

(cf. *Blastodinium*). Celles-ci libérées perdent leurs sillons et s'accroissent en nouveaux trophozoïtes. Dulcaquicole. — *Phytodinium* Kl. (1 espèce, fig. 274, F). Ni stigma, ni sillons, ni flagelles. Division suivant le grand axe. Dulcaquicole.

TRIBU DES DINOTRICHIDA PASCHER, 1931

Cellules soudées en chapelet après division, formant un thalle rudimentaire, non rampant.

Famille des Dinotrichidae Pasch. — Le thalle ne consiste pas en de véritables filaments, mais en courts chapelets de cellules qui conservent en partie leur forme sphérique. Division ou formation de dinospores gymnodiniformes.

Genre : *Dinothrix*, P. (1 espèce, fig. 275, A). Division oblique, avec apparition d'un stigma dans les éléments-fils, qui, sans se libérer, font retour aux cellules ordinaires du filament. Parfois une de ces cellules ordinaires se transforme tout entière en dinospore gymnodiniforme qui est à l'origine d'un nouveau filament. Epiphyte. Marin.

Famille des Dinoclonidae Pasch. — Thalle formé de véritables filaments polarisés, ramifiés, rampants. Stade évolutif comparable à ce que sont les *Ulothrichaceae* pour les Chlorophycées et les *Ectocarpaceae* pour les Phéophycées.

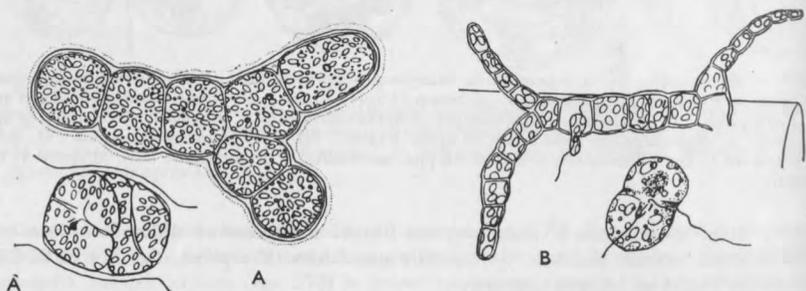


Fig. 275. — *Dinotrichidae*. — A, *Dinothrix paradoxa*, A, thalle de 7 cellules; A', stade de division avec éléments-fils montrant l'organisation en dinospore (d'après PASCHER). — *Dinoclonidae*: B, *Dinoclonium conradi* et sa dinospore (d'après CONRAD).

Genre unique : *Dinoclonium* Pasch, (1 espèce fig. 275, B.) Filaments atténués aux extrémités. Nombreux chromoplastes. Multiplication par dinospores gymnodiniformes. Epiphyte. Marin.

* * *

L'existence des *Dinotrichidae* et des *Dinoclonidae*, justifie entièrement la conception des *Dinophyceae* de Pascher du point de vue botanique. Mais celle de formes comme les Gymnodinides dépigmentés et phagotrophes qui rappellent des Radiolaires, ou de formes parasites comme les Coccidinides qui évoquent des Sporozoaires, celle de formes à nématocystes qui annoncent les nématoblastes des Cœlentérés, indiquent une évolution tout aussi marquée dans le sens animal. Si elle ne conduit pas jusqu'aux Métazoaires c'est qu'entre le premier Métazoaire et les Protozoaires libres les plus évolués il subsiste

un hiatus considérable. Ce hiatus tient avant tout au défaut chez les Protozoaires de stade amorçant le développement embryonnaire si uniforme des Métazoaires. Il n'y a absolument rien jusqu'ici entre la colonie de Choanoflagellés et l'amphigastrula d'Éponge.

DINOFLAGELLÉS PARASITES

Le parasitisme des Dinoflagellés est de connaissance récente. Alors qu'en 1906, on n'en comptait qu'un cas, d'ailleurs contesté par Bütschli (1883) (*Gymnodinium pulvisculus* Pouchet), on connaît maintenant 21 genres avec plus de 50 espèces de Péridiniens réalisant tous les modes et tous les degrés de cette condition.

A. — PARASITES A SIÈGE INTESTINAL DES MÉTAZOAIRES

La majorité d'entre eux ont conservé en partie la nutrition holophytique originelle. Ils sont chlorophylliens et tirent leur aliment organique du chyme de l'hôte par diffusion.

Genre *Blastodinium* Chatton, 1906.

Treize espèces parasites dans l'estomac de divers Copépodes pélagiques; type : *B. spinulosum* de *Paracalanus parvus* et des *Clausocalanus* Banyuls. Été. La forme jeune est un élément biénergide, pigmenté, longuement ovoïde (150 μ) et légèrement incurvé (fig. 276 et 277, A et B.) sans fixation à la paroi stomacale. Le gros bout est toujours antérieur dans le Copépode. Le pigment, de couleur jaune vert ou jaune brun, est porté par un fin réseau chromoplastique périphérique (fig. 277, F, G) interférant avec des mitochondries. Les noyaux sont des dinocaryons typiques, mais figés au stade d'anaphase avec persistance des centrosomes et de la figure fusoriale achromatique qui forme des tractus ou « plasmodendrites » d'un noyau à l'autre (fig. 277, D, pld.). Les chromosomes y sont oxychromatiques.

La nature péridinienne de ce parasite s'affirme en outre par l'existence à sa surface de deux ceintures (souvent effacées) fortement hélicoïdales sénestres, l'une sur la moitié antérieure, l'autre sur la moitié postérieure, raccordés entre elles par un court sillon longitudinal (fig. 277, B, sill.). Ces deux ceintures, qui sont une autre expression de la condition biénergide du parasite, portent le long de leur lèvre antérieure une ligne de papilles coniques. La surface est revêtue d'un périplaste assez épais, transparent, qui, exuvié, forme une coque fermée. Elle porte la trace des ceintures marquées par leurs spinules ou rétinacles (fig. 277, B, sp.). L'évolution comprend une phase de multiplication endogène et une phase de multiplication exogène subintranses.

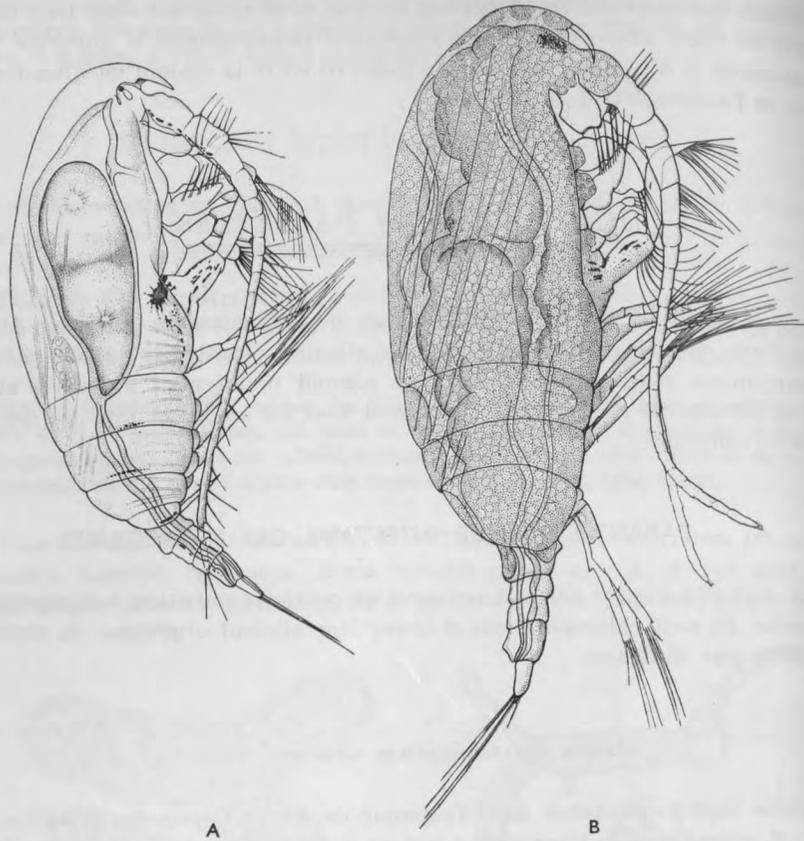


Fig. 276. — *A, *Paracalanus parvus*, femelle, contenant dans l'intestin un individu de *Blastodinium crassum*; B, *Paracalanus parvus*, femelle, dont l'hémocœle est envahi par le plasmode de *Syndinium turbo*, qui distend le céphalothorax du Copépode et le rend opaque. On remarquera que le tube digestif est fortement comprimé et le vaisseau dorsal respecté (d'après E. CHATTON)*.

a) **Multiplication endogène** (fig. 278, a-e). — Le parasite effectue une bipartition par clivage oblique, comme très souvent chez les Péridiniens et ici, avec avance de la caryocinèse sur la plasmotomie, de sorte que les individus-fils restent binucléés. Dans le cas particulier, la cellule initiale est restée nue et les deux individus-fils sont homodynames. Ils s'accroissent sans se diviser et se secrètent chacun une coque. Étant donné l'absence de coque initiale, il y a alors deux *Blastodinium* séparés dans l'estomac de l'hôte. Il peut, par répétition du processus, s'en produire jusqu'à une vingtaine, tous orientés de la même manière et toujours semblables bien qu'à des stades différents de la multiplication exogène. Celle-ci interfère souvent avec l'endogène (fig. 278 a₁-h₁).

b) **Multiplication exogène ou palisporogénèse** (fig. 278, a'-h'). — La multiplication exogène diffère de l'endogène en ce que les deux individus-fils sont contenus dans une coque commune (e) et sont hétérodynames. Tandis que l'antérieur, ou *trophocyte*, reste indivis et s'accroît, le postérieur subit

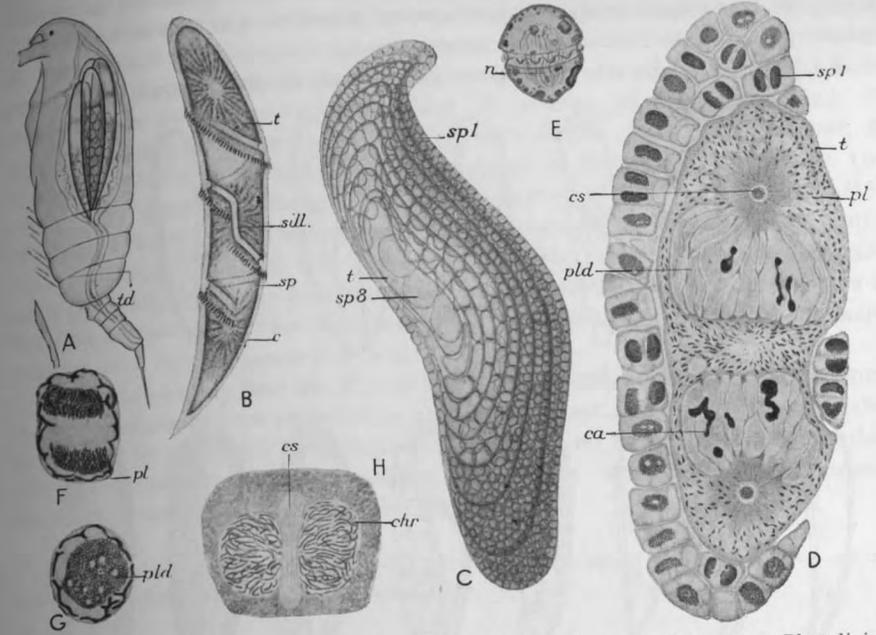


Fig. 277. — *Blastodiniidae*. — A, *Paracalanus parvus* dont l'estomac contient quatre *Blastodinium spinulosum*, td, tube digestif; B, *B. spinulosum* au stade 1. c, coque, sp, spinules, sill, sillons, t, trophocyte; C, *B. contortum* au stade 1, 4, 16, 32, 64, 128, 256, 512, t, trophocyte, sp. 8 sporocytes de n + 8^e poussée, sp. I, sporocytes de n + 1^{re} poussée; D, *B. crassum* en coupe; cs, centrosome, ca, caryosome, pl, plaste, pld, plasmodendrite dans le novau, t, trophocyte, sp. I, sporocyte de n + 1^{re} poussée; E, *B. contortum* dinospore sur le vivant; F, *B. spinulosum*. Coupe d'un sporocyte, pl, plaste; G, ld, pld, plasmodendrites vus en coupe; H, *B. pruvoti*, dinomitose, cs, centrosphère, chr, chromosomes en V (d'après E. CHATTON).

une division répétée en 4, 5 ou 6 temps qui donne 16, 32 ou 64 *sporocytes*. Ceux-ci s'entassent entre la coque distendue du trophocyte initial T¹ et celle du trophocyte T². Mais les sporocytes s'accroissent aussi quelque peu, tout en se divisant, de sorte qu'il font éclater la coque de T¹ dégageant T² qui, à l'intérieur de la sienne recommence l'évolution que nous venons de suivre. La série des figures a'-h' montre la multiplication exogène combinée avec l'endogène. Quant aux sporocytes, ils sont expulsés dans la mer sous forme d'éléments en biscuit ou subsphériques, biénergides et immobiles. Sauf leur dinocaryon, rien ne révèle leur nature péridinienne. Mais au bout d'un temps variant de quelques dizaines de minutes à quelques heures, ils différencient leurs sillons, poussent leurs flagelles et subissent une première division, puis une seconde. Les quatre éléments sont alors monoénergides. Chacun d'eux est un minuscule *Gymnodinium* que Chatton a dénommé *dinospore* (fig. 277, E.). Ces dinospores sont peut-être des gamètes mais leur sort n'a pu être suivi. Chez *B. crassum*, une poussée sporale se fait par vingt-quatre heures. Les premiers stades s'observent le matin, les stades plus avancés le soir et la libération des sporocytes la nuit. Il est probable que les dinospores pénètrent directement dans le Copépode et s'y accroissent très rapidement en un jeune *Blastodinium*. Le mode très particulier de sporulation des *Blastodinium*, qui se retrouve chez

d'autres Périidiniens parasites, mais qui n'a guère son équivalent en dehors d'eux est la *palisporogenèse* ou sporogenèse itérative, qui assure une exploitation continue de l'hôte par le parasite.

Le *B. spinulosum* est une espèce grégaire et monoblastique, c'est-à-dire



Fig. 278. — *Blastodinium* sp. a à e. Schéma de la multiplication endogène, a'-h'. Schéma de la multiplication exogène ou palisporogenèse. a'-h'. Schéma de la multiplication endogène compliquée de multiplication exogène.

ques le trophocyte T^n ne se divise qu'au moment où se libèrent les sporocytes S^{n-1} et n'est entouré que d'un feuillet sporal. Il existe des espèces polyblastiques: *B. pruvoti* qui est tout au plus tétrablastique, *B. contortum* (fig. 277, C) qui peut porter jusqu'à 7 assises sporales emboîtées. Cet emboîtement résulte de ce que l'assise externe, la plus ancienne, n'a pas rompu sa coque avant que le trophocyte ne produise une seconde génération de sporocytes séparés de la première par une seconde coque. Dans l'ensemble des *Blastodinium*, on constate que les espèces monoblastiques sont le plus souvent grégaires, les poly-

blastiques solitaires. La distinction des espèces est fondée sur ces caractères et sur la forme générale du corps qui ne varie que dans d'assez faibles limites. *B. spinulosum* est presque toujours pigmenté, mais son trophocyte est assez souvent dépigmenté alors que les sporocytes sont colorés. Ce fait se produit surtout chez les espèces polyblastiques (*B. pruvoti*, *B. contortum*, etc.). Il signifie qu'au fur et à mesure que le parasite évolue vers la forme libre, il récupère, avec sa chlorophylle, sa physiologie de Périidiniens autotrophe. On connaît une espèce totalement incolore (*B. hyalinum*) et par conséquent hétérotrophe. Plus liée à son hôte que les espèces pigmentées, moins indépendante des conditions externes, elle se rencontre seule dans les mers septentrionales (Roscoff), alors que le même hôte (*Paracalanus parvus*) héberge en plus à Banyuls 4 espèces colorées. Les espèces pigmentées sont des formes de mers chaudes et à développement estival.

Les *Blastodinium* sont des Périidiniens mi-phototrophes et mi-hétérotrophes et par conséquent d'un parasitisme peu évolué. C'est une raison pour laquelle ils peuvent se maintenir longtemps dans leur hôte en produisant des poussées sporales successives. Ils ne lui nuisent que par une carence qui a pour conséquence la castration du Copépode.

Schizodinium sparsum Chatton (1912) de *Corycella rostrata* n'est sans doute qu'un stade du *Blastodinium mangini* du même hôte.

Genre *Haplozoon* V. Dogiel, 1907

Onze espèces, toutes parasites d'Annélides Polychètes. Type: *H. armatum* V. D., parasite intestinal de l'Ophélien *Travisia forbesi* Mourmansk et Bergen. Parasites incolores hétérotrophes. Le jeune parasite est fixé à l'épithélium intestinal dans l'attitude d'une Grégarine. Il porte d'un côté un stylet fixateur et de l'autre un faisceau de rhizoïdes absorbants (fig. 279, 1 à 7). Il est strié longitudinalement par des myofibrilles. Le noyau est un dinocaryon. Cette cellule initiale se divise par clivage transversal oblique isolant une cellule distale qui n'est plus en relation directe avec l'hôte (fig. 279, 2). La cellule initiale ou proximale continue seule à se nourrir normalement; c'est un trophocyte. Elle se divise, donnant chaque fois une nouvelle cellule distale. Si celles-ci ne se nourrissent pas du tout, il se forme à la suite du trophocyte une file unique de sporocytes comme c'est le cas chez *H. lineare* (fig. 279, 10). Mais chez *H. armatum* entre autres, les cellules distales se nourrissent par l'intermédiaire du trophocyte et se divisent elles aussi, mais plus lentement que lui. Il résulte de cette croissance et de cette multiplication d'un type particulier une lame cellulaire en triangle allongé, comprenant à l'angle de fixation le trophocyte suivi d'un sporocyte I indivis, puis d'une paire de sporocytes II, puis d'une file oblique de sporocytes III, etc. (fig. 279, 6). Mais les divisions des sporocytes se ralentissent rapidement et prennent fin, de sorte que la lame ne comprend guère plus de 8 files de ces éléments. Non seulement ces poussées de sporocytes ne sont pas séparées par des coques, mais ces cellules adhèrent fortement entre elles. On voit l'analogie étroite

de ce processus avec la palisporogénèse des *Blastodinium*. Dans les derniers sporocytes, la caryocinèse s'effectue encore deux fois alors que la plasmotomie a cessé. Il se produit ainsi des éléments tétraénergides qui se détachent, sont éliminés et se résolvent en 4 dinospores (279, 11).

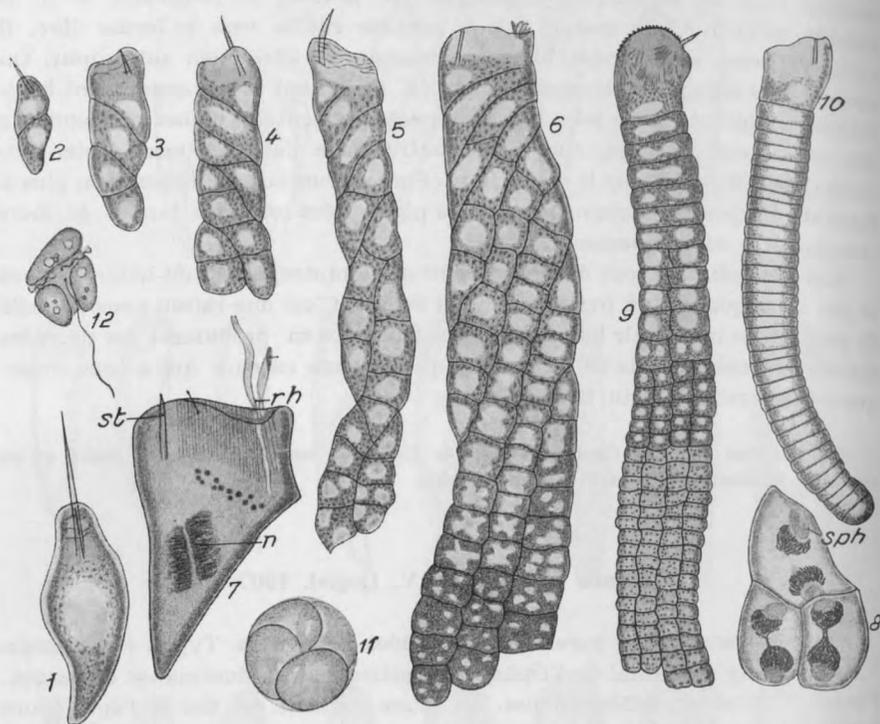


Fig. 279. — *Haploozonidae*. 1 à 7. *Haploozoon armatum*. Stade 1 vu de profil et de face; *st*, stylet fixateur; *rh*, rhizoïdes absorbants; *n*, noyau; 2-6, stades de la palisporogénèse; 8, divisions nucléaires dans les sporocytes; *sph*, centrosphère; 9, *H. delicatulum*; 10, *H. lineare* (d'après V. DOGIEL); 11 et 12, *H. clymenellae*, formation des dinospores dans un sporocyte détaché et dinospore libérée (d'après SHUMWAY).

Celles-ci, qui sont incolores et du type *Gymnodinium*, ne s'organisent, comme chez *Blastodinium*, qu'à l'état libre ce qui, étant donné le mode de vie des hôtes, les rend difficiles à observer. Elles n'ont été vues par Dogiel et Mikelson qu'en 1923 et par Shumway en 1924 (fig. 279, 12), fixant définitivement la nature des *Haploozoon*. Dogiel avait fait de ceux-ci, en 1906, un groupe nouveau de Métazoaires, les *Catenata*. Dès 1907, Chatton avait affirmé leur nature de Péridiniens et avait maintenu cette opinion à travers les controverses qu'elle avait suscitées.

Les principales variations entre les espèces portent : a. sur l'agencement des sporocytes résultant du sens de clivage et de la vitesse de multiplication. Chez *H. lineare* et *H. clymenidis*, les cellules forment une seule file de disques empilés. Chez *H. delicatulum* (fig. 279, 9), *H. clymenellae* et *H. dogieli* cette file, d'abord unique, se dédouble en deux puis en quatre; b. sur les stylets, qui sont souvent nombreux en arrière du principal (fig. 279, 9); c. sur des particularités telles qu'une pellicule spinuleuse du trophocyte (*H. delicatulum*) ou hérissée de soies (*H. hirsutum*).

Les *Haploozoon* sont, au contraire des *Blastodinium*, des Péridiniens très évolués dans le sens parasitaire, complètement hétérotrophes. S'ils absorbent du chyle de l'hôte, ils empruntent plus directement encore à celui-ci par leurs rhizoïdes. Leur répartition géographique est celle de leurs hôtes (Naples, Alexandrowsk, Woods Hole.)

B. — PARASITES ÉPICELLULAIRES ET ECTOPARASITES

Ils s'insèrent sur leur hôte par un appareil absorbant, qui pénètre toujours dans le cytoplasme. Ils sont incolores et plus strictement parasites que certains autres dits « internes ».

Genre *Chytriodinium* V. Dogiel, 1906.

Trois espèces parasites sur des œufs indéterminés de Copépodes pélagiques. Aux premiers stades, ils seraient, d'après Dogiel, parasites dans l'œuf, puis

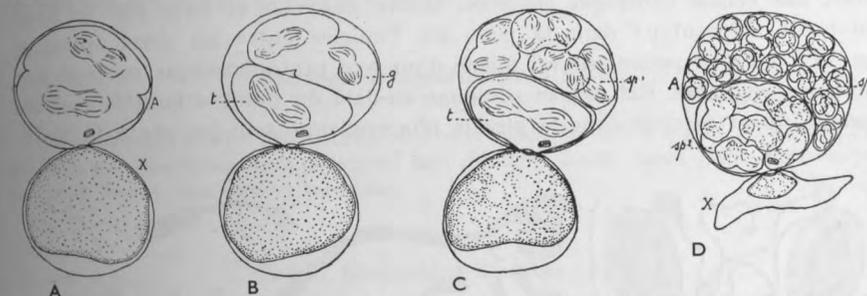


Fig. 280. — *Apodinidae*. *Chytriodinium affine*. Quatre stades de la palisporogénèse : A, le parasite; X, l'œuf parasité; t, trophocyte; g, gonocyte; *sp*¹, sporocytes de la 1^{re} poussée; *sp*², sporocytes de la 2^e poussée résultant de la segmentation du trophocyte (d'après E. CHATTON).

en sortiraient et s'accroîtraient à sa surface en sphères fournissant 16 ou 32 dinospores. Chatton a interprété autrement en 1907 cette évolution, et y a reconnu une palisporogénèse. Elle est particulièrement nette chez le *C. affine* (fig. 280.)

Le parasite ne sort pas de l'œuf, mais il s'accroît sur lui. Il est enfermé dans une coque et possède deux dinocaryons. Il se divise normalement à son axe de fixation de sorte que, des deux individus, le proximal seul reste en contact avec l'hôte (fig. 280, B). Il se sécrète une coque. L'individu distal séparé de la source de son aliment effectue une série de divisions, produisant une poussée de 32 sporocytes (fig. 280, D). Pendant ce temps, l'individu proximal, assimilable à un trophocyte, ayant épuisé l'œuf, se divise à son tour en cellules homodynames qui constituent une deuxième poussée de sporocytes, en retard sur la première. Ces sporocytes se transforment en dinospores gymnodini-formes.

C. roseum Dogiel (fig. 281) n'est peut-être que le même parasite qui, s'attaquant à des œufs moins riches, ne fait qu'une poussée de sporocytes. — *C. parasiticum* est parasite d'œufs à coque muqueuse très épaisse (de Copépodes?), à travers laquelle il pousse un robuste rhizoïde, le « *Suspensionsapparat* ». Les dinospores, d'abord incolores, se pigmentent dans le jour qui suit leur émission.

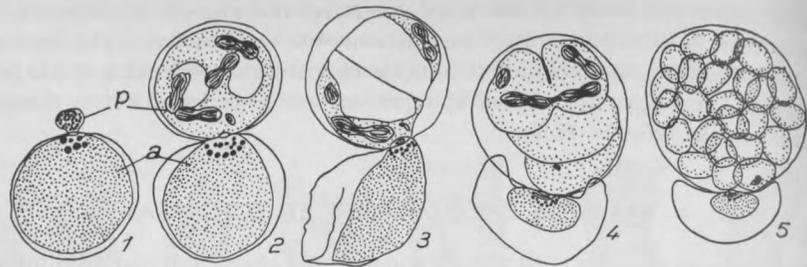


Fig. 281. — *Apodiniidae*. *Chytriodinium roseum*. Cinq stades de la sporogénèse; a, œuf-hôte; p, parasite. (d'après V. DOGIEL).

Genre *Apodinium* Chatton, 1907.

Deux espèces ectoparasites des Appendiculaires. Type : *Apodinium mycetoides* Chatton, parasite de l'Appendiculaire *Fritillaria pellucida*. C'est, à l'état jeune, une cellule sphérique incolore, encore enkystée et fixée par un long pédoncule filamenteux dans la peau du Tunicier entre les deux spiracles (fig. 282, 1-2). Ce pédoncule est formé d'un axe protoplasmique protégé par une gaine rugueuse. Cet axe se prolonge au-delà du point d'insertion en un rhizoïde nu et ramifié dans la glande pharyngienne sous-jacente à la peau.

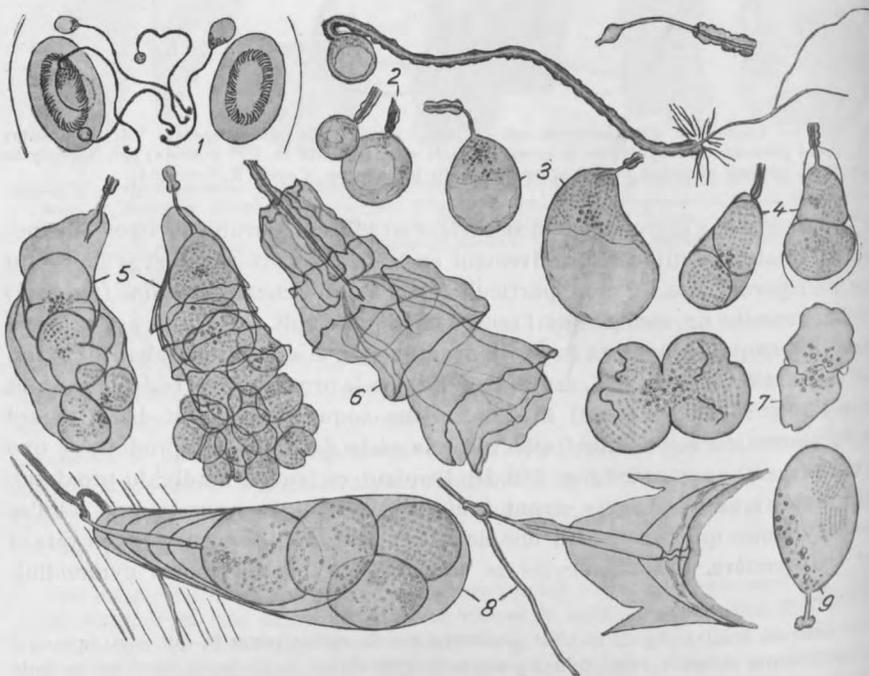


Fig. 282. — *Apodiniidae*. *Apodinium mycetoides*. 1, en place entre les spiracles de *Fritillaria pellucida*; 2-3, stades de la croissance; 4, division du trophocyte; 5, palisporogénèse; 6, coques vides emboîtées; 7, dinospores vivantes; 8, *A. rhizophorum*; 9, *Parapodinium stylipes* (d'après E. CHATTON).

En s'accroissant, le parasite devient piriforme et montre un dinocaryon, tassé contre la membrane (fig. 282, 3), qui s'est amincie et se soulève en une coque. Alors se produit une division transversale (fig. 282, 4). L'individu proximal se sécrète aussitôt une coque tout en restant en continuité avec le rhizoïde. C'est un trophocyte (fig. 282, 5). L'individu distal, privé d'aliment, se scinde coup sur coup sous la coque initiale avec avance de la caryocinèse sur la plasmotomie. Mais il ne se produit pas plus de une à deux scissions sans que le trophocyte se soit redivisé à l'intérieur de la seconde coque. Des poussées successives de sporocytes se succèdent, séparées par autant de coques emboîtées. Ces poussées sont si rapprochées que le nombre de leurs sporocytes est une progression géométrique de raison 2. Les coques se rompent successivement, libérant les sporocytes déjà organisés en dinospores gymnodiniennes (fig. 282, 7). Les coques vides, ouvertes à leur sommet, restent adhérentes au pédoncule par leurs bases, ce qui permet de compter les poussées sporales effectuées (fig. 282, 6). Le maximum observé est de cinq. La destinée des dinospores est inconnue. Méditerranée. Automne, hiver. *A. rhizophorum* Chatton, 1911 a un appareil absorbant plus compliqué, sur *Oikopleura cophocerca*. Méditerranée (fig. 282, 8).

Genre *Parapodinium* Chatton

Parapodinium stylipes Ch. parasite externe d'*Oikopleura dioica* à Banyuls (fig. 282, 9). Habitus des *Apodinium* mais pédoncule sans rhizoïdes, court, rigide, plein, adhérent par un petit disque. Sporulation inconnue.

Genre *Oodinium* Chatton, 1912

Ectoparasite des Poissons et Tuniciers (Appendiculaires, Salpes), des Annélides, des Mollusques et des Cœlentérés. Type : *O. poucheti* Ch. (= *Gymnodinium pulvisculus* Pouchet, 1883) sur *Oikopleura dioica* (fig. 283). Être ellipsoïdal ou piriforme (170 μ), fixé généralement à la queue de l'Appendiculaire, soit par sa pointe chez les formes jeunes, soit par un robuste et court pédoncule étalé sur l'hôte en un large disque chez les grandes formes. Il est revêtu d'une pellicule séparable sur laquelle on imprègne un argyrome dont les plaques évoquent une cuirasse à épïcône géant comme celle de *Ceratium gravidum* (fig. 283, 3) (Hovasse, 1935). Le cytoplasme est incolore ou coloré en jaune ou en orange par un lipochrome (Schiller, 1935, range par erreur les *Oodinium* parmi les Péridiniens à chlorophylle). Noyau unique du type dinocaryon, très volumineux.

Le parasite âgé ou même jeune se détache spontanément, et, dans le plankton qui vient d'être manipulé, on trouve des *Oodinium* libres dans la même proportion que sur les *Oikopleures*. Ces individus libérés se séparent de leur pellicule et se divisent sous cette enveloppe suivant leur axe de fixation, donc longitudinalement. Puis 8 scissions se succèdent en huit heures à 23°, avec ou sans mues préalables entre elles, souvent sous une enveloppe mucilagineuse épaisse. Les individus fils se dispersent passivement. Les derniers s'organisent en dinospores du type *Gymnodinium* d'une dizaine de μ , chargées

ou non de lipochrome (fig. 283, 4). Elles reproduisent sans doute le jeune *Oodinium*, qui montre quelquefois une ébauche de sillon transversal. Notons que, quel que soit le degré de croissance du parasite, sa séparation d'avec l'hôte déclenche, comme chez *Blastodinium*, *Chytriodinium*, et *Apodinium*, sa multiplication.

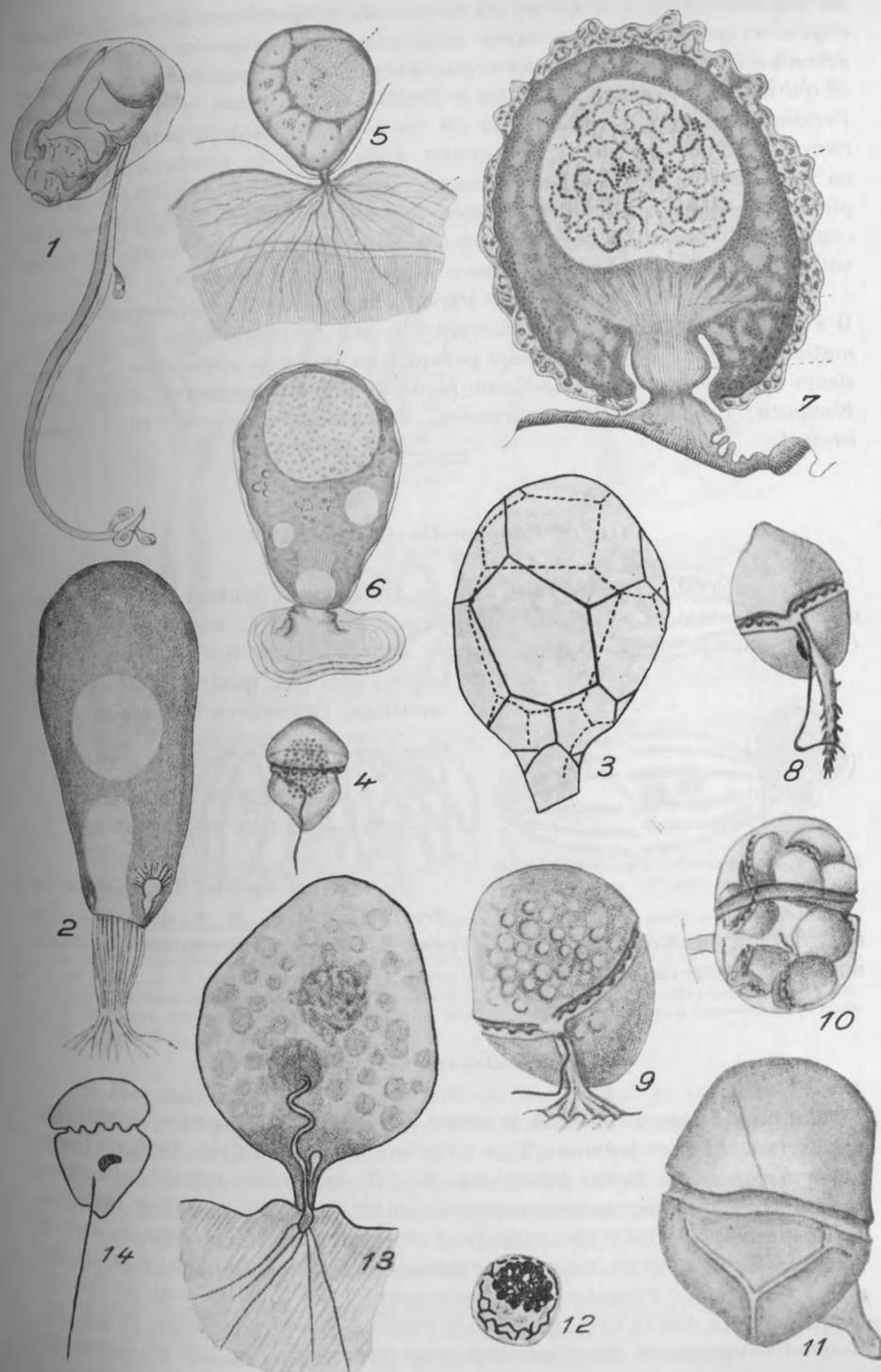
O. amylaceum Bargoni, 1894. Forme très voisine décrite sous le nom de *Salpicola amylacea* comme Gromie parasitant la branchie des Salpes à Messine. Fixation par des rhizoïdes luxuriants qui ont été pris pour des pseudopodes. Revue par Caullery à Naples sur *Salpa africana*. — *O. appendiculariae* Brooks et Kellner, 1908, sur *Oikopleura tortugensis*, Iles Tortugas, décrit en partie comme œufs et embryons de l'*Oikopleura*, en partie comme Gromies parasites. — *O. fritillariae* Chatton, 1912, sur *Fritillaria pellucida* Villefranche. Corps sphérique, avec lipochrome. Fixé au niveau de l'estomac, chez le jeune, (fig. 283, 5) par un très court pédoncule rigide qui s'épanouit dans l'hôte en une gerbe de fins rhizoïdes nus, chez l'individu accru (fig. 283, 6-7), par un disque en pied de verre à boire : dont la face d'adhérence est une brosse tout à fait comparable à celle d'une cellule épithéliale intestinale, structure qui correspond, ici comme là, à une fonction d'absorption. Chacun des bâtonnets ou stéréocils se continue dans le pédoncule par une fibrille qui forme avec les voisines un faisceau épanoui sous le noyau. Dans le sillon profond qui entoure le pédoncule débouche le canal d'une petite pusule. Cette structure doit se retrouver chez les formes précédentes. L'évolution est identique à celle de *P. poucheti*. — *O. ocellatum* E. M. Brown, 1931. Ectoparasite pathogène sur les branchies et la peau des Poissons marins : *Amphiprion percula*, *A. ephippium*, *Glyphisodon saxatilis*, *Diplodus vulgaris*. Aquarium du Zoo de Londres. Sans doute importé des Bermudes. Corps ovoïdes (fig. 283, 13) à éclat de perle adhérents aux feuillettes branchiaux par un pédicule très atténué terminé par un petit cône qui pénètre dans l'épithélium. Ce pédicule est fibrillaire et parcouru dans son axe par une pusule canaliculaire. Du cône s'irradient dans le tissu de l'hôte des rhizoïdes très fins, rectilignes. La séparation d'avec l'hôte, spontanée, détermine ici encore la division multiple, même chez les petits individus. Les sporocytes forment des amas sarcinoïdes. Au stade 128 ou 256, ils se transforment en dinospores gymnodiniennes, incolores et munies d'un stigma (283, 14). L'infection de nombreuses espèces marines, exotiques et indigènes, a pu être réalisée. Elle provoque des lésions nécrotiques des branchies et de la peau qui ouvrent la voie aux bactéries et amènent rapidement l'asphyxie et la mort. Elle n'a cédé devant aucun traitement curatif. Le Péridinien résiste à celui-ci mieux que le Poisson. *O. limneticum* se fixe à la peau de Poissons d'eau douce; l'enkystement de dinospores a été vu. La destruction des formes fixées s'obtient par le bleu de méthylène (Jacobs 1946).

Contrairement à ce qu'a prétendu Bütschli (1883), les *Oodinium* sont donc des parasites vrais. Ils ne portent ni chlorophylle, ni plastes; lorsque le lipochrome est absent, ils sont totalement incolores. Leur appareil absorbant est le plus développé que présentent les Péridiniens parasites.

Genre *Protoodinium* Hovasse, 1935.

Protoodinium chattoni Hovasse. Ectoparasite de l'Hydroméduse Margellidae *Lizzia blondina*. Étang de Thau et Bosphore. Fixé dans la cavité sous-ombrelle, au manubrium, à l'ombrelle et au velum. Il conserve ses sillons,

Fig. 283. — *Oodiniidae*. — 1, *Oikopleura cophocerca* portant quatre jeunes *Oodinium poucheti* sur sa queue (d'après POUCHET); 2, *O. sp.* d'*Alciopé* (d'après DOGIEL); 3, *O. poucheti*, périplaste tabulé (im. HOVASSE); 4, *Id.* Dinospore; 5-6, *O. fritillariae*, deux jeunes stades successifs, l'un à rhizoïdes, l'autre à disque adhésif; 7, *Id.*, coupe d'un stade à disque (d'après E. CHATTON); 13, *O. ocellatum*, coupe d'un trophozoïte fixé sur son hôte; 14, *Id.* dinospore (d'après BROWN); 8, *Protoodinium chattoni*, jeune stade avec son pivot de fixation; 9 et 11, *Id.*, stades plus avancés, le dernier avec périplaste tabulé; 10, *Id.*, sporulé; 12, *Id.*, Coupe d'un jeune trophozoïte (d'après R. HOVASSE).



ses flagelles (fig. 283, 8-9), un plaste réticulé périphérique jaune vif, et un stigma rouge à droite du sillon longitudinal. La pellicule est résistante, décomposée en facettes séparées par des lignes argyrophiles (fig. 283, 11), ce qui amène Hovasse à rapporter le *Protoodinium*, comme les *Oodinium* aux Peridinida. L'appareil de fixation est un pivot émanant de la partie postérieure du sillon longitudinal qui pousse dans l'hôte de nombreux rhizoïdes en radicelles de carotte. Il est rétractile sous l'effet d'une excitation. Multiplication comprenant trois ou quatre divisions précédées chacune d'une mue (fig. 283, 10). Les dinospores se fixent très rapidement ou dégèrent. Le cycle, entièrement connu, est simple et ne comporte pas de sexualité.

Le *Protoodinium* est de tous les Péridiniens parasites un des moins évolués. Il a conservé ses sillons et sa chlorophylle. Son tentacule n'est pas une formation spécifiquement parasitaire puisqu'il en existe de semblables chez plusieurs formes libres : *Gymnodinium pseudonoctiluca*, *rotundatum*; *Pavillardia*; *Noctiluca*; *Erythroopsis*, ou cuirassées, *Peridinium divergens*, *Glenodinium lenticula*.

Genre *Paulsenella* Chatton, 1930

P. chaetoceratis Paulsen (fig. 284) se présente en sphères fixées sur les soies des Diatomées pélagiques *Chaetoceras decipiens* et *C. boreale*. Groenland. Chlorophylliens bruns. Dinocaryon. Se divisent, avec leur membrane, en deux, puis en quatre, parfois sous mucilage. Dinospores inconnues.

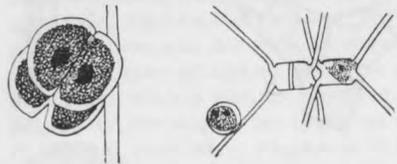


Fig. 284. — Apodinidae. *Paulsenella chaetoceratis* (d'après PAULSEN).

C. — PARASITES DU MILIEU INTÉRIEUR DES MÉTAZOAIRES

Ils végètent dans les fluides internes des Métazoaires et y diffusent des

enzymes qui finissent par digérer les tissus. Ce sont les plus informes des Péridiniens parasites à l'état végétatif.

Genre *Syndinium* Chatton, 1910

Huit espèces parasites dans la cavité générale des Copépodes pélagiques. Méditerranée. Été et automne. Type : *Syndinium turbo* Chatton, 1910, de *Paracalanus parvus*. La forme jeune (fig. 286, B) est située entre l'épithélium digestif et la tunique conjonctive qu'elle distend (fig. 286, A). C'est un plasmode incolore à 5 ou 6 dinocaryons. Il s'accroît rapidement dans la cavité générale multipliant ses noyaux par mitose syndinienne (fig. 286, C et D). Sa masse boursoufflée l'envahit progressivement et les muscles sont en fin de compte digérés. Entre eux, le plasmode contient en outre au début et à la fin de son développement, des concrétions assez réfringentes (fig. 286, B), de nature

énigmatique, d'aspect verruqueux. Avant la sporulation, elles se dissocient par clivage en fins acicules qui rappellent des trichites (= trichocystes incapables de détente). Le Copépode envahi a un aspect opaque (fig. 276, B), des mouvements très ralentis. Sa castration est totale peu après le début de l'invasion parasitaire.

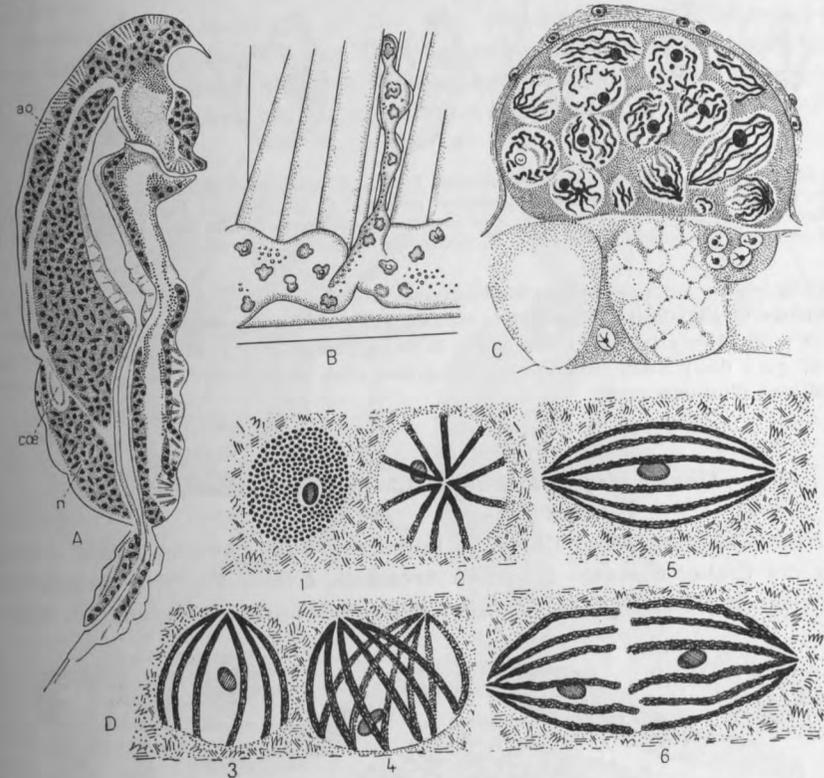


Fig. 286. — Syndinidae. *Syndinium turbo*. — A, plasmode remplissant la cavité générale d'un *Paracalanus parvus*; ao, aorte; cœ, cœur; n, noyaux du plasmode; B, lobe plasmodial s'insinuant entre les fibres musculaires et contenant des concrétions; C, jeune stade dans la paroi stomacale; D, 1-6, six stades de la mitose syndinienne : 1, noyau interphasique; 2, les cinq chromosomes en vue polaire; 3, trois des cinq chromosomes en V, vue latérale; 4, le clivage longitudinal et la rotation; 5, le fuseau qui en résulte; 6, leur rupture tardive simulant une scission transversale (d'après E. CHATTON).

La sporulation se fait par bipartition. Les spores se modèlent avant leur sortie du Copépode. Les dinospores sont du type *Gyrodinium* (fig. 287). Elles sont incolores et mesurent 8 à 15 μ . Après avoir grouillé un certain temps dans la dépouille vidée du Copépode, elles fusent au-dehors par quelque orifice ou déchirure. Leur sort est inconnu. Mais la situation du jeune plasmode sur le tube digestif et sous la tunique conjonctive incite à penser que la dinospore pénètre par la voie buccale et passe de l'intestin dans la cavité générale.

La forme des spores varie considérablement avec les espèces ce qui laisse à penser que le genre est polyphylétique. *S. turbo* (de *Paracalanus parvus*), *S. minutum*, spores gyro-diniformes; *S. rostratum*, même hôte, spores hémidiniformes; *Cochlosyndinium corycaei*

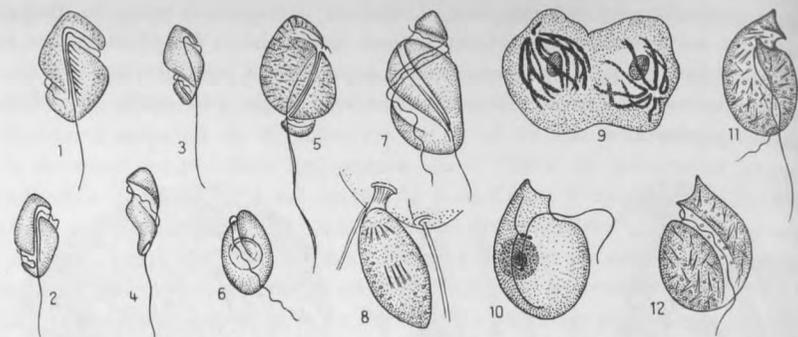


Fig. 287. — Types de dinospores de *Syndinium*. 1, 2 et 3, type *gyrodiniiforme* (*S. turbo*...); 4, 5, 6 et 7, type *cochlodiniiforme* (*Cochlosyndinium coricaei*); 8, dinospore de *Cochlosyndinium coricaei* fixée par un pédoncule mucilagineux à la cuticule du Copépode, 8 trichites sont visibles; 9 à 12, *S. rostratum*; 9, stade présportal; 10 à 12, dinospores (d'après E. CHATTON).

de *Corycaeus venustus*, spores cochlodiniiformes. *S. allognosticum* R. Weill, 1935, dans le gonophore de l'Hydraire *Parawrightia robusta* avait été interprété comme tissu séminal par Warren. Une erreur du même genre dévoilée par Chatton (1921) a été commise par Moroff qui a décrit comme figures de myogenèse chez un Copépode pélagique les fuseaux mitotiques d'un plasmode.

Genre *Haematodinium* Chatton et Poisson, 1930.

Haematodinium perezii Chatt. et Poiss. (fig. 288), parasite vivant dans le sang des Crabes *Carcinus moenas* à Arcachon, à Roscoff, *Portunus depurator* à Luc-sur-Mer, Banyuls, *Platyonychus latipes* à Wimereux. Le sang des Crabes

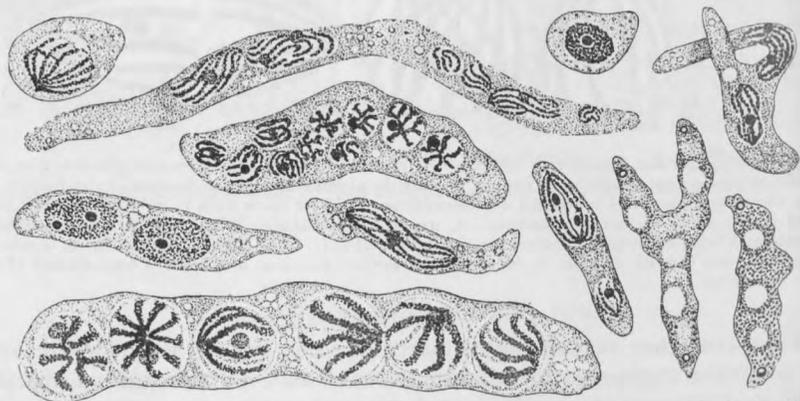


Fig. 288. — *Syndiniidae*. *Haematodinium perezii*. Plasmodes circulant dans le sang du Crabe (d'après E. CHATTON et R. POISSON).

parasités est opalescent, parce qu'il contient, à côté de ses globules, de nombreux petits plasmodes incolores légèrement mobiles, uni- ou plurinucléés, vermiformes ou massifs de 3 à 120 μ de long. Les noyaux sont du type syndinien, et, à l'interphase, montrent 5 chromosomes en V. Il existe en plus une centrodesmose entre les deux pôles. Le cytoplasme contient souvent des

trichites. Les dinospores sont inconnues. L'attribution aux Péridiniens repose sur les caractères nucléaires. Rare, sauf dans les *Platyonychus* de Wimereux.

Genre *Actinodinium* Chatton et Hovasse, 1938.

Actinodinium aspteini Ch. et Hov. (fig. 289), parasite du Copépode pélagique *Acartia clausi* Roscoff. Été. C'est une cellule subsphérique, volumineuse, de 75 à 125 μ , incolore, siégeant dans la paroi intestinale. Comme le jeune plasmode de *Syndinium*, elle est située entre l'épithélium et sa mince tunique

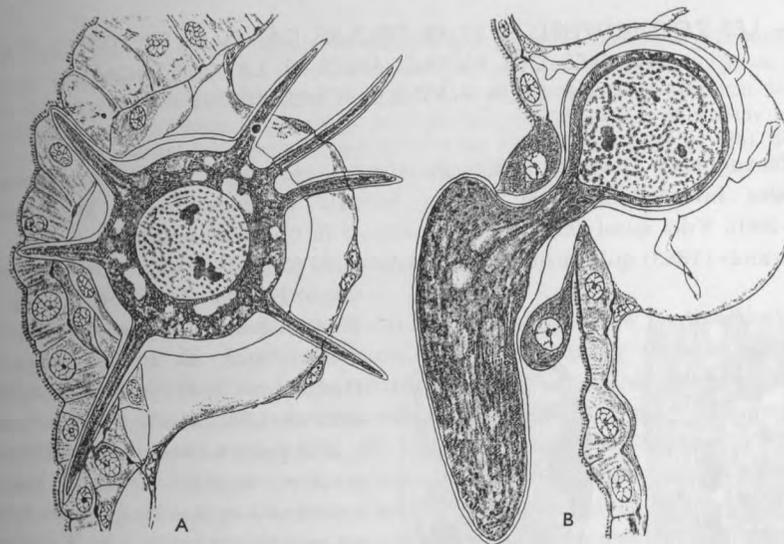


Fig. 289. — *Oodinidae*. *Actinodinium aspteini*. — A, dans la paroi stomacale; B, en train de traverser l'épithélium stomacal et de passer dans la cavité de l'estomac (d'après E. CHATTON et R. HOVASSE).

conjunctive qu'il soulève en vésicule. Il projette radialement de robustes tentacules, rigides, pointus qui, du côté cœlomique, percent la tunique conjunctive de l'intestin et plongent, par leurs extrémités, dans le fluide cavitaires, et qui, du côté intestinal, s'enfoncent profondément dans les cellules épithéliales sans toutefois entamer leur bordure en brosse. Si ces tentacules sont des organes absorbants, l'aliment de ce parasite doit être complexe. Il est fluide, car le parasite est revêtu sur toute sa surface et celle de ses tentacules d'une pellicule séparable. Son cytoplasme est parsemé de lacunes irrégulières et contient un gros dinocaryon. L'*Actinodinium* ne détermine pas la castration du Copépode. Sa croissance terminée, il digère et perfore la paroi intestinale et s'écoule en quelque sorte dans la cavité digestive. L'évolution ultérieure, qui est inconnue, doit sans doute se rapprocher de celle des *Oodinium* que, sous sa forme végétative, l'*Actinodinium* rappelle de près.

Genre *Atelodinium* Chatton, 1920

Nous laisserons provisoirement en dehors de cette révision ce genre parasite cœlomique des *Paracalanus* qui mérite une nouvelle étude. Il a, avec des spores à un seul sillon oblique et un seul flagelle, des stades plasmodiaux-cœlomiques rappelant les *Paradinium* que, à la suite de nouvelles recherches (1927) nous persistons à ne pas considérer comme des Périidiniens (voir p. 305).

D. — LES ZOOXANTELLES SYMBIOTIQUES DANS LES PROTISTES OU LES CELLULES DES MÉTAZOAIRES ET LA QUESTION DE LEUR NATURE PÉRIDINIENNE

Zooxanthella Brandt, 1883. *Z. chattoni* Hovasse, 1922, symbiote ou parasite intracellulaire de *Veleva spirans* (Siphonophore). Méditerranée (fig. 290). Voir aussi chap. *Incertae sedis*, à la fin de ce volume.

Brandt (1883) qui fut un des premiers après Cienkowski à affirmer la nature

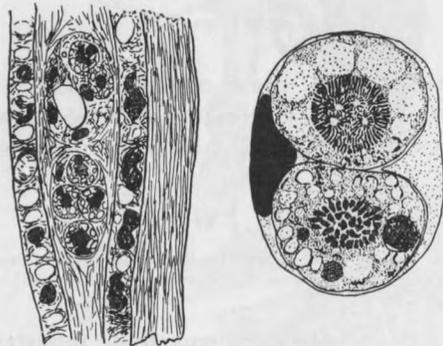


Fig. 290. — *Zooxanthellidae*. *Zooxanthella chattoni*, en place dans l'endoderme de *Veleva spirans* et plus grossie. Type à chromosomes (?) nombreux et peu nombreux (d'après R. HOVASSE).

végétale des Zoochlorelles et des Zoolxantheles, rapproche ces dernières, tout au moins celles des Radiolaires Polycytaires, des Périidiniens (1883, 1885). Il les a vues se transformer à l'état libre en éléments mobiles, ovoïdes à deux flagelles antérieurs égaux. Ces formes lui ont paru s'apparenter à l'*Exuviella marina*, mais Schaudinn, qui a vu, lui aussi, les formes mobiles des Xantheles des Foraminifères, en a fait, et plus justement à notre avis, des Cryptomonadines. Cependant le noyau des Xantheles des Polycytaires et celui des Xantheles des Vélèles, tel que le décrit Hovasse (1922, 1923) et celui des Xantheles d'une série d'autres Cœlentérés étudiés par Hovasse et Teissier (1922) rappellent un dinocaryon. Mais il n'en est pas de même de celui des Cryptomonadines libres récemment étudiées par A. Hollande (1942) (voir p. 209). Il y a donc là une contradiction qui rend difficile d'admettre sans réserve l'attribution des Zoolxantheles aux Périidiniens. Cette solution pourrait être l'existence, dans les Cryptomonadines qui sont considérées comme très voisines des Périidiniens, de formes à dinocaryon et d'autres dont le noyau est d'un type différent. La structure de la *Z. chattoni* est conforme à celle des sporeocytes des *Blastodinium* y compris le plaste, la pigmentation et l'existence de plasmodendrites.

Brandt (1883) qui fut un des premiers après Cienkowski à affirmer la nature végétale des Zoochlorelles et des Zoolxantheles, rapproche ces dernières, tout au moins celles des Radiolaires Polycytaires, des Périidiniens (1883, 1885). Il les a vues se transformer à l'état libre en éléments mobiles, ovoïdes à deux flagelles antérieurs égaux. Ces formes lui ont paru s'apparenter à l'*Exuviella marina*, mais Schaudinn, qui a vu, lui aussi, les formes mobiles des Xantheles des Foraminifères, en a fait, et plus justement à notre avis, des Cryptomonadines. Cependant le noyau des Xantheles des Polycytaires et celui des Xantheles des

E. — PARASITES INTRACYTOPLASMIQUES OU INTRANUCLÉAIRES DES ŒUFS ET DES PROTISTES

Il y a lieu de rappeler les *Chytriodinium* parasites épicyllaires (voir p. 369), pour marquer qu'ici le corps du parasite tout entier siège dans le cytoplasme de l'hôte, comme les Coccidies, parmi les Sporozoaires, les Haplosporidies et un certain nombre de Cnidosporidies.

Genre *Trypanodinium* Chatton, 1912

T. ovicola Ch est parasite intracytoplasmique des œufs d'un Copépode pélagique indéterminé. Banyuls (fig. 294, C). Il n'est connu que par ses dinospores, surprises à leur sortie de l'œuf parasité. Elles sont d'un type très spécial, en forme de segment de vis à cannelure large et profonde, représentant le sillon hélicoïdal. Insertion du flagelle axial à l'extrémité antérieure de ce dernier comme chez les *Coccidinium* (voir p. 385). Sillon à peine indiqué. Incolore. Forme végétative plasmodiale.

Genre *Merodinium* Chatton

Six espèces vivent en parasites dans le cytoplasme des Radiolaires Polycytaires. Type : *M. brandti* Hovasse, 1923, parasite de *Collozoum inerme*. Il était classique jusqu'en 1920 d'attribuer aux Radiolaires, deux modes de reproduction : l'*isosporogenèse* fournissant des spores toutes uniformes, à deux flagelles subacrocontes (fig. 291, A) et l'*anisosporogenèse* dont les spores de deux tailles (microspores et macrospores) sont analogues à celles des *Syndinium* (fig. 291, B et C). Quoiqu'on n'ait jamais vu, avec certitude, copuler les anisospores des deux tailles, on considérait couramment l'anisporogenèse comme la reproduction sexuée des Radiolaires et l'isosporogenèse comme leur reproduction asexuée.

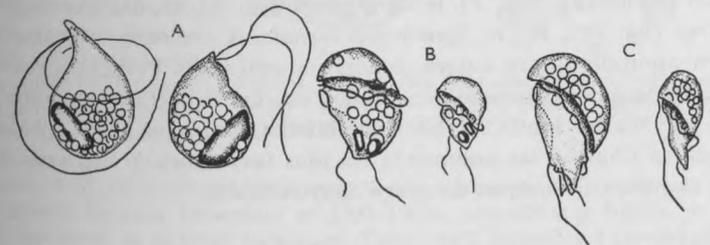


Fig. 291. — A, isospores du Radiolaire *Collozoum inerme*; B, macro- et microspores du *Merodinium brandti* qui le parasite; C, macro- et microspores de *M. mendax* parasite du Radiolaire *Myrosphaera coerulea* (d'après E. CHATTON).

Chatton, connaissant la cytologie des Syndinides (1910-1911), avait été frappé de rencontrer, dans divers mémoires sur les Radiolaires, des images qui rappellent non seulement la structure nucléaire et la démarche mitotique si caractéristiques des *Syndinium* mais même parfois leurs concrétions cytoplasmiques. Brandt, par exemple, dans sa monographie des Sphaerozoaires figure, chez *Sphaerozoum punctatum*, des noyaux d'allure

syndinienne (pl. 5, fig. 30, 31, 33, 34) (fig. 292) ainsi que les concrétions qui les accompagnent.

Première remarque : ces noyaux, de type syndinien, sont groupés dans des territoires plasmatiques bien délimités, qui contiennent aussi les concrétions (fig. 292). Deuxième remarque : à côté de ces territoires, le cytoplasme du Radiolaire présente des noyaux plus volumineux, souvent en dégénérescence manifeste, et d'un type fort différent de celui des petits noyaux. Troisième remarque : les territoires à petits noyaux se subdivisent en fin de compte, tout d'un coup, en autant de spores et ces spores montrent une ébauche de sillon hélicoïdal d'où surgissent deux flagelles inégaux. Ce sont les « anisospores ». Mais d'autres individus du même Radiolaires forment aussi des « isospores » à deux flagelles acrocontes égaux qui procèdent des gros noyaux n'ayant pas le type syndinien.

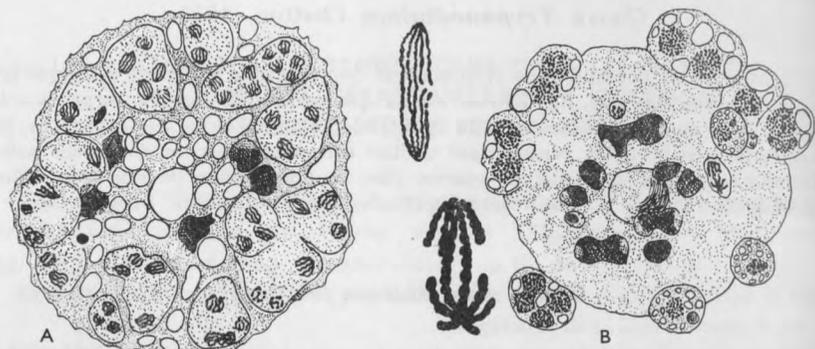


Fig. 292. — *Syndinidae*. — A, *Merodinium brandti*. Plasmode dans le Radiolaire *Collozoum inerme* dont les noyaux dégénérés sont en noir compact. — B, Stades intra- et extracapsulaire de *M. vernale* dans *C. inerme*. Mitoses syndiniennes dans ces plasmodes. Noyaux du Radiolaire dégénérés (d'après E. CHATTON).

Chatton fit l'hypothèse que les territoires à petits noyaux syndiniens et à concrétions, représentent des plasmodes parasites coexistant dans le cytoplasme du Radiolaire avec les noyaux propres de celui-ci, et dont ils provoquent la dégénérescence, après quoi ils se résolvent eux-mêmes en dinospores. Hovasse (1923) produisait les premières observations en faveur de cette hypothèse et faisait, des plasmodes intracapsulaires à noyaux syndiniens du *Collozoum inerme* (fig. 292, A), le *Syndinium brandti*, et, des plasmodes extracapsulaires (fig. 292, B), le *Syndinium vernale*. A ces deux espèces, Chatton (1923) en ajoutait quatre autres, toutes parasites des Polycyttaires et créait pour toutes le genre *Merodinium*. Mais c'est un important mémoire, publié en 1913 par Walter Huth sur les Radiolaires Collidés du genre *Thalassicolla*, qui fournit à Chatton les arguments les plus favorables à sa thèse : ils sont résumés ci-dessous, à propos du genre *Solenodinium*.

Genre *Solenodinium* Chatton, 1913.

Solenodinium fallax Ch. parasite le noyau, puis le cytoplasme de *Thalassicolla spumida* à Naples (fig. 293). W. Huth étudie en détail l'isosporenogenèse et l'anisporogenèse du Radiolaire. La première débute par une mitose multiple d'où procéderaient, du gros noyau primaire, de nombreux secondaires qui, se multipliant par mitose de type normal (avec centres et asters), aboutissent

à la formation d'isospores à deux flagelles apicaux et égaux. La seconde commence par la formation, dans le gros noyau du Radiolaire, par ailleurs intact, de boyaux cytoplasmiques (fig. 293, 2) contenant de petits noyaux de type syndinien à 5 chromosomes en V. Les tubes se ramifient, percent la membrane nucléaire (fig. 293, 3), s'allongent radialement dans le cytoplasme qu'ils finissent par résorber totalement (fig. 293, 4). Les noyaux syndiniens se multiplient parallèlement à ce foisonnement (fig. 294, A et B). Enfin, cet énorme plasmode formé de tubes rayonnants, se résout en « anisospores » à sillons et à flagelles pleurocontes inégaux.

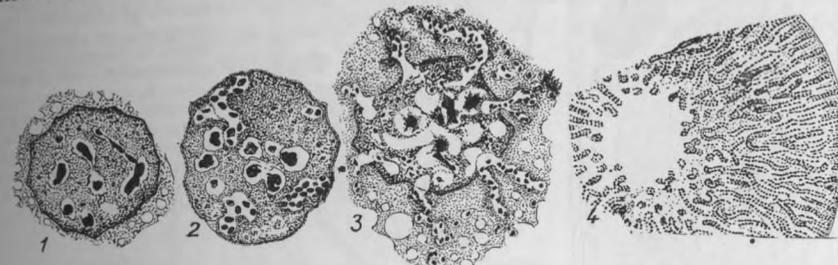


Fig. 293. — *Syndinidae*. *Solenodinium fallax*. — 1, Noyau normal du Radiolaire *Thalassicolla nucleata*; 2, Apparition des plasmodes tubulaires; 3, Irruption des plasmodes tubulaires dans le cytoplasme; 4, Substitution des plasmodes tubulaires à la masse cytoplasmique de la *Thalassicolla* (d'après E. CHATTON).

Dans son travail de 1920, Chatton avait émis très fermement l'opinion que l'anisporogenèse représentait, non un mode d'évolution propre aux Radiolaires, mais celle, s'effectuant dans leur protoplasme, de Dinoflagellés parasites intracellulaires et plasmodiaux, proches des *Syndinium*. Il avait cependant des contradicteurs qui continuaient de défendre l'opinion classique en l'étayant d'arguments nouveaux au nombre desquels celui-ci, de K. Belâr (1925), particulièrement sérieux : l'existence de dinomitoses et de dinospores chez les Radiolaires prouve seulement que ceux-ci sont eux-mêmes de souche Dinoflagellée. Chatton (1925) avait de lui-même pressenti ces affinités. Mais les Radiolaires seraient-ils de vrais Dinoflagellés, que cela n'excluerait pas la possibilité qu'ils fussent parasités par certains de leurs congénères. Les Coccidinides étudiés ci-après par Chatton



Fig. 294. — *Syndinidae*. *Solenodinium fallax*. — A, Structure d'un tube plasmodial; B, mitoses; C, *Trypanodinium ovicola*. Dinospore (d'après CHATTON).

et Biecheler (1934-1937) allaient en fournir la démonstration. Mais ce n'était encore là qu'un argument indirect. Cependant en 1937 Patau, travaillant à Naples, se convainquit du bien-fondé de la thèse parasitaire. Tandis qu'il dénombre 6 chromosomes en V chez *M. vernale* et 5 chez *M. brandti*, il en compte plus de 25 chez le Radiolaire.

Genre *Duboscquella* Chatton.

**D. tintinnicola* Lohmann, 1908. Parasite du protoplasme des Infusoires Tintinnides (Häckel, 1873; Laackmann, 1906; Entz junior, 1909; Duboscq et Collin, 1914).

Ce genre parasite les Infusoires ciliés tintinnides (*Codonella*, *Tintinnopsis*, *Cyrtarocylys*, *Tintinnus*, *Rhabdonella*). Il se présente, en plein cytoplasme,

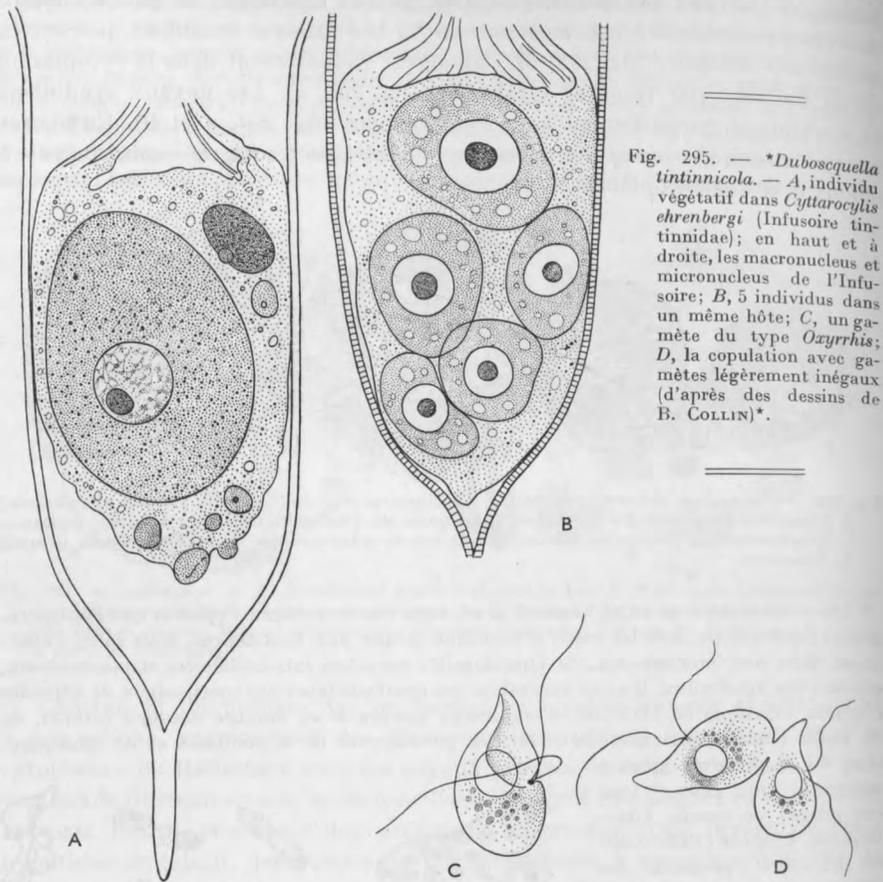


Fig. 295. — **Duboscquella tintinnicola*. — A, individu végétatif dans *Cyrtarocylys ehrenbergi* (Infusoire tintinnidae); en haut et à droite, les macronucleus et micronucleus de l'Infusoire; B, 5 individus dans un même hôte; C, un gamète du type *Oxyrrhis*; D, la copulation avec gamètes légèrement inégaux (d'après des dessins de B. COLLIN)*.

comme une masse ovoïde légèrement jaunâtre, à noyau du type vésiculeux, avec un gros nucléole (fig. 295, A).

Il se reproduit vraisemblablement par bipartition (plusieurs parasites sont trouvés dans un même hôte, fig. 295, B).

Duboscq et Collin (1914) ont sommairement décrit la gamétogenèse : le parasite ayant atteint toute sa taille, par divisions répétées, donne un amas de nombreux gamétocytes mesurant une vingtaine de μ . Ils sortent du corps de l'Infusoire, alors plus ou moins dégénéré, et subissent deux divisions successives, aboutissant à la formation de 4 gamètes (7 à 8 μ de long) qui, en tout petit, rappellent un *Oxyrrhis* (fig. 295, C) : un flagelle longitudinal tourné vers l'avant et un flagelle postérieur, s'enroulant plus ou moins autour du corps. Les gamètes copulent deux à deux, s'accolant par des points quelconques (fig. 295, D); leurs cytoplasmes se fusionnent; le zygote ainsi formé perd ses flagelles et devient sphérique. Sa destinée est inconnue. J'ai pu répéter et étendre les observations de Duboscq et Collin. Le plancton pêché au

cours de la première quinzaine de mai aux alentours du brise-lame, à l'entrée du port de Sète, contient, très souvent et en abondance, des Tintinnides dont les parasites effectuent leur reproduction sexuée.

Chatton (1920) a judicieusement fait remarquer que, par deux caractères importants, les *Duboscquella* s'écartent des Péridiniens habituels : leur noyau vésiculeux ne ressemble pas au dinocaryon classique et leurs gamètes (dinospores), analogues à *Oxyrrhis phaeocysticola*, sont aberrants. Il doutait de leur place parmi les Péridiniens et à cause de leurs gamètes les rapprochait des *Paradinium* (voir p. 305).

Nous avons trouvé dans des Tintinnides du genre *Cyrtarocylys* des parasites paraissant appartenir au genre *Duboscquella*, dont les affinités étroites avec les Péridiniens sont évidentes.

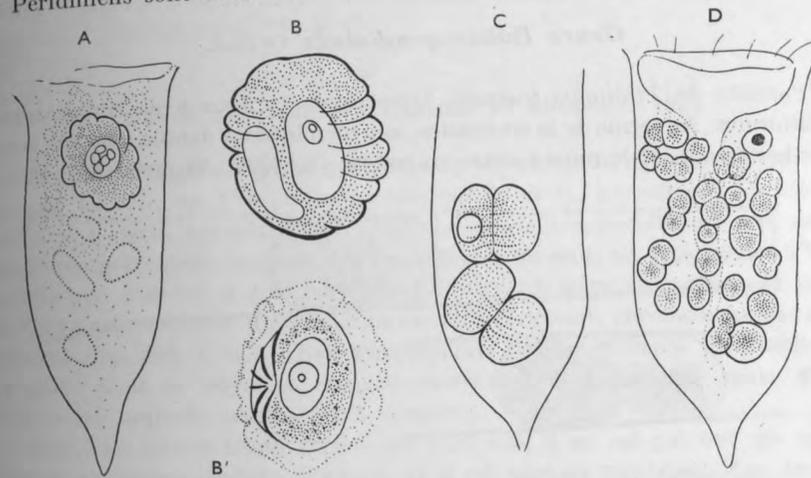
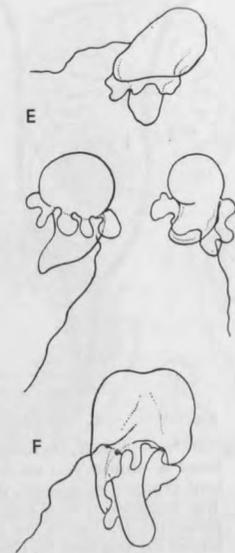


Fig. 296. — **Duboscquella* (?) *anisospora*. — A, le parasite dans le *Cyrtarocylys*; B et B', le parasite retiré de son hôte montrant ses stries cuticulaires; C, bipartition du parasite; D, différenciation des gamètes; E, microgamètes; F, macrogamètes; croquis faits d'après le vivant (d'après P.-P. GRASSÉ, inédit)*.

Dans le cytoplasme de *Cyrtarocylys*, ils ont l'aspect de *Duboscquella tintinnicola*, mais la surface de leur corps présente des rides ou stries qui encerclent plus ou moins le corps. Le parasite se multiplie par bipartition (fig. 296). La gamétogenèse s'effectue comme chez *Duboscquella tintinnicola* par divisions répétées qui aboutissent à isoler des gamétocytes qui, par mitose (1 ou 2), donnent les gamètes. Ceux-ci ont les deux flagelles typiques de la dinospore : l'un traînant est le flagelle longitudinal, l'autre entoure le corps et présente de nombreux et amples festons. La région postérieure du corps est fortement rétrécie, formant un cylindre ou un soc plus ou moins aplati. Ces gamètes sont de taille dissemblable : les uns me-



surent 20 μ , 5, les autres 12 μ , 5. Ils nagent avec vivacité dans la coque de l'Infusoire-hôte et s'unissent par couple comprenant un grand et un petit gamète; les gamètes s'accolent par des points apparemment quelconques. Cette anisogamie dûment observée rappelle celle des *Merodinium*. Le zygote perd ses flagelles; sa destinée ultérieure est inconnue.

Ce parasite ressemble à *Duboscquella tintinnicola*, mais s'en sépare par la structure de ses gamètes d'un type « dinospore » indéniable. Pour cette raison, nous le nommons *D. anisospora* Grassé, mais le classement dans le genre reste incertain. Les dinospores de *D. anisospora* rappellent par leur forme celle des *Merodinium* qui ont certainement des affinités avec le parasite des *Cyrtarocyclus*.

*P. P. G.

Genre *Duboscquodinium* Grassé.

*Parasite de *Tintinnus fraknoi*. Dinocaryon typique avec chromosomes moniliformes. Au terme de la croissance, une membrane à double contour enveloppe le parasite et le noyau entre en mitose (fig. 297, A); cette mitose, qui

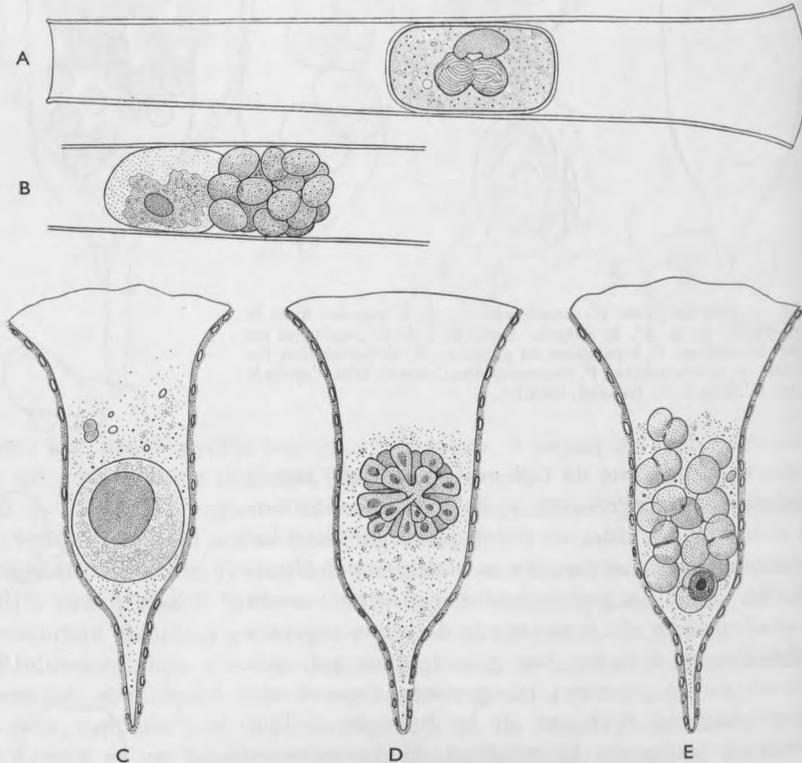


Fig. 297*. — A et B, *Duboscquodinium collini*, parasite de *Tintinnus fraknoi*. — A, le trophozoïte montrant le dinocaryon en division; B, les 16 éléments issus de la division itérative du gamétocyte sont groupés en grappe, ils deviendront les gymnosporangies; à côté, sur la gauche, le trophozoïte en dégénérescence; — C à E, *Duboscquodinium* (?) *kojoidi*, parasite de *Codonella campanula*, C, le trophozoïte; D, rosace du gamétocyte; E, gymnosporangies en voie de différenciation, vers le bas, le noyau du trophozoïte. Croquis faits sur le vivant (d'après P.-P. Grassé, inéd.)*.

est différentielle, engendre un trophocyte et un gamétocyte; ce dernier subit 3 divisions successives donnant 16 éléments qui sortent alors de l'enveloppe du parasite, tandis que le trophocyte est fripé, dégénéré (fig. 297, B). Le sort de ces éléments n'est pas connu.

Il ne semble pas que ce Péridinien soit à classer parmi les *Duboscquella*, car, par son mode de multiplication pré-gamétique, il diffère des *D. tintinnicola* et *D. anisospora* et aussi par son noyau qui est un dinocaryon typique. Il constituera le genre nouveau *Duboscquodinium* avec l'espèce *collini* Grassé. nov. sp., parasite de *Tintinnus fraknoi*, qui sera prise pour type.

Une forme analogue, *D. kojoidi* Grassé., nov. sp., mais différente par la marche de la gamétogenèse, vit chez *Codonella campanula* et donne des dinospores typiques; la figure 297, C à E, montre la disposition en rosace des sporoblastes (cf. *Coccidinium*). *P.-P. G.

Genre *Coccidinium* Chatton et Biecheler, 1934.

Ce genre compte 4 espèces parasites du noyau ou du cytoplasme des Péridiniens. Le type est *Coccidinium dubosqui* C. et B., parasite de *Peridinium balticum* à Sète; saumâtre (fig. 298). Le jeune trophozoïte est une cellule sphérique présentant, comme une Coccidie ou un œuf, un gros noyau à chromatine peu dense et à gros caryosome central. Il siège au contact du noyau de l'hôte qu'il déprime d'abord, puis envahit et détruit, chromosome par chromosome (fig. 298, 1, 2, 3). Fait remarquable : non seulement les Péridiniens parasités dont le noyau a disparu conservent leur mobilité mais encore celle-ci est toujours sensiblement exagérée.

Parmi les jeunes trophozoïtes, qui sont nus, il en est qui ont un deutoplasme amyloacé abondant, d'autres où il est rare ou inexistant. Ces derniers

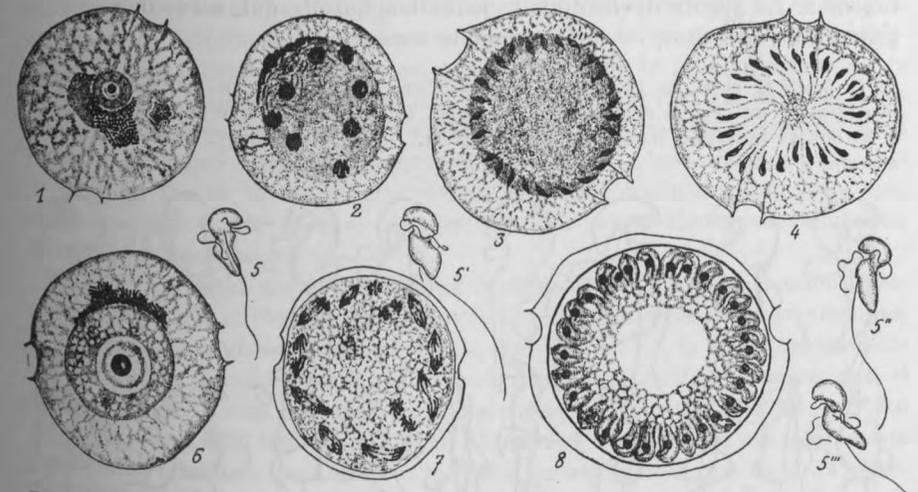


Fig. 298. — *Coccidiniidae*. *Coccidinium*. — 1, *Coccidinium dubosqui* Jeune stade de la série polyénergique; 2, stade polyénergique; 3 et 4, microgamétogenèse; 5, dinospores à casque issues de 4; 6, stade synénergique avancé; 7, début de la sporogénèse issue de 6; 8, sporogénèse (perlage) suite de 6, 7 (d'après E. CHATTON).

sont de bonne heure polyénergides (fig. 298, 2). Les mitoses sont du type syndinien avec 4 ou 5 chromosomes en V. Les noyaux fils gagnent la périphérie et prennent la forme de virgules (fig. 298, 3). La masse protoplasmique, [toujours nue, se découpe par rapport à eux, de la périphérie vers le centre en dinospores (fig. 298, 4) dont l'épisome est en casque et l'hyposome atténué (fig. 298, 5). Leur ceinture est très large et très lâche, le sillon longitudinal étroit. Comme chez *Trypanodinium*, le flagelle axial s'insère très haut dans le sillon longitudinal. L'autre flagelle ondule lâchement dans son sillon hélicoïdal. Ces dinospores s'échappent du Péridinien mort par l'entrebâillement de ses valves. La durée de cette évolution ne dépasse pas vingt-quatre heures.

Les jeunes trophozoïtes riches en vitellus sont uninucléés (fig. 298, 6) et, avant de se diviser, se secrètent un kyste mince (fig. 298, 7). Ils ne dépassent pas, dans l'hôte vivant, le stade à 16 ou 32 noyaux mais leur évolution se poursuit de cinq à huit jours dans la dépouille du Péridinien tombé sur le fond. Sous le kyste qui s'épaissit, les noyaux continuent lentement de se diviser à la périphérie de la masse cytoplasmique qui se creuse d'une grosse vacuole centrale sphérique (fig. 298, 8). Au niveau de chacun d'eux, le cytoplasme se soulève en un cône arrondi qui s'accroît et admet le noyau, tandis que sa forme se modifie déjà en dinospore. Ce « perlage » rappelle de près celui qui, chez les Coccidies, donne les schizozoïtes ou les sporoblastes et les gamètes chez les Grégarines et les Noctiluques (fig. 245). Les dinospores s'échappent du kyste par de courts sporoductes analogues à ceux des Chytridinées ou des Grégarines. Ces dinospores sont du type des précédentes mais de formes légèrement et constamment différentes (fig. 299, 1). L'évolution sous le kyste dure au moins quarante-huit heures.

Chatton et Biecheler qui, faute de matériel, n'ont pu achever complètement l'étude de *C. dubosqui* considèrent actuellement les stades 3 et 4 comme une schizogonie ou une microgamétogénèse et 6, 7 et 8 comme une macrogamétogénèse. Le zygote deviendrait le jeune trophozoïte qui, après une série de générations asexuées, évoluerait dans le sens sexué.

C. legeri C. et B. de *Peridinium sociale* à Sète. Trophozoïtes, les uns monoénergides protégés par un kyste à deux strates amyliacées, l'interne mince aréolée, l'externe épaisse à bâtonnets radiaires, les autres polyénergides. — *C. punctatum* C. et B. d'*Ostreopsis monotis* à Sète.

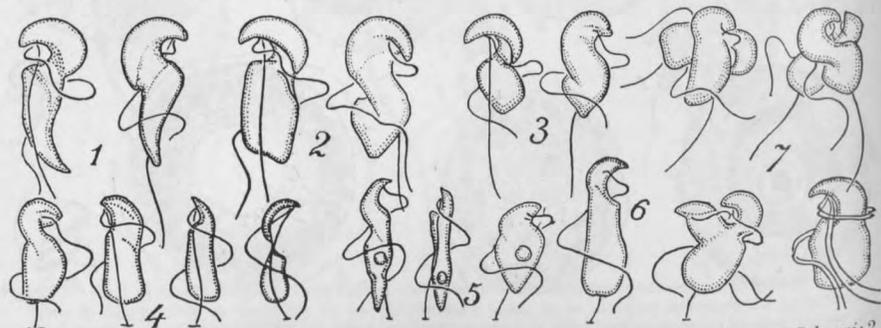


Fig. 299. — Coccidiniidae. Coccidinium. Dinospores. *C. dubosqui*, 1, macrospores à casque; — *C. legeri*: 2, macrospores à casque; 3, microspores à casque; 4, microspores à rostre; 5, microspores en tarière; — *C. mesnili*, 6, macrospores à rostre; 7, quatre stades de la copulation des gamètes (d'après E. CHATTON).

C. mesnili C. et B. de *Cryptoperidinium foliaceum* à Sète, n'a que des trophozoïtes polyénergides protégés par une enveloppe lisse à sporoductes. Il fournit 4 formes différemment observée à bien des reprises (fig. 299, 7). Il y a lieu d'y insister car c'est, avec celui des Noctiluques et des *Dubosquilla*, le seul exemple certain d'une sexualité parmi les Péridiniens stricts. Les deux spores se mettent en croix puis fusionnent d'abord leurs hyposomes et se présentent en Y. Elles confondent ensuite leurs épisomes. Le processus, très constant dans sa démarche ne dure que cinq minutes. Le zygote, très ventru, conserve un certain temps, couplés parallèlement, les deux flagelles longitudinaux et les deux flagelles hélicoïdaux. Cette sexualité est une subsogamie.

F. — LE PARASITISME CHEZ LES PÉRIDINIENS

Ce qu'on a appris de la physiologie des Péridiniens libres chlorophylliens ne permet pas de s'étonner du nombre et de la variété des formes que ce groupe fournit au monde des parasites. De nombreux Péridiniens verts ou incolores, nus ou cuirassés sont capables d'émettre très rapidement des pseudopodes déliés ou robustes et de les rétracter aussi facilement. Le *Protoodinium*, les *Oodinium*, les *Chytriodinium* ne font donc que mettre au service de leur nutrition parasitaire une faculté que possèdent déjà les formes libres. Les Syndinides et les Coccidinides, offrent un autre mode d'adaptation au parasitisme qui a pour origine une résistance à la défense humorale de l'hôte.

La question de savoir dans quelle mesure les parasites chlorophylliens effectuent la photosynthèse est chose difficile et d'ailleurs oiseuse car, parmi les Péridiniens verts, beaucoup sont, au moins facultativement, hétérotrophes et parmi les Péridiniens libres, les nombreuses formes incolores le sont obligatoirement. L'hétérotrophisme est si répandu dans le groupe, même de la part des formes cuirassées, qu'on peut se demander s'il y existe de vrais autotrophes. Il semble que, chez les Péridiniens, l'utilisation ou la nécessité d'un aliment organique soient aussi très répandues (cf. *Euglena pisciformis* p. 254 et passim). On en arrive à cette notion que les Péridiniens sont, plus que n'importe quel autre groupe de Phytoflagellés ou d'Algues unicellulaires, préparés au parasitisme.

Le fait que, chez des formes à pouvoir prédateur très accusé, comme *Gyrodinium pavillardii* et *Peridinium gargantua* parmi les espèces chlorophylliennes, le fait aussi que chez les formes totalement décolorées, la nutrition animale ne détermine aucune modification morphologique sensible, montre que si ces modifications sont au contraire la règle chez les parasites, c'est à une action de l'hôte vivant qu'il faut les attribuer. Chatton et Lwoff (1935) ont déjà insisté sur l'action humorale que subissent les Ciliés parasites de la part de leurs hôtes. Elle se traduit par une inhibition de la multiplication qui substitue à la division binaire et à l'état monoénergide, de règle dans ce groupe, l'état « synénergide » avec la division multiple. C'est bien là, avec la disparition du pigment

assimilateur et de la forme péridinienne à la phase végétative, la conséquence majeure qu'a pour les Péridiniens leur passage à la vie parasitaire.

L'influence inhibitrice sur la division de l'hypernutrition et de l'action humorale de l'hôte est bien mise en évidence chez les *Apodinium*, les *Chytriodinium*, les *Oodinium* qui commencent une division multiple dès que leur continuité trophique avec l'hôte est coupée. C'est de ce phénomène que découle l'explication de la palisporogenèse des *Apodinium*, des *Chytriodinium* et des *Haplozoon*. Mais cette explication est plus délicate pour ce qui est des *Blastodinium*, non fixés à l'hôte. Il faut ici faire intervenir des différences de perméabilité de la coque sur les deux énergides du parasite créant entre elles des différences dans l'intensité des échanges avec l'hôte, en faveur de l'énergide antérieure qui est inhibée. Il est à remarquer que, dans la multiplication endogène du *Blastodinium* (fig. 278, a-e), où le trophocyte en produit deux autres, la division n'est pas précédée de la sécrétion d'une coque, ce à quoi semble lié le fait que les deux cellules-filles sont homodynames.

G. — CONSIDÉRATION SUR LA SYSTÉMATIQUE DES PÉRIDINIENS PARASITES

Chatton avait, en 1906, créé un ordre des « Blastodinides » pour les *Blastodinium*. Depuis qu'il eût, en 1910, découvert les *syndinium*, il abandonna ce vocable pour ne pas ranger dans un même ordre des parasites aussi différents les uns des autres par leurs spores et leurs formes végétatives. C'eût été effectuer une opération comme celle qui consisterait à grouper dans une même subdivision tous les Crustacés parasites, Copépodes, Cirripèdes, Isopodes. Il se contenta donc, en 1920, de créer dans les *Gymnodinida* des familles répondant aux principaux types de dinospores et de formes parasites. Cependant, les auteurs de revisions maintiennent tous, sous des désinences diverses, le groupe des Blastodinides. Schiller (1935) en fait l'ordre des Blastodiniales. C'est peut-être, à tout considérer, la solution la plus sage pour le moment. 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 les *Trypanodinium*. Ce sera peut-être là une besogne du futur, à moins que l'on arrive à cette notion, contraire aux tendances actuelles, que la vie parasitaire exerce son action morphogène sur les spores autant que sur les formes végétatives. Sous ces réserves, nous maintenons les *Blastodinida* à titre de tribu à côté de celles des *Gymnodinida*, des *Peridinida*, des *Rhizodinida*, etc.

Liste des hôtes des Péridiniens parasites.

<i>Dinoflagellés :</i>		
<i>Peridinium balticum</i> Lemm	Noyau et cytoplasme	<i>Coccidinium duboscqui</i> Chatton et Biecheler
— — —	— — —	<i>C. legeri</i> Chatton et Biecheler
<i>P. sociale</i> (Hennequy)	Cytoplasme	<i>C. mesnili</i> Chatton et Biecheler
<i>Cryptoperidinium foliaceum</i> Stein	—	<i>C. punctatum</i> Chatton et Biecheler
<i>Ostreopsis monotis</i> (Meunier)	—	<i>Paulsenella chaetoceralis</i> (Paulsen)
<i>Diatomées :</i> <i>Chaetoceras</i> sp.	Surface	
<i>Radiolaires :</i>		
<i>Collozoum inerme</i> Muller	Cytoplasme intracapsulaire extracapsulaire	<i>Merodinium brandti</i> Hovasse
— — —	— — —	— <i>vernale</i> Hovasse
— <i>pelagicum</i> Haeckel	Cytoplasme	— <i>insidiosum</i> Chatton
<i>Myxosphaera coerulea</i> Haeckel	—	— <i>mendax</i> Chatton
<i>Sphaerozoum punctatum</i> Müller	—	— <i>dolosum</i> Chatton
<i>S. acuferum</i> Müller	—	— <i>astatum</i> Chatton
<i>Thalassicolla spumida</i> (Haeckel)	—	<i>Solenodinium fallax</i> Chatton
Nbrx genres et espèces	—	Zooxanthelles
<i>Ciliés :</i> <i>Cyrtarocyclus ehrenbergi</i> Cl. et L.	—	<i>Dubosquella tintinnicola</i> Lohm.
<i>Tintinnopsis campanula</i> Cl. et L.	—	— — —
<i>Cyrtarocyclus</i> sp.	—	— <i>anisospora</i> Grassé
<i>Tintinnus frankonii</i> nov.	—	<i>Dubosquodinium collini</i> Grassé
<i>Codonella campanula</i>	—	— <i>kofoidi</i> Grassé
<i>Coelentérés :</i>		
<i>Paraveightia robusta</i> Warren	Gonophore	<i>Syndinium allognosticum</i> R. Weill
<i>Lizzia blondina</i> Forbes	Ectoderme	<i>Protoodinium chattoni</i> Hovasse
<i>Halistemma sergestinum</i> Cl.	Cav. gastro-vasc.	<i>Gymnodinium parasiticum</i> Poche
— — —	— — —	— — —
<i>Monophyes gracilis</i> Cl.	—	<i>Oodinium poucheti</i> Chatton
<i>Cucubalus kochi</i> Will. Gen. et sp. indet.	Ectod., epicell.	<i>Zooxanthella chattoni</i> Hovasse
<i>Veilla spirans</i> Lam	Intracellulaire, endod.	Zooxanthelles
Nbrx genres et espèces	—	<i>Oodinium</i> sp. Chatton
<i>Mollusques :</i> <i>Criseis acicula</i> Rang	Cav. palléale	— Dogiel
Ptérope indét.	Ext.	<i>Gymnodinium fuscum</i> Perty
<i>Turbellariés :</i> Planaire indét.	Intestin	<i>Oodinium</i> sp V. Dogiel
<i>Annélides :</i> <i>Alcioppe</i> sp.	Ectoderme	<i>Chytriodinium roseum</i> V. Dogiel
<i>Copépodes :</i> indéterminés	Œufs	— <i>affine</i> V. Dogiel
— — —	— — —	— <i>parasiticum</i> V. Dogiel
— — —	— — —	<i>Trypanodinium ovicola</i> Chatton
<i>Calanus finmarchicus</i> Gunner	Estomac	<i>Blastodinium contortum hyalinum</i> Chatton
— — —	— — —	<i>Syndinium</i> sp. Asptein
<i>Paracalanus parvus</i> Cl.	Cavité générale	<i>Blastodinium spinulosum</i> Chatton
— — —	— — —	— <i>crassum</i> Chatton
— — —	— — —	— <i>crassum inormatum</i> Chatton
— — —	— — —	— <i>contortum</i> Chatton

<i>Paracalanus parvus</i> Cl.	Estomac	<i>Blastodinium contortum hyalinum</i> Chatton
— —	—	<i>Syndinium turbo</i> Chatton
— —	—	— <i>minus</i> Chatton
<i>Calocalanus</i> sp.	—	<i>Synhemidinium rostratum</i> Chatton
—	—	<i>Blastodinium contortum</i> Chatton
<i>Clausocalanus furcatus</i> Brady	—	— <i>crassum</i> Chatton
— <i>arcuicornis</i> Dana	—	— <i>spinulosum</i> Chatton
— —	—	—
— —	—	— <i>crassum</i> Chatton
— —	—	— <i>crassum inornatum</i> Chatton
— —	—	— <i>contortum</i> Chatton
— —	—	— <i>contortum hyalinum</i> Chatton
— —	—	— <i>pruvoli</i> Chatton
<i>Scolecithrix bradyi</i> Giesbr.	—	<i>Syndinium</i> sp. Chatton
— —	—	<i>Blastodinium elongatum</i> Chatton
— —	—	— <i>contortum hyalinum</i> Chatton
<i>Centropages typicus</i> Kroyer	—	—
<i>Temora stylifera</i> Dana	—	— sp. Chatton
<i>Acartia clausi</i> Giesbr.	Estomac (cavité)	— <i>contortum</i> Chatton
— —	—	— <i>contortum hyalinum</i> Chatton
— —	(paroi)	<i>Actinodinium apsteini</i> Chatton et Hovasse
<i>Oithona helgolandica</i> Cl. = <i>similis</i> Cl.	—	<i>Blastodinium oviforme</i> Chatton
— <i>plumifera</i> Baird	Cavité générale	<i>Syndinium</i> sp.
— <i>nana</i> Giesbr.	Estomac	<i>Blastodinium oviforme</i> Chatton
<i>Oncaea media</i> —	Œufs, cytoplasme	<i>Trypanodinium ovicola</i> Chatton
— <i>minuta</i> —	Estomac	<i>Blastodinium mangini oncae</i> Chatton
<i>Corycella rostrata</i> Cl.	—	— — —
— —	—	— <i>navicula</i> Chatton
<i>Corycoeus giesbrechti</i> Dahl (= <i>venustus</i> Dana)	—	<i>Cochlosyndinium corycaei</i> Chatton
Décapodes : <i>Carcinus moenas</i>	Sang	<i>Haematodinium perezii</i> Chatton et Poisson
<i>Portunus depurator</i>	—	— — —
<i>Platyonychus latipes</i> Penn.	—	— — —
Tuniciers : <i>Fritillaria pellucida</i> Bush.	Ectoderme	<i>Oodinium fritillaria</i> Chatton
— —	—	<i>Apodinium mycetoides</i> Chatton
<i>Oikopleura dioica</i> Fol.	Ectoderme, queue	<i>Oodinium poucheti</i> Chatton
— <i>cophocerca</i> Genb.	Endoderme	<i>Parapodinium stylipes</i> Chatton
— <i>tortugensis</i>	Ectoderme, queue	<i>Apodinium rhizophorum</i> Chatton
<i>Salpa democratica</i> Forskal	Branchie	<i>Oodinium appendiculariae</i> Brooks et Kell.
Poissons : <i>Amphiprion percula</i> Lacép. et 27 autres espèces.	Muqueuse branchiale	— <i>amylaceum</i> (Bargoni)
Poissons d'eau douce (<i>Lebistes</i> , <i>Barbus</i> , <i>Brachydanis</i> etc.)	Peau	— <i>ocellatum</i> E. Brown
		— <i>limneticum</i> Jacobs

DINOFLAGELLÉS FOSSILES

par

GEORGES DEFLANDRE

Directeur de Laboratoire à l'École pratique des Hautes Études (Paris).

On connaît actuellement un peu plus d'une centaine de formes de Dinoflagellés fossiles, ce qui est évidemment fort peu en regard de la masse des formes actuelles. Cela tient au fait que le gros de nos connaissances sur ce groupe est d'acquisition toute récente. Avant 1934, une vingtaine d'espèces de Dinoflagellés fossiles avaient été nommées, une douzaine d'autres simplement mentionnées, l'ensemble se répartissant dans cinq genres dont quatre genres actuels et un seul exclusivement fossile (*Lithoperidinium* Defl. = *Peridinites* Lef.). En 1949, au moment où ces lignes sont écrites, les quelques cent espèces connues sont réparties dans 39 genres dont 31 exclusivement fossiles. Sur cet ensemble, 27 genres et une soixantaine d'espèces ont été décrits en France (Deflandre, 1934-1948). Le présent chapitre ne saurait donc être considéré que comme représentant un bilan très provisoire, encore qu'un intéressant faisceau de résultats ait déjà récompensé les études d'un trop petit nombre de chercheurs.

VUE D'ENSEMBLE SUR LES DINOFLAGELLÉS FOSSILES

Les Dinoflagellés fossiles ne peuvent être reconnus comme tels que grâce aux caractères fournis par leur morphologie externe, caractères fondés d'abord sur la présence du sillon transversal, toujours plus apparent que le sillon longitudinal, puis sur la tabulation que montrent les thèques des *Peridinida* (voir p. 346), constituées par des plaques ou des champs.

Les thèques proprement dites des Dinoflagellés actuels sont données comme cellulosiques. En fait on n'est pas fixé sur la nature exacte des celluloses qui les composent, toujours fortement anisotropes, mais sur lesquelles les réactions microchimiques considérées comme caractéristiques de la cellulose, donnent des résultats variables.

Hormis quelques genres de Dinoflagellés originellement siliceux ou calcaires, la grande majorité des formes fossiles a été conservée à l'état de matière organique. La substance cellulosique qui constituait les thèques s'est fossilisée, sans être minéralisée d'aucune façon; mais les recherches microchimiques et les multiples colorations effectuées sur des formes diverses du Crétacé et du Jurassique (Deflandre, 1935, 1938) tendent à démontrer que cette sub-

Genre : *Bicarinellum* Deflandre, 1948 (fig. 308, G). Thèque calcaire très épaisse, globuleuse, portant de part et d'autre de l'équateur, deux crêtes espacées délimitant une sorte de sillon transversal. D'autres crêtes, mal définies, divisent les calottes polaires. 1 espèce. Tertiaire.

Calciadinellidae incertae sedis. — On placera ici deux genres de position systématique incertaine, à thèque plus ou moins calcifiée.

Genre : *Calcisphaerellum* Deflandre, 1948 (fig. 308, I). Coque calcaire globuleuse, arrondie à l'intérieur, de contour externe irrégulier, bossué et très finement crénelé, sans crêtes proprement dites. 1 espèce. Jurassique.

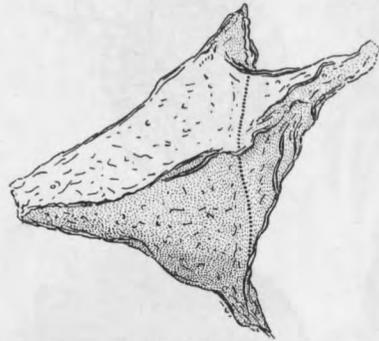


Fig. 309. — Dinoflagellé fossile. *Palaeotetradinium silicorum* Defl. (D'après G. DEFLANDRE).

Genre : *Calcicarpinum* Deflandre, 1948 (fig. 308, H). Coque partiellement calcifiée, à membrane montrant une couche interne différenciée, mince, de forme arrondie, recouverte par d'épaisses côtes formant un polyèdre. 1 espèce. Tertiaire.

SOUS-ORDRE DES TROPHONTODININES

TRIBU DES DINOCOCCIDA. — **Famille des Dinococcidae.** — Genre : *Palaeotetradinium* Deflandre, 1934 (fig. 309). Cellule à membrane purement organique, tétraédrique, à faces concaves. Morphologiquement apparenté au genre actuel *Tetradinium* Klebs. 1 espèce. Crétacé.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Dinoflagellés actuels.

Les titres des ouvrages contenant une bibliographie étendue sont précédés d'un astérisque. L'essentiel de la bibliographie antérieure à 1935 est réuni dans l'ouvrage de SCHILLER.

- 1949 a. BALECH (E.). — Étude de quelques espèces de *Peridinium* souvent confondues. *Hydrobiologia*, vol. 1, p. 390-409. — 1949 b. Estudio de *Ceratocorys horrida* Stein var. *extensa* Pavillard, *Physis*, vol. 20, p. 165-173. — 1951. Sobre dos variedades de *Dinophysys caudata* Kent. *Comun. Zool. Mus. Hist. nat. Montevideo*, vol. 3, p. 1-9.
1941. BALDI (E.). — Recherche idrobiologique sul Lago di Tovel. *Mem. Museo sto. Nat. Venezia Tridentina*, vol. 6, p. 244-283.
- 1934 a. BIECHELER (B.). — Sur le réseau argentophile et la morphologie de quelques Péridiniens. *C. R. Soc. Biol.*, vol. 115, p. 1039. — 1934 b. Mise en évidence d'un réseau mitochondrial chez quelques Péridiniens autotrophes. *C. R. Ac. Sci.*, vol. 199, p. 1241-1243. — 1935. Existence d'une cyclose chromatique chez les Péridiniens. *Ibid.*, vol. 201, p. 503. — 1936 a. Conditions et mécanisme de la prédation chez un Dinoflagellé à enveloppe tabulaire, *Peridinium gargantua* C. R. Soc. Biol., Paris, vol. 121, p. 1054. — 1936 b. Observation de la capture et de la digestion des proies chez un Péridinien vert. *Ibid.*, vol. 122, p. 1173. — 1938. Sur la cinétide des Péridiniens. *C. R. Acad. Sc.*, vol. 1206, p. 2005-2007. — † 1952. Recherches sur les Péridiniens. *Bull. Biol. France et Belg. Suppl.* N° 36 (sous presse).
1945. BRAARUD (T.). — Morphological observations on marine Dinoflagellate cultures. *Avhand. Norske Vid.-Akad.*, 1944, N° 11, p. 1-18.
1920. CHATTON (E.). — *Les Péridiniens parasites. Morphologie reproduction, éthologie. *Arch. Zoo. exp. et gén.*, vol. 59, p. 1 à 475. — 1936. *Titres et Travaux.* Sète, 407 p.

- 1934a. CHATTON (E.) et BIECHELER (B.). — Documents nouveaux relatifs aux Coccidinides Dinoflagellés parasites. La sexualité du *Coccidinium Mesnili*, n. sp., *C. R. Acad. Sci.*, vol. 203, p. 573-575. — 1934 b. Les *Coccidinidae*, Dinoflagellés coccidiomorphes parasites de Dinoflagellés et le phylum des *Phytodinozoa*. *C. R. Ac. Sci.*, vol. 199, p. 252-255.
1929. CHATTON (E.) et GRASSÉ (P.-P.). — Le chondriome, le vacuome, les vésicules osmio-philés, le parabasal, les trichocystes et les cnidocystes du Dinoflagellé *Polykrikos schwartzi* Bütsch. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, vol. 100, p. 281-284.
1934. CHATTON (E.) et HOVASSE (H.). — L'existence d'un réseau ectoplasmique chez les *Polykrikos* et les précisions qu'il fournit à la morphologie péridinienne. *C. R. Soc. Biol.*, vol. 115, p. 1036-1039. — 1937. *Actinodinium apsteini* n. g., n. sp. Péridinien parasite entérocoelomique des *Acartia* (Copépodes). *Arch. Zool. exp. et gén.*, vol. 79, N. et R., p. 24-29. — 1944. Sur les premiers stades de la cnidogenèse du Péridinien *Polykrikos schwartzi*. Le rôle de l'appareil de Golgi dans ce phénomène. *C. R. Ac. Sci.*, Paris, vol. 218, p. 60-62.
1924. CHATTON (E.) et WEILL (R.). — Sur l'appareil flagellaire des Péridiniens et en particulier du *Polykrikos schwartzi* et ses relations avec l'appareil nucléaire. *C. R. Soc. Biol.*, vol. 91, p. 580-585.
1950. CONNELL (C. H.) et CROSS (J. B.). — Mass mortalities of Fish associated with the Protozoan *Gonyaulax* in the gulf of Mexico. *Science*, vol. 112, p. 359-363.
1940. DIWALD (K.). — Ein Beitrag zur Variabilität und Systematik der Gattung *Peridinium*. *Arch. f. Protistenk.*, vol. 93, p. 121-184.
1941. GRAHAM (H. W.). — An oceanographic consideration of the Dinoflagellate genus *Ceratium*. *Ecolog. Monogr.*, vol. 11, p. 99-116. — 1942. Studies in the Morphology taxonomy and Ecology of the Peridinales. *Carneg. Inst. Washington Publ.*, n° 542, p. I-V, 1-129. — 1943. *Gymnodinium catenatum*, a new Dinoflagellate from the Gulf of California. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, vol. 62, p. 259-261.
1944. GRAHAM (H. W.) et BRONIKOWSKY (N.). — The Genus *Ceratium* in the Pacific and North Atlantic ocean. *Carneg. Int. Washington, Publ.* n° 565, p. I-V, 1-209.
1924. HOVASSE (R.). *Entodinium chattoni*, parasite des Vélelles; *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, vol. 57, p. 107. — 1933. Quelques données nouvelles sur *Polykrikos hartmanni*. *Bull. Soc. Zoo. France*, vol. 58, p. 353-356. — 1951. Contribution à l'étude de la cnidogenèse chez les Péridiniens. *Arch. Zoo. Exp. et Gén.*, vol. 87, p. 299-334.
1946. JACOBS (D. L.). — *A new parasitic Dinoflagellate from freshwater Fish. *Trans. am. micros. soc.*, vol. 65, p. 1-17.
1945. NIE (D.). — Sinodiniidae, a new family of Peridiniidae (Protozoa, Dinoflagellata). *Trans. Amer. Micr., Soc.*, vol. 64, p. 196-202.
1944. NIE (D.) et WANG. — Dinoflagellata of the Hainan region VIII. On *Sinophysys microcephalus*, a new genus and species of Dinophysidae. *Sinensia*, Chungking, vol. 15, (1-6), p. 144-151.
1942. OSORIO TAFALL (B. F.). — Notas sobre algunos Dinoflagelados planctonicos marinos de Mexico, con description de nuevas especies. *An. Escuela Nac. de Cienc. Biol. Mexico*, vol. 2, p. 435-447.
1949. PAULSEN (O.) (édit. J. GRONTVED). — Observations on Dinoflagellates. *Kong. Danske Vid. Selsk., Biol. Skrift.*, vol. 6, n° 4, p. 1-67 (œuvre posthume).
- 1939 a. RAMPI (L.). — Ricerche sul fitoplancton del Mare Ligure I. I. *Ceratium* delle acque di San Remo. *Nuov. Giorn. bot. ital.*, vol. 46, p. 299-312. — 1939 b. Su qualche Peridinea rara, nuova o curiosa nel fitoplancton del Mare Ligure. *Ibidem*, vol. 46, p. 456-469. — 1940. Ricerche... I. Le Tecatali e le Dinofisiali delle acque di San Remo. *Boll. Pesca, Pisc. e Idrob.*, f. 2, p. 1-34. — 1941 a. Ricerche III. Le Heterodiniacee e le Oxytoxacee delle acque di San Remo. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, vol. 61, p. 50-70. — 1941 b. Ricerche V. Le Podolampacee, delle acque di San Remo. *Ibidem*, vol. 61, p. 141-152. — 1941 c. I Generi *Histioneis* Stein e *Parahistioneis* Kof. e Skogsb. nel bacino mediterraneo. *Riv. Sc. Nat. « Natura »*, vol. 32, p. 118-122. — 1942. Ricerche. IV. I *Ceratium* delle acque di San Remo. *Nuov. Giorn. bot. ital.*, vol. 49, p. 221-236. — 1943 a. Ricerche VII. Le Goniatulacea dell'acque di San Remo. *Att. Soc. ital. Sc. nat.*, vol. 82, p. 318-327. — 1943 b. Su qualche altra Peridinea nuova o rara delle acque di San Remo. *Ibidem*, vol. 82, p. 151-157. — 1947. Osservazioni sulle *Histioneis* (Peri-

- dinee) raccolte nel Mare Ligure presso San Remo. *Bull. Inst. Océan.*, n° 920, p. 1-15. — 1948. Sur quelques Péridiniens rares ou intéressants du Pacifique subtropical (Récoltes Alain Gerbault). *Ibidem*, n° 937, p. 1-7.
1935. SCHILLER (J.). — *Dinoflagellatae in Rabenhorst' Kryptogamen-Flora, vol. 10, 3^e partie.

Dinoflagellés fossiles.

1933. DEFLANDRE (G.). — Note préliminaire sur un Péridinien fossile, *Lithoperidinium oamaruense* n. g. n. sp. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, vol. 68, p. 265-273. — 1934. Sur les microfossiles planctoniques conservés à l'état de matière organique dans les silex de la craie. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, vol. 199, p. 966-968. — 1936 a. Les Flagellés fossiles. Aperçu biologique et paléontologique. Rôle géologique. *Actual. Scient. et Ind.*, n° 335, Paris, Hermann, 98 p. — 1936 b. Microfossiles des silex crétacés. Première partie. Généralités. Flagellés. *Ann. Paléont.*, vol. 25, p. 151-191. — 1938. Microplancton des mers jurassiques conservé dans les marnes de Villers-sur-Mer. Étude liminaire et considérations générales. *Trav. Stat. Zool. de Wimereux*, vol. 13 (Vol. jubil. M. Caullery), p. 147-200. — 1939. Sur les Dinoflagellés des schistes bitumineux d'Orbagnoux (Jura). *Bull. Soc. fr. Microsc.*, vol. 8, p. 141-145. — 1940. Sur un nouveau Péridinien fossile à thèque originellement siliceuse. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, vol. 211, p. 265-268. — 1941. Le microplancton kiméridgien d'Orbagnoux et l'origine des huiles sulfurées naturelles. *Mém. Acad. Sc. Institut France.*, vol. 65, 32 p. — 1943. Sur quelques nouveaux Dinoflagellés des silex crétacés. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 5^e sér., vol. 13, p. 499-509. — 1947 a. *Calciodinellum* nov. gen., premier représentant d'une famille nouvelle de Dinoflagellés fossiles à thèque calcaire. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, vol. 224, p. 1781-1782. — 1947 b. Sur quelques microorganismes planctoniques des silex jurassiques. *Bull. Inst. Océanogr.*, n° 921, 12 p. — 1948 a. Les Dinoflagellés à thèque minéralisée. *XIII^e Congr. Int. Zoologie*, Paris, p. 210-211. — 1948 b. Les Calciodinellidés, Dinoflagellés fossiles à thèque calcaire. *Le Botaniste*, Sér. 34, p. 191-219.
- 1943-1945. DEFLANDRE (G.) et DEFLANDRE-RIGAUD (Mme M.). — Fichier micropaléontologique. Dinoflagellés I. Peridinales. Sér. 1. *Arch. orig. Serv. Docum. C. N. R. S.*, n° 165. Dinoflagellés II. Gymnodinales et Dinoflagellés incertae sedis. *Ibidem*, n° 205.
1939. DEFLANDRE (G.) et COURTEVILLE (H.). — Note préliminaire sur les microfossiles des silex crétacés du Cambrésis. *Bull. Soc. Fr. Microsc.*, vol. 8, p. 96-106.
1854. EHRENBURG (C. G.). — *Mikrogeologie*. Leipzig, 374 p., 41 pl.
1936. EISENACK (A.). — Dinoflagellaten aus dem Jura (Dinoflagellates du Jurassique). *Ann. de Protistol.*, vol. 5, p. 59-64. — 1938. Die Phosphoritknollen der Bernsteinformation als Ueberlieferer tertiären Planktons. *Schrift. Phys.-ökon. Ges. Königsberg* (Pr.), vol. 70, p. 181-188. — 1939. Die Wandung fossiler Dinoflagellaten, *Arch. f. Protistenk.*, vol. 93, p. 81-86.
1940. FRENGUELLI (J.). — Consideraciones sobre los Silicoflagelados fosiles. *Rev. Mus., La Plata N. S.*, II, Sec. Paleont., p. 37-112.
- 1933 a. LEFÈVRE (M.). — Recherches sur les Péridiniens fossiles des Barbades. *Bull. Mus.*, 2^e sér., vol. 5, p. 415-418. — 1933 b. Les Péridinites des Barbades. *Ann. Crypt. exol.*, vol. 6, p. 215-229.
- 1939-1946. LEJEUNE-CARPENTIER (M.). — L'étude microscopique des silex. 7^e Note. *Ann. Soc. Géol. de Belg.*, 62, p. B 525-529. 10^e Note. *Ibidem*, vol. 65, p. B 181-192. 11^e Note. *Ibidem*, vol. 67, p. B 22-28. 12^e Note. *Ibidem*, vol. 69, p. B 187-197.
1948. PASTIELS (A.). — Contribution à l'étude des Microfossiles de l'Éocène belge. *Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belg.*, n° 190, p. 1-77.
1933. WETZEL (O.). — Die in organischer Substanz erhaltenen Mikrofossilien des baltischen Kreide Feuersteins, mit einem sediment-petrographischen und stratigraphischen Anhang. *Palaeontographica*, vol. 77, p. 147-186 et vol. 78, p. 1-104. — 1935. Die Mikropalaeontologie des Heiligenhafener Kieseltones (Ober-Eozän). *Niedersachs. geol. Ver. Hannover, Jahresber.*, vol. 27, p. 41-75. — 1948. Mikropaläontologische Funde in Gesteinproben einer holsteinischen Bohrung, besonders in Kreide und Keuperschichten. *N. Jahrb. f. Min. etc.*, vol. 89, Abt. B, p. 315-348.

CLASSE DES ÉBRIÉDIENS

(EBRIACEAE LEMMERMANN 1900 EMEND.
EBRIIDEAE DEFLANDRE 1936)

par

GEORGES DEFLANDRE

Directeur de Laboratoire à l'École pratique des Hautes Études (Paris).

Diagnose et Généralités. — Essentiellement marins et planctoniques, les Ebriédiens sont des Flagellés à squelette siliceux interne, constitué de baguettes pleines, dont l'intérêt a été longtemps méconnu par suite de la relative rareté de leurs représentants actuels et de leur rôle tout à fait secondaire dans la biologie de nos mers. Les Ébriédiens vivants sont réduits à deux genres, *Ebria* Borgert (1891), et *Hermesinum* Zacharias (1906), dont la parenté n'a été reconnue qu'en 1932 (R. Hovasse). Par contre, des Ébriédiens abondaient localement dans le plancton de certaines mers anciennes, à l'époque tertiaire. Leurs formes fossiles, étudiées surtout par R. Hovasse (1932, 1943), G. Deflandre (1932-1951) et J. Frenguelli (1940-1941) sont très variées dans l'architecture de leurs squelettes, et, fait extrêmement curieux, elles montrent des stades qui impliquent l'existence de cycles dont les formes vivantes paraissent n'avoir conservé nulle trace.

Divers Ébriédiens ont un squelette qui présente des analogies avec celui de certains Radiolaires. D'autre part, les formes vivantes sont, par leur noyau et leurs flagelles, apparentées aux Dinoflagellés et l'on a voulu (R. Hovasse, 1943) classer définitivement les Ébriédiens dans ces Dinoflagellés, en leur donnant un rang hiérarchique inférieur. C'était rompre, sans preuves convaincantes, l'homogénéité de ce grand ensemble et il a paru préférable (Deflandre, 1951), malgré une disproportion numérique évidente entre Péridiniens et Ébriédiens, de placer ces derniers à leur niveau, dans l'attente d'une solution bien fondée et ne prêtant plus à discussion.

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

La cellule, dépourvue de membrane différenciée, épouse assez étroitement la forme du squelette interne siliceux. Elle est munie de 2 flagelles, longs et minces chez *Ebria* (Borgert, 1891), très fins, courts et nettement inégaux