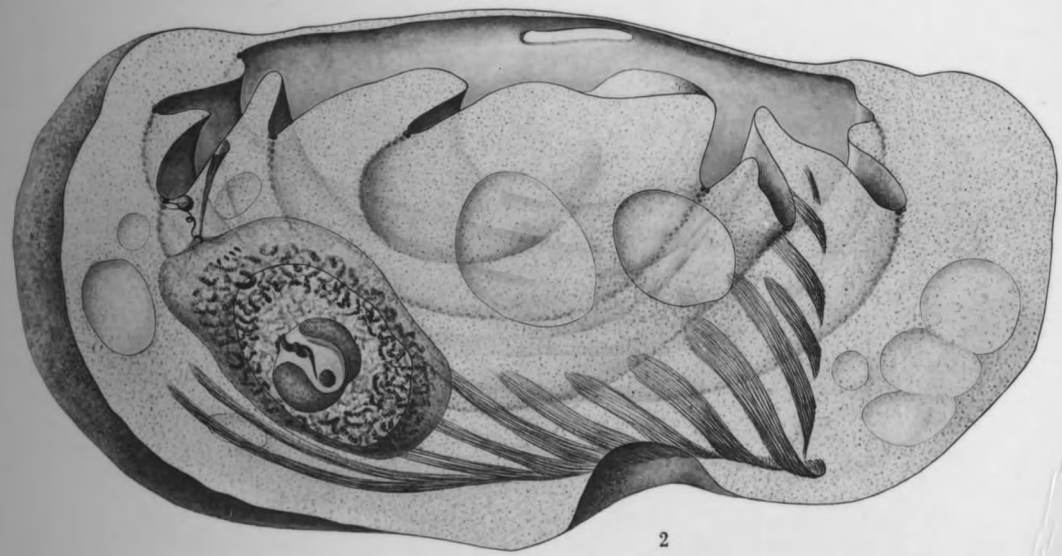
Phototypie Brunissen - Paris

Ann. Sci. nat. Zoologie, 12e Série, 1963.

(J. CACHON)



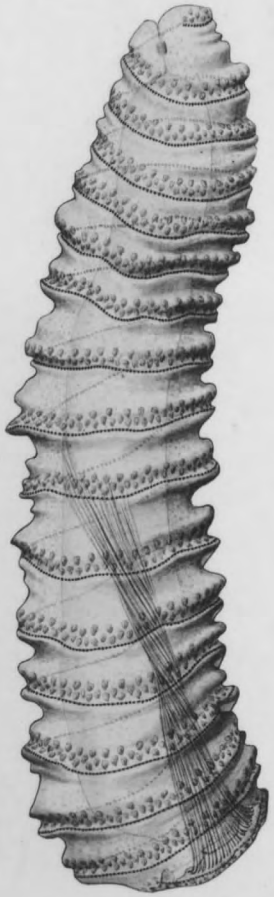
1



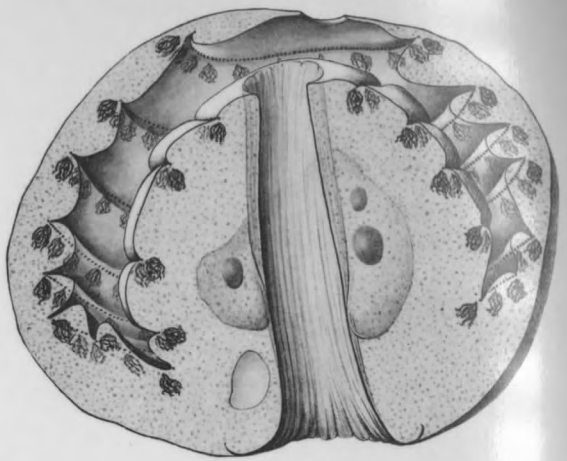
2

MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

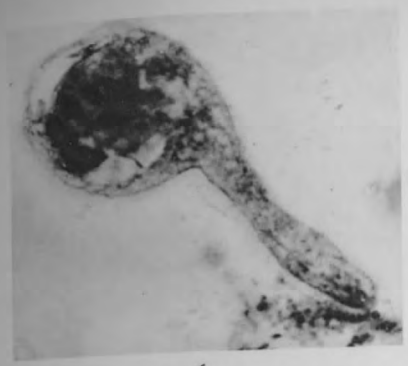


3



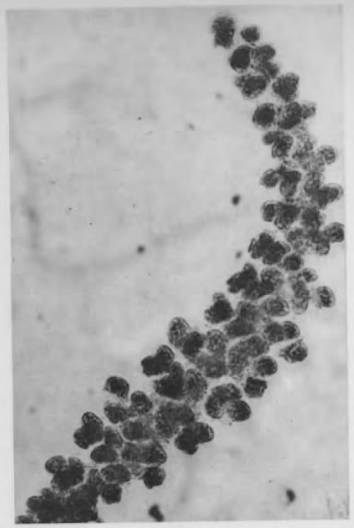
4

5

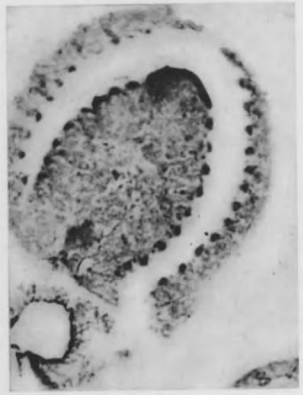


6

8

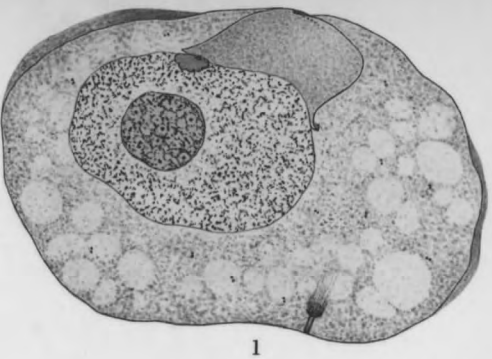


10



7

9

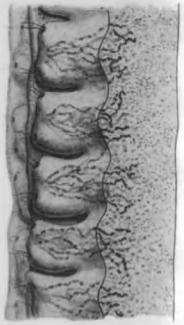


1

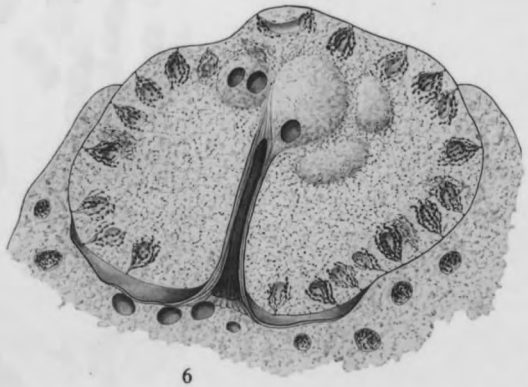
2

3

4

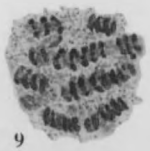


5

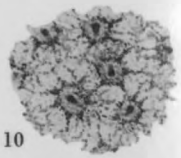


6

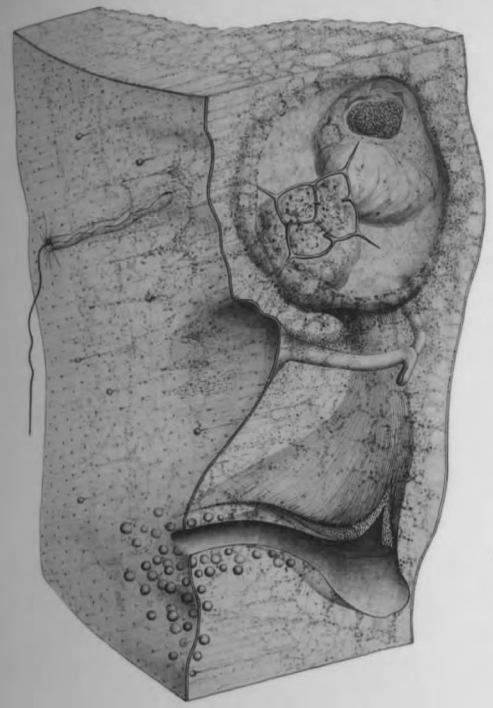
8



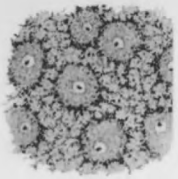
9



10

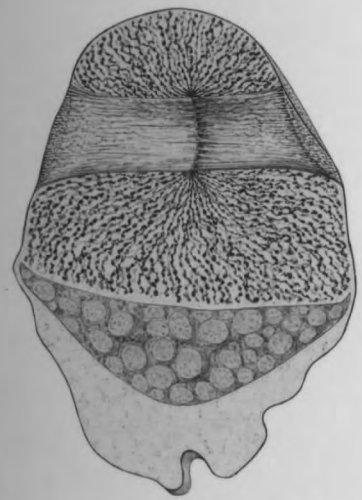


7

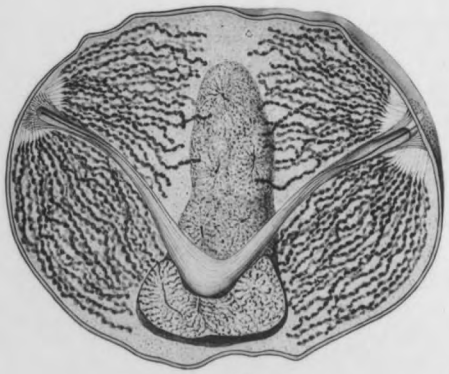


11

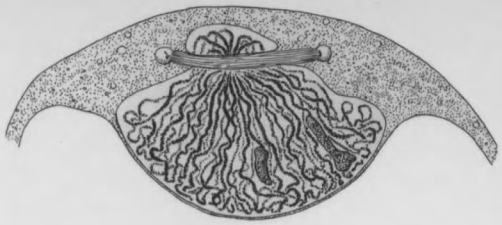
12

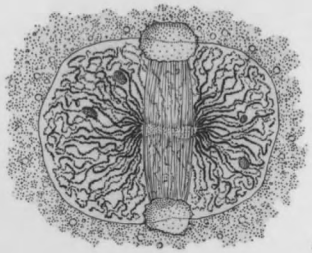


13



14





15

17

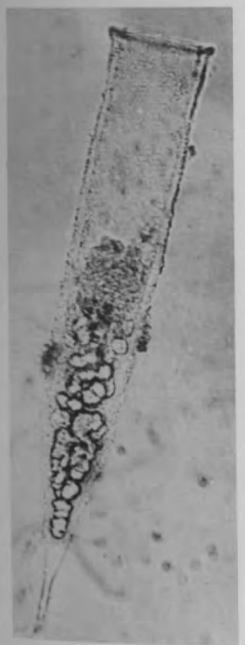
16

18

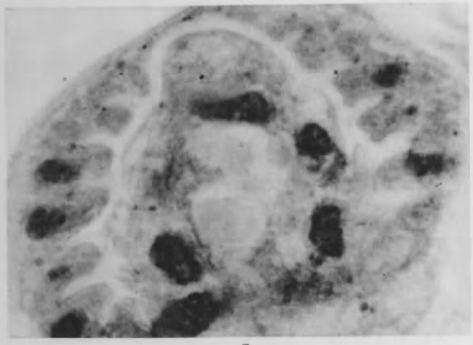
2

1

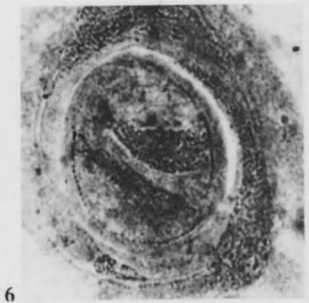
3



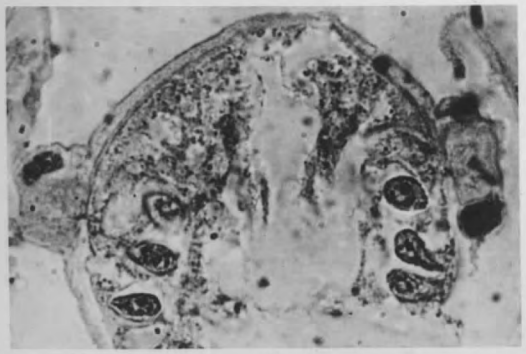
4



5

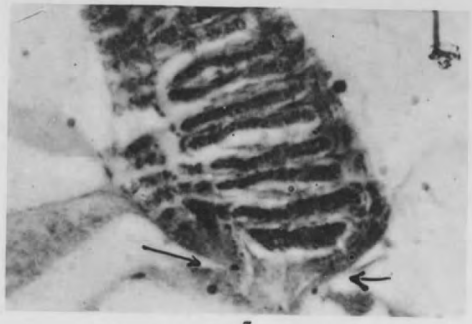


6

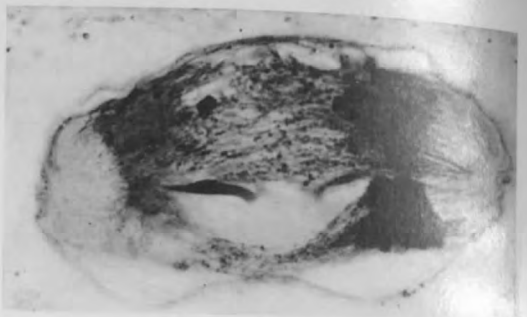


8

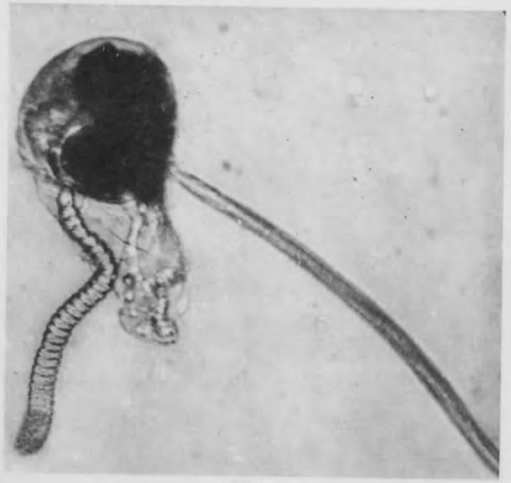
14



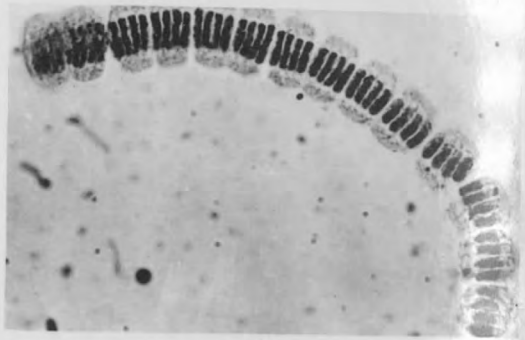
7



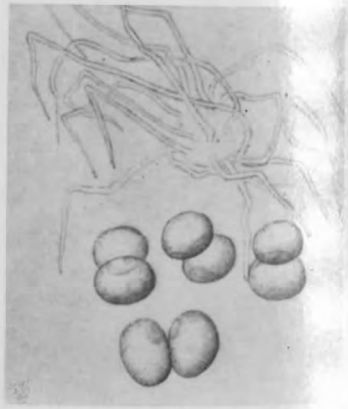
9



10



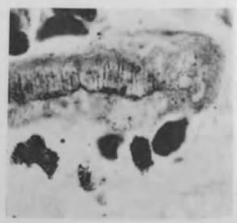
11



15

13

12



16

Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris.
12e Série, Tome **VI**, pp. 215-228.

SUBMICROSCOPIC MORPHOLOGY OF *EUGLENA GRACILIS* KLEBS

By J. **DASGUPTA** (1)

CONTENTS

MATERIAL AND METHODS 216

OBSERVATIONS AND DISCUSSION 216

1° Morphology and cytology (light microscopy) 216

2° Ultrastructures 217

a) Pellicle and reservoir 217
b) Flagella and stigma 218
c) Contractile vacuole 219
d) Nucleus 220
e) Mitochondria 221
f) Golgi apparatus 221
g) Chloroplasts pyrenoids and paramylons 222
h) Other cytoplasmic inclusions 223

SUMMARY 223

ACKNOWLEDGEMENT 224

REFERENCES 224

EXPLANATION OF PLATES 227

The ultra structures of the algal flagellates have received some attention during the past few years [54, 13]. Some aspects of *Euglena viridis* [7] and *Euglena gracilis* var. *bacilaris* [53, 51, 38] have already been studied. The aim of this paper is to describe the fine morphological structures of *Euglena gracilis* Klebs. on the background of the previous findings on allied forms.

(1) Present address : Medical College, Pondichery, India.