

la chaîne à l'autre, formant ainsi un long plasmode. KOFOID et RIGDEN considèrent les *Polykrikos* comme représentant encore une exagération de cette disposition.

IV. RELATIONS AVEC D'AUTRES GROUPES, EN PARTICULIER LES MÉSOZOAIRES.

Nous ne pouvons résumer et critiquer ici les longues dissertations auxquelles DOGIEL s'est livré, où jouent tour à tour les Coccidies et les Grégarines, les Cnidosporidies, les Ciliés, les Phycomycètes (*Blastulidium*, *Amaeobidium*), les Mésozoaires et les Métazoaires à développement schizogonique. Les comparaisons qu'il établit entre tous ces organismes sont, de son aveu même, toutes superficielles.

Pour ce qui est des relations des *Haplozoon* avec les Mésozoaires, je renvoie aux deux mémoires de l'auteur et à la critique de NERESHEIMER (1908). Avec ce dernier, je pense qu'il faut restreindre la compréhension des Mésozoaires aux deux groupes des Orthonectides et des Dicyémides, qui présentent entre eux de réelles affinités, faute de quoi on leur refuse toute signification, et on leur interdit d'intervenir en tant que groupe naturel dans les discussions systématiques et les spéculations phylogéniques. Je serai plus strict encore que NERESHEIMER et je distrairai des Mésozoaires les *Neresheimeria* (*Lohmanella*) et les *Amoebophrya*, pour les raisons que j'exposerai après avoir étudié les *Paradinium* au voisinage desquels la place des *Neresheimeria* me semble marquée.

III. PARASITES A SIÈGE CŒLOMIQUE

LES PÉRIDIINIENS PARASITES CŒLOMIQUES ET LES PARADINIDES

Sommaire

- Les *Syndinium* et les Paradinides, p. 277.
 La cavité générale; les glandes génitales des hôtes et leurs parasites, p. 279.
 I. — Cavité générale, p. 279.
 Système nerveux; muscles, p. 279. — Appareil circulatoire, p. 279.
 II. — Glandes génitales, p. 280.
 Copépodes à 2-3 pléonites, p. 280. — Copépodes à 4 pléonites, p. 280. — Mâle à 5 pléonites; la dernière mue; phénomènes relevant de l'épitoquie, m. 281. — Masses oléo-adipeuses, p. 282.
 III. — Les parasites du coelome et des glandes génitales autres que les Périidiniens, p. 282.

LES *Syndinium* ET LES PARADINIDES. — Nous ne connaissons de Périidiniens parasites des cavités fermées, véritables parasites internes, que chez les Copépodes pélagiques. Ils présentent ce caractère très particulier, et inconnu jusqu'ici dans le groupe, de végéter en plasmodes

dans le coelome de leurs hôtes, à la manière des Mycetozoaires, plasmodes informes qui encombrant tous les espaces vides, s'insinuent dans tous les interstices, finalement se résolvent sans résidu, en des milliers de flagellispores.

Ces flagellispores sont de petits *Gymnodinium* turbinés incolores. Ce sont donc des *dinospores*. L'étude cytologique des plasmodes révèle la structure nucléaire caractéristique des Dinoflagellés.

Mais à côté de ces Péridiniens avérés, dont j'ai fait le genre *Syndinium* (1910), il existe dans la cavité générale des Copépodes, en partie chez les espèces mêmes où se trouvent les *Syndinium*, des flagellés plasmodiaux d'un type cytologique différent, dont les noyaux offrent une organisation intermédiaire entre celle des *dinokaryon* des Péridiniens et celle des *protokaryon* des Rhizoflagellés inférieurs (Amœbiens, Bodonidés, Trypanosomides, etc.).

Par la morphologie de leurs flagellispores aussi, ces parasites montrent des caractères intermédiaires à ceux des Euflagellés et des Dinoflagellés, et ils nous offriront toute une série de transitions du type bodoniforme au type gymnodiniforme. Le type de ces flagellés est le *Paradinium Poucheti* CHATTON 1910, parasite d'*Acartia Clausi*. Chez les *Paracalanus*, il existe au moins deux espèces différentes étroitement apparentées au type et dont l'une au moins paraît dès maintenant devoir être classée dans un genre spécial que j'appellerai *Atelodinium*. Les genres *Paradinium* et *Atelodinium* constitueront ensemble une famille naturelle, celle des *Paradinidae*, qui sera traitée dans la section réservée aux formes affines aux Péridiniens.

Nous étudierons donc ici seulement les *Syndinium*. Mais avant d'aborder l'étude du genre, une rapide esquisse de la cavité générale des hôtes est nécessaire. Elle facilitera beaucoup la compréhension du développement des parasites et de leurs rapports avec les Copépodes.

Nous y comprendrons la description des glandes génitales, surtout des gonades jeunes, que l'on pourrait être exposé à confondre avec les stades reculés de l'évolution des parasites.

C'est la cavité générale de *Paracalanus parvus*, où se rencontrent des *Syndinium* et des *Paradinium*, qui fera l'objet de cette esquisse. Celle des autres Copépodes, hôtes de Péridiniens coelomiques, n'en diffère par rien d'essentiel.

Il faudra dire aussi quelques mots des autres parasites que l'on trouve

dans la cavité générale des Copépodes pélagiques et dont quelques-uns pourraient prêter à confusion avec certains stades des Périidiniens célo-miques.

LA CAVITÉ GÉNÉRALE, LES GLANDES GÉNITALES DES HOTES ET LEURS PARASITES

I. CAVITÉ GÉNÉRALE.

La cavité générale de *Paracalanus parvus* est l'espace compris entre le tube digestif et la paroi du corps, moins ce qui en est occupé par le système nerveux, les muscles et les glandes génitales. Nous verrons que l'appareil circulatoire, bien qu'il ne soit qu'une dépendance de la cavité générale, est cependant bien individualisé.

SYSTÈME NERVEUX. MUSCLES. — Le système nerveux est volumineux, mais très condensé. Il comprend de gros ganglions cérébroïdes, situés entre le cœcum digestif antérieur et la paroi du corps et de gros ganglions sous-œsophagiens qui forment avec leurs connectifs périœsophagiens une volumineuse masse percée d'un petit orifice où passe l'œsophage. Aux ganglions sous-œsophagiens fait suite une chaîne ventrale assez condensée, où les ganglions sont peu marqués.

Les muscles sont tous pariétaux. Il y a de grands faisceaux dorso-latéraux qui s'insèrent sur les segments thoraciques et s'épanouissent sur les côtés du céphalothorax. Il y a les muscles moteurs des appendices, à direction transversale qui s'insèrent sur les côtés de la tête et des segments thoraciques d'une part, et sur les premiers articles des appendices d'autre part. Au niveau des sutures des somites, il y a de larges interstices entre ces muscles transversaux, où la cavité générale est directement sous-jacente au tégument.

APPAREIL CIRCULATOIRE. — L'appareil circulatoire se compose d'une poche contractile piriforme très mince, le cœur, situé sur la ligne médiane dorsale, au niveau de la suture du deuxième avec le troisième somite thoracique¹. Il est percé d'une valvule postérieure et de deux valvules latérales qui empêchent la sortie du sang. En avant, une autre valvule en empêche la rentrée. Elle donne accès dans un vaste vaisseau qui suit la ligne médiane dorsale jusqu'au sommet de la tête. Là il se recourbe et double le cul-de-sac antérieur du tube digestif, et en longe jusqu'à

1. Les auteurs donnent comme caractéristique de *Paracalanus parvus* la fusion avec la tête du 1^{er} pereiopode. Cependant, chez la plupart des individus, la ligne de suture est encore apparente. Elle forme sur le profil dorsal un ressaut toujours net, au niveau correspondant à la 2^e maxille.

l'œsophage la face ventrale, qu'il sépare ainsi du ganglion cérébroïde.

Au niveau de l'œsophage, il se divise en deux branches qui enserrant celui-ci, et qui s'ouvrent largement dans la cavité générale ventrale. Au point où il se réfléchit antérieurement, le vaisseau dorsal émet à droite et à gauche un gros tronc qui pénètre l'antennule et la parcourt dans toute sa longueur. Il n'y a pas d'éléments figurés en suspension dans le sang. On ne voit que de rares cellules migratrices à pseudopodes fins et longs adhérents à la paroi des vaisseaux ou aux viscères.

II. GLANDES GÉNITALES.

COPÉPODES A DEUX ET TROIS PLÉONITES. — Il importe de bien connaître les glandes génitales, surtout aux premiers stades de leur développement pour n'être pas exposé à les confondre *in vivo* avec les jeunes plasmodes parasites auxquels elles ressemblent par leur aspect, leur volume et leur situation.

La première ébauche apparente chez l'animal vivant se montre parfois déjà au stade à deux segments abdominaux. Elle est toujours présente chez les individus à 3 pléonites où on lui reconnaît un dualisme plus ou moins accusé. Les deux moitiés peuvent même être parfaitement séparées, mais dans la suite leur fusion est toujours à peu près complète.

Cette ébauche est située toute entière dans le premier péronite, par conséquent un peu au-dessus du cœur, entre le vaisseau dorsal et l'estomac auquel elle est attachée par des brides conjonctives, et dont elle paraît plus ou moins solidaire. Elle est formée d'un petit nombre de gonocytes sphériques avec un gros noyau à volumineux caryosome central. Les limites des cellules se voient toujours si l'on y regarde avec quelque attention. C'est là ce qui permettra toujours de distinguer l'ébauche génitale des jeunes plasmodes. On constatera même souvent que les cellules ne se comprimant pas réciproquement laissent entre elles des lacunes bien évidentes. La différenciation sexuelle n'est pas encore nettement apparente chez l'animal vivant. Le sexe de celui-ci est cependant facilement reconnaissable chez le Copépode à 3 pléonites, aux caractères des péreïopodes de la cinquième paire. Chez la femelle, les deux péreïopodes biarticulés sont semblables. Chez le mâle, le péreïopode gauche très développé est triarticulé.

COPÉPODES A 4 PLÉONITES. — Au stade à 4 pléonites, la glande piriforme ou claviforme, à pôle effilé postérieur, s'étend depuis la suture des 3^{ème} et 4^{ème} péronites en arrière, jusqu'au niveau de la deuxième et même

de la première maxille en avant. Son sexe est déterminable. Nous ne pouvons décrire ici tous les aspects qu'offrent l'ovaire et le testicule au cours de leur évolution. Nous les résumerons en ceci : chez le mâle, toujours reconnaissable par ailleurs aux caractères de sa cinquième paire dont le membre gauche est maintenant 4-articulé, les éléments les plus petits occupent le pôle antérieur de la glande. Ceci parce que les divisions spermatogoniques qui réduisent la taille des éléments débutent par le pôle antérieur. Chez la femelle, il en est bien de même des divisions ovogoniques, mais celles-ci sont compensées et bien au delà par un accroissement de la taille des éléments, de sorte que ceux du pôle antérieur sont plus volumineux que ceux du pôle postérieur. En somme, à ce stade, la glande génitale sera toujours facile à distinguer des plasmodes parasites grâce à sa structure hétérogène. Chez la femelle mûre, les ovules sont si apparents, non seulement dans l'ovaire même, mais encore dans les deux cornes récurrentes qui constituent l'oviducte et encomrent les espaces libres latéraux de la cavité générale qu'il ne peut y avoir d'hésitation possible. Chez les mâles à 4 pléonites les plus âgés, l'identification du testicule se fera sans difficulté, grâce à l'existence du canal déférent, qui tirant son origine du pôle antérieur de la glande se recourbe d'abord vers la face ventrale, puis vers l'extrémité postérieure du corps, courant droit au milieu de la face latérale gauche de celui-ci, et aboutissant à l'orifice génital sur le premier pléonite (fig. 129). Mais une mue est encore nécessaire pour amener le mâle à l'état parfait.

MALE A 5 PLÉONITES. LA DERNIÈRE MUE. PHÉNOMÈNES PARTICIPANT DE L'ÉPITOQUIE. — La dernière mue s'accompagne de remaniements considérables qui constituent une vraie métamorphose.

L'abdomen est à 5 segments. Le 5^e périopode gauche est à 5 articles, le canal déférent du testicule qui au stade précédent n'est le plus souvent pas visible, s'est épaissi, contourné, et il forme dans les deux derniers périonites la matrice des spermatophores. Mais ce qui beaucoup plus que tout cela contribue à donner au mâle une physionomie particulière c'est une énorme prolifération musculaire. Les muscles ont envahi toute la cavité générale, ne respectant que l'espace occupé par l'organe sexuel. Le tube digestif est comprimé à tel point, qu'il n'apparaît plus, même dans l'abdomen, que comme un mince tractus de cellules dégénérées. Je consacrerai un travail spécial à ces remaniements somatiques qui sont en rapport avec le mécanisme de la fécondation, et dont on ne peut guère trouver l'analogie que dans l'épitoquie des Annélides polychètes.

MASSES OLÉO-ADIPEUSES. — Il faut encore signaler ici les masses oléo-adipeuses qui se rencontrent plus ou moins développées dans la cavité générale, le plus souvent en rapport avec le tube digestif, chez les Copépodes à 4 segments et chez le mâle mûr.

Elles sont toujours peu nombreuses. Chez la femelle, elles sont de petite taille. Elles ne se rencontrent que dans la région postérieure du céphalothorax, sans situation définie.

Il n'en est pas de même chez le mâle. Il s'y trouve d'une manière constante une grosse masse qui forme manchon autour de l'intestin dans les deuxième et troisième péreionites, et une autre plus petite, subsphérique qui se trouve au niveau correspondant à la mâchoire, intimement adhérente à la paroi de l'estomac, au-dessus de sa région glandulaire. Elle est en contact, dorsalement avec le pôle antérieur de la glande génitale. Elle occupe exactement la même situation que les tout jeunes plasmodes de *Syndinium*, qui, s'ils n'ont pas sa réfringence, ont sa forme, sa taille et son aspect homogène. La réfringence très grande de la substance grasse, sa propriété de réduire fortement l'acide osmique, permettent de la caractériser très facilement.

Ces deux masses confluent presque toujours en une seule, à mesure que le Copépode avance en âge. Chez le mâle mûr, elle est fortement réduite, très comprimée et très déformée par la masse musculaire. Elle doit être en partie employée à son élaboration. Ajoutons que sur les préparations fixées et colorées, il n'y a pas de confusion possible entre les parasites et les glandes génitales.

III. LES PARASITES DU CÉLOME ET DES GLANDES GÉNITALES AUTRES QUE LES PÉRIDIINIENS.

L'étude des Péridiniens parasites des Copépodes m'a amené à la découverte d'autres parasites de ces crustacés dont il est utile de faire mention ici pour mettre les chercheurs à même de les distinguer d'emblée, soit *in vivo*, soit sur coupes, des stades des organismes qui font l'objet de cette monographie.

1° *Orchitosoma parasiticum* CHATTON (1913), parasite de *Paracalanus parvus* CL. Cet organisme qui ne peut être rapproché d'aucun être actuellement connu est localisé aux glandes génitales mâles et femelles et à leurs conduits déférents qu'il distend au point que sa masse paraît contenue dans la cavité générale du Copépode (fig. CXXXIII). Les premiers stades, non visibles *in vivo*, se trouvent d'abord dans l'épithélium ger-

minatif ou dans celui des voies déférentes de l'ovaire ou du testicule, qui sont très rapidement détruits. Ils sont dès lors complètement englobés dans un tissu fibreux réactionnel.

Ces stades sont représentés par des cellules sphériques à gros noyau nucléolé (*protocytes*) qui se multiplient par scissiparité, assurant ainsi l'encombrement total de l'organe.

Le début de l'évolution est une scission produisant deux cellules hétérodynamiques, dont l'une (ectocyte) s'étale sur l'autre (endocyte primaire) et la recouvre entièrement. L'endocyte se divise et se multiplie dans l'ectocyte qui, d'abord dilaté et laminé, éclate sous la poussée des endocytes primaires agrégés en morula massive. L'ectocyte rejeté dégénère, tandis que les endocytes périphériques de la morula prolifèrent, produisant des cellules indépendantes (*mésocytes*) qui s'accumulent autour d'elle sans se souder, et se multiplient très rapidement en réduisant leur taille. Les endocytes secondaires, eux, ne font plus que s'accroître. Ils s'organisent en une assise cellulaire, véritable épithélium, prismatique d'abord, cubique ensuite, qui limite une cavité centrale sphérique (*cavité entéroïde*) qui s'amplifie elle-même et devient ellipsoïdale. Dans cette cavité chacun des endocytes pousse un faisceau de longs flagelles, agglutinés en membranelle, qui s'insère près du noyau sur un plateau sidérophile représentant un agrégat de blépharoplastes.

Autour de cette vésicule centrale, les mésocytes, devenus extrêmement nombreux et très petits, forment une écorce épaisse et dense. Chacun d'eux, petit corpuscule ovoïde, pousse un long flagelle. Il a alors l'aspect d'un spermatozoïde.

La cavité entéroïde s'est encore accrue, les endocytes se sont aplatis, surtout à l'un des pôles de la vésicule où celle-ci affronte la surface libre de l'écorce mésocytaire. Là un orifice se perce, qui fait communiquer la cavité entéroïde avec celle virtuelle de la loge fibreuse. A ce stade j'ai vu plusieurs fois le sac formé par les endocytes se dévagner brusquement et se retourner complètement en enfermant les mésocytes. Les endocytes, à la périphérie, membranelles en dehors, impriment à toute la masse un mouvement de rotation dans la loge. Mais ce processus n'est pas constant. Qu'il soit ou non, la fin de l'évolution est la même : dissociation de l'assise des endocytes, résolution de leurs membranelles en leurs flagelles constituants, division brusque et multiple du corps en petits flagellés ovoïdes semblables aux mésocytes mûrs. Ces éléments sont finalement expulsés par les voies génitales.

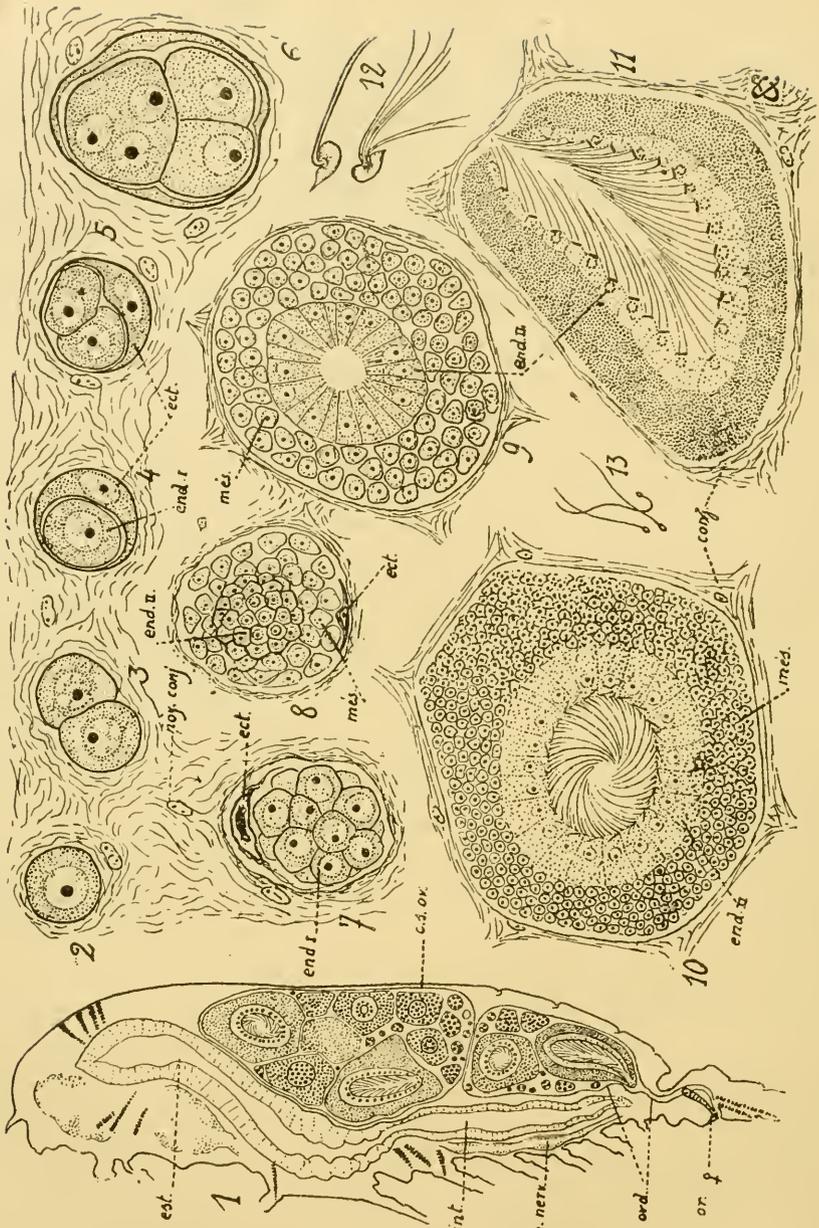


FIG. CXXXIII. *Orchitosoma parasiticum* CHATTON (1913). 1. *Paracalamus parvus* ♀ × 130 en coupe subsagittale montrant son ovaire infecté : *c. s. or.*, cul-de-sac ovarien médian ; *ovd.*, oviducte ; *or. ♀*, vulve ; *est.*, estomac ; *int.*, intestin ; *ch. nerv.*, chaîne nerveuse. 2-13. Stades évolutifs du parasite dans le tissu réactionnel *conj.* : 2. Protoctye ; 3. Scissiparité ; 4. Différenciation en ectocyte et en endocyte primaire ; 5-6. Multiplication des endocytes primaires dans l'ectocyte ; 7. Morula d'endocytes primaires, dégénérescence de l'ectocyte. Figures ci-dessus × 1200 ; 8. Prolifération des mésocytes à la périphérie de la morula d'endocytes (endocytes secondaires) ; 9. Organisation des endocytes II en épithélium. Apparition d'une cavité entéroïde ; 10. Membranelles flagellaires des endocytes ; 11. Ouverture de la cavité entéroïde à la surface du corps. Mésocytes transformés en flagellisporés ; 12. Dissociation des membranelles des endocytes épars, avant la résolution de ceux-ci en flagellisporés ; 13. Flagellisporés. (Ces dernières figures × 700).

Ces formations existent chez les femelles comme chez les mâles. A Banyuls, elles ne se présentent qu'en été, très abondantes (chez 30 pour 100 d'hôtes) les années chaudes, très rares les années fraîches.

Elles ne peuvent d'aucune façon être confondues avec la spermatogenèse du Copépode. S'agirait-il d'une spermatogenèse supplémentaire saisonnière ? Remarquons qu'un tel processus est inconnu chez les Copépodes. *Paracalanus parvus* serait seul à le présenter. Ce processus se produirait chez des mâles en pleine spermatogenèse, chez des femelles en pleine ovogenèse, avec inhibition complète de ces phénomènes sans aucun de ces retentissements qu'a sur le soma du mâle la spermatogenèse normale et avec des caractères histologiques et cytologiques très différents de cette dernière ? Autant de caractères qui nous éloignent des cas de double spermatogenèse actuellement connus.

La constance et la régularité de l'évolution, la proportion élevée et fonction de la température, d'individus présentant ces formations ne permettent pas de penser à quelque développement aberrant d'inclusions embryonnaires.

La façon dont ces formations se substituent au tissu génital, leur multiplication endogène, la réaction fibreuse qu'elles provoquent, leur présence chez les deux sexes, leurs variations saisonnières et climatiques m'ont amené à la conviction qu'elles sont d'un parasite.

Je renvoie à la note que je lui ai consacrée (1913) pour l'interprétation de sa structure et de son développement et pour la discussion de sa nature.

Qu'il me suffise de dire ici qu'il n'en offre aucune avec les Dinoflagellés ou les Paradinides. On l'en distinguera facilement à tous ses stades de ceux de ces derniers qui sont parasites du coelome des Copépodes.

Aux stades jeunes, *Orchitosoma* s'en différencie par sa localisation strictement génitale, alors facile à reconnaître. Aux stades moyens et avancés, alors qu'il pourrait, à un examen superficiel, paraître siéger dans la cavité générale, le cloisonnement de la masse et la structure caractéristique de chaque compartiment ne permettent aucune confusion.

2^o Genre *Ichthyosporidium* ? CAULL. et MESNIL (1905), parasite de la cavité générale de *Paracalanus parvus* CL., de *Clausocalanus arcuicornis* DANA et d'*Acartia Clausi* GIESBR.. Ce parasite, qui n'est pas très commun et que je n'ai pas jusqu'ici spécialement étudié, se présente sous forme de tubes non cloisonnés de fort calibre (20 μ) ramifiés dans toute la cavité générale de l'hôte. Ils sont protégés par une mince cuticule lisse et contiennent un grand nombre de noyaux vésiculeux à gros caryosome

(type *protokaryon*). Ces tubes sont parfois chargés de grosses inclusions réfringentes, d'autres fois colorés en jaune-orangé. A maturité ce plasmode se résout en une grande quantité de spores uninucléées, à noyau excentrique¹, polyédriques par pression réciproque, de 4 μ . 5 de diamètre, et que j'ai rarement vues dissociées. Il est probable

que cette dissociation n'a lieu normalement qu'après la mort de l'hôte. Les stades les plus jeunes sont constitués par un bouquet de tubes très courts et déjà ramifiés toujours au contact de l'intestin, et l'enserrant souvent

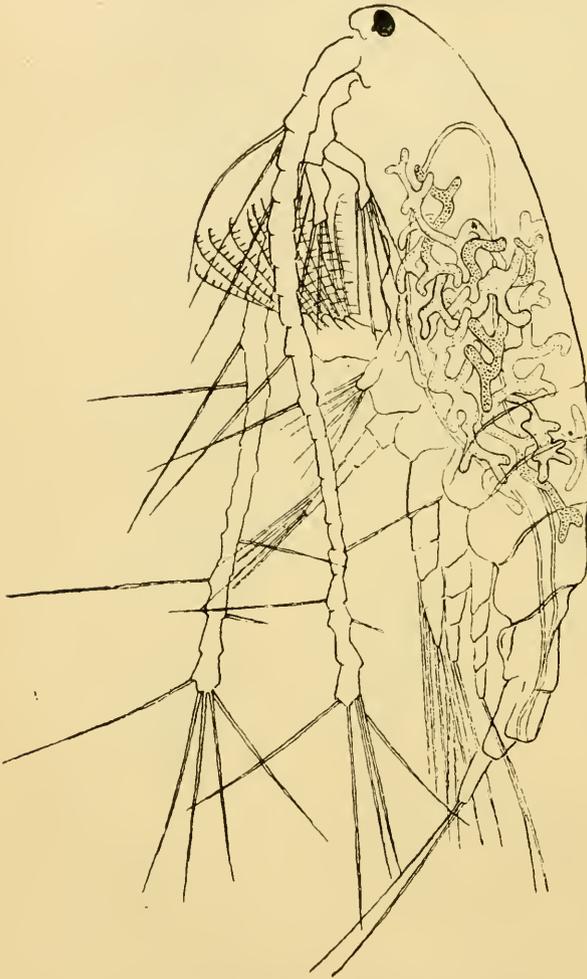


FIG. CXXXIII bis. *Acartia clausi* parasitée par une Haplosporidie (*Ichthyosporidium* sp.) ($\times 65$).

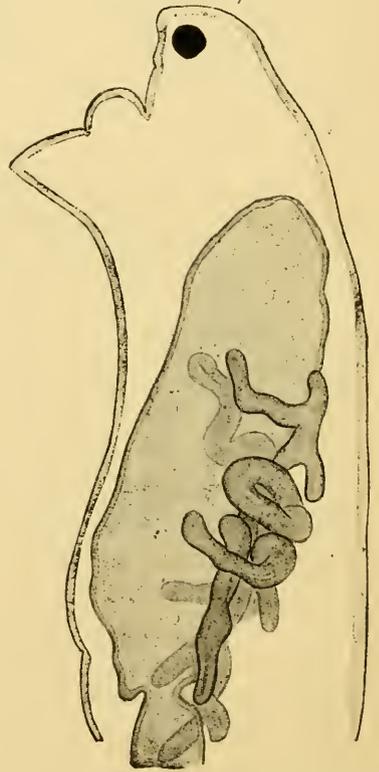


FIG. CXXXIII ter. *Acartia clausi* infestée par un jeune plasmode d'*Ichthyosporidium* sp. encore localisé au contact de la paroi stomacale. L'œsophage n'est pas représenté ($\times 125$).

que cette dissociation n'a lieu normalement qu'après la mort de l'hôte. Les stades les plus jeunes sont constitués par un bouquet de tubes très courts et déjà ramifiés toujours au contact de l'intestin, et l'enserrant souvent

1. Cette disposition des noyaux rappelle celle de *Bertramia asperspora* des Rotifères (Voir figure de CAULLERY et MESNIL, (1905).

comme dans une sorte de corbeille, ce qui semble indiquer qu'ils résultent de la germination d'une spore au niveau de la paroi intestinale.

Même à ce stade jeune, ce parasite ne peut être confondu avec les plasmodes de flagellés étudiés dans ce chapitre.

Ce sont des parasites analogues ou identiques qu'APSTEIN (1911) a mentionné sous les chefs *Parasit 7* de *Calanus finmarchicus*, *Parasit 10*



FIG. CXXXIV. A gauche, fragments d'un plasmode de *Clausocolanus arcuicoris*, les uns indivis, les autres en sporulation ($\times 360$); à droite, plasmode en sporulation et spores dissociées ($\times 950$); près de sporuler et éléments isolés ($\times 850$).

de *Calanus* (sp. ?). Quoique APSTEIN ait cru pouvoir rapprocher son *Parasit 6* des *Ichthyosporidium* de CAULLERY et MESNIL, l'attribution de celui-ci aux *Haplosporidies* me paraît beaucoup plus douteuse que celle des précédents. Il s'agirait plutôt à mon avis, autant que je puis en juger d'après l'esquisse de l'auteur, de stades jeunes d'*Atelodinium*.

3° *Pleistophora* sp. (Microsporidie), parasite de la cavité générale de *Paracalanus parvus* CL. Aux stades sporulés la cavité générale des Copépodes est encombrée de spores qui donnent à l'hôte, vu par réflexion, un aspect blanc crayeux, et très opaque lorsqu'il est vu par transparence. La région dorsale et les interstices musculaires des somites abdominaux sont particulièrement infiltrés. Ces spores sont ovoïdes à pôle anté-

rieur obtus. Elles mesurent 3 μ . 5 de long sur 1 μ . 7 de plus grand diamètre.

A ce stade la nature du parasite est manifeste. Il n'en est pas de même lorsque la sporulation n'est point commencée. Le plasmode peut être alors confondu *in vivo* et sur coupes avec celui d'un *Atelodinium* surtout celui d'*Atelodinium microsporum*. Seule la constatation des *blastodes*, propres aux Paradijnides permet de faire la distinction.

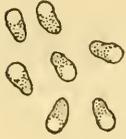


FIG. CXXXIV bis.
Spores de *Pleistophora*, de la cavité générale de *Paracalanus parvus* ($\times 1500$).

4° Des bactéries qui encombrant d'une culture dense la cavité générale des *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Acartia*, et l'obscurcissent comme font les plasmodes syndiniens. Cette apparence a été une cause d'erreur lorsque je ne soupçonnais pas encore l'existence des *Syndinium*, en me faisant quelque temps méconnaître ceux-ci (p. 289).

5° Des levures du genre *Monospora* METCHNIKOFF (1884), caractérisées par leurs asques aciculaires monosporés, mélangés dans la cavité générale de l'hôte aux formes bourgeonnantes. Ce parasite n'a été trouvé que très rarement chez *Paracalanus parvus*. N'est à confondre avec aucun flagellé parasite (fig. CXXXII d).

6° Des larves de distomes libres dans la cavité générale des *Paracalanus* et des *Clausocalanus*. Aux stades où les ventouses ne sont pas encore différenciées elles peuvent un instant en imposer pour des masses plasmodiales. Mais même à ce stade leur forme est toujours assez bien définie, leur contractilité assez apparente, pour permettre de les identifier comme embryons de trématodes.

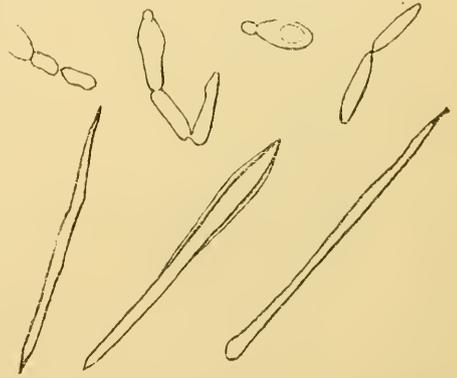


FIG. CXXXIV ter. Formes levûre et asques d'une *Monospora* parasite de la cavité générale de *Paracalanus parvus* ($\times 1300$).

CANU (1892) a figuré un trématode semblable dans la cavité générale de *Clausia elongata* BÆCK et l'a rapporté au genre *Apoblema*.

Genre **SYNDINIUM** CHATTON 1910

Fig. 41, pl. IV ; 128-135, pl. XII ; 136-151 *bis*, pl. XIII ; 152-160 *bis*, pl. XIV.

Syndinium CHATTON (1910 p. 654).

Syndinium CHATTON (1911, p. 475).

Espèce type du genre : *Syndinium turbo* CHATTON 1910.

Sommaire

Comment se sont présentés les *Syndinium* chez les Copépodes, p. 289. — Polymorphisme, p. 292.

Syndinium turbo, p. 292.

Hôtes ; fréquence ; indice d'infection, p. 292.

I. — Stades encapsulés subsphériques, p. 293. — Aspect ; forme ; concrétions, p. 293. — Situation au contact de l'intestin ; nombre, p. 293. — Capsule, p. 294. — Croissance ; disparition des concrétions, p. 294.

II. — Envahissement de la cavité générale, p. 294. — Disparition de la capsule, p. 295. — Labilité du plasmode ; aspects *in vivo*, p. 295. — Réapparition des concrétions, p. 293. — Extension du plasmode, p. 297.

III. — Structure du plasmode. Altérations de fixation, p. 297. — Capsule ; cytoplasme, p. 297. — Noyaux, mitoses, p. 297.

IV. — Sporulation, p. 299. — Transformations des concrétions, p. 299. — Aspect général du plasmode mûr et de l'hôte, p. 299. — Stabilité du plasmode, p. 299. — Phénomènes nucléaires, p. 299. — Fragmentation du plasmode, p. 300.

V. — Les dinospores, p. 300. — Libération, p. 300. — Polymorphisme, p. 301. — Macrospores, p. 301. — Microspores, p. 303. — Structure, p. 303.

VI. — Interprétation du polymorphisme des spores, p. 304. — Hypothèse de la pluralité des espèces, p. 304. — Hypothèse de la différenciation sexuelle, p. 305. — Hypothèse du polymorphisme spécifique non sexuel, p. 306.

Formes d'identité incertaine, p. 307.

Syndinium sp. de *Clausocalanus arcuicornis* CL., p. 307.

Syndinium sp. de *Calanus finmarchicus*, p. 308.

Conditions d'existence et parasitisme des *Syndinium*, action sur l'hôte, p. 309.

COMMENT SE SONT PRÉSENTÉS LES *Syndinium* CHEZ LES COPÉPODES.

— Les hôtes des *Syndinium* sont ces mêmes Copépodes : *Paracalanus parvus* CL., *Clausocalanus arcuicornis* DANA, *Corycaeus venustus* DANA, qui sont déjà si richement parasités par divers *Blastodinium*. La recherche de ceux-ci devait mener à la découverte de ceux-là. Mais ce ne sont point les stades végétatifs, parasites dans le cœlome, qui retinrent tout d'abord mon attention. J'avais bien remarqué dès le début de mes recherches certains *Paracalanus* dont la cavité générale, si translucide chez les individus normaux, était obscurcie à tel point qu'on ne voyait plus ni le tube digestif ni même la musculature. Mais cet aspect, je l'avais observé communément chez les Cladocères d'eau douce, chez les Daphnies en particulier, et je m'étais rendu compte qu'il était dû chez ces Crustacés à la pullulation de bactéries dans les tissus. Quelques examens de *Paracalanus* écrasés, quelques frottis colorés de leur contenu, m'avaient persuadé que j'avais affaire à une infection de même nature. Ce qui sort d'un *Para-*

calanus à *Syndinium* lorsqu'on l'écrase est une masse informe qui diffuse aussitôt dans l'eau de mer et s'y résout partiellement en une infinité de granules animés d'un vif mouvement brownien. Ce que l'on colore sur les frottis est un coagulum très chromatophile semé d'amas plus chromatiques encore, de granules ou de petits bâtonnets que l'on pouvait prendre pour des bactéries. J'avais donc négligé ces *Paracalanus* à corps opaque. Une autre observation d'abord indépendante de celle-là m'y ramenait plus tard.

A plusieurs reprises, j'avais vu apparaître et se répandre, nombreux et très mobiles dans les bocaux de pêche, de petits Périidiniens nus et incolores, d'une forme turbinée très caractéristique. Jamais je n'en avais observé de semblables dans les pêches qui sortaient du filet pélagique. Leur taille était d'ailleurs telle qu'ils n'y eussent point été retenus.

Et c'est surtout vers la fin de l'après-midi qu'ils se montraient souvent en nuées considérables. Il n'y avait donc point à douter qu'ils prissent naissance dans le bocal même. Leur nombre, la soudaineté de leur apparition, leur taille égale, indiquaient qu'ils procédaient d'une sporulation multiple mettant en liberté un grand nombre de spores à la fois, et non pas d'une multiplication à l'état libre par divisions binaires répétées. On ne voyait d'ailleurs point de ces gymnodiniens en division. Il était naturel de supposer qu'ils n'étaient autre chose que les dinospores de quelque *Blastodinium* incolore. *B. hyalinum* était alors commun chez les *Paracalanus* et les *Clausocalanus* et c'est à lui que j'attribuai la production de ces petits Périidiniens.

Dans le sédiment des bocaux, je pus trouver, effectivement, des dépourvilles de *Paracalanus* contenant encore en plus ou moins grand nombre de petits Périidiniens identiques à ceux qui nageaient. Tout ceci confirmait en somme qu'un *Blastodinium* leur donnait naissance. Et c'est avec cette conviction que je terminai ma campagne de 1908. Je ne soupçonnais pas à cette époque qu'il pût exister chez les *Paracalanus* que j'avais tant regardés, des Périidiniens sous une autre forme que celle des *Blastodinium*.

Je revins à Banyuls en juin 1909 avec le projet d'étudier par le menu ce que je pensais être la sporogénèse de *B. hyalinum*. L'un de mes premiers soins fut de conserver en chambre humide des *Paracalanus* infestés de ce Périidien pour en observer la sporulation. Je fus surpris de n'obtenir que très difficilement quelques dinospores mobiles qui n'évoluèrent point jusqu'à acquérir leur forme définitive. Les Copépodes mouraient, seuls les feuillets périphériques des parasites se résolvaient en sporocytes nor-

maux, les feuilletts centraux et le trophocyte dégénéraient ou subissaient une segmentation incomplète, le tout dans le tube digestif plus ou moins désagrégé du Copépode. Il y avait là un mélange d'éléments de toutes tailles, de toutes formes, englué de bactéries, qui n'offrait rien de comparable à la masse de jolies spores, uniformes, toutes mobiles que j'avais vue l'année précédente remplissant la carapace proprement vidée des *Paracalanus*.

D'ailleurs, si les *Blastodinium* incolores étaient alors communs, les petits Péridiniens ne se montraient point dans les conditions où précédemment je les voyais apparaître. Leur souche n'était donc point celle que j'avais présumée. Le souvenir des *Paracalanus* à cavité générale obscure me revint alors à l'esprit. Il ne s'en trouvait pas à cette époque dans les pêches. Ce ne sont d'ailleurs pas eux qui me fournirent la clef de l'énigme. A la fin de ma campagne de 1909, le 22 août, il vint à la côte un essaim de *Corycæus venustus* dont un grand nombre d'individus offraient, et d'une manière encore plus accusée, le même aspect sombre que les *Paracalanus*. Il me suffit d'en conserver quelques-uns en chambre humide pour, au bout de deux à trois heures, voir la masse obscure du plasmode aux différents stades de l'individualisation des spores et assister à la mise en liberté de celles-ci. Cette année là, je n'eus plus de *Paracalanus* infestés de *Syndinium*, mais dès le début de mes vacances de 1910, dans la seconde moitié de septembre, j'eus un matériel abondant de ces parasites qui me permit d'étudier leur développement.

Mais cela n'allait pas encore sans difficultés. Les *Syndinium* ne sont pas, je l'ai dit, les seuls parasites du coelome des *Paracalanus*. Ceux-ci ont souvent leur cavité générale envahie, non seulement par certains des parasites que j'ai signalés plus haut, mais aussi par les plasmodes de plusieurs Paradinides qui seront étudiés plus loin, et dont ils sont fort difficiles à différencier. C'est pourquoi il faudra faire une étude très détaillée des stades plasmodiaux des *Syndinium*, tels qu'on peut les observer chez les Copépodes vivants, et l'illustrer de nombreuses figures. De même en ce qui concerne les Paradinides. On fera plus facilement ainsi distinction et comparaison des deux genres.

C'est comme je l'ai dit, surtout chez *Paracalanus parvus* que j'ai fait l'étude la plus complète des *Syndinium*. Le parasite de *Corycæus venustus* ne m'est connu qu'aux stades avancés et par ses spores. Je n'ai pu distinguer ce parasite par aucun caractère et je le range provisoirement dans la même espèce : *S. turbo*.

Il y a chez *Clausocalanus arcuicornis* un *Syndinium* dont je n'ai observé que les stades moyens du développement. Son plasmode présente certains caractères spéciaux, qui, sans me le faire considérer comme une espèce autonome, nécessitent d'en traiter à part.

Enfin, certains parasites (Parasit 9, P. 12, P. 18) observés par APSTEIN (1911), chez *Calanus finmarchicus* sont, tout au moins l'un d'entre eux (P. 18), des *Syndinium*.

POLYMORPHISME. — La question du démembrement possible de l'espèce *S. turbo* n'est pas à envisager seulement du point de vue de la spécificité parasitaire. Elle se posera aussi pour les parasites d'une même espèce de Copépodes. Si toutes les spores qui naissent d'un même plasmode sont toujours semblables entre elles, il n'en est pas de même des spores issues de deux plasmodes, ou, ce qui est la même chose, de deux Copépodes différents.

Il y a en effet, chez *Paracalanus parvus*, par exemple, des plasmodes à macrospores et des plasmodes à microspores. Et ces dernières se présenteront encore à nous, sous deux aspects différents ! La signification du polymorphisme des spores chez les *Syndinium*, et chez les *Paradinium* où des faits de même ordre existent, est un des problèmes qui s'offriront aux chercheurs futurs. Le temps que sa solution eût exigé m'aurait conduit à retarder encore la publication de ce travail. J'en serai donc réduit à n'exposer relativement à ce point que des hypothèses.

Syndinium turbo CHATTON 1910

Mêmes figures que pour le genre, moins la fig. 135.

Syndinium turbo CHATTON (1910, p. 654).

Type de l'espèce, parasite dans la cavité générale de *Paracalanus parvus* CL., à Banyuls-sur-Mer. Été. Automne. Fig. 41, pl. IV; 130-134, pl. XII; 136-144, 148, pl. XIII; 152-160 bis, pl. XIV.

NOTES. FRÉQUENCE. INDICE D'INFECTION. — J'ai déjà, en étudiant *Blastodinium spinulosum*, parlé des conditions dans lesquelles *Paracalanus parvus* se rencontrait dans le plancton de la baie de Banyuls.

A la fin de l'été et en automne, les seules saisons où je me suis trouvé à Banyuls, depuis que je connais les *Syndinium*, ceux-ci se montrent avec plus ou moins d'abondance chaque fois que les *Paracalanus* sont eux-mêmes en nombre dans le plancton. J'ai pu compter le 27 août 1911 62 *Paracalanus* de tout âge parasités par des plasmodes à tous les stades

sur 300 examinés, soit environ 20 p. 100. La proportion est donc considérablement plus élevée que pour celle des *Paracalanus* hébergeant les divers *Blastodinium*.

Corycaeus venustus est souvent parasité par des plasmodes qui ne peuvent être différenciés, non plus que leurs dinospores, du parasite des *Paracalanus*. Ces Copépodes ne sont pas rares en fin septembre et octobre. Et ils sont quelquefois parasités dans une assez forte proportion. Mais à cause du peu de transparence de leur corps, ils se prêtent beaucoup moins bien que *Paracalanus parvus* à l'étude de l'évolution du parasite, surtout aux stades jeunes.

I. STADES ENCAPSULÉS ET SUBSPHÉRIQUES.

ASPECT. FORME. CONCRÉTIONS. — Le stade le plus jeune que j'ai pu observer se trouve déjà dans la cavité générale du Copépode, mais encore en rapport intime avec le tube intestinal (fig. 130 et 136). C'est un globe hyalin, translucide, peu réfringent, homogène. Sa forme fondamentalement ellipsoïdale est généralement altérée par une constriction équatoriale qui lui donne un galbe en biscuit. Il mesure 30 μ environ de diamètre. De sa structure rien n'apparaît, que parfois de vagues indices de la présence d'alvéoles sphériques ou ellipsoïdales, non contiguës, qui, nous le verrons, représentent les noyaux, plus clairs que le cytoplasme qui les sépare. Mais cet aspect, rare d'ailleurs, est toujours aux limites de la visibilité distincte. Il n'en témoigne pas moins que dès ce stade très reculé, l'état plasmodial est déjà réalisé. Les seuls éléments figurés que contienne le parasite sont de petites concrétions formant un ou plusieurs groupes peu nombreux en des points quelconques de la masse. Elles existent chez la plupart des parasites.

SITUATION AU CONTACT DE L'INTESTIN. NOMBRE. — Le jeune plasmode est toujours en contact intime avec le tube digestif (fig. 130-132). Je n'ai vu à cette règle qu'une seule exception : le parasite était inclus dans l'épaisseur même de la chaîne nerveuse ventrale au niveau de la deuxième maxille. Dans tous les autres cas, les jeunes plasmodes sont accolés à la paroi intestinale et paraissent mêmes souvent partiellement enclavés dans son épaisseur. Leur siège de beaucoup le plus fréquent est à la partie dorsale de l'estomac en pleine région glandulaire, là précisément où nous avons signalé chez les mâles, la plus petite des deux masses oléo-adipeuses, un peu au-dessus de l'ébauche génitale. Mais ceci est loin d'être une règle absolue. Le parasite peut se trouver non seule-

ment en un point quelconque de la région glandulaire de l'estomac, mais en n'importe quel point antérieur à celle-ci, sur n'importe quelle face. Je ne l'ai observé que très rarement sur la région inférieure de l'intestin, jamais sur l'intestin abdominal.

C'est aussi une règle à peu près générale qu'il soit unique chez son hôte. J'ai cependant noté à cela quelques exceptions. Les deux parasites ne sont pas toujours exactement au même stade. Ils peuvent être contigus, ou au contraire siéger en des points très éloignés. Dans l'un des deux cas, l'un des parasites était sur la région glandulaire, l'autre sur le cul-de-sac antérieur.

CAPSULE. — Quelque soit sa situation, le parasite est toujours enfermé dans une capsule qu'il ne remplit qu'incomplètement¹ (fig. 136). Cette capsule paraît être en continuité avec l'épithélium intestinal, et l'on a souvent l'impression que le parasite est intraépithélial. La capsule est généralement très mince, mais quelquefois, plus épaissie, elle montre une texture fibrillaire. J'avais cru d'abord qu'elle représentait la basale épithéliale de l'intestin, distendue par le parasite. Mais il n'en est rien. L'étude des coupes seules nous permetta de préciser sa nature. A sa surface se voient fréquemment des cellules migratrices.

COISSANCE. DISPARITION DES CONCRÉTIONS. — A un stade un peu plus avancé, le parasite accru remplit sa capsule qu'il distendra de plus en plus (fig. 131). La constriction équatoriale a disparu. Il a généralement résorbé ses concrétions, et ses noyaux sont devenus plus apparents sous forme de taches claires, sphériques ou ellipsoïdales de 10 à 12 μ . de diamètre dans lesquelles, à un fort grossissement, l'on peut distinguer une sorte de spirème et un au plus deux très petits nucléoles. Mais ce sont là choses difficiles à voir, et bien souvent même les noyaux ne sont pas apparents.

Ces stades se rencontrent indifféremment chez des *Paracalanus* à 2, 3 ou 4 segments abdominaux. C'est cependant chez les individus à 3 segments qu'ils prédominent. Chez tous les individus déjà pourvus d'une ébauche génitale, qui sont parasités, même par les *Syndinium* les plus jeunes, la glande sexuelle montre des signes manifestes de dégénérescence. Les cellules, qui ne se compriment plus réciproquement, forment à l'intérieur de l'enveloppe de la glande devenue bien visible par suite de la contraction du contenu, une masse morulaire plus ou moins régulière (fig. 130-131-132).

1. Cette capsule était même présente chez le jeune *Syndinium* observé dans la chaîne nerveuse.

La croissance du plasmode continue, et de pair avec elle la multiplication nucléaire. Le parasite peut encore conserver très longtemps sa forme subsphérique. J'ai trouvé des plasmodes qui la présentaient encore, alors qu'ils mesuraient déjà 80μ de diamètre.

II. ENVAHISSEMENT DE LA CAVITÉ GÉNÉRALE.

Généralement lorsque le plasmode sphérique atteint de 20 à 30 μ la physionomie du parasite se modifie, et l'on peut observer alors des aspects très variés, qu'il est plus facile de figurer que de décrire.

L'un d'eux mérite d'être signalé tout d'abord, bien qu'il soit rare, car il paraît correspondre au stade où le plasmode est près de rompre sa capsule et de se répandre dans la cavité générale. Il est représenté par la figure 132. C'est une masse assez comprimée, qui a conservé une surface lisse et de courbure régulière, mais qui présente une structure d'apparence cloisonnée dans le sens radiaire. Je ne sais pas encore à quel phénomène correspond semblable apparence.

DISPARITION DE LA CAPSULE. — Les figures 132 et 133 représentent deux autres aspects qui correspondent à des stades où le plasmode n'est plus contenu par sa capsule disparue. Je n'ai pu savoir comment se faisait cette disparition. Il semble que ce soit par résorption car on n'en retrouve pas de vestiges, ni à l'examen *in vivo* ni à l'étude des coupes.

L'un des plasmodes a un aspect boursoufflé, les noyaux y sont invisibles. Il n'y a pas de concrétions. L'autre, au contraire, a une surface à courbure régulière, les noyaux y sont légèrement apparents encore que toujours mal définis. Il n'y a pas non plus de concrétions. Ce dernier aspect est beaucoup plus fréquent que le précédent.

LABILITÉ DU PLASMODE. ASPECTS « IN VIVO ». — Sur la figure 133 une partie du plasmode montre une structure très particulière qui souvent apparaît brusquement sur une plus ou moins grande partie

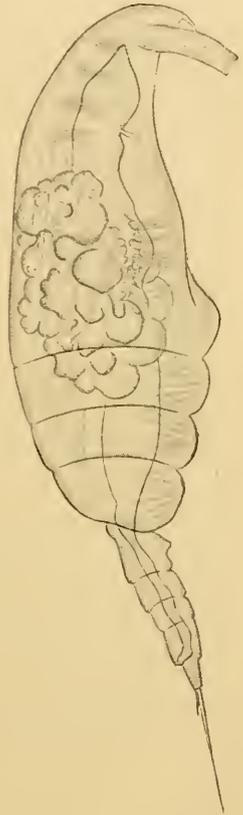


FIG. CXXXV. *Syndinium turbo* chez *Paracalanus parvus*. Stade d'extension du plasmode suivant de près la disparition de la capsule ($\times 150$).

de son étendue, et finit toujours par le gagner tout entier, lorsque l'observation entre lame et lamelle se prolonge quelque peu. De tout à fait homogène, très translucide et peu réfringent qu'il était, le plasmode devient tout à coup grossièrement granuleux. Il se décompose en une sorte de conglomérat de globes réfringents, de calibre régulier, noyés dans une masse commune formée de grains sphériques ou polyédriques, de toutes tailles (fig. 139). La même altération se produit lorsqu'on écrase le Copépole. Mais alors le conglomérat se dissocie dans l'eau, les globes réguliers se dispersent, tandis que la substance granuleuse qui les unit diffuse dans le liquide (fig. 140). Les gros globes sphériques, ellipsoïdaux ou même étranglés en biscuit, montrent assez nettement une structure fibrillaire. Ce sont les noyaux dont la substance s'est condensée. Le grossier magma qui les unit est le cytoplasme. Ces altérations montrent quel état d'équilibre instable, et quelle structure complexe cache l'aspect homogène du plasmode normal des *Syndinium* (fig. 138). Elles expliquent la difficulté que l'on éprouve à le fixer pour en faire l'étude cytologique sans le modifier profondément.

Elles ont un autre intérêt. C'est que, tout à fait propres aux *Syndinium* et faciles à provoquer, elles permettent de caractériser ces organismes quelque soit la variété des aspects sous lesquels ils se présentent.

RÉAPPARITION DES CONCRÉTIONS. — Aux stades que nous venons de décrire, les concrétions, toujours présentes chez le très jeune *Syndinium*, disparaissent le plus souvent (fig. 138). Mais au fur et à mesure que le plasmode s'étend partout dans la cavité générale, on le voit se charger à nouveau de corps réfringents de forme très irrégulière, constituées chacun par un amas dense de petits granules qui se séparent facilement sous l'action de l'eau. Ces concrétions qui paraissent être de même nature que celles des très jeunes parasites, sont de taille très variable, même chez un seul parasite. Elles peuvent atteindre 10 μ .

Elles sont à peu près régulièrement réparties dans la masse et elles donnent au plasmode et au Copépole un aspect très caractéristique que j'ai essayé de rendre dans la figure 134. Dans ce plasmode, les concrétions étaient d'une taille à peu près égale, mais qui dépassait légèrement la moyenne.

Un des caractères de ces plasmodes à concrétions est que les noyaux n'y sont point apparents, non plus qu'aux tout premiers stades (fig. 141). Un autre est la tendance à la lobulation, mais souvent les lobes se com-

priment réciproquement à tel point que les sillons qui les séparent deviennent virtuels et sont très peu apparents.

EXTENSION DU PLASMODE. — A un tel stade, l'invasion de la cavité générale est très avancée. Tous les espaces libres sont occupés. Des filons plasmodiaux s'insinuent dans les interstices musculaires (fig. 137). Des lobes entiers encombrant la base des appendices et la partie antérieure de l'abdomen (fig. 134). Seul, l'appareil circulatoire dans sa portion bien endiguée (cœur, vaisseau dorsal avec sa branche récurrente) n'est point envahi. Il n'est même jamais aussi bien mis en évidence que lorsque entouré de toutes parts par la masse parasitaire, il demeure cependant turgide, et cela jusqu'à la mort du Copépode. Et s'il arrive qu'il ne soit plus visible, c'est que sous l'effet des pressions qui s'exercent sur lui de toutes parts sa paroi s'est affaissée sur elle-même. Il en est d'ailleurs souvent de même du tube digestif. Depuis longtemps, tout vestige de la glande génitale a disparu.

III. STRUCTURE DU PLASMODE. ALTÉRATIONS DE FIXATION.

La structure du plasmode est la même durant toute l'évolution végétative. Il n'y a entre le plasmode encapsulé et le plasmode en extension que des différences insignifiantes.

CAPSULE. CYTOPLASME. — La capsule (fig. 153, pl. XIV) est une membrane fibreuse, souvent à double contour, et dans l'épaisseur de laquelle se trouvent de petits noyaux identiques à ceux qui s'observent dans les différentes formations conjonctives de l'hôte et en particulier dans la très mince tunique qui enveloppe l'intestin par-dessus la couche de fibres annulaires. Dans bien des cas même, il semble qu'il y ait continuité entre cette tunique et la capsule du parasite. L'une et l'autre prennent le vert lumière dans la double coloration de Prenant et le bleu de méthyle dans celle de Mann.

Cette capsule, on le sait, n'est pas complètement remplie par le plasmode. A l'espace qui existe normalement autour de celui-ci s'ajoute dans les préparations celui qui résulte d'une légère contraction du cytoplasme.

Le cytoplasme est dense, de structure homogène, mais finement granuleux. Il est fortement basophile. Les concrétions ne se retrouvent pas après fixation.

NOYAUX. MITOSE. — Les noyaux, très nombreux, sont presque contigus. Ils sont comme chez les *Apodinium*, les *Blastodinium* et les *Haplozoon*, en état permanent de division, et je puis répéter ici ce que DOGIEL

disait des noyaux des *Haplozoon* : leur état de repos nous est inconnu.

C'est pourquoi ils ne se présentent pas sous une forme sphérique ou ellipsoïdale, mais sous l'aspect de fuseaux plus ou moins allongés. Beaucoup d'entre eux se profilent dans les coupes en cercles, mais ce sont ceux qui sont coupés normalement à leur grand axe (fig. 154-155).

Il n'y a pas de membrane nucléaire individualisée, mais la vésicule nucléaire se présente néanmoins bien délimitée, sous forme d'une vacuole, dont le suc ne précipite pas sous l'action des réactifs. Dans cette vacuole claire, les chromosomes très sidérophiles, se distinguent avec une grande netteté, et comme ils sont peu nombreux, il est facile de s'assurer, surtout sur les noyaux coupés transversalement, qu'ils sont constamment au nombre de dix. Ce sont des cordons assez épais, verruqueux et sinueux, qui courent entre les deux pôles du fuseau, sans jamais s'anastomoser les uns avec les autres. Ces chromosomes, vus à un fort grossissement, apparaissent comme formés par la juxtaposition de microsomes disposés sur une ou plusieurs files.

Les pôles du fuseau sont plus ou moins aigus. Il est difficile de dire si la pointe très chromatique de ces fuseaux représente ou contient un centre de division. Outre ces dix chromosomes, chaque noyau contient un assez gros nucléole sphérique ou ellipsoïdal, qui est lui aussi très basophile, mais qui, coloré au Mann, s'oppose bien par sa teinte rose aux chromosomes colorés en bleu-violacé. On peut voir de ces nucléoles étirés en haltère. Quelques noyaux, parmi les plus allongés, en contiennent deux.

Dans quelques cas les fixateurs produisent une condensation en calotte de la chromatine, ou une condensation centrale, telle que les noyaux paraissent être du type protokaryon, avec un gros caryosome central dans une vésicule nucléaire à peu près libre (fig. 157). C'est aussi cette sorte de pycnose que montrent les noyaux des plasmodes qui ont été touchés par l'eau de mer aux stades où ils n'ont pas encore leur stabilité vis à vis d'elle.

Dans le plasmode en extension, les noyaux sont un peu moins entassés les uns sur les autres, et la vésicule nucléaire moins bien délimitée. La taille des nucléoles s'est aussi légèrement abaissée. La surface des lobes du plasmode est nue.

Les *Syndinium*, qui sont par leurs dinospores des Péridiniens stricts, ont des noyaux quelque peu différents des dinokaryon typiques, et la seule inspection d'une coupe de plasmode ne permettrait peut-être pas de reconnaître leur véritable nature. Ceci est surtout le fait de la réduction très

grande du nombre des chromosomes, très nombreux dans le dinokaryon typique. Mais à comparer, abstraction faite de cette particularité, le noyau d'un *Syndinium* à celui du trophocyte ou des sporocytes les plus jeunes de *B. Pruvoti*, par exemple, on se rendra compte qu'ils sont exactement du même type. Il n'en est pas moins vrai que les figures que nous avons décrites rappellent d'une manière surprenante celles qui ont été observées chez certaines Coccidies et chez les Radiolaires.

IV. SPORULATION.

TRANSFORMATIONS DES CONCRÉTIONS. — Nous sommes maintenant tout près de la sporulation. La structure et par conséquent l'aspect du plasmode se modifient notablement. Les concrétions disparaissent à nouveau, et, soit par transformation directe, soit par une dissolution suivie d'une précipitation, ce qui est difficile à apprécier, elles se trouvent remplacées par des corps lancéolés d'aspect cristallin, rangés de façon à dessiner les mailles d'un réseau, dont chacune délimite le territoire d'un évergide (fig. 142 et 143). Ces cristalloïdes lancéolés vont eux-mêmes, par une série de clivages, donner naissance à de très fins aiguillons que nous retrouverons dans les spores, et qui dès maintenant, en dessinent grossièrement le contour.

ASPECT GÉNÉRAL DU PLASMODE MUR ET DE L'HÔTE. — Le plasmode à ce stade, tant à cause de sa masse que de la présence des inclusions dont il est chargé, a perdu beaucoup de sa transparence. Il a pris une teinte générale gris sale qui permet de distinguer du premier coup d'œil à un faible grossissement le copépoде qui le contient de ses congénères normaux. A cette teinte s'ajoute toujours un peu de rose qui provient de la diffusion des chromatophores rouges présents chez la plupart des *Paracalanus* (fig. 41, pl. IV).

STABILITÉ DU PLASMODE. — L'état moléculaire même du plasmode s'est modifié. Il n'a plus sa labilité au contact de l'eau de mer, et si, lorsqu'on écrase le Copépoде, le parasite se décompose en masses de tailles variables, celles-ci sont toujours constituées d'éléments intacts. Les figures 143 représentent l'une, une masse à plusieurs noyaux, l'autre une masse uninucléée, expulsée du Copépoде, où cytoplasme et noyaux ont conservé leur structure parfaitement normale. Celle du noyau est assez bien apparente.

PHÉNOMÈNES NUCLÉAIRES. — Au moment où le plasmode commence à se dissocier, les noyaux qui jusque-là n'avaient cessé d'être en division

passent à l'état de repos. Les fuseaux, au lieu de se reconstituer complets aussitôt coupés, restent à l'état de demi-fuseaux. Les chromosomes se rétractent et se condensent notablement. Les nucléoles disparaissent. Les noyaux ont alors l'aspect de candélabres sans pied à dix branches robustes, dont huit périphériques et deux centrales (fig. 158 et 159). C'est à cet état qui rappelle le stade en bouquet des noyaux dans certaines spermatogénèses et qui est probablement l'annonce d'une réduction chromatique, que les noyaux du plasmode sont répartis entre les spores. Des caractères et une évolution nucléaires tout à fait semblables ont été décrits par W. HUTH (1913) et avaient déjà été vus en partie par BORGERT (1909) dans la sporulation des Thalassicolles (Radiolaires).

FRAGMENTATION DU PLASMODE. — La sporulation va consister simplement dans la fragmentation du plasmode en autant de spores qu'il contient de noyaux, chaque spore emportant un peu du cytoplasme péri-nucléaire avec inclusions aciculaires. Mais cette fragmentation ne se fait pas d'une manière rigoureusement simultanée dans toute la masse. Elle n'aboutit pas du premier coup aux dinospores isolées. Le plasmode se décompose en masses secondaires d'importance très inégale qui peuvent elles-mêmes se scinder en masses tertiaires (fig. 143 et 144). A la surface de ces masses plasmodiales, la forme des spores s'esquisse avant que celles-ci soient individualisées. La surface se creuse en effet de sillons dont les uns marquent les limites des futures spores, et les autres les sillons, hélicoïdaux et longitudinaux, propres à celles-ci. Et dans ces sillons, il arrive que l'on voie des flagelles animés d'ondulations lentes, qui parviennent cependant à entraîner de gros fragments de plasmodies dans un lent mouvement de rotation lorsque ceux-ci sont extraits du Copépode (fig. 145).

Aucun mode régulier n'apparaît dans la résolution du plasmode en dinospores, et il est difficile de se rendre compte des rapports que celles-ci affectent entre elles. Il semble cependant que les scissions qui aboutissent à leur formation ne relèvent pas du mode de division binaire propre aux Péridiniens, comme nous le verrons lorsque nous étudierons la morphologie des spores.

V. LES DINOSPORES.

LIBÉRATION. — La sporulation effectuée, le Copépode réduit à sa carapace n'est plus qu'un sac entièrement rempli de petits gymnodiniens incolores, peu mobiles d'abord, mais qui en très peu de temps s'animent et produisent un fourmillement de plus en plus intense. Il y en a partout

jusque dans l'abdomen et les appendices. C'est généralement par l'étroit orifice qui résulte de la rupture de l'antennule qu'elles s'échappent au dehors. On les voit se presser, plus ou moins déformées, dans la cavité de l'appendice et fuser par son extrémité ouverte. On dirait du sang coulant d'un capillaire.

En chambre humide, cette libération des dinospores dure très longtemps, plusieurs heures, et elle est toujours incomplète. Les dinospores qui restent enfermées sont rapidement attaquées par les bactéries. Je ne les ai jamais vu former de kystes comme celles de *Blastodinium*. Dans les conditions naturelles, la dépouille du Copépode, plus complètement et plus rapidement ouverte par suite de l'agitation du milieu, doit mettre très rapidement toutes les dinospores en liberté.

La sporulation, depuis le moment où les territoires des spores commencent à s'indiquer, jusqu'à la fragmentation complète du plasmode, met à s'effectuer moins de deux heures seulement. C'est vers le soir, entre 15 et 19 heures que j'ai toujours observé le plus grand nombre de plasmodes sporulés.

POLYMORPHISME. — Lorsqu'on observe le même jour, à la même heure, un certain nombre de *Paracalanus* à *Syndinium* sporulés, on ne peut manquer d'être frappé de ce fait que certains individus contiennent de grosses spores mesurant 15 μ (fig. 146, 148, 149), tandis que d'autres renferment des spores beaucoup plus petites ne mesurant que 8 μ (fig. 150-151).

Il arrive aussi qu'au lieu de ces dinospores qui sont très nettement turbinées, on en observe d'autres, mesurant 15 μ qui sont ovoïdes, à pôle antérieur acuminé en forme de rostre et à pôle postérieur ventru, à sillons peu développés (fig. 176, pl. XVI). Ce sont elles que dans ma note préliminaire j'ai qualifiées d'une manière d'ailleurs impropre « dinospores à forme *oxyrrhis* ».

Je ne sais pas si ces « spores à rostre » appartiennent à un *Syndinium*. Je les étudierai avec les Paradinides d'espèces incertaines. Provisoirement, nous ne nous occuperons donc ici que des spores turbinées.

MACROSPORES. — Elles ont la forme fondamentale d'un fuseau robuste (fig. 146). L'un des pôles est à peine plus aigu que l'autre, c'est le pôle postérieur. La surface est creusée de deux profonds sillons.

L'un, longitudinal, suit sensiblement la direction d'une des génératrices du fuseau et se termine un peu au-dessous du pôle antérieur, et un peu au-dessus du pôle postérieur.

L'autre sillon, plus large que le premier en réunit l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure en décrivant autour du corps un tour de spire à long pas dans le sens inverse de celui des aiguilles d'une montre. C'est le sillon hélicoïdal. Par homologie avec l'orientation convenue pour les Péridiniens libres, nous désignerons comme ventrale la face légèrement déprimée que parcourt le sillon longitudinal.

Il y a autour de cette forme fondamentale de légères variations qui tiennent à la plus ou moins grande longueur du sillon hélicoïdal. Celui-ci peut se prolonger jusqu'à décrire un tour et demi et deux tours du corps (fig. 148-149). Et comme c'est surtout autour du pôle postérieur qu'il se prolonge, celui-ci se présente souvent en coupe optique comme une sorte de bouton pédiculé. L'allongement du sillon hélicoïdal a une autre conséquence : c'est l'allongement du sillon longitudinal qui entraîne en quelque sorte les extrémités du sillon hélicoïdal lequel s'enroule lui-même en hélice, comme c'est le cas, par exemple, chez les *Cochlodinium* parmi les Péridiniens libres.

A l'extrémité antérieure du sillon longitudinal prend naissance un long flagelle qui le parcourt dans toute sa longueur et le dépasse de beaucoup en arrière. Le sillon hélicoïdal est entièrement occupé par un flagelle rubané formant membrane ondulante, qui s'insère à son extrémité antérieure et paraît adhérer à la paroi du corps tout le long d'un de ses bords.

Le cytoplasme de ces spores a une fine texture granuleuse. Le centre, homogène, plus clair représente l'emplacement du noyau, à limites imprécises.

Les seules inclusions que cortienne le cytoplasme sont les fines aiguilles dont nous avons suivi la genèse à partir des concrétions du plasmode, et qui sont disposées dans la couche périphérique, plus ou moins perpendiculairement à la surface. Ces acicules se présentent donc comme des trichocystes. Ils rappellent beaucoup les trichites que SCHÜTT (1895) a décrit chez les *Podolampas*, mais ils ne me semblent point assimilables à ceux que j'ai observés moi-même chez un gros *Gymnodinium* libre que je n'ai pu déterminer et chez *Polykrikos Schwartzi* (1914) ni à ceux que DOGIEL (1909) a observés chez les *Haplozoon*. Ces trichites ne sont d'ailleurs pas constants, non plus que les concrétions elles-mêmes dont ils dérivent.

Une autre formation, peut-être de même ordre, s'observe souvent dans les macrospores. C'est une striation sous-jacente au sillon longitudinal, oblique par rapport à lui et qui est représentée dans la fig. 146.

Ces spores se meuvent très rapidement en ligne droite ou suivant de grandes courbes, en tournant autour de leur axe longitudinal, tantôt dans le sens, tantôt en sens inverse, de celui des aiguilles d'une montre. On peut les conserver en chambre humide douze et même vingt-quatre heures sans que l'on constate chez elles, ni bipartition, ni autre processus évolutif.

Elles finissent par s'arrondir et se vacuoliser. Elles sont très sensibles aux moindres variations de pression osmotique du milieu, ainsi qu'à la compression entre lame et lamelle. L'état morbide qui s'en suit se traduit par un léger gonflement du corps, qui a pour résultat l'effacement plus ou moins complet des sillons. Les flagelles immobilisés se détachent. Je n'ai jamais vu les acicules expulsés à la manière de trichocystes.

Lorsqu'on examine un Copépode dont le plasmode vient de sporuler, l'on voit souvent des spores, soudées deux par deux, qui paraissent être en voie de division. Ces spores finissent bien par se séparer, mais il ne faut pas à notre sens se baser sur ces aspects pour affirmer l'existence d'une scissiparité consécutive à la sporulation. Il s'agit simplement d'aspects particuliers de la résolution du plasmode en spores. Dans les spores doubles, les individus sont disposés comme s'ils résultaient d'une scission rigoureusement longitudinale d'un élément mère. Il n'y a rien là de comparable à la division subtransversale ou très oblique des Dinoflagellés. Je n'ai jamais constaté de véritables divisions chez les dinospores parfaites des *Syndinium*.

MICROSPORES. — Les microspores ne mesurent que 8 μ . sur 5 μ . de large. Elles sont donc plus élancées que les macrospores. Leur structure fondamentale est exactement la même. Nous appellerons microspores α , celles qui en plus petit sont exactement semblables aux macrospores (fig. 150).

Il en est d'autres (microspores β fig. 151), que j'ai observées beaucoup plus rarement, et dont la structure diffère notablement de celle des précédentes. Le sillon hélicoïdal qui est très large et très profond, fait un tour et demi de spire. L'importance du sillon longitudinal donne à ces dinospores un galbe turbiné très accentué, plus élancé encore que chez les microspores α et le sillon longitudinal est à peu près complètement effacé.

Une particularité très curieuse de ces microspores β est la présence au pôle postérieur d'un corps lamellaire ou bacilliforme, très réfringent, qui occupe l'extrémité même du tortillon. Il est collé au périplaste, et vu de

profil, il semble même faire légèrement saillie au-dessus de la surface générale. Ce corps cristalloïde a tantôt la forme d'un bâtonnet, tantôt celle d'une plaquette plus ou moins losangique ou circulaire. Les dinospores β de certains plasmodes montraient en outre un ou deux petits cristalloïdes accessoires au dessus du principal, sur la même génératrice du fuseau. Ces formations sur lesquelles je n'ai pas essayé de réactions microchimiques, sont vraisemblablement de même nature et de même origine que les trichites — ceux-ci faisaient d'ailleurs complètement défaut dans ces microspores β . — Elles ne paraissent pas avoir d'équivalent morphologique, chez les autres Péridiniens. Par contre, elles se présentent exactement avec la forme et la situation des « cristaux » caractéristiques des isospores chez les Radiolaires coloniaux (*Sphaerozoum*, *Collozoum*).

Nous ne pouvons nous empêcher d'insister dès maintenant sur l'analogie étroite qu'offrent d'autre part les anisospores gymnodini-formes de certains Radiolaires (*Sphaerozoum*, *Thalassicolla*) avec les dinospores des *Syndinium*.

VI. INTERPRÉTATION DU POLYMORPHISME DES SPORES.

L'absence de caractères aux stades végétatifs et l'ignorance où nous sommes de la destinée des dinospores nous oblige à recourir à l'hypothèse pour interpréter les différentes formes que nous avons décrites. Voici plusieurs hypothèses :

1° Les différentes formes de dinospores correspondent à autant d'espèces de *Syndinium*.

2° Macrospores et microspores sont respectivement les gamètes femelles et les gamètes mâles d'une même espèce ou encore les macrospores sont des spores asexuées, les microspores α et β étant des anisogamètes.

3° Les différentes formes de dinospores sont le résultat d'une fragmentation plus ou moins avancée du plasmode, sans signification particulière. Examinons successivement ces trois hypothèses.

HYPOTHÈSE DE LA PLURALITÉ DES ESPÈCES. — L'identité des spores issues d'un même plasmode, qui est un fait constant, est tout à l'appui de cette hypothèse. Mais il n'est pas moins favorable aux autres. Contre l'hypothèse de la pluralité des espèces, nous ferons valoir la variabilité même de la taille et de la forme des dinospores d'un plasmode à l'autre. Dans l'exposé qui précède nous avons réparti celles-ci par raison de clarté en trois grandes catégories. Mais ces catégories sont loin d'être

bien définies. Entre les microspores et les macrospores, il y a des formes de taille intermédiaire. Chez les unes et chez les autres, nous trouvons que les sillons peuvent être plus ou moins développés en longueur, largeur et profondeur. Chez les unes et les autres, les acicules ou les cristalloïdes peuvent exister ou faire défaut. Si l'on voulait faire des coupures spécifiques d'après la forme et la taille des dinospores, il faudrait les multiplier à l'infini.

HYPOTHÈSE DE LA DIFFÉRENCIATION SEXUELLE. — J'ai cherché naturellement à vérifier tout d'abord cette hypothèse par l'expérience. J'ai conservé en chambre humide, à maintes reprises, pendant douze et vingt-quatre heures, des spores dissemblables mélangées (macrospores et microspores), sans constater de copulations ni entre spores semblables ni entre spores dissemblables. Ce résultat négatif ne me paraît certes pas définitif. Les conditions dans lesquelles se manifeste l'affinité sexuelle des gamètes peuvent être très strictes, et n'avoir point été réalisées dans mes tentatives. Celles-ci ont d'ailleurs également échoué lorsque j'ai mélangé des spores semblables de plasmodes différents. Il n'y aurait donc ni sexualité hétérogamique, soit isogamique, soit anisogamique, ni sexualité pœdogamique ou autogamique ? Rien dans les images que fournissent les plasmodes fixés ne permet de songer à la possibilité d'une karyogamie précédant la sporulation.

La gamogonie des *Syndinium* est encore à trouver, comme celle de la plupart des Péridiniens libres et parasites. Est-elle ici du mode anisogamique ? Les différences de forme et de taille des spores correspondent-elles à des différences sexuelles ? Les macrospores sont-elles les macrogamètes, et les microspores les microgamètes ? Ou bien les macrospores et les microspores sont-elles les gamètes et les autres des spores asexuées, dont la différenciation serait marquée par la plus ou moins grande longueur des sillons, ou la présence et l'absence des inclusions, acicules ou cristalloïdes ? Autant de questions auxquelles il m'est impossible de répondre ici.

Il faut souligner ici encore les analogies étroites qu'offrent, avec les dinospores des *Syndinium*, les « anisospores » des Radiolaires (*Sphaerozoom*, *Thalassicolla*), non seulement par leur morphologie gymnodinienne, mais aussi par un dimorphisme tout à fait comparable à celui que nous constatons ici. C'est ce dimorphisme qui a fait considérer ces « anisospores » comme des anisogamètes. Mais aucune démonstration objective de cette opinion n'a été jusqu'ici fournie. BRANDT (1905), qui a le mieux

étudié les spores des Radiolaires à l'état frais, n'a pu constater au cours d'expériences tout à fait analogues à celles qui sont relatées ci-dessus aucune conjugaison, ni entre spores homologues, ni entre spores hétérologues.

HYPOTHÈSE DU POLYMORPHISME SPÉCIFIQUE NON SEXUEL. — Les conditions d'existence que deux *Paracalanus* différents offrent au même *Syndinium* ne sont pas absolument identiques. Les circonstances mêmes de l'infestation peuvent être diverses. La pénétration du germe ne se fait pas toujours au même âge de l'hôte. Selon le volume de la cavité générale du Copépode, selon le temps qu'il mettra à le remplir, les conditions de nutrition qu'il y trouvera, le parasite effectuera plus ou moins rapidement sa multiplication nucléaire et la poussera plus ou moins loin. Il pourra produire en rapport avec ces conditions diverses des spores de tailles diverses, plus ou moins chargées de concrétions, selon la quantité que le plasmode en a élaborée pendant sa croissance. Le métabolisme de ces produits au cours du développement, leur présence à certains stades, leur défaut à certains autres, montre assez qu'ils sont fonction du régime trophique du parasite. Leur présence dans les spores est donc de peu d'importance.

Quant aux variations même de la taille de celles-ci, il y aurait chez les *Syndinium* quelque chose de comparable à ce que l'on observe chez ces microsporidies, où le pansporoblaste produit indifféremment, selon sa taille, et le nombre de ses noyaux, 2-4 ou 8 spores (*Stempellia mutabilis* LÉGER et HESSE 1910), 8, 16 ou n spores (*Telomyxa glugeiformis* LÉGER et HESSE 1910), 8 ou 16 spores (*Octosporea muscae-domesticae* CHATTON et KREMPF 1911). Dans tous ces cas, il n'y a pas de différences entre la taille des spores, en rapport avec leur nombre, par ce qu'est la taille du pansporoblaste qui est variable et la taille des spores qui est fixe. Mais chez *Gurleya legeri*, par exemple, HESSE (1903), a observé des spores de tailles bien différentes. Il y a ici des macrospores et des microspores. Dans ce cas, ces variations ne peuvent être interprétées ni comme le fait d'une différenciation sexuelle, ni comme l'expression d'une différenciation spécifique. Sans qu'il soit besoin de lui assimiler celui des *Syndinium*, il montre que le polymorphisme des spores n'a pas nécessairement une importante signification. Et ceci me semble particulièrement vrai chez les Péridiniens. N'avons-nous pas vu chez les *Apodinium* par exemple, le trophocyte aussi bien que les sporocytes prendre la forme flagellée, c'est-à-dire se transformer en dinospores ?

Syndinium sp.parasite de *Clausocalanus arcuicornis* CL.

Fig. 135, pl. XII, et CXXXV bis.

Banyuls-sur-Mer, automne.

J'ai dit que je ne connaissais pas les dinospores de ce *Syndinium*. J'ai vu cependant à Villefranche en mars 1910 des stades très proches de la sporulation, et qui ne me laissent aucun doute sur l'attribution de ce parasite au genre. L'aspect des plasmodes *in vivo* et leur structure sur coupes auraient d'ailleurs suffi à l'affirmer. Le parasite des *Clausocalanus* ne diffère par rien d'essentiel du parasite de *Paracalanus parvus* et de *Corycæus venustus*. Il est pourtant deux particularités qui m'ont paru constantes chez les plasmodes jeunes et moyennement développés et dont l'une au moins ne s'est jamais présentée chez ceux de *S. turbo*. C'est d'abord leur situation ventrale par rapport au tube digestif qui se trouve repoussé du côté dorsal par le développement de la masse parasitaire. C'est surtout la présence dans cette masse d'une très grande lacune centrale bien délimitée par rapport à la masse même du plasmode et se présentant comme remplie de liquide. Est-ce dans ce Périadinien plasmodial l'équivalent de la lacune aqueuse d'autres Périadiniens libres et parasites ?

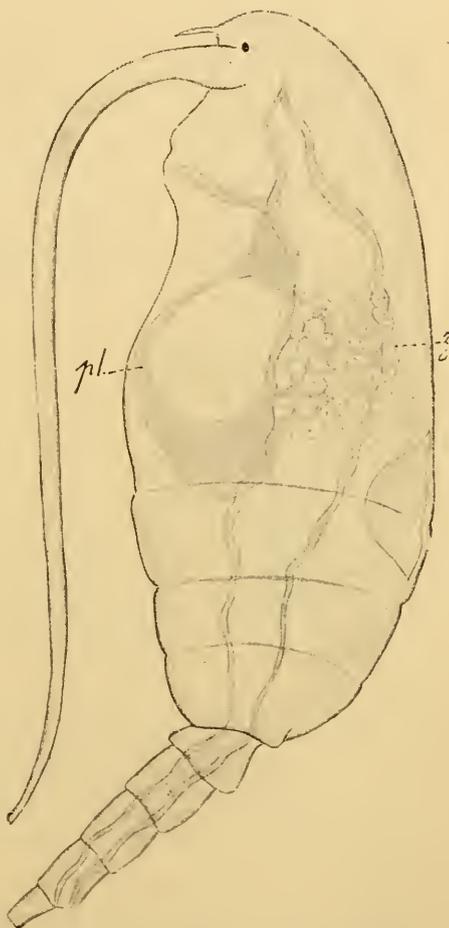


FIG. CXXXV bis. *Syndinium* sp. chez *Clausocalanus arcuicornis*. Plasmode jeune (pl.) en situation ventrale, avec sa cavité; z, cellules zygomènes de l'intestin de l'hôte ($\times 110$).

Les autres caractères du plasmode sont exactement ceux de *S. turbo*. Les noyaux y sont encore moins visibles que chez ces derniers. Les con-

crétions, souvent absentes, peuvent être aussi très nombreuses et de grosse taille.

Ce parasite est beaucoup plus rare que celui de *Paracalanus parvus* et celui de *Corycæus venustus*.

Syndinium sp.

parasite de *Calanus finmarchicus*

Fig. CXXXVI.

Parasite « Nr. 18 » APSTEIN 1911, p. 219, fig. 18. Mer du Nord. Mai 1910.
« Als Parasit im eigentlichen Sinne kann ich die zu erwähnen

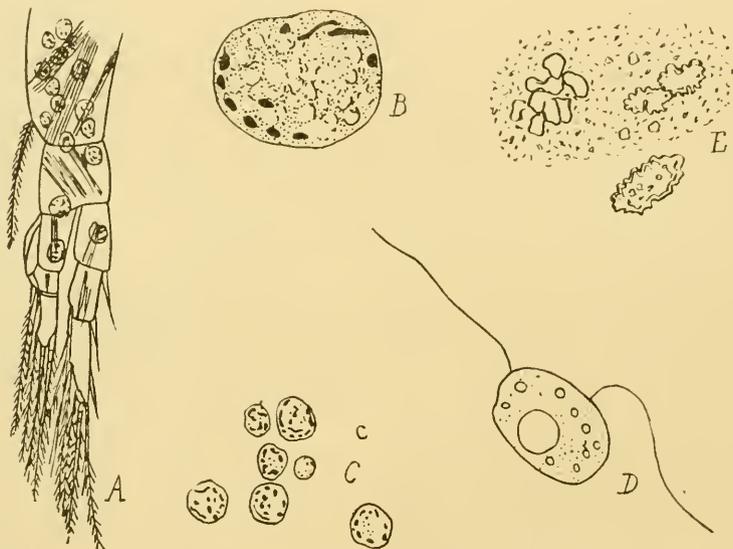


FIG. CXXXVI. *im.* APSTEIN (1911); a, b, c, « Parasit IV » de APSTEIN chez *Calanus hyperboreus* et *finmarchicus*. Figures se rapportant sans doute à un *Syndinium* dont les spores sont en formation et où les masses présporales sont dissociées dans la cavité générale et celles des appendices; a, appendice du copépode ($\times 50$); b, c, masses présporales; b $\times 50$; c $\times 50$; d, « Parasit XII » de *Calanus* et de *Pseudocalanus*, correspondant peut-être aux dinospores mobiles d'un *Syndinium*, aux spores à rostre ou aux bodonispores d'un *Paradinium* ($\times 200$); e, fig. 18 d'APSTEIN représentant certainement les concrétions d'un plasmode de *Syndinium* chez un *Calanus*.

Gebilde nicht benennen. Es waren konkremete in einem lebenden *Calanus*, die bei durchfallendem Lichte dunkel, bei auffallendem Lichte weisz aussahen. Die Figur zeigt ihre Form. Aus Kohlensaurem Kalk bestanden sie nicht, da mit Salzsäure keine Gasentwicklung stattfand. Die Konkremete lagen dicht in der Leibeshöhle zerstreut ».

D'après la figure, bien plus que d'après la description, je crois pouvoir affirmer que le parasite 18 de *Calanus finmarchicus* est un *Syndinium*

dont le plasmode même est passé inaperçu tandis que les concrétions seules dont il était chargé ont attiré l'attention de l'auteur. On comparera la figure CXXXVI E. copiée sur ASPSTEIN, aux fig. 141 et 142 de la planche XIII.

*
* *

Il se peut que d'autres parasites signalés par APSTEIN dans le même mémoire correspondent à des *Syndinium* : Parasit p. 213, fig. 7.

« Parasit 9 », p. 215, fig. 11. Les corps de forme ovoïde répartis dans la cavité générale, pourraient être des spores en voie de formation, et encore immobiles (fig. CXXXVI A. B. C.).

« Parasit 12 », p. 216, fig. 14, pourrait représenter les mêmes spores, plus ou moins déformées par gonflement, avec leurs deux flagelles. Mais il pourrait s'agir aussi bien d'un *Atelodinium* (fig. CXXXVI D.).

Conditions d'existence et parasitisme des *Syndinium*

ACTION SUR L'HÔTE. — Comme les *Blastodinium*, les *Syndinium* provoquent la castration parasitaire complète de leurs hôtes. Chez les Copépodes qui hébergent de jeunes parasites et qui sont tous eux-mêmes, on le sait, de jeunes individus, à deux ou trois pléonites, on peut voir le rudiment génital coexister avec le parasite. Mais dès que celui-ci a dépassé le stade encapsulé et souvent auparavant, la glande génitale a complètement disparu. Il est difficile de savoir si cette castration est directe ou indirecte, la proximité de la gonade et du parasite rend possible le premier mode ; l'épuisement du Copépode, plus considérable encore que celui produit par les *Blastodinium*, peut suffire à provoquer la castration à distance.

Malgré la végétation active du plasmode, la croissance de l'hôte n'est point inhibée. Les Copépodes parasites effectuent une, deux ou trois mues et atteignent toujours le stade pénultième. Je n'ai pas ici de documents me permettant de dire si comme chez les Copépodes à *Blastodinium*, l'infection a pour conséquence un abaissement de la taille moyenne des hôtes. Mais ils compensent largement le défaut d'itération sporogénétique, par le très grand nombre de leurs dinospores.

On a vu que le plasmode envahit toute la cavité générale, mais respecte, pendant un temps assez long, le système circulatoire endigué.

Les *Syndinium* sont des parasites moins parfaits que les *Blastodinium* et les *Apodinium*, organisés pour l'exploitation indéfinie de leurs hôtes.

IV. PARASITES DES ŒUFS ET DES PROTISTES

Cette catégorie comprend :

Les *Chytriodinium* (*Gymnodinium*) découverts et étudiés par V. DOGIEL (1906), parasites sur les œufs pélagiques des Crustacés.

Paulsenella (*Apodinium*) *chaetoceratis* décrite par PAULSEN (1911), parasite sur certaines Diatomées pélagiques

Duboscquella (*Gymmonidium*) *tintinnicola*, vue par différents auteurs mais bien étudiée seulement par DUBOSCQ et COLLIN (1910), parasite dans le corps cytoplasmique de Ciliés pélagiques, les Tintinnides.

Trypanodinium *ovicola* CHATTON (1912), parasite dans les œufs de certains copépodes pélagiques.

Les *Péridiniens* parasites des Radiolaires dont l'existence était jusqu'ici insoupçonnée. Notre connaissance des *Syndinium*, dont ces parasites sont très voisins, nous permet d'affirmer leur présence dans le noyau et le cytoplasme des Radiolaires, d'après les descriptions et les figures des auteurs qui ont le mieux étudié ces derniers. Leur méconnaissance a été la source d'erreurs multipliées dans l'étude déjà si difficile, pour d'autres raisons, de la reproduction des Radiolaires.

Nous étudierons d'abord pour nous conformer à notre plan général, les parasites à siège externe : *Chytriodinium* et *Paulsenella*, puis les parasites intracellulaires. On verra que la place des premiers eût été tout aussi bien à côté des *Apodinium*.

Genre **CHYTRIODINIUM** CHATTON 1912

Gymnodinium V. DOGIEL (1906, p. 20).

Chytriodinium CHATTON (1912, p. 91).

Diplodinium KLEBS (1912, p. 390 [22]).

Espèce type du genre : *Chytriodinium roseum* (V. DOGIEL) 1906.

Sommaire

Chytriodinium roseum, p. 311.

Rappel des observations de Dogiel, p. 311. — Analogies avec les *Apodinium* ; Palisporogénèse ébauchée, p. 314. — Interprétation du début du développement, p. 314.

Chytriodinium affine, p. 315.

Valeur de l'espèce, p. 315. — Palisporogénèse ébauchée, p. 315.

Chytriodinium parasiticum, p. 317.

Rappel des observations de Dogiel, p. 318. — Interprétation de l'appareil rhabdoïde ; analogies avec les *Apodinium*, p. 318.

Conditions d'existence et parasitisme des *Chytriodinium*, p. 319.

La connaissance que nous avons des *Apodinium* va nous permettre de rapprocher de ces organismes les parasites que V. DOGIEL (1906 b) a fait

connaître sous les noms de *Gymnodinium roseum*, *G. affine* et *G. parasiticum*. Elle nous suggère une interprétation des faits observés par l'auteur, notablement différente de celle qu'il en a donnée.

Les raisons que j'ai invoquées au chapitre des *Oodinium* (p. 25) pour justifier la séparation du genre *Gymnodinium* des espèces à spores nues bien caractérisées par leur évolution végétative, m'ont déterminé récemment (1912) à créer pour les parasites étudiés par V. DOGIEL le genre *Chytriodinium*.

En même temps, G. KLEBS (1912) qui, on le sait, affirme lui aussi la nécessité de démembler le genre *Gymnodinium*, créait pour le *Gymnodinium lunula* de SCHÜTT (1895), qu'il ne croit pas pouvoir inclure dans le genre *Pyrocystis* MURRAY (1885), à cause des particularités de sa reproduction, le genre *Diplodinium*. A ce genre qu'il caractérise par l'existence de deux sortes de kystes (le kyste total et les kystes secondaires à 4 spores), il propose d'annexer les trois *Gymnodinium* parasites de V. DOGIEL. Je tiens pour justifiée la création du genre *Diplodinium*, mais je crois que de l'exposé suivant il ressortira nettement que les trois *Gymnodinium* parasites ne peuvent lui être rapportés. L'existence des kystes secondaires à quatre spores nous apparaîtra comme un caractère mineur, sinon, comme le résultat d'une altération (on sait avec quelle facilité les Péridiniens se secrètent des coques). Par contre, nous mettrons en lumière l'existence d'une palisporogénèse ébauchée, liée au mode de parasitisme de ces organismes, et qui suffit à notre sens à justifier l'autonomie du genre *Chytriodinium*, abstraction faite de toute considération de priorité.

La forme la mieux étudiée est le *Chytriodinium roseum*.

Chytriodinium] *roseum* (V. DOGIEL) 1912

Gymnodinium roseum V. DOGIEL (1906, p. 20-26, pl. II, fig. 26-27).

Chytriodinium roseum CHATTON (1912, p. 91-92).

Parasite d'œufs pélagiques de Crustacés à Naples. Mai 1906.

Voici l'essentiel des faits observés par DOGIEL.

RAPPEL DES OBSERVATIONS DE DOGIEL. — Dans le plancton de la baie de Naples, l'auteur a trouvé à la fin de mai de petits kystes sphériques (dimensions ?) à cytoplasme granuleux, de teinte rosée, enveloppés d'une fine pellicule. Chacun d'eux présentait en un point un petit orifice circulaire par lequel une petite boule de cytoplasme fait hernie (*ausgestülpertwird*). Elle est nue, incolore et contient une petite plaquette que l'au-

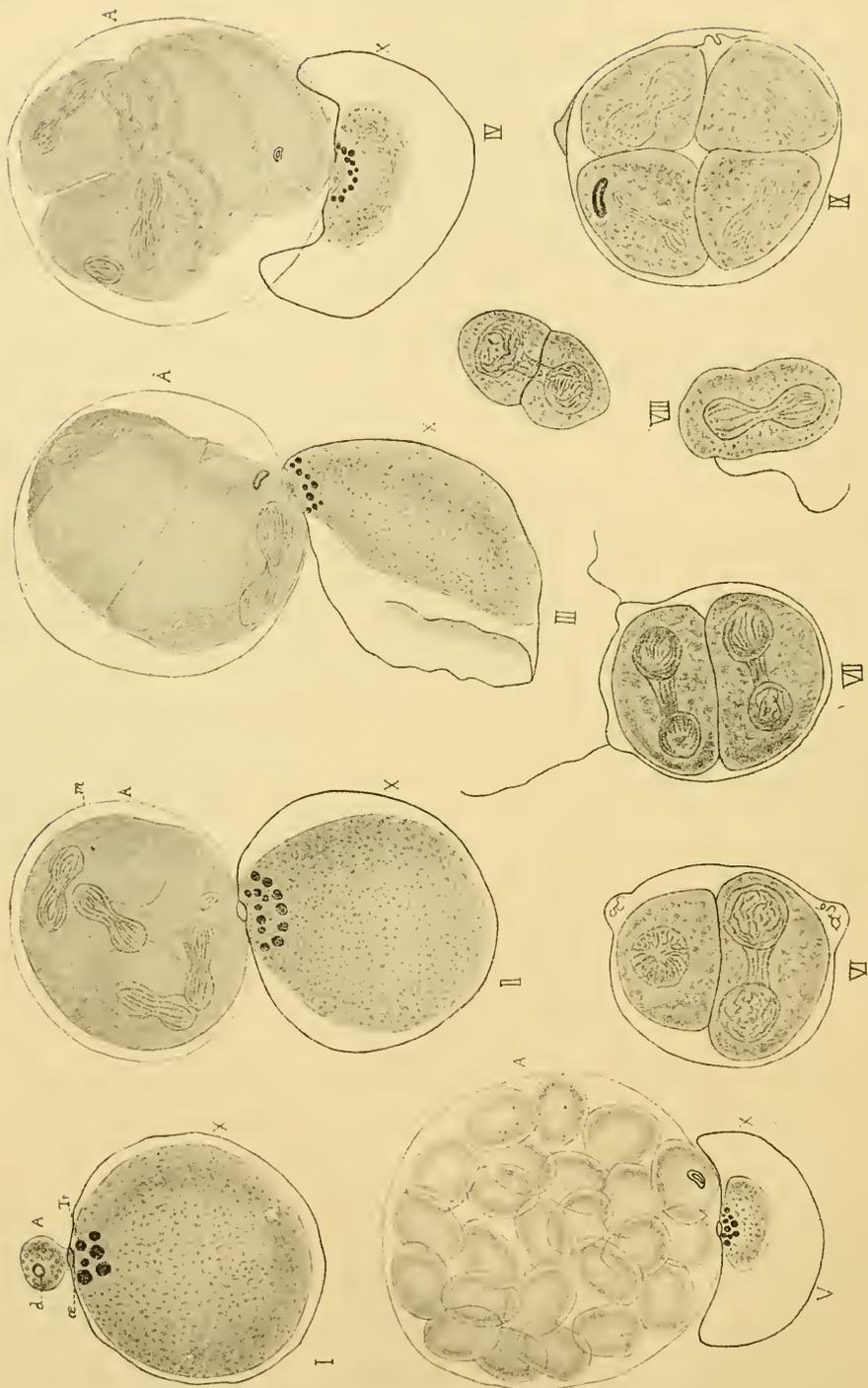


Fig. cxxxvii. (Voir légende p. 313).

teur considère commo l'opercule (Deckelchen) de l'orifice. Dans le kyste, au voisinage de l'orifice, un certain nombre de globules d'un lipochrome rouge.

Le cytoplasme sortant de plus en plus du kyste par l'orifice, la petite boule s'accroît jusqu'à dépasser la taille du kyste. Elle se recouvre alors d'une pellicule d'enveloppe, tandis qu'à son intérieur apparaissent (comment ?) quatre gros noyaux étirés en haltère, à structure fibrillaire très nette, situés dans une couche périphérique d'un cytoplasme très translucide. Le centre de la masse est occupé par deux vacuoles à contenu fluide. L'auteur appelle *kyste A* cette masse nucléée et *kyste X* la sphère primitive qui lui a donné naissance. Celle-ci dont le contenu commence à se raréfier s'aplatit de plus en plus et jusqu'à ne plus former qu'une calotte presque vide coiffant le kyste *A*. Elle contient toujours dans très peu de cytoplasme résiduel les globes rouges.

Le contenu du kyste *A*, où les vacuoles ont pris une grande extension, se scinde suivant un plan à peu près perpendiculaire au rayon qui passerait par l'orifice.

Chaque moitié contient deux noyaux en haltère et une grosse vacuole.

De ces deux cellules, la distale se divise bientôt, suivant un plan normal au précédent, en deux moitiés. Chacune d'elles contient déjà deux nouveaux noyaux, qui résultent d'une scission nucléaire qui a précédé la scission cytoplasmique.

La cellule proximale s'est aussi scindée, mais suivant le sens de la première scission. Ces quatre cellules continuent à se diviser de façon à former d'abord 8, puis 16 « sporoblastes ». Mais comme les divisions ne sont pas simultanées, il y a successivement 10, 12, 14, et enfin 16 « sporoblastes »,

FIG. CXXXVII. *im. V. DOGIEL (1906). Chytridium roseum (V. DOGIEL).* (Je reproduis ici le texte même des légendes de DOGIEL que je fais suivre de celles qui correspondent à mon interprétation de ses figures).

I. Cyste X mit Anlage der Cyste A; *d*, Deckelchen; *o*, Öffnung der Cyste X; *tr*, Ziegelrothe Tropfen. Vergr. 425. (Le parasite très jeune, fixé sur l'œuf pélagique : des lipochromes au point de fixation.)

II. Cyste A mit 4 hantelförmigen Kernen nach ihrem Austritt aus der Cyste X; *m*, Hülle der Cyste A, Vergr. 425. (Le parasite très acru aux dépens du contenu de l'œuf partiellement vidé. Noyaux en division et lacunes aqueuses visibles dans le parasite.) (Cf. *Apodinium*.) (Peut-il être question d'une « sortie » du parasite de l'œuf ?)

III. Der Inhalt der Cyste A theilt sich in 2 Sporoblasten; die Kerne liegen in den wandständigen Plasmaanhäufungen. Die Cyste X hat sich zusammengezogen. Vergr. 425. (L'œuf est à moitié vide). Le parasite s'accroît particulièrement par le développement de ses lacunes aqueuses (Cf. *Apodinium*). Il se divise normalement à l'axe de fixation en un trophocyte proximal et un gonocyte distal. (Cf. *Apodinium*.)

IV. Cyste A mit 4 Sporoblasten. Vergr. 425. L'œuf est presque vide. Le parasite est au stade 1-1-2 : le gonocyte I a produit deux sporocytes, le trophocyte a produit un nouveau gonocyte. Stades identiques à ceux du début de la palisporogénèse chez *Apodinium*.

V. Cyste A mit viele Sporoblasten Vergr. 245. L'œuf ne contient plus qu'un résidu nutritif. Faute d'aliment, l'accroissement du parasite s'est arrêté et sa sporogénèse s'est réduite à une seule poussée. Le gonocyte et le trophocyte se sont divisés donnant des sporocytes.

VI, VII, VIII. Chacun des sporocytes s'est secrété une coque (cyste C). à l'intérieur de laquelle il s'est divisé en deux puis quatre sporocytes plus petits (suite de la sporogénèse). On voit ces éléments pousser des flagelles $\times 850$. Deux de ces sporocytes sont figurés isolés.

qui conservent chacun deux noyaux et se secrètent une coque (*kyste C*).

De chacun de ces sporoblastes, le contenu se divise par deux scissions successives, en quatre spores à un seul noyau et à constriction équatoriale d'où part un flagelle. Ces spores peuvent encore se diviser à l'état libre.

L'auteur considère non sans quelque doute le kyste X comme un œuf de Copépo¹ dans lequel le Péridinien aurait pénétré et aux dépens duquel il se développe sous la forme du kyste A. L'hypothèse de la pénétration du parasite dans l'œuf n'est pas sans laisser l'auteur dans l'embarras, car il n'a pu y constater *de visu* la présence du parasite. Il suppose qu'il y pénètre et y demeure à l'état amœboïde, plus ou moins confondu avec le cytoplasme de la cellule hôte.

ANALOGIES AVEC LES *Apodinium*. PALISPOROGÉNÈSE ÉBAUCHÉE. — Le lecteur n'a pu manquer d'être frappé des analogies étroites que présentent la structure et l'évolution de cet organisme avec celles des *Apodinium*. Présence de lacunes aqueuses, noyaux dédoublés, relégués dans une mince couche cytoplasmique périphérique, tout ceci n'apparaissant que chez le parasite déjà notablement accru. Décollement de la pellicule d'enveloppe qui forme coque. Avance de la division nucléaire sur la division cytoplasmique.

Scission subnormale à l'axe de fixation (subtransversale) séparant une cellule proximale tout à fait homologue du trophocyte, d'une cellule distale homologue du gonocyte. Division précoce de celui-ci dans le sens longitudinal. Nouvelle scission subtransversale de la cellule proximale constituant l'ébauche très nette d'une sporogénèse itérative. Et l'on a l'impression qu'ici les poussées sporales se succéderaient comme chez les *Apodinium* si la première ne suffisait à épuiser l'œuf du Copépo¹, qui n'offre à son parasite qu'une masse exploitable très limitée et incapable de compenser son épuisement par sa nutrition.

INTERPRÉTATION DU DÉBUT DU DÉVELOPPEMENT. — Ces analogies étroites avec les *Apodinium* nous suggèrent des premiers stades de l'évolution une interprétation sensiblement différente de celle qu'en a donnée DOGIEL et plus adéquate aux faits.

S'il semble bien d'après l'observation de DOGIEL que le parasite commence par pénétrer dans l'œuf, probablement à l'état de dinospore, il paraît bien douteux qu'il se développe ensuite à son intérieur et qu'il en sorte progressivement et tout accru. Je pense que la phase intracellulaire du développement est extrêmement courte, et que le parasite fait hernie à la

1. C'est son étude de *G. parasiticum* qui lui suggère cette interprétation.

surface dès qu'il s'est établi entre lui et le cytoplasme de l'œuf un contact suffisamment solide. Dès lors, il se comporte comme une spore d'*Apodinium* qui vient d'adhérer à une Fritillaire. Il s'accroît à l'extérieur de l'œuf en y puisant sa nourriture.

Voici d'ailleurs un fait sur lequel DOGIEL a lui-même attiré l'attention, qui plaide en faveur de cette manière de voir. Les globes de lipochrome situés dans le kyste X tout au voisinage de l'orifice y demeurent jusqu'à l'épuisement du contenu de ce kyste et ne passent jamais dans le kyste A. Si le parasite occupait une partie du kyste X, ce ne serait selon toute vraisemblance, que celle voisine de l'orifice, là où siège le lipochrome. On ne comprendrait pas que celui-ci ne soit point en définitive incorporé dans le kyste A. Cette hypothèse a pour l'instant l'avantage de nous dispenser de chercher à l'intérieur du kyste X les limites de l'hôte et du parasite.

Quant à l'« opercule », je suis tenté de le considérer bien plutôt comme une inclusion propre au parasite — quelque chose comme la plaquette des microspores β des *Syndinium* (p. 303 et fig. 151) — que comme un fragment de la paroi du kyste X... Par quel mécanisme le parasite pourrait-il forer ainsi, comme à l'emporte-pièce, l'orifice par lequel il s'insinuera dans la cellule hôte?

Chytriodinium affine (V. DOGIEL) 1906

Gymnodinium affine V. DOGIEL (1906, p. 26, fig. XXXVIII-XLI.)

Parasite d'œufs pélagiques de Copépodes (?) à Naples. Mai 1906.

VALEUR DE L'ESPÈCE. — L'auteur distingue cette espèce de la précédente par le complet défaut de coloration du kyste X et par la formation dans le kyste A de 32 « sporoblastes » à 4 spores, au lieu de 16 que formait *Ch. roseum*. Ce dernier caractère seul nous semble être de quelque importance, car même en admettant que la présence ou l'absence du pigment dans les kystes X de *Ch. roseum* et de *Ch. affine*, puisse permettre d'affirmer qu'ils sont d'espèces différentes, il resterait à démontrer qu'ils ne peuvent être parasités par le même Péridinien. Mais nous faisons également des réserves sur la valeur du second caractère, étant donnée la variabilité que nous avons constatée partout chez les Péridiniens parasites, du nombre des scissions sporogénétiques.

PALISPOROGÉNÈSE ÉBAUCHÉE. — *Ch. affine* ne nous intéresse que par certaine complication de sa sporogénèse, que DOGIEL interprète comme une anomalie, et que nous considérons au contraire comme un processus

normal de sporogénèse itérative d'un degré plus élevé que celle à peine ébauchée dont *Ch. roseum* nous a fourni l'exemple.

Un des rares exemplaires observés par DOGIEL montrait à l'intérieur du kyste A, parmi de nombreux sporoblastes tétrasporés, un kyste secondaire beaucoup plus volumineux que ces derniers et contenant 8 gros sporoblastes. La taille de ceux-ci était telle qu'ils paraissaient devoir subir

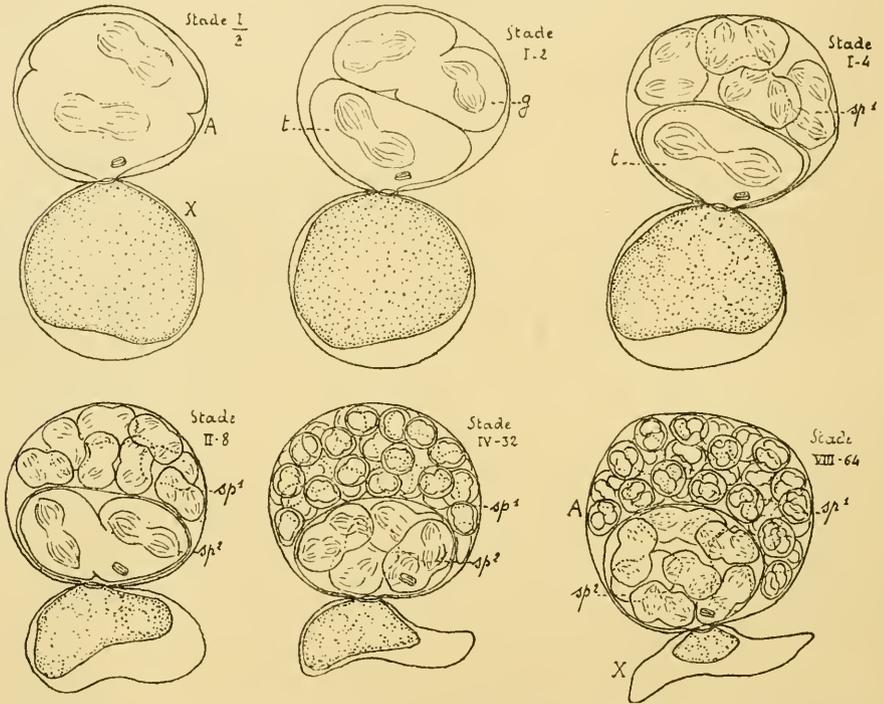


FIG. CXXXVII bis. Reconstitution d'après le texte de V. DOGIEL (1906) de l'évolution d'un *Chytridinium affinis*, pour montrer que l'existence, considérée par l'auteur comme une anomalie, de deux sortes de « sporoblastes » (sporocytes) dans le kyste A (époque I) est à interpréter comme le résultat d'une reproduction palisporigénétique comparable à celle des *Apodinium* et des *Blastodinium*. X, l'œuf parasité; A, le parasite; t, le trophocyte; g, le gonocyte. Sp.¹ sporocytes de la première poussée. Sp.² sporocytes de la seconde poussée résultant de la segmentation du trophocyte.

encore deux divisions pour se réduire à celle des autres. Sur l'origine de cette disposition, voici ce que dit l'auteur : Dans le kyste A, au stade à 4 sporoblastes, l'un de ceux-ci, celui qui contenait l'opercule (que l'on retrouve dans un des huit éléments du kyste secondaire) « s'est, pour une raison quelconque, dans des conditions défavorables (peut-être par l'effet de la pression du kyste X avec lequel il reste en connection), secrété une coque et divisé à son intérieur en 8 éléments. Les 3 autres sporoblastes au contraire continuaient leur développement.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la reconstitution schématique que j'ai faite du parasite dans ses rapports avec la cellule hôte, d'après la description de DOGIEL, (fig. CXXXVII *bis*) pour saisir de suite la complète homologie qu'il présente avec un *Apodinium* à deux coques emboîtées. Le trophocyte (pour employer notre nomenclature), a donné naissance à un gonocyte qui a subi trois scissions successives produisant 8 sporocytes. Pendant ce temps le trophocyte s'est secreté une coque et s'est accru sous cette coque, épuisant la cellule hôte. Il s'est alors lui même divisé trois fois en 8 sporocytes tandis que quatre nouvelles scissions des sporocytes de la première poussée amenaient leur nombre à 128, contenus quatre par quatre dans trente-deux coques.

Si rudimentaire et si imprécis que paraisse ce mécanisme, il n'en constitue pas moins l'ébauche incontestable d'une sporogénèse itérative.

Chytriodinium parasiticum (V. DOGIEL) 1906

Gymnodinium parasiticum V. DOGIEL (1906, p. 28, fig. XLII-XLV).

Parasite d'œufs de Copépodes pélagiques à Naples. Mai 1906.

L'auteur, faute de matériel, n'a pu réunir au sujet de cet organisme

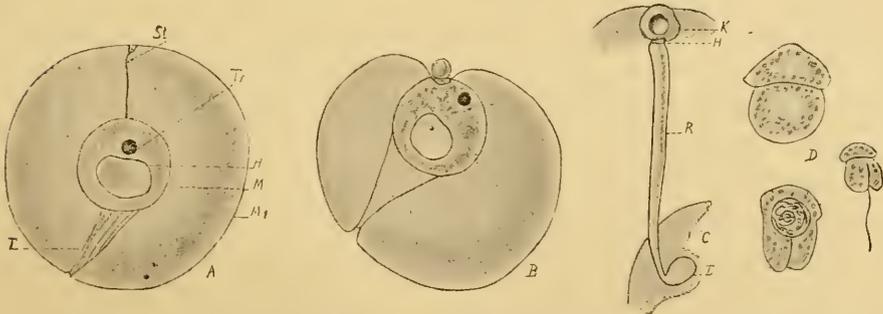


FIG. CXXXVIII. *in.* DOGIEL (1906). *Chytriodinium parasiticum* (V. DOGIEL). (Reproduction des légendes de DOGIEL suivie de celle qui correspondent à notre interprétation des figures).

A. Crustaceenei von einem *Gymnodinium* befallen; *f*, Suspensionsfäden; *h*, Höhle in dem Eiinhalt; *m*, innere, *m*₁, äußere Hülle des Eies; *st*, Stäbchenförmiger Apparat; *tr*, rother Fettropfen Vergr. 50. (Œuf à la surface duquel le parasite se trouve fixé et dans lequel il a enfoncé un stilet *St*. absorbant traversant toute l'enveloppe gélatinée et atteignant le cytoplasme de l'œuf.)

B. Crustaceenei aus dem eine Cyste A heraustritt; *a*, cyste A Vergr. 50. (Parasite plus développé dont le rhizoïde s'est rétracté amenant le cytoplasme de l'œuf à son contact.)

C. Stäbchenförmiger Apparat; *k*, Köpfchen; *h*, Hals; *r*, Körper; *e*, Endplättchen, Vergr. 425. (Détail de l'« appareil rhabdoïde ». La « tête » représenterait le parasite, le « corps » le rhizoïde (« la plaquette terminale » une expansion spatuliforme du rhizoïde au contact du cytoplasme de l'œuf.)

D. Dinospores issues du parasite accru.

que des documents très fragmentaires, et qui peuvent donner lieu à des interprétations variées.

RAPPEL DES OBSERVATIONS DE DOGIEL. — Les œufs non parasités sont constitués par une sphère cytoplasmique translucide (dimension ?) contenant un globule d'un rouge vif. Elle est protégée par une double enveloppe : l'interne assez résistante, appliquée sur la cellule même, l'externe séparée de la première par un large espace libre. Elles sont réunies l'une à l'autre par une sorte de chalaze.

Les œufs parasités diffèrent des premiers par l'existence d'une cavité intracytoplasmique et d'un « appareil rhabdoïde » (*Stäbchenapparat*) tendu entre la coque externe et la coque interne. Cet appareil rhabdoïde est de structure complexe. Il comprend : 1^o une tête creuse, située au niveau de la coque externe, 2^o un anneau collaire, 3^o un corps très élancé, 4^o une plaquette au contact de la coque interne. Le corps (de l'appareil rhabdoïde) se raccourcit de plus en plus en s'épaississant, entraînant vers la périphérie la sphère centrale, jusqu'à ce qu'elle vienne au contact de la coque externe. Alors brusquement, le kyste du *Gymnodinium* parasite surgit de l'œuf sous forme d'une petite sphère, analogue au jeune kyste A des formes précédentes. Pendant ce temps, l'appareil rhabdoïde a disparu, on ne sait comment, laissant comme seul vestige une sorte d'anneau qui limite l'orifice par lequel le kyste parasite, sorti de l'œuf, communique avec ce dernier.

Le kyste A s'accroît, tandis que dans l'œuf vidé il ne reste plus qu'un peu de cytoplasme avec le globule rouge. Finalement, il forme des sporoblastes, puis des flagellispores gymnodiniennes à sillons bien marqués, légèrement pigmentées.

Comme l'auteur ne les a observées que déjà libérées dans des verres de montre au fond desquels il avait déposé les kystes à sporoblastes, il s'attache à démontrer qu'elles ne peuvent provenir que de ceux-ci.

INTERPRÉTATION DE L'APPAREIL RHAEDOÏDE. ANALOGIES AVEC LES *Apodinium*.

Que penser de cet « appareil rhabdoïde » et du rôle mystérieux qu'il joue dans la « sortie » du parasite de l'œuf.

Il est sans doute imprudent de tenter, de se faire, sur des données trop frustes, une idée de ce que peut être la réalité, d'autant que, suivant une habitude commune à beaucoup d'auteurs, DOGIEL ne nous dit pas si son récit est fait d'observations éparses et arbitrairement sériees, ou au contraire de l'observation prolongée d'un même organisme qui aurait évolué sous ses yeux.

Mais pour ne pas l'enregistrer sans essayer de le comprendre, j'en

propose l'interprétation suivante qui me procure provisoirement quelque satisfaction :

La « tête » de l' « appareil rhabdoïde » représenterait le corps du parasite, venu se fixer sur la coque externe de l'œuf, l'équivalent du jeune kyste d'*Apodinium mycetoides*. L' « anneau » assurerait la solidité du contact ; il serait comparable à la cupule d'*A. rhizophorum*. Le « corps » et la « plaquette » qui ne forment d'ailleurs qu'une seule et même pièce, représenteraient le pédoncule des *Apodinium*, pédoncule nu, au moyen duquel le parasite épuise à distance la cellule hôte. Ce pédoncule, formé de cytoplasme, est lentement rétracté et entraîne la coque interne. Il se fond en définitive dans le corps du parasite (« tête » de l'auteur), qui n'est autre que le kyste A. Celui-ci s'accroît progressivement et sporule.

Ici encore, l'analogie avec les *Apodinium* serait des plus nettes. Mais dans la discussion des affinités, nous nous garderons de faire état de tout ceci, et nous nous en tiendrons aux documents plus sérieux que nous avons tirés des observations de DOGIEL sur les deux premiers parasites.

Ce qui est en question, c'est d'ailleurs bien moins les homologies étroites que présentent dans leur structure et leur évolution, les *Apodinium* et les *Chytriodinium*, homologies qui nous paraissent dès maintenant suffisamment établies, que la question de savoir si elles traduisent des liens réels de parenté, ou simplement l'effet d'adaptations convergentes. Mais c'est là un problème dont la solution est étroitement liée à l'importance et à la signification que nous accordons au phénomène de la sporogénèse itérative et que nous examinerons au chapitre général où nous traiterons de ce phénomène.

Conditions d'existence et parasitisme des *Chytriodinium*

Que le germe du Péridinien pénètre d'abord dans l'œuf, ou qu'il s'accrole simplement à lui, le parasite se comporte dans la suite du développement comme un *Oodinium* ou un *Apodinium*. Son corps est extérieur au cytoplasme de l'hôte, mais cependant en contact plus intime avec lui puisqu'il est sessile, sauf chez *C. parasiticum*, où il se nourrit aussi par l'intermédiaire d'un pédoncule. Dans tous les cas l'axe de fixation paraît coïncider avec l'axe de symétrie du parasite, de sorte que sa scission est normale à cet axe. Cette orientation, et la polarité trophique qui résulte du mode de nutrition du parasite, ont pour conséquence l'existence d'une polarité génétique qui se traduit par une palisporogénèse ébauchée.

Celle-ci, très vraisemblablement, se poursuivrait si l'œuf, d'ailleurs incapable de croissance, n'était épuisé par une première ou au plus une deuxième poussée.

Les *Chytriodinium* sont complètement dépourvus de pigment assimilateur. Leur nutrition est donc aux stades végétatifs entièrement parasitaire. Mais la réapparition du pigment chez la forme libre (*Ch. parasiticum*), la dinospore, prouve que les *Chytriodinium* ont eu pour souche immédiate des formes colorées. Les *Blastodinium* nous ont montré sur le vif le mécanisme de la dépigmentation parasitaire.

Genre **PAULSENELLA** n. gen.

Apodinium PAULSEN (1911, p. 316, fig. XVII).

Espèce type du genre :

Paulsenella chaetoceratis (PAULSEN) 1911

Apodinium chaetoceratis PAULSEN (1911, p. 316, fig. XVII).

Sur des diatomées pélagiques du genre *Chaetoceras*, *Ch. decipiens* et *Ch. boreale*, récoltées sur la côte orientale du Groenland, par la *Danemark-Expedition*, OSTENFELD remarqua des parasites qu'en raison de la nature exclusivement cellulósique de leur membrane il considéra comme des Périidiniens. Il en confia l'étude à PAULSEN.

Ce sont des sphères de 13 à 25 μ . de diamètre fixées sur les soies des diatomées, sessiles ou développant au point de contact tout au plus un petit mucron (fig. CXXXIX, C et D). Ces sphères ont une membrane à double contour, un cytoplasme granuleux et un gros noyau massif, quelquefois double. Elles se divisent en deux ou en quatre avec leur enveloppe. On en trouve aussi associées par deux dans une masse gélatinée.

Qu'il s'agisse de parasites, cela n'est point douteux. Ils perforent la membrane et vident toujours la cellule à laquelle ils sont fixés, probablement par l'intermédiaire de rhizocides, détruits par la fixation. Ils se comportent à ce point de vue comme des Chytridinées. Mais leur structure ne permet guère de les rapprocher de ces champignons, dont les noyaux se multiplient d'une manière précoce et parallèlement à la croissance.

La masse de leur noyau, leur mode de multiplication, et particulièrement leur division sous une atmosphère gélatineuse, et en plus la nature cellulósique de leur membrane décelée par OSTENFELD, font une somme de caractères telle qu'on ne peut guère les rapprocher que des Périidi-

niens. Je suis donc d'accord sur ce point avec les auteurs danois. Quant à leur annexion au genre *Apodinium*, laissons PAULSEN exprimer lui-même

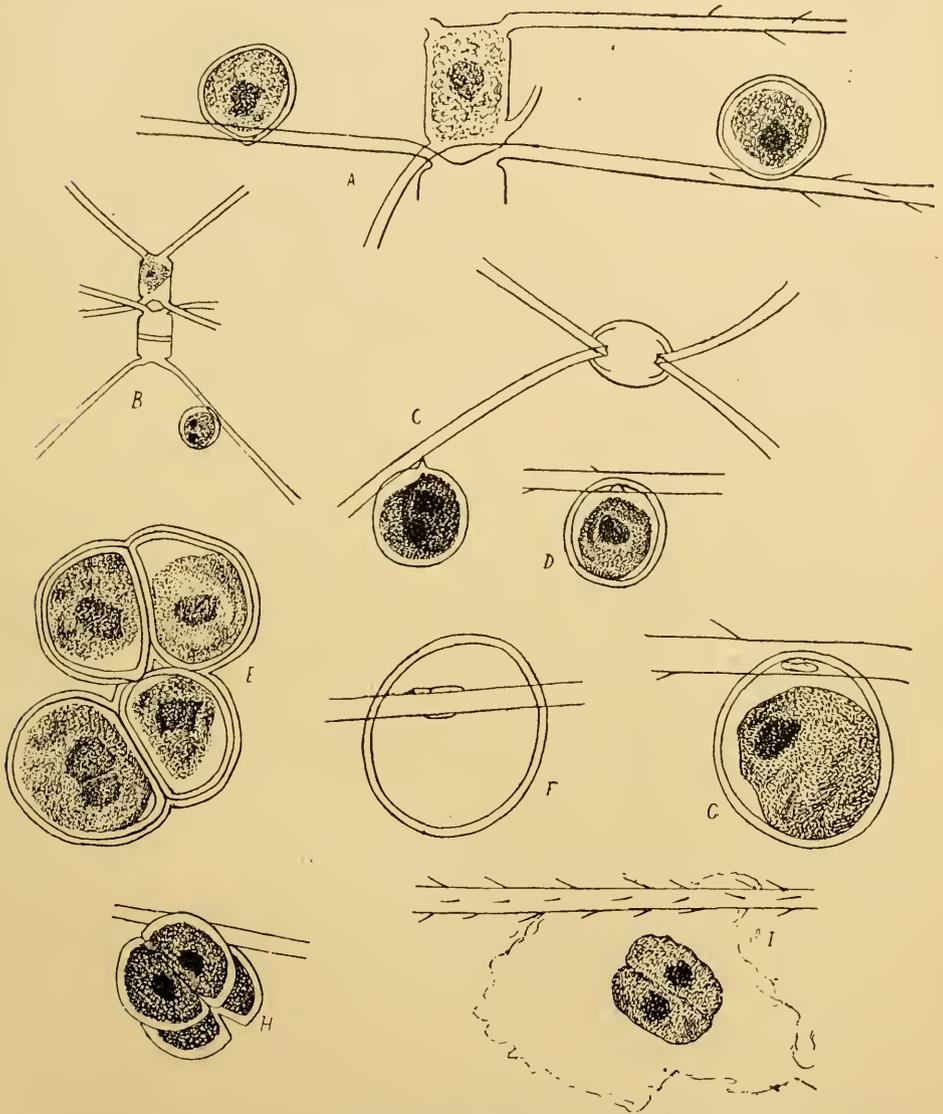


FIG. CXXXIX. *int.* PAULSEN (1911). *Paulsenella chaetocerotis* (PAULSEN). Divers individus, les uns végétatifs, les autres en reproduction, fixés à des soies de *Chaetoceras*. *a, c, d*, $\times 375$, *b*, $\times 125$; *e, f, gr*, $\times 57$, *h, i*, $\times 500$.

ses hésitations : « The systematic position of this species, imperfectly known as it is, must of course be uncertain. I refer it with some doubt to the genus *Apodinium* CHATTON (Comptes rendus Ac. sc. Paris 144. 1907,

p. 283, with figures. See also : ibid 143. CHATTON : les Blastodinides, ordre nouveau de Dinoflagellés parasites). The other Blastodinidae described and figured by CHATTON are far from being like our species, but *Apodinium mycetoides*, a parasite upon Appendicularia, shows some features which call to mind *A. Chaetoceratis*. *A. mycetoides* is fixed upon the host by a long stalk. Growing up and dividing it has at first some resemblance to our species, being two-celled and of about the same form, but it is only partly filled by plasma, a great « lacune aqueuse » taking most of the room in the two cells. Later on the distal cell (« blastocyte ») divides again forming many spores which again divide, and so a lot of small *Gymnodinium*-like spores are formed. The proximal blastocyte after a rest divides, and the new distal cell forms a new generation of spores, as described above.

Of all this I have found no trace by *Apodinium* (?) *Chaetoceratis*. As a whole this species may be called rather dubious ».

J'ai reproduit cette discussion in-extenso parce qu'elle répond exactement à ma manière de voir. Mais quant aux conséquences taxonomiques à en tirer, je serai plus catégorique que PAULSEN : : On ne peut maintenir cette forme dans le genre *Apodinium*. Encore moins peut-on songer à l'annexer au genre *Oodinium*. C'est des *Chytriodinium* que jusqu'à plus ample informé, elle semblerait devoir être rapprochée. Mais sa sporogénèse ne s'effectue pas, semble-t-il, par production de sporocytes sous une enveloppe commune. Sa membrane d'enveloppe est beaucoup plus épaisse. Son hôte est très différent de celui des *Chytriodinium*. Pour ces raisons, j'en fais un genre autonome.

Genre **DUBOSCQUELLA** nov. gen.

- Embryons de Tintinnides HÄCKEL (1873).
 Sporocytes de Tintinnides LAACKMANN (1906, p. 442).
Gymnodinium LOHMANN (1908).
Gymnodinium GÉZA ENTZ JUN. (1909, p. 182).
Gymnodinium DUBOSCQ et COLLIN (1910, p. 340).

Espèce type du genre :

Duboscquella tintinnicola (LOHMANN) 1908

- Embryons de *Codonella galea* HÄCKEL (1873).
 Sporocytes de *Tintinnopsis Campanula* LAACKMANN (1906, p. 442).
Gymnodinium tintinnicola LOHMANN (1908).
Gymnodinium GÉZA ENTZ JUN. (1909, p. 182).
Gymnodinium tintinnicola DUBOSCQ et COLLIN (1910, p. 340).

Parasite dans le cytoplasme de divers Tintinnides : *Codonella galea* HÄCKEL (HÄCKEL, 1878), *Tintinnopsis Campanula* EHRBG. (LAACKMANN

1906 à Kiel, LOHMANN, 1908), *Cyrtarocyliis Ehrenbergii* CL. et LACH. (GEZA ENTZ. JUN. 1909, à Bergen, DUBOSCQ et COLLIN, 1910, à Cette).

L'attribution générique et spécifique des kystes vus par LAACKMANN (1906), chez *Tintinnus subulatus* EHRBG. et chez *Cyrtarocyliis (Coxiella) helix* CL. et LACH., à Kiel et par G. ENTZ. JUN. (1909) chez *Rhabdonella spiralis* (FOL.), *Tintinnus lusus undæ* ENTZ, *Tintinnus Fraknoiï* DADAY, *Coxiella helix* CL. et LACH. est très douteuse.

Voici, intégralement reproduite, la description de DUBOSCQ et COLLIN (1910) à qui l'on doit l'étude la plus complète de ce parasite :

« Des inclusions volumineuses, sans doute déjà entrevues par HÄCKEL (1873), ont été étudiées chez divers Tintinnides par LAACKMANN (1906) sous le nom de sporocystes. Cet auteur les considère comme représentant un mode de reproduction du Tintinnide lui-même par macrospores et microspores d'aspect gymnodinien, qui copuleraient dans des conditions inconnues.

LOHMANN (1903), puis G. ENTZ JUNIOR (1909) ainsi que JØRGENSEN, ont retrouvé ces spores et s'accordent à les rapporter sans en avoir d'ailleurs suivi le développement à un Gymnodinien parasite. Nous nous rangerons à leur opinion, en faisant connaître la reproduction sexuée de ce Protiste énigmatique que nous avons pu observer sur un matériel abondant de *Cyrtarocyliis Ehrenbergii* CL. et L., recueilli à Cette.

A l'intérieur du Tintinnide, le parasite se présente comme un corps subsphérique, à cytoplasme granuleux souvent creusé de vacuoles et pourvu d'un gros noyau, du type vésiculaire avec karyosome compact ou filamenteux. D'abord très petit, il grossit de plus en plus en même temps que son noyau et il atteint ainsi jusqu'à 20 μ . de diamètre sans que l'infusoire paraisse en souffrir. Nous ne sommes pas en mesure de décrire la multiplication nucléaire qui fait suite au stade uninucléé, mais nous pouvons dire qu'au terme de la croissance du parasite des divisions répétées donnent naissance à un amas dense de nombreux éléments toujours situés dans le cytoplasme de l'hôte. Ces éléments arrondis ou ovales, pourvus d'un noyau à réseau chromatique serré, mesurent environ 20 μ . Ce sont bien des gamétocytes. En effet, rejetés du corps de l'infusoire, ils subissent (tantôt en dedans, tantôt en dehors de la coque) deux divisions successives correspondant très probablement à la réduction chromatique. Chaque gamétocyte produit ainsi quatre petites cellules pareilles qui en très peu de temps se transforment en gamètes tous appa-

remment semblables. Pour cela, elles s'étirent à un pôle en une sorte

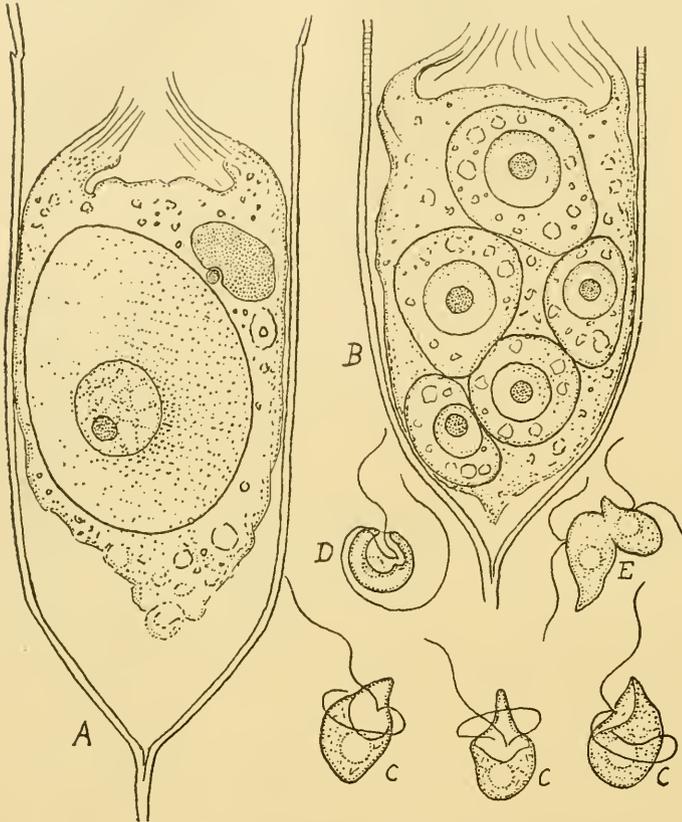


FIG. CXXXIX bis. D'après des dessins originaux et inédits de O. DUBOSQ et B. COLLIN, communiqués par ces auteurs (1). A, *Cyrtarocyllis Ehrenbergi* (CL. et L.) contenant une grosse *Dubosquella*. A côté de celle-ci le macronucleus et le micronucleus de l'hôte ($\times 400$); B, une autre *Cyrtarocyllis* parasitée par cinq *Dubosquella* ($\times 480$); C, spores ou gamètes vus de face et de profil; D, l'un de ces gamètes vu par le pôle antérieur; E, deux de ces gamètes en sporulation.

de rostre pointu, tronqué obliquement, puis développent deux flagelles implantés latéralement. L'un de ces flagelles est dirigé vers l'avant et l'autre traîne à l'arrière, se rabattant par instants autour du corps, dans le plan transversal. L'aspect rappelle étrangement, quoique en dimensions beaucoup moindres, celui d'*Oxyrrhis marina*.

Les gamètes copulent deux à deux sans orientation définie, puis s'arrondis-

1. Ce chapitre relatif à *Dubosquella tintinnicola* était resté, jusqu'à la correction des épreuves, le seul qui ne fut pas illustré. J'ai demandé à la toute dernière heure à M.O. DUBOSQ communication de documents originaux concernant ce parasite et l'autorisation de reproduire quelques dessins tirés de ces documents. Je le remercie vivement ici d'avoir bien voulu consentir à déflorer ainsi un travail inédit.

L'examen de ces documents me suggère les brèves remarques suivantes :

1° Les noyaux de *Dubosquella* sont plutôt du type *protokaryon* que du type *dinokaryon*. Mais seule l'étude de la mitose permettra de préciser ce point (v. p. ex. : différences entre la mitose des *Syndinium* et celle des *Atelodinium*).

2° Les spores ou gamètes ont une forme à très peu près identique à celle de nos « spores à rostre » issues des *Paracalanus* (voir p. 353). Les unes et les autres sont aussi très semblables à l'« *Oxyrrhis* » *phaeocysticola* de SCHERFEL (1900). Mais on sait depuis SENN (1911) que ce dernier flagellé est à séparer génériquement de l'*Oxyrrhis marina* DUJ. type du genre. Il est en quelque sorte un *Oxyrrhis* à pôles inversés.

Structure des noyaux et morphologie des spores nous inciteraient peut-être à classer maintenant *Dubosquella* plutôt en marge des Périidinien stricts que dans le groupe même. Sa place eût été alors dans les *Parudiniidae* tout à côté des *Atelodinium*.

Je saisis l'occasion, que m'offre cet exemple, de faire remarquer combien est justifié le parti que j'ai pris d'annexer dans ce mémoire à l'étude des Périidinien stricts celle d'un certain nombre de formes qui paraissent y confiner de très près.

sent en copula après avoir perdu leurs flagelles. Nous ignorons la suite de l'évolution.

Qu'il s'agisse là de la reproduction sexuée d'un Péridinien parasite, cela semble probable si l'on se préfère au récent mémoire de V. JOLLOS (1910) décrivant chez une forme libre *Gymnodinium fucorum* KÜSTER, des zoospores flagellées très semblables. JOLLOS insiste également sur les rapports étroits qui lui semblent exister entre la Cryptomonadine *Oxyrrhis marina* et le groupe des Gymnodiniens. »

L'habitat intracellulaire du parasite, sa forme subsphérique à l'état végétatif, son noyau à gros caryosome, sa sporulation multiple et la forme de ses spores, qui, par leur effilure antérieure, rappellent les « spores à rostre » que nous étudierons au chapitre des *Paradinidæ*, sont autant de caractères qui nécessitent de créer pour ce parasite un genre autonome. J'ai le très vif plaisir de le dédier à O. DUBOSCQ.

Disons ici que l'observation de DUBOSCQ et COLLIN, qui établit d'une manière indubitable la nature de gamètes des flagellispores, a probablement une valeur très générale en ce qui concerne les dinospores.

Genre **TRYPANODINIUM** CHATTON 1912

Fig. 193-194, pl. XVIII.

Trypanodinium CHATTON (1912, p. xci).

Espèce type du genre : *Trypanodinium ovicola*.

Trypanodinium ovicola CHATTON 1912

Trypanodinium ovicola CHATTON (1912, p. 91, fig. VIII).

Type de l'espèce parasite dans les œufs des Copépodes pélagiques : *Oithona* ou *Clytemnestra*, à Banyuls-sur-Mer. Connu seulement par ses dinospores, fig. 193-194, pl. XVIII.

DINOSPORES. — Le 27 août 1911, alors que j'examinais le produit de la pêche, mon attention fut attirée sur un sac ovigère détaché du Copépode qui le portait, par le spectacle singulier qu'offrait l'un des œufs. Réduit à sa mince enveloppe chitineuse, cet œuf contenait une vingtaine d'organismes d'une forme étrange, qui s'y livraient à un tournoi désordonné. Ils sillonnaient en tous sens la cavité de l'œuf et tournaient sur eux-mêmes, comme s'ils se vissaient dans le liquide. J'en vis trois s'échapper par un orifice en boutonnière et sortir rapidement du champ du microscope. Ma toute première impression fut qu'il s'agissait des

flagellispores de quelque Chytridinée. On sait qu'il est fréquent, surtout en eau douce, de voir des champignons de cette classe (*Olpidium*, *Blastulidium*) parasiter les œufs de divers invertébrés aquatiques (Rotateurs, Cladocères). Mais à y regarder de plus près, la forme des spores m'apparut beaucoup plus complexe. Elle était d'ailleurs fort difficile à bien analyser à cause des mouvements très rapides dont ces éléments étaient animés.

L'observation s'étant prolongée durant une demi-heure, entre lame et lamelle, leur activité se ralentit et je pus me rendre compte qu'il s'agissait de petits Péridiniens, de forme très aberrante, mais montrant cependant les attributs caractéristiques du groupe (fig. 193).

Ils avaient la forme d'un segment de vis, d'un tour et demi de spire environ à pas long, à sillon large et très concave. Ce sillon représente le sillon hélicoïdal du Péridinien, démesurément accru, le long duquel ondule le flagelle transversal, tandis que le flagelle axial vibre dans l'axe de la locomotion. Il m'a été très difficile de voir les insertions flagellaires. Elles sont situées à la partie antérieure du corps, à la face inférieure de cette sorte de bec qui le prolonge en avant. Le bord postérieur du corps est largement échancré au point où lui est tangent le flagelle axial. J'ai essayé sans succès de fixer ces dinospores.

INTERPRÉTATION. PLASMODES DANS LES ŒUFS. — Comment interpréter leur présence dans un œuf vidé de Copépode ? Il ne me semble pas douteux qu'elles proviennent de la sporulation dans l'œuf même, d'un Péridinien qui s'y trouvait à l'état de parasite intracellulaire, probablement sous la forme d'un plasmode analogue à ceux des *Syndinium*.

J'ai cherché à constater de visu la présence de semblables plasmodes dans les œufs des Copépodes de la pêche où s'était montré l'œuf à dinospores. J'ai trouvé deux sacs ovigères dont l'un a été figuré (fig. 194), dans lesquels, à côté d'œufs en voie de développement normal (stades 2 et 4), on en voyait de complètement vidés de leur contenu, et d'autres où l'embryon en segmentation était remplacé par une masse cytoplasmique finement granuleuse, remplissant complètement la coque, et semée d'une quantité de noyaux sphériques rangés sans ordre, entre lesquels il n'y avait aucune cloison cellulaire. Ces noyaux étaient aussi bien délimités du cytoplasme que le sont ceux des *Paradinium*. Ils présentaient une teinte rose contrastant avec le défaut complet de coloration du cytoplasme.

Dans l'hypothèse où ces masses plasmodiales représenteraient les

stades végétatifs de *Trypanodinium*, les œufs vides pouvaient être regardés comme ayant été occupés par des parasites arrivés à maturité et dont les spores se seraient dispersées.

J'ai conservé ces sacs ovigères dans l'espoir de voir les masses plasmodyales se résoudre en spores. Je n'ai rien obtenu. Aussi ne puis-je affirmer que les plasmodes des œufs soient les stades végétatifs du parasite dont les spores ont été décrites ci-dessus. Celles-ci et ceux-là méritent de faire l'objet de nouvelles recherches.

Quoi qu'il en soit, on voit que les œufs des Copépodes pélagiques et les Protistes peuvent être attaqués de deux manières très différentes par des Péridiniens parasites. Tandis que les *Chytridinium* et *Paulsenella* se développent sur la cellule à la manière des Chytridinées du genre *Chytridium*, *Trypanodinium* et *Duboscquella* croissent et sporulent à son intérieur à la manière des *Olpidium*.

EXISTENCE DE PÉRIDIINIENS PARASITES CHEZ LES RADIOLAIRES

Sommaire

Dinospores chez les Radiolaires, p. 328. — Caractères cytologiques péridiniens dans leur sporogénèse, p. 329. Formes indifférenciées, p. 330. — Série A ou « Spindelkernserie », p. 330. — Série B ou « Schlauchkernserie » p. 332. — Interprétation des deux modes de sporogénèse. Reproduction vraie et parasitisme, p. 334. — Conclusions, p. 336.

Au cours de ce mémoire, j'ai attiré déjà l'attention sur le fait que certains caractères des Péridiniens se retrouvent chez les Radiolaires. Or, ces caractères sont précisément ceux que nous considérons comme majeurs dans la définition des Dinoflagellés. Ce sont les caractères essentiels du groupe, ceux qui échappent à l'action du parasitisme, et qui seuls nous permettent de reconnaître la nature péridinienne de formes aussi défigurées que le sont, par exemple, les *Syndinium* et les *Trypanodinium*.

Ces caractères sont :

le type morphologique sporal, la *dinospore*.

le type structural nucléaire, le *dinokaryon* et le mode de mitose qui lui est lié : la *dinomitose*.

Il ne m'est pas possible de passer ici en revue tout ce qui, dans la littérature des Radiolaires, touche à l'existence chez eux de ces caractères. Je négligerai complètement le point de vue historique. Ce sont les travaux les plus complets, les plus soignés, les plus récents, ceux de BRANDT (1835, 1890, 1895, 1902, 1905,) de BORGERT (1897, 1900, 1909), de HARTMANN et HAMMER (1909), de W. HUTH (1913) qui me fournissent

les exemples que je vais produire, d'une manière objective d'abord, et interpréter ensuite.

DINOSPORES CHEZ LES RADIOLAIRES. — Depuis BRANDT (1890, 1902) on admet l'existence chez les Radiolaires de deux sortes de spores : les isospores et anisospores.

Les isospores sont caractérisées : 1° par le fait que toutes les spores issues d'un même individu sont de taille identique ; 2° par leur silhouette généralement piriforme, et leurs deux flagelles semblables (HAECKEL et R. HERTWIG n'en avaient vu qu'un) insérés au pôle antérieur aigu ; 3° par la présence constante d'un cristoïde (de protéine ?) dans la partie postérieure de la spore (fig. CXXXIX *ter* B.).

On considère les isospores comme des éléments de reproduction asexuée.

Les anisospores sont caractérisées : 1° par le fait que les éléments issus d'un individu sont de deux tailles différentes, ce qui les fait considérer comme des éléments sexuellement différenciés, des gamètes, les macrospores étant les macrogamètes, les microspores les microgamètes ; 2° par leur silhouette réniforme ou étranglée à l'équateur et la possession de deux flagellos inégaux insérés dans le hile du rein ou au

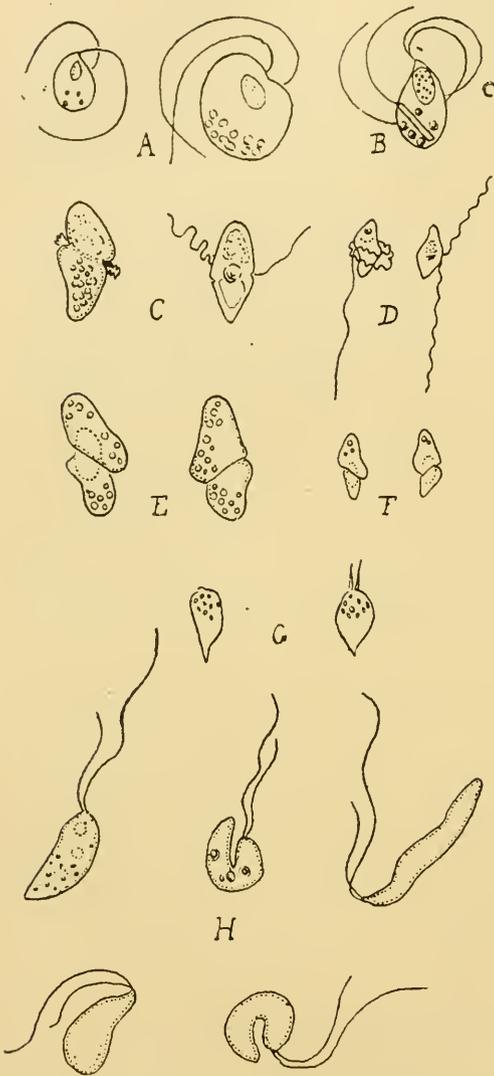


FIG. CXXXIX *ter*. De A à G, d'après BRANDT (1905). H original. — A, Anisospores réniformes de *Collozoum inermis*. (microspore et macrospore) ; B, isospore de la même espèce. C, D, anisospores gymnodiniformes de *Sphaerozoum* sp. ; E, F, anisospores de *Thalassicolla nucleata*. G, isospores de la même espèce. H, flagellispores ; isospores ? d'un *Sphaerozoum* dessinées in vivo ($\times 1000$).

session de deux flagellos inégaux insérés dans le hile du rein ou au

niveau de l'étranglement équatorial ; 3° par l'absence de cristalloïde.

Les spores ont été étudiées dans des conditions convenables — elles sont très labiles — chez très peu d'espèces de Radiolaires. C'est à BRANDT qu'on en doit les images les plus précises.

Les anisospores de *Collozoum inerme* qu'il a figurées sont réniformes (fig. CXXXIX ter A.). Il ne semble pas y avoir de différenciation marquée des deux flagelles. Mais celles d'un *Sphaerouzoum* (*S. punctatum* ?) ont une forme gymnodinienne des plus caractéristiques (fig. CXXXIX ter C. D.). Celles de *Thalassicolla nucleata* — espèce que nous retrouverons plus loin — sont aussi nettement gymnodiniformes (fig. CXXXIX ter E. F.)¹.

CHARACTÈRES CYTOLOGIQUES PÉRIDIINIENS DANS LA SPOROGÉNÈSE. — Ces caractères ne peuvent être bien étudiés que sur coupes. Au contraire, la forme normale des spores, à cause de leur extrême fragilité, ne peut être observée que sur le vivant, et dans des conditions aussi proches que possible de celles qui règnent en pleine mer. Il en résulte qu'il est très difficile de relier avec certitude les formes sporales observées aux séries d'images offertes par le matériel fixé. BRANDT (1905) est le seul qui ait établi une relation nette de cet ordre, pour *Thalassicolla nucleata*. Il a bien défini les caractères des deux évolutions parallèles et indépendantes qui conduisent l'une à la formation des isospores, l'autre à la formation des anisospores. Mais il l'a fait surtout par des images d'ensemble, sans aller jusqu'à l'analyse des caractères cytologiques proprement dits. C'est WALTER HUTH (1913) qui dans un mémoire remarquablement illustré a bien précisé ces caractères pour *Thalassicolla spumida* et *Th. nucleata*. Il n'a malheureusement étudié les spores que d'une manière très insuffisante, et sans le travail de BRANDT (1905) on ne saurait pas à quelles formes sporales aboutissent les phénomènes cytologiques décrits. La terminologie de HUTH est d'ailleurs différente de celle de BRANDT. La série de phénomènes désignée par BRANDT sous le nom d'*Isosporenbildung* est appelée par HUTH : *Spindelkernserie* et considérée par lui comme une macrogametogénèse ; l'*Anisosporenbildung* de BRANDT est la *Schlauchkernserie* de HUTH qui la donne comme une microgametogénèse. Dans HUTH il n'est point question d'isospores ou spores asexuées. Ceci soit dit seulement pour la clarté de cet exposé. Une erreur que nous

1. « Die Form ist, wie die Figuren zeigen, bei beiden dieselbe — etwa bohnenförmig, mit abgerundeten Enden. Am Körper verläuft eine schräge Furche, die den Anisosporen von *Thalassicolla* und auch von manchen Sphaerozoen eine grosse Ähnlichkeit mit gewissen Dinoflagellaten, z. B. *Gymnodinium*, verleiht. Diese Ähnlichkeit wird in auffallendem Grade noch dadurch erhöht dass die eine der stets vorhandenen zwei langen und feinen Geißeln sich schlängelnd in der Furche schwingt, während die andere frei nach hinten gerichtet ist... » BRANDT (1905, p. 253.

allons découvrir, grâce à notre connaissance des Périдиниens parasites, est à la base de tout ce qui a été écrit d'objectif et de spéculatif sur la double sporogénèse des Radiolaires.

C'est au travail de HUTII, illustré de très belles microphotographies, que nous empruntons les descriptions et les figures ci-après. Nous adoptons sa terminologie qui est moins interprétative que celle de BRANDT.

FORMES INDIFFÉRENCIÉES. — Seul le contenu de la capsule centrale nous intéresse ici. Cette capsule peut mesurer 1.300 μ . de diamètre (chez *T. spumida*). Elle contient au centre d'une masse cytoplasmique un gros noyau dont le diamètre peut atteindre 800 μ . La zone moyenne du cytoplasme est creusée de grosses vacuoles pleines de graisse. La membrane nucléaire est épaisse, mais percée de nombreux pores. Le contenu nucléaire est — sur matériel fixé — un granulum peu chromatique et un *Binnenkörper* ou caryosome, chargé de chromatine, de forme boudinée et contournée (fig. CXL A. B. c.).

C'est à partir de cette forme indifférenciée que peuvent se dérouler les deux séries parallèles et indépendantes de phénomènes.

SÉRIE A ou « SPINDELKERNSERIE ». — Dans le noyau, après une dissolution des caryosomes et une expulsion de chromatine dans le cytoplasme, qui a sans doute la signification d'une épuration nucléaire, apparaissent, au centre (*Th. nucleata*), puis à la périphérie des spectres fusoriaux, d'abord unipolaires, dont les fibres s'irradient à partir de centrosphères contenant des centrioles. Ces spectres accolés par leur pôle à la membrane nucléaire soulèvent celle-ci à leur niveau. Là elle se dissout, de sorte que du noyau en désintégration surgissent de toutes parts dans le cytoplasme des fuseaux devenus bipolaires dont les fibres se chargent d'un peu de chromatine. Ce sont là des noyaux fils en très active multiplication. Ces noyaux fils, devenus très nombreux, occupent d'abord tout l'espace du noyau primaire entièrement dissous, puis le cytoplasme périphérique.

Dès le début de cette évolution, la graisse, qui existait dans le cytoplasme périphérique sous forme de gros globes, se fragmente en une infinité de gouttelettes. De sorte que lorsque les spores s'individualisent autour de chacun des noyaux, celles-ci se trouvent contenir chacune plusieurs gouttelettes graisseuses.

Les spores résultant de cette évolution mesureraient de 6 à 10 μ . Elles auraient deux flagelles polaires antérieurs insérés de part et d'autre d'une vésicule contenant des globes graisseux.

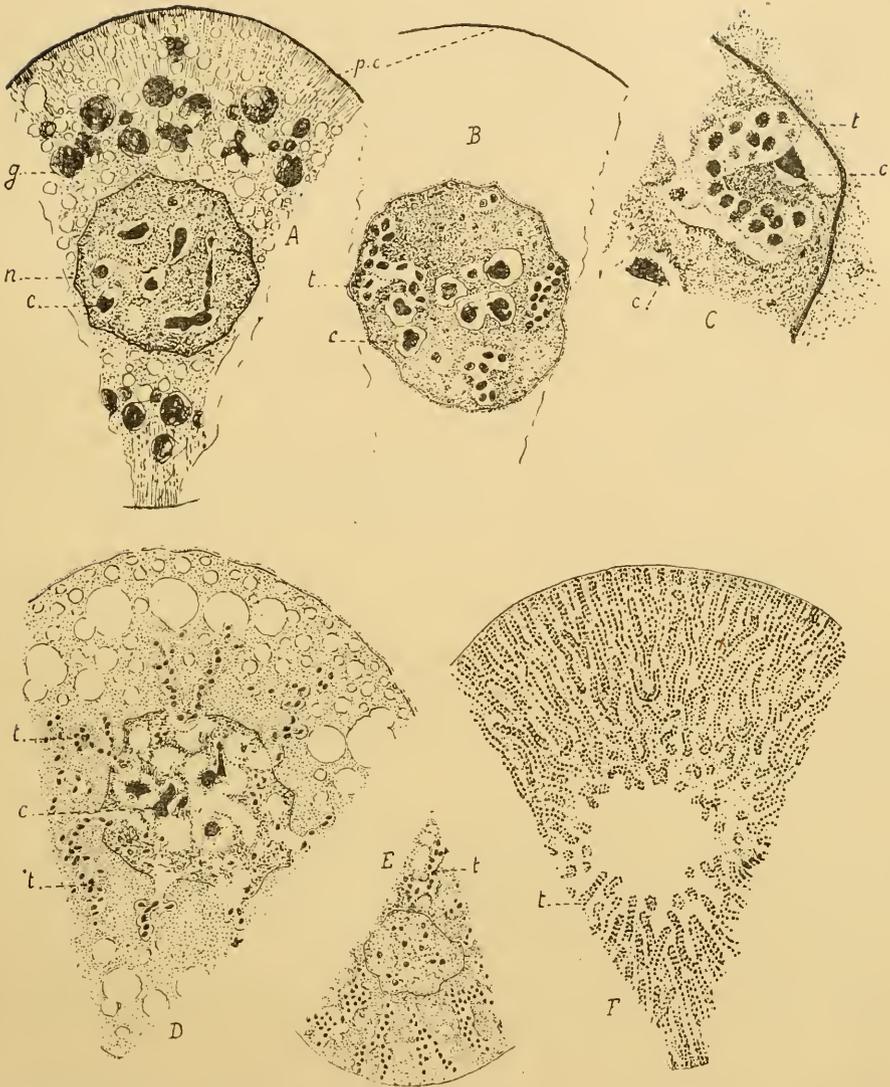


FIG. CXI. D'après W. HUTH (1913) A, secteur d'une coupe diamétrale de la capsule centrale de *Thalassicolta spumida* au stade dit indifférencié; *p, c*, paroi de la capsule centrale. *n*, noyau, *c*, cariosome (= Binnenkörper); *g*, globe de graisse; B, noyau d'un autre individu où sont apparus à côté des cariosomes (*c*), des tubes (*t*) plasmodiaux; C, portion grossie d'un semblable noyau; D, *Thalassicolta* au stade de l'irruption des tubes plasmodiaux dans le cytoplasme; E, stade plus avancé de la poussée des tubes plasmodiaux (plus faible grossissement); F, encombrement de la capsule centrale par les tubes plasmodiaux. Disparition du noyau. Stade précédant de peu la sporulation. A. B. C. D. F. calqués sur des microphotographies; E, calqué sur un dessin.

1. HUTH. D'après les microphotographies de HUTH il y aurait une diminution progressive et considérable de la taille des noyaux des tubes plasmodiaux au cours de la sporulation. Sans contester la diminution de la taille des noyaux, nous pensons qu'il doit y avoir des séries à gros noyaux et des séries à petits noyaux, les unes fournissant les macrospores, les autres les microspores. L'existence de ce dimorphisme des spores de la série B (Schlauchkernserie) n'a pas été signalé par HUTH, mais il a été nettement établi par BRANDT (1905). Il est d'ailleurs conforme à ce que nous connaissons chez les *Syndinium*.

En résumé cette évolution est caractérisée :

1° Par une division nucléaire multiple qui — abstraction faite de toute spéculation théorique — doit être assimilée à une mitose multipolaire, avec centrosphères bien définies (Cf. MOROFF 1910) d'où procèdent des noyaux fils.

2° Par le mode de caryodiérèse de ces noyaux : métamitose parfaite (centrosphères, asters, fuseaux, mise au fuseau de la chromatine en plaque équatoriale).

3° Par la désintégration complète du noyau primaire sans reliquat.

4° Par la fragmentation de la graisse en fines gouttelettes qui entrent dans la constitution des spores.

5° Par le fait que les noyaux secondaires en division sont épars, situés à même le cytoplasme du Radiolaire.

Tout autrement se présentent les phénomènes qui constituent la série B ou « Schlauchkernserie ».

SÉRIE B ou « SCHLAUCHKERNSERIE ». — Dans le noyau, dont la structure ne se modifie pas sensiblement (persistence des nucléoles), apparaissent — les auteurs ne disent pas clairement comment ni aux dépens de quoi — des *noyaux secondaires groupés dans des tractus tubulaires, d'une substance fondamentale hyaline bien distincte du caryoplasme* (fig. CXL B. C. t.)¹.

Ces tubes s'allongent tandis que leurs noyaux se multiplient. Ils percent la membrane nucléaire et poussent dans le cytoplasme en direction centrifuge, non sans se contourner ni se ramifier. Le *cytoplasme de ces tubes est bien distinct de celui du Radiolaire* (fig. CXL D. E. t., CXL bis A.)². Ces productions finissent par encombrer toute la capsule centrale, où elles sont ordonnées en travées radiales périphériques, contenant d'innombrables noyaux fils (fig. CXL F.).

1. BRANDT (1905) et HUTH (1918) ne sont pas d'accord quant aux stades initiaux des deux séries. BRANDT place une figure fusoriale au début de la série B (Anisosporenbildung) qui correspond à celle que HUTH place au début de la série A (Spindelkernserie). Inversement il place au début de la série A le début de la série B (sortie des tubes nucléés du noyau) (Schlauchker. serie de HUTH). Les sériations établies par HUTH d'après l'étude minutieuse des caractères cytologiques sont très complètes et ne laissent pas de doute quant à leur exactitude.

2. Ces détails sont bien visibles sur les microphotographies, et l'auteur y insiste dans son texte à maintes reprises. Par exemple : « Die Tochterkerne gruppieren sich — noch in Primärkern verbleibend — zu Reihen, die eine Schlauchförmige hyaline Grundlage haben, wie solche in fig. 41, 45 und 46, Taf. 4 u. 5 klargestellt sind. » (p. 44), ou encore : « In fig. 61 (aus 54, 55) erscheinen die Schläuche als völlig plasmatische, kräftige, langgestreckte Gebilde » (p. 45). Enfin cette phrase dont la partie en italique est en caractères gras dans le texte original : « Ganz charakteristisch ist nun weiterhin der Vorgang, wie die zunächst in dem Primärkern ruhenden Tochterkernschläuche den Primärkern verlassen » (p. 45), complétée par celle-ci : « Diese Schläuche wandern in einem kurzmomentigen Akt aus dem Primärkern aus (fig. 47, 162, 163, Taf. 5 u. 19) indem sie Kernmembran durchbrechen ».

On ne peut mieux définir ici la structure de ces noyaux et leur mode de division qu'en disant que les images en sont exactement, rigoureusement superposables à celles que nous ont fournies les noyaux des *Syndinium* : noyaux toujours en division, à chromosomes noueux ou v-rugueux très chromatiques, formant des fuseaux bipolaires sans centres bien individualisés, ni figure achromatique, ni plaque équatoriale¹ (fig. CXL bis A. B.).

A la fin de la multiplication nucléaire, ces fuseaux ne se reconstituent plus à l'état bipolaire. Leurs chromosomes se condensent et il en résulte,

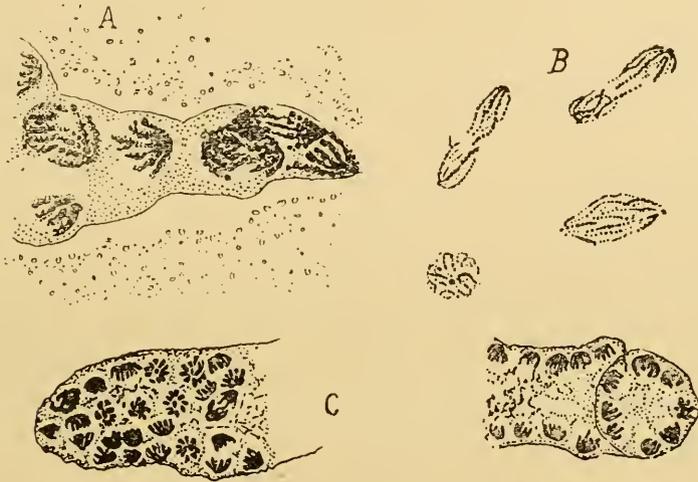


FIG. CXL bis. A et C d'après W. HUTH (1913) ; B, d'après BORGERT (1909). A, structure de l'extrémité d'un tube plasmodial de *Thalassicolla spumida*. B, dinomitoses dans un plasmode. C, structure des tubes plasmodiaux à la fin de la poussée. On compte 10 chromosomes dans les demi-fuseaux vus par leur pôle. Comparer ces figures à nos figures de *Syndinium turbo* : 154, 155, 156, 158, pl. XIV.

exactement comme chez les *Syndinium*, une figure en candélabre. Sur celles des figures de W. HUTH, où l'on peut compter ces chromosomes, on se rend facilement compte qu'ils sont ici aussi au nombre de dix (fig. CXL bis C.).

Les travées nucléées se dissocient en éléments où les noyaux peuvent encore se scinder en 2, 4, 8 noyaux fils qui sont ceux des futures spores. Ces noyaux sporaux ont la structure typique des dinokaryons au repos.

Les spores ne mesurent ici que de 2 à 5 μ . Elles auraient la même

1. HUTH donne à ces caractères cette expression mystique : « Die Chromosomen sind dabei so stark chromatisch, dass bei normaler Differenzierung die lokomotorischen Komponenten (Centriol u. Spindel) völlig verdeckt sind » (p. 43) où se retrouve l'influence du dogme du dualisme nucléaire, dont tout le mémoire de HUTH est d'ailleurs imprégné. Il dit plus loin, plus objectivement : « Eine Phase allein dominiert, die wohl zwischen Ana- und Telophase steht » (p. 44) (Cf. *Syndinium*, p. 297).

forme que celles de la série A, mais seraient uniflagellées. Il est certain que les figures données par HUTH de ces éléments, pour l'une et l'autre série ne correspondent pas à des états normaux ou parfaits.

Autres caractères importants de cette évolution : 1^o le noyau primaire demeure à l'état de vésicule bien individualisée longtemps après l'irruption des tubes nucléés dans le cytoplasme, sans que sa structure initiale soit même nettement altérée (fig. CXL E.). Dans la série A le noyau, était au contraire entièrement employé à la construction des noyaux fils¹.

2^o Les globes graisseux cytoplasmiques ne se fragmentent pas, mais ils se dissolvent complètement. Nous savons que chez les Copépodes parasités par les *Syndinium* le lipochrome de l'hôte est aussi entièrement dissout et qu'il communique sa teinte à la masse entière du plasmode (p. 299).

Répetons que cette évolution a été bien vue dans son ensemble par BRANDT (1905) et que cet auteur a établi qu'elle aboutissait à la formation des anisospores gymnodiniiformes.

INTERPRÉTATION DES DEUX MODES DE SPOROGENÈSE. REPRODUCTION VRAIE ET PARASITISME. — Il n'est pas contestable, étant donné le mode par lequel elle débute à partir du noyau primaire (mitose multipolaire) que la sporogénèse A dite isosporogénèse (*Isosporenbildung*, *Spindelkerngenese*, *Macrogametenbildung*) soit une évolution propre au Radiolaire.

Quant au processus appelé par BRANDT *Anisosporenbildung*, par BORGERT *Gametenbildung* (chez *Thalassicolla*, et non chez *Aulacantha*), par HUTH *Schlauchkerngenese* ou *Macrogametenbildung*, j'é mets au contraire l'opinion qu'il n'est pas du Radiolaire, mais d'un Péridinien parasite du Rhizopode, qui en infeste le noyau d'abord, le cytoplasme ensuite, auquel il se substitue progressivement, entièrement, puis sporule. La recherche et l'étude minutieuse des tous premiers stades intranucléaires fournira la démonstration de cette opinion.

Les caractères des stades végétatifs de ce parasite sont exactement ceux d'un *Syndinium*.

Je pense que les spores gymnodiniennes décrites par BRANDT chez *Thalassicolla nucleata* sont les dinospores de ce Péridinien. J'ai des croquis de spores de *Syndinium* rapidement exécutés à la chambre claire,

1. « Der Primärkern bleibt in vollem Umfange während der ganzen ersten Tochterkernbildung fast unverändert erhalten (fig. 45-46) », (p. 48).

d'après des éléments mobiles, qui reproduisent tout à fait les silhouettes données par BRANDT. Les dinospores issues des Thalassicolles offrent un dimorphisme (et peut-être un polymorphisme) comparable à celui des spores des *Syndinium*.

La constatation de spores gymnodiniennes également dimorphes tirant leur origine des Polycyttaires (*Sphærozoum*) permet de présumer l'existence chez les Radiolaires coloniaux aussi, de Dinoflagellés parasites. Ils y sont peut-être représentés par les corps extracapsulaires, dont la signification est encore mal connue. (V. HARTMANN et HAMMER, 1909.)

Il me paraît probable que l'étude systématique des spores issues des Radiolaires, dans des conditions convenables, fera reconnaître la nature dinoflagellée d'une certaine proportion de ces éléments, et montrera que bien des espèces de ces Rhizopodes peuvent être les hôtes de Péridiniens.

Une telle notion est entièrement nouvelle. On ne connaissait jusqu'ici, que je sache, comme parasites des Radiolaires que les énigmatiques Silicoflagellés¹ (genres *Distephanus*, *Mesocena*, etc.) et les encore plus énigmatiques *Amæbophrya* (*A. sticholonchæ*, *A. acanthometræ*) qui n'ont rien de commun avec nos Dinoflagellés.

Cependant, dans son mémoire sur *Amæbophrya Sticholonchæ*, BORGERT (1897) décrit des formations situées dans le cytoplasme de l'hôte, qu'il considère comme parasitaires. Ce sont des corps sphériques colorables, des noyaux contenus dans une masse cytoplasmique commune, bien distincte de celle de l'hôte. La masse s'accroît, les noyaux se multiplient et il se forme en définitive des corps uninuclées contenus dans des vacuoles du *Sticholonche*. Rien ne permet de penser qu'il puisse s'agir là d'un Péridinien.

En 1909, BORGERT a rappelé cette observation (p. 244) et émis des doutes sur la nature parasitaire des formations observées, qui pourraient être des chromidies génératives. Cependant l'auteur conservait l'intuition que l'existence de semblables parasites chez les Radiolaires pouvait être une cause d'erreur dans l'étude de leur reproduction : « Wie in so viel anderen Fällen, so ist auch hier die Entscheidung der Frage, ob es sich um Fortpflanzungszutände des Tieres selbst oder um Entwicklung parasitärer Organismen handelt, nur durch eingehende, auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen und streng Kritische Bewertung der einzelnen Tatsachen möglich. »

1. Si tant est que ceux-ci ne soient pas des formes de reproduction des Radiolaires.

Et BORGERT indique même l'un des critères qui nous a servi plus haut à plaider la nature parasitaire des « Schlauchkernen » : « Für die parasitäre Natur der Kernhaufen könnte wohl der Umstand sprechen, dasz die Kerne in eine Plasmamasse eingebettet sind, die sich anders als das umgebende Plasma der *Sticholonche* färbt ». Et généralement, il conclut comme je le ferais moi-même : « Besteht die Annahme, dasz hier wirklich Entwicklungszustände eines Parasiten vorliegen, zu Recht, so wäre noch die Frage nach den nächsten Verwandten dieser Form in Betracht zu ziehen. »

CONCLUSIONS. — Comme conclusions plus particulières et plus précises de cette brève étude critique je dirai :

1° Notre connaissance des *Syndinium* des Copépodes nous permet d'affirmer l'existence de formes très voisines, parasites des Radiolaires, où leur évolution a été décrite comme la gametogénèse de l'hôte (Anisosporogénèse). (De semblables erreurs ont été commises dans un grand nombre de cas chez les Protistes¹ Cf. *Duboscquella*, p. 322.)

2° Des Périidiniens sont capables de parasiter non seulement le cytoplasme, mais même le noyau cellulaire.

3° Des spores issues des Radiolaires et jusqu'ici connues, les seules que l'on puisse attribuer à ces Rhizopodes sont celles qui sont piriformes, et qui possèdent deux flagelles égaux à insertion polaire ou subpolaire (isospores)².

4° L'étude des Polycyttaires, où l'on décrit au moins quatre modes distincts de reproduction devra être révisée à la lumière de la critique que nous venons de faire. Il y a de fortes présomptions que les « corps extracapsulaires » soient de nature parasitaire.

Ces conclusions réduisent à néant toutes les spéculations qui ont pour point de départ l'erreur que nous venons de signaler.

PARASITES PRÉSENTANT AVEC LES PÉRIDINIENS DES AFFINITÉS PROBABLES OU POSSIBLES

Pour passer ces formes en revue, nous devrions adopter l'ordre même dont nous avons usé pour les Périidiniens stricts. Mais outre que deux des catégories topographiques : les parasites à siège intestinal, et les para-

1. L'histoire de la reproduction sexuée des Mastigamibes (GOLDSCHMIDT 1906) en est un des plus beaux exemples.

2. Je figure ci-dessus les flagellispores d'un *Sphaerozoum*, observées et dessinées in vivo à Banyuls (fig. cxxxix ter, II).

sites des œufs et des protistes font ici défaut, cet ordre aurait le grave inconvénient de nous forcer à aborder l'étude et la discussion de formes telles que les *Ellobiopsidae* qui sont des parasites externes, mais dont l'évolution et les spores sont inconnues, et dont les affinités sont par conséquent très obscures, avant celles des *Paradinidae*, dont la connaissance, beaucoup plus avancée, pourra servir notre discussion des *Ellobiopsidae*. L'ordre adopté sera donc le suivant :

Les *Paradinidae*, parasites coelomiques des Copépodes.

Les *Blastuloidae* (*Neresheimeria* [= *Lohmanella*]), parasites de l'appareil génital des Fritillaires.

Les *Ellobiopsidae*, parasites externes des Crustacés.

LES PARADINIDÆ

Sommaire

Genre *Paradinium*, p. 338.

Genre *Atelodinium*, p. 352.

Formes d'identité incertaine, p. 358.

Conditions d'existence et parasitisme des *Paradinidæ*, p. 362.

Affinités des *Paradinidæ*, p. 363.

J'ai déjà indiqué brièvement (p. 278) les raisons qui m'ont amené à créer ce groupe, qui comprend les deux genres *Paradinium*, CHATT. 1910 (le type du groupe) et *Atelodinium n. gen.* De l'espèce que je décris plus loin sous le nom de *Atelodinium parasiticum*, il faudra probablement faire ultérieurement un troisième genre.

Le mode d'existence des Paradinides, leur localisation parasitaire, pouvaient leur assigner une place tout à côté des *Syndinium*. Comme eux, ils se développent dans la cavité générale des Copépodes pélagiques, comme eux ils végètent à l'état de plasmodes qui, à maturité, se résolvent en spores.

Mais la structure de celles-ci, les caractères cytologiques du plasmode, ceux des stades initiaux de l'infection, montrent qu'il faut faire une large part à la convergence dans ce qu'ils paraissent avoir de commun avec les *Syndinium*. Ce ne sont pas en effet des Péridiniens stricts. Mais leurs affinités avec ceux-ci sont cependant très réelles et leur connaissance est indispensable pour apprécier l'extension du groupe et ses relations avec les flagellés des autres ordres. Et nous ne pouvions d'ailleurs mieux mettre en lumière, à la fois les analogies et les différences qu'ils présentent avec les *Syndinium* qu'en en traitant non loin d'eux, dans cette monographie.

Entre un plasmode de *Syndinium* et un plasmode de Paradinide, examinés chez l'hôte vivant, et suivis jusqu'à la sporulation comprise, les ressemblances sont telles que je suis resté plus de trois ans après la découverte des *Syndinium*, sans soupçonner qu'il existait chez *Paracalanus parvus*, à côté du *Syndinium turbo*, des *Paradinides* dont l'un s'y révèle maintenant fréquemment.

Cependant, j'étudiais depuis 1907 déjà chez *Acartia clausi* GIESBRECHT copépoïde des plus communs à Banyuls, un *Paradinium* que POUCHET en 1890 avait découvert à Concarneau chez *Acartia (Dias) longiremis* LILLG. Après en avoir complété l'étude, j'ai fait de ce parasite, dont POUCHET avait bien vu les stades évolutifs avancés, mais qu'il n'avait point nommé, le type du genre *Paradinium*, dont le nom est choisi pour exprimer à la fois les liens et les différences qu'il présente avec les Périidinies stricts. A ce genre type du groupe, j'ajouterai ici un genre nouveau : *Atelodinium*, qui comprendra provisoirement deux espèces parasites de *Paracalanus parvus*.

J'étudierai successivement les deux genres, puis je signalerai brièvement des Paradinides d'identité générique et spécifique douteuses, parasites d'*Oithona similis*, de *Centropages typicus* et de *Clausocalanus arcuicornis* observés seulement d'une manière fortuite.

Genre PARADINIUM CHATTON 1910

Fig. 42, pl. IV; 161-170, pl. XV; 184-186, pl. XVII

Flagellé parasite viscéral, POUCHET (1890, p. 312).

Paradinium CHATTON (1910, p. 341).

Espèce type du genre : *Paradinium Poucheti* CHATTON (1910).

Sommaire

Paradinium Poucheti, p. 339. — Hôte, p. 339.

I. — Stades végétatifs, p. 341.

Stades jeunes du parasite. Filoplasmode, p. 341. — Formation du plasmode massif; son extension p. 342. — Croissance et structure hétérogènes du plasmode; psalmode quiescent; foyers de prolifération ou blastodes, p. 342. — Extension et localisation du plasmode, p. 343.

II. — Structure du plasmode, p. 344.

Cytoplasme, p. 344. — Noyaux, p. 344. — Mitose, p. 345. — Images d'involution, p. 346. — Altérations de fixation, p. 346.

III. — Sporulation, p. 347.

La sporulation se fait à l'extérieur de l'hôte et par fragments, p. 347. — Expulsion des masses plasmodiales ou gonosphères, p. 347. — Formation du kyste gélatinif de la gonosphère, p. 348. — Structure de la gonosphère, p. 348. — Fragmentation sous le kyste; stade filoplasmodial présoral, p. 348. — Formation et libération des flagellisporos, p. 350.

IV. — Les flagellisporos (bodonispores), p. 350.

Morphologie, p. 350. — Indices d'une structure périidinienne, p. 351. — Destinée des flagellisporos, p. 352.

Paradinium Poucheti CHATTON, 1910

(mêmes figures que pour le genre)

Flagellé parasite viscéral, POUCHET (1890, p. 312-313).

Paradinium Poucheti CHATTON (1912, p. 341-342).

Type de l'espèce, parasite dans la cavité générale d'*Acartia Clausi* GIESBRECHT à Banyuls-sur-Mer. Printemps, été, automne. Fig. 42, pl. IV ; 161-170, pl. XV ; 184-186, pl. XVII.

NOTE. — *Acartia Clausi* est un des Gymnopléens que l'on trouve à Banyuls, dans le plancton littoral, avec la plus grande constance et la plus grande abondance. Certains jours, il en constitue à lui seul presque toute la masse. Il m'a semblé que ceci se présentait surtout lorsque le vent du nord venait de souffler avec violence. Je l'ai observé d'avril à décembre. En mars-avril 1911, à Villefranche, il faisait défaut. D'après VAN BREEMEN-HAAG (1908), c'est une forme eurhythme, à large répartition : Méditerranée, Atlantique, Océan Indien.

POUCHET (1890) a déterminé *Dias longiremis* l'hôte du *Paradinium* qu'il a observé à Concarneau. Disons de suite que BRADY (1883), puis GIESBRECHT (1891) ont montré que le genre *Dias* de LILLJORG (1853) devait être confondu dans le genre *Acartia* de DANA (1846).

Mais des deux espèces : *Acartia Clausi* GIESBRECHT et *A. longiremis* LILLJ., il est difficile de dire laquelle POUCHET a eu sous les yeux. Ce n'est en effet qu'en 1889 que GIESBRECHT a distingué *A. longiremis*, de l'ancienne et composite *A. longiremis* de LILLJORG. La répartition des deux espèces n'est pas tout à fait la même. GIESBRECHT considère *A. clausi* comme un des Copépodes spéciaux aux régions froides, et VAN BREEMEN HAAG ne le signale pas au sud de la Méditerranée. On ne peut donc tirer de là aucune présomption relativement à l'identité de l'espèce de POUCHET. Il est cependant intéressant de noter que CANU (1892) n'a pêché sur la côte du Boulonnais qu'*Acartia Clausi*. Quoiqu'il en soit de l'identité de l'hôte, la description que POUCHET (1890) a donnée de son « flagellé parasite viscéral » s'applique en tous points au *Paradinium Poucheti* des *Acartia Clausi* de Banyuls.

Cette description, bien que très brève, contient d'importantes observations sur les stades avancés de l'évolution du parasite et traduit bien sa physionomie générale. Je la reproduis ici in extenso :

Je trouve au commencement d'avril, à Concarneau, en abondance, *Dias longiremis* femelle infestée par un parasite qui en occupe toute la

cavité viscérale, sauf d'étroits espaces où circule encore le sang, la place des muscles, le cœur et l'appareil nerveux complètement enveloppé lui-même par la production parasitaire. Celle-ci se présente sous la forme d'une masse granuleuse où plongent des noyaux sphériques mesurant environ 3 μ . La masse entière paraît divisée en fragments destinés à s'isoler lors de l'expulsion.

Le canal digestif offre des aliments à son intérieur, et l'animal ne paraît pas souffrir de la présence du parasite qui occupe environ la moitié du volume total de son corps, sans pénétrer toutefois dans les antennes ni dans les membres.

L'expulsion se fait par l'anus, sans doute à la suite de quelque déchirure ou résorption interne. La masse expulsée est d'abord animée de mouvements amiboïdes, prend la forme sphérique et aussitôt s'entoure d'une enveloppe muqueuse. Après vingt-quatre heures, la masse granuleuse s'est individualisée autour de chaque noyau et a donné naissance à des êtres très actifs, à forme allongée, mesurant 12 à 14 μ , munis de deux flagelles insérés vers une extrémité un peu élargie, au niveau d'une sorte de sillon qu'avoisine le noyau petit et sphérique. En même temps, l'enveloppe muqueuse se dissout dans l'eau, et les êtres qu'on peut rapprocher des Péridiniens, et qui rappellent en tous cas les zoospores de certaines algues, se répandent dans l'eau.

Ce parasite ne s'est montré à nous que sur les femelles, presque sur toutes les femelles. En même temps, leurs ovaires avaient disparu. Il semblait cependant qu'on fut à l'époque de la fécondation, car quelques-unes portaient des spermatophores. On voyait également les spermatophores en formation chez les mâles.

Le 25 mai, environ six semaines plus tard, on retrouve encore des femelles de *Dias longiremis* infestées, mais on ne constate plus l'émission des masses destinées à se transformer au dehors en flagellés libres. On voit en même temps une moitié environ des femelles qui ne sont pas infestées et dont les ovaires en développement ne permettent aucune confusion avec les masses décrites plus haut.

CLAUS semble avoir vu ce parasite, sans toutefois en avoir suivi l'évolution.

Je me dispenserai de rééditer à la suite de cette note celle où j'ai complété et précisé l'étude du cycle évolutif du parasite des *Acartia*, puisque ce chapitre n'en est en somme que le développement.

La description que j'ai faite au chapitre précédent de la cavité géné-

rale de *Paracalanus parvus* s'applique, à peu de détails près, à celle d'*Acartia clausi*. Il n'y a d'ailleurs pas ici, étant donnée la morphologie des jeunes stades de *P. Poucheti*, de confusion possible entre ceux-ci et la glande génitale ou tout autre organe de l'hôte.

I. STADES VÉGÉTATIFS.

STADES JEUNES DU PARASITE. FILOPLASMODE. — POUCHET n'a reconnu le parasite qu'à partir du moment où le plasmode est déjà constitué. Or, chez les *Paradinium*, au contraire, de ce que nous avons vu chez les *Syndinium*, la condition plasmodiale massive n'est pas primitive. Au stade le plus reculé, le parasite se présente en effet dans la cavité générale sous forme d'éléments cellulaires uni — ou binucléés, amiboïdes, à longs pseudopodes filamenteux et ramifiés au moyen desquels ils sont associés en chaîne ou en réseau (fig. 161). Ce réseau, plus ou moins dense selon son état de croissance, est bien visible dans la cavité dorsale où il s'étend entre la paroi intestinale et celle du vaisseau cardiaque, quelques-uns des individus étant intimement accolés à l'une ou à l'autre des parois.

Le diamètre moyen de ces corps amœboïdes est de 5 à 7 μ . Le cytoplasme se montre assez nettement différencié en endoplasme, et en ectoplasme, celui-ci plus clair que celui-là, tous deux sans inclusions. Le noyau, englobé par l'endoplasme, est bien visible : vésicule sphérique de 4 μ de diamètre, clair, à caryosome central sombre. L'ectoplasme forme les pseudopodes qui sont de longueur très inégale. Il y a des pseudopodes qui se terminent librement dans la cavité générale (*pseudopodes libres*) et d'autres, généralement deux par individu, qui sont tendus entre deux corps amœboïdes voisins (*pseudopodes connectifs*). Les uns et les autres sont filamenteux et dessinent de fines sinuosités, comme font les fibres élastiques non tendues. Les pseudopodes libres, surtout, portent de nombreuses branches d'inégal développement. Ils forment par leur base élargie des cônes ectoplasmiques qui font aux cellules un contour anguleux. Et par leur silhouette générale, celles-ci rappellent beaucoup les cellules nerveuses étoilées avec leurs dendrites (*pseudopodes libres*) et leur filament de Deiters (*pseudopode connectif*).

L'union des cellules les unes aux autres par leurs pseudopodes réalise aussi, en vérité, un état plasmodial, mais qui n'est pas, on le voit, comparable au plasmode massif des *Syndinium*. C'est ce que, chez les Labyrinthulés, qui seuls fournissent l'exemple d'une organisation semblable, DELAGE et HÉROUARD (1895) ont appelé un *filoplasmode*.

L'état amiboïde et la condition filoplasmodiale des stades jeunes ont complètement échappé à POUCHET (1890). Nous les verrons réapparaître au cours de l'évolution, avant et après la sporulation. Nous ne connaissons rien de semblable chez les *Syndinium*.

FORMATION DU PLASMODE MASSIF. SON EXTENSION. — Certaines des cellules amiboïdes du filoplasmode contiennent deux noyaux. Il ne me paraît pas douteux qu'il y ait durant un certain temps, très court il est vrai, multiplication binaire de ces cellules. Comment expliquer autrement l'existence même du filoplasmode ? Les éléments qui le constituent n'ont certainement pas pénétré indépendamment et simultanément la cavité générale du Copépode. Mais cette phase de multiplication binaire est de courte durée. La scission cytoplasmique se trouve rapidement devancée par les divisions nucléaires, et il se constitue de ce fait d'abord des éléments binucléés, puis quadrinucléés. Et il semble que dépassé ce stade à 2 noyaux, ces éléments sont incapables de se fragmenter. La multiplication nucléaire s'y poursuit en effet donnant de petits plasmodes à 3, 4, 5 noyaux. Il est à remarquer que la progression du nombre des noyaux n'est pas du tout géométrique. Les figures de division ne sont pas visibles sur le vivant. La figure 162 représente un stade de l'extension du plasmode dans la région dorsale du copépode. Elle montre comment par la croissance de petits plasmodes, la cavité générale est progressivement envahie par une poussée de bourgeons encore pourvus de pseudopodes.

Un autre stade est représenté par la figure 163 où l'on voit une lame plasmodiale enserrer l'intestin, une autre doubler la paroi du corps, réunies l'une à l'autre par des trabécules qui émettent encore çà et là des pseudopodes. Notons que ce plasmode n'est pas indivis. Il apparaît lobé, parce qu'il est en réalité, comme le montrent les coupes, formé de plusieurs plasmodes contigus, qui ne deviendront concrecents que plus tard.

CROISSANCE ET STRUCTURE HÉTÉROGÈNES DU PLASMODE. PLASMODE QUIESCENT. FOYERS DE PROLIFÉRATION OU BLASTODES. — Mais dès ce stade, un examen très attentif du plasmode révèle que sa structure n'est pas homogène dans toute son étendue. Dans les grosses lames, dans les masses les plus volumineuses, les noyaux plutôt ellipsoïdaux que sphériques siègent dans le cytoplasme, à égale distance les uns des autres. Ils [mesurent 6 μ . selon leur plus grand diamètre Leur contenu est si clair que la vésicule paraît vide. Tout au plus y voit-on quelquefois un ou deux petits corps très peu réfringents qui sont les caryosomes. Le

cytoplasme périnucléaire montre très souvent une fine striation perpendiculaire à la membrane nucléaire, faisant au noyau comme une très délicate auréole radiée.

Dans toutes les parties du plasmode qui présentent cette structure, la multiplication nucléaire est terminée; les noyaux pourront encore s'accroître et augmenter leurs distances, par suite de l'accroissement cytoplasmique, mais tout cela dans une faible mesure. C'est du *plasmode quiescent* qui ne concourt plus à l'envahissement de la cavité générale. Il est en situation d'attente.

Ca et là dans cette masse, et surtout à sa surface, on voit de petits îlots de plasmode où les noyaux restés sphériques, d'une taille un peu inférieure à celle des noyaux quiescents, sont groupés en amas où ils sont contigus ou serrés à se comprimer les uns les autres. Ces noyaux contiennent de un à quatre caryosomes, plus volumineux que ceux des noyaux quiescents. Le cytoplasme de ces îlots apparaît un peu plus dense et un peu plus sombre que celui du plasmode quiescent. Il ne montre jamais d'auréole radiée autour des noyaux. Il est en pleine croissance. Les noyaux sont en pleine multiplication. C'est là qu'est localisée toute la puissance expansive du parasite. Ce sont ces foyers de prolifération ou *blastodes* qui produisent sans cesse cytoplasme et noyaux. Ceux-ci, passant ensuite à l'état de repos, s'ajoutent à la masse du plasmode quiescent.

EXTENSION ET LOCALISATION DU PLASMODE. — L'examen *in vivo* du Copépode parasité ne donne pas une idée exacte et complète de l'extension et de la localisation du plasmode à l'intérieur. Il faut pour cela étudier les coupes sériées. C'est qu'ici le plasmode n'est pas comme celui des *Syndinium*, uniformément répandu dans tous les espaces libres et dans tous les interstices de la cavité générale. Il respecte lui aussi le cœur et le vaisseau dorsal très développés des *Acartia*. De plus, il ne pénètre jamais l'abdomen et les appendices. A son maximum d'extension, il forme deux masses principales longitudinales, parallèles, allant du niveau de la bouche, jusqu'au bout du thorax, situées de part et d'autre du tube digestif et de l'appareil circulatoire. Elles occupent à peu près la situation des ovaires et constituent de beaucoup la partie la plus importante du plasmode. Nous les appellerons masses génitales.

Ces masses génitales envoient, dans les espaces qui séparent les faisceaux musculaires céphalothoraciques, des expansions qui s'étalent en lames contre les parois latérales du corps. Ce sont les lames pariétales.

Elles se terminent en avant, en se bifurquant en deux cornes, l'une qui s'accôle à la paroi latérale du corps, l'autre qui s'accôle au vaisseau dorsal et forme à celui-ci, en se soudant à sa symétrique, une gaine complète.

Enfin, il existe autour du système nerveux ventral, une lame plasmodyale qui, au niveau de la région postérieure du céphalothorax, lui forme un manchon complet et très épais, qui se trouve d'ailleurs là en continuité avec les masses génitales. Plus en avant, le manchon s'ouvre ventralement et se réduit à un coussin plasmodial situé entre le système nerveux et la paroi ventrale et qui va s'amincissant d'arrière en avant.

Cette disposition est à peu près constante. Ce qui l'est moins, c'est la répartition des blastodes dans le plasmode quiescent. Une grande partie d'entre eux sont superficiels. Mais il en est de profonds qui découpent les plus grosses masses plasmodiales. Leur nombre dépend, d'ailleurs, du degré de développement du plasmode et de son âge.

Le plasmode jeune affecte à peu près la même disposition que le plasmode adulte, mais, au lieu de former des masses, il forme des lames, ou même, à leur place, un réseau plus ou moins dense.

La lame perinervienne se constitue toujours d'une manière précoce et la prolifération ne se produit pas seulement en surface, mais aussi en profondeur, et il n'est pas rare de voir des bourgeons du plasmode, généralement uninucléés, en plein tissu nerveux.

Il va sans dire que le développement du plasmode a pour effet la régression précoce et totale de la glande génitale.

Vu sous l'épaisseur même du copépoïde, le plasmode a une teinte grise-jaunâtre, légèrement enfumée qui permet de reconnaître, même à un faible grossissement, les individus parasités. Cette teinte n'a pas été donnée dans les planches pour simplifier la reproduction lithographique.

II. STRUCTURE DU PLASMODE.

CYTOPLASME. — Le cytoplasme du plasmode jeune et des blastodes est comme celui des *Syndinium*, finement granuleux et fortement basophile. Sa surface est tout à fait nue. Au fur et à mesure que le plasmode avance en âge et perd son activité, le cytoplasme devient plus homogène et moins colorable par les couleurs basiques.

NOYAUX. — Les noyaux jeunes sont sphériques, ils mesurent de 4 à 5 μ . de diamètre. Ils sont aussi, comme ceux des *Syndinium*, dépourvus de membrane propre et consistent en une simple vacuole creusée dans le cytoplasme. Mais c'est là un stade tout transitoire. Il se

forme rapidement une membrane que met bien en relief sa basophilie.

La chromatine, au lieu d'être, comme chez les *Syndinium*, entièrement employée à former les chromosomes, se trouve ici, uniformément répandue dans la vésicule nucléaire sous forme d'un granulum grossier et très colorable dans les noyaux actifs, plus fin et moins chromatique dans les noyaux quiescents. Dans ceux-ci, la chromaticité du contenu nucléaire peut même s'abaisser au dessous de celle du cytoplasme. Jamais cette chromatine ne se présente dans le noyau au repos sous forme de chromosomes. Et c'est là surtout ce qui différencie, et d'une manière très nette, le noyau paradinien du noyau syndinien et du dinokaryon en général.

Outre cette chromatine diffuse, nous trouvons encore dans la vésicule nucléaire, un ou plusieurs nucléoles très chromatiques. Lorsqu'il est unique, le nucléole est gros, notablement plus gros que celui des *Syndinium* et donne au noyau l'aspect d'un protokaryon. Lorsqu'il y a plusieurs nucléoles, et il peut y en avoir jusqu'à quatre, ceux-ci sont de taille inégale. Il y en a toujours un plus gros que les autres et dont ceux-ci procèdent par bourgeonnement (nucléole principal ou caryosome). Ces nucléoles sont, au cours du passage du plasmode de l'état actif à l'état quiescent, progressivement résorbés, les plus petits d'abord. Le plus gros peut persister très longtemps, et il laisse de lui un petit corpuscule sidérophile au centre du noyau, qui représente, semble-t-il, quelque chose de plus qu'un vestige nucléolaire ; très vraisemblablement un centriole contenu dans le plus gros nucléole, qui aurait ainsi valeur de caryosome, au sens complet du terme, tel que je l'ai défini en 1910 *d*. Dans les plasmodes très âgés, ce grain finit pas disparaître lui-même. Quand il existe, il se présente dans tous les noyaux d'un même lobe, exactement au même degré de visibilité. Sa constance et la fixité de sa taille et de sa colorabilité contrastent avec la variabilité du nombre et de la chromaticité des nucléoles.

MITOSE ? — Tous ces caractères me portent à accorder à ce corpuscule une valeur particulière, qui est probablement celle d'un centriole. Mais, pour confirmer cette interprétation, il faudrait pouvoir montrer son rôle dans la division nucléaire. Or, cette division chez *Paradinium Poucheti*, m'est inconnue, malgré le grand nombre de plasmodes examinés et malgré le grand nombre de noyaux que contient chacun d'eux. Je dirai de suite que j'ai, par contre, observé plusieurs figures de cette division chez *Atelodinium parasiticum*, dont la structure nucléaire est exactement

celle du *Paradinium Poucheti*. C'est une mésomitose (CHATTON, 1910 d) à chromosomes bien différenciés.

Si je n'avais pas fait cette observation, j'aurais été tenté de croire à une division directe, et même à une multiplication par bourgeonnement des noyaux chez les *Paradinium*. Dans les blastodes, en effet, les noyaux, souvent tassés les uns sur les autres offrent fréquemment un contour sinueux, avec étranglement séparant deux ou plusieurs lobes égaux ou inégaux, contenant chacun un nucléole. On aurait pu supposer l'existence d'une division directe très rapide, que rendait probable l'entassement des noyaux. Mais, c'est précisément dans ces blastodes que chez *Atelodinium parasiticum*, se trouvent les noyaux en mitose.

IMAGES D'INVOLUTION. — Il va sans dire que le plasmode quiescent n'offre jamais de semblables figures. Par contre, on y observe des images qui me semblent devoir être interprétées comme des signes d'involution.

Celles-ci se présentent dans les plasmodes âgés à noyaux achromatiques ayant résorbé non seulement leurs nucléoles, mais aussi leur corpuscule central. De ces noyaux, la membrane, au lieu d'être continue, se trouve dissociée en une infinité de petits grains juxtaposés. Chacun de ces grains, ou l'intervalle qui les sépare, la chose est difficile à préciser, est le point de départ d'une fine strie cytoplasmique radiaire. L'ensemble de ces stries forme au noyau une auréole qui n'est, certes pas, un artefact, puisque de telles images sont, nous le savons, bien visibles *in vivo*. Ces aspects coïncident souvent avec l'existence dans le cytoplasme, à la périphérie de l'auréole striée, d'amas ou de traînées de granules basophiles. Il y a probablement un stade, où le plasmode qui n'a pu effectuer sa sporogénèse, qui n'a pu poursuivre son évolution normale, entre en involution. Celle-ci se manifesterait par l'émission de chromatine nucléaire plus ou moins dégradée, dans le cytoplasme, sous forme de chromidies.

Des images identiques à celles que je viens de décrire ont été observées par PROWAZEK (1904) dans le plasmode de *Plasmodiophora brassicae*.

La diffusion de la substance nucléaire dans le cytoplasme, et la dissociation de la membrane nucléaire peuvent être poussées à un point tel que le plasmode devient une masse uniformément et finement granuleuse dans laquelle on ne distingue plus qu'à peine, ou même plus du tout l'emplacement des noyaux.

ALTÉRATION DE FIXATION. — Le plasmode de *Paradinium Poucheti* est un peu moins fragile que celui des *Syndinium*. Le Flemming fort et le liquide de Bouin le fixent bien, mais il est souvent aussi altéré par le

contact des liquides à base d'alcool. Là aussi, le cytoplasme est grossièrement coagulé et la chromatine chassée et tassée en calotte contre la membrane nucléaire.

III. SPORULATION.

LA SPORULATION SE FAIT A L'EXTÉRIEUR DE L'HÔTE ET PAR FRAGMENTS. — Comme chez les *Syndinium*, la sporulation consiste essentiellement dans la résolution du plasmode en autant de spores flagellées qu'il contient de noyaux à maturité. Mais c'est en vain, qu'instruit par l'exemple des *Syndinium*, l'on chercherait à observer le phénomène dans les *Acartia* même. Jamais je n'ai trouvé de ces Copépodes, vivants ou morts contenant les flagellispores du *Paradinium*, ni même montrant les stades préparatoires à la sporulation. Le plasmode tel qu'il est représenté par la fig. 42, pl. IV, est le stade le plus avancé que j'ai pu rencontrer chez l'hôte. Mais, si l'on a la bonne fortune d'observer des *Acartia* dont le plasmode est mûr à point, on assiste à un curieux phénomène ; c'est l'expulsion de fragments du plasmode par l'extrémité postérieure de l'abdomen.

EXPULSION DES MASSES PLASMODIALES OU GONOSPHERES. — On sait que POUCHET (1890) avait déjà observé la libération de ces masses plasmodiales. Je l'ai revue moi-même à Banyuls en 1907. Mais, malgré de nombreuses tentatives, et quoique les *Acartia* parasitées fussent communes, je n'ai pu renouveler l'observation ces dernières années. Bien que l'expulsion des masses plasmodiales soit un fait absolument certain et qui fait partie, comme on le verra, d'un mode normal de reproduction, j'aurais désiré l'observer à nouveau, pour tenter de préciser un point qui, dans les observations de POUCHET, comme dans les miennes de 1907, me laisse quelque peu sceptique. Nous voyons tous deux les masses plasmodiales expulsées par l'anus. Mais nous ne pouvons donner aucun détail sur le mécanisme par lequel le plasmode, qui entoure et comprime le tube digestif de toutes parts, peut fuser dans sa lumière. Aucun renseignement sur le lieu où s'effectue cette paradoxale effraction ! On imagine aisément le plasmode s'insinuant dans la cavité de l'abdomen et faisant irruption au dehors par une rupture du tégument au niveau d'une articulation ou par la marge déchirée de l'anus. Mais je ne pense pas que ni POUCHET ni moi, ayons pu confondre la cavité de l'abdomen avec la lumière de l'intestin abdominal ! Le fait est à réétudier et je m'y appliquerai, dès que j'en aurai l'occasion.

Les masses plasmodiales ainsi expulsées sont généralement sphériques, quelquefois ellipsoïdales ou même en boudins plus ou moins longs, plus ou moins incurvés. Leur diamètre varie de 30 à 70 μ . Leur longueur peut atteindre 90 μ . Ces variations qui, on le voit, affectent surtout la longueur des fragments de plasmodes, tiennent uniquement à la plus ou moins grande pression de la masse qui a déterminé l'expulsion. Les faibles variations du diamètre sont fonction seulement du diamètre de l'orifice par lequel s'est faite l'évacuation. Elles contiennent un nombre très variable de noyaux, nombre qui est en rapport avec le volume des fragments. Nous donnerons à ces masses le nom de *gonosphères*.

FORMATION DU KYSTE GÉLIFIÉ DE LA GONOSPHERE. — Quelques minutes après l'expulsion, la gonosphère s'est sécrétée, sans que je puisse dire comment, une enveloppe gélatinée qui peut atteindre l'épaisseur de 10 μ (fig. 164-165). Cette enveloppe est si translucide, sa réfringence est si voisine de celle de l'eau de mer, que l'on ne se rend compte de son existence que parce qu'elle retient très facilement à sa surface les particules diverses, minérales ou organisées qui viennent à son contact. Je n'ai pas essayé sur la substance qui la constitue de réactions microchimiques. Au contact même du plasmode, il existe une pellicule résistante, assez épaisse pour paraître à double contour. Il est fréquent de pêcher ces kystes lorsque les *Acartia* parasités sont en nombre dans le plankton.

STRUCTURE DE LA GONOSPHERE. — La structure de la gonosphère ne diffère guère de celle du plasmode. Il est à noter que les noyaux y montrent toujours au moins un corpuscule central. Les plasmodes où ce corpuscule fait défaut dans le noyau paraissent donc avoir dépassé le stade où ils sont susceptibles de sporuler. A côté de ces noyaux normaux, il existe dans les gonosphères d'assez nombreux noyaux en dégénérescence pycnotique. S'agit-il là d'un phénomène de réduction ? Je ne le pense pas, parce que le nombre de ces noyaux, par rapport à celui des noyaux normaux, m'a paru très inconstant. Je n'ai jamais vu les noyaux des gonosphères en division.

FRAGMENTATION SOUS LE KYSTE. STADE FILOPLASMODIAL PRÉSPORAL. — La sporulation ne met pas à s'accomplir depuis l'émission des masses plasmodiales jusqu'à la libération des flagellisporés, plus de deux à trois heures.

L'examen à l'état vivant ne montre pas qu'il y a t de multiplication nucléaire dans les kystes gélatinés. Au bout d'une heure environ, l'aspect du plasmode, dont la structure était restée telle qu'on la voyait dans les

Acartia, se modifie notablement. Les silhouettes nucléaires deviennent moins visibles. La surface du plasmode est parcourue par des sillons sinueux, qui vont s'approfondissant et découpent la masse entière jusqu'au centre en lots cytoplasmiques à contour très irrégulier. Ceux-ci, d'abord immobiles, montrent, vers la deuxième heure, un mouvement amiboïde lent, mais cependant facile à constater.

Si à ce stade l'on écrase le kyste entre lame et lamelle, on en voit le contenu s'étaler, bien vivant, sur la lame, sous forme d'une quantité de petits corps, à la fois amœboïdes et flagellés, associés en chaîne par leurs pseudopodes, et formant ainsi un filoplasmode des plus étranges.

L'aspect général en est représenté par la figure 166, le détail d'une portion de la chaîne par la figure 167. Chacun des individus a l'aspect d'une petite amibe à cytoplasme légèrement granuleux. La silhouette du noyau est redevenue fortement accusée par l'apparition d'une couche de granules réfringents qui en revêt la surface. Son contenu est clair, sans différenciation caryosomienne apparente.

Les pseudopodes ne ressemblent pas à ceux du filoplasmode initial. Ils ne sont ni filiformes, ni ramifiés, ce sont de courtes digitations arrondies et quelquefois même capitées et un peu renflées à leur extrémité. Ils ne sont pas formés par un ectoplasme différencié, mais par la masse même du cytoplasme. Les pseudopodes connectifs ne paraissent pas différents de ces pseudopodes libres. Quand les individus sont éloignés les uns des autres, ils s'étirent en un filament plus ou moins long, qui peut présenter sur sa longueur un ou plusieurs renflements. Mais, quand les amibes sont rapprochées, leurs pseudopodes connectifs se fondent dans le corps et les individus ne sont plus séparés que par un isthme très court. La particularité la plus curieuse de ces individus amiboïdes, c'est l'apparition précoce des deux flagelles de la flagellispore. Ce sont de robustes fouets, qui à ce stade paraissent égaux et qui s'insèrent en un point commun situé sur la marge du noyau. Ils effectuent de longues et lentes ondulations.

Ainsi *Paradinium Poucheti* passe au cours de son évolution par deux stades filoplasmodiaux : l'un tout au début du développement chez l'hôte (*filoplasmode initial*), qui précède et prépare la constitution du plasmode massif, l'autre qui résulte au contraire de sa fragmentation, et qui prépare la formation des spores (*filoplasmode présportal*). L'existence de ces deux stades de filoplasmode en deux points aussi essentiels du cycle du parasite ne pourra être négligée dans la conception générale de son organisation et la recherche de ses affinités.

Je n'ai jamais constaté la transformation directe des éléments du plasmode pré-poral, extrait du kyste, en flagellispores. Mais celles-ci s'obtiennent très facilement dans le kyste indemne ¹.

FORMATION ET LIBÉRATION DES FLAGELLISPORES. — En surveillant un kyste au stade filoplasmodial, on voit les éléments lentement amiboïdes qu'il contient s'immobiliser complètement et régulariser peu à peu leur forme, en celle d'un ovoïde à pôles peu différenciés mesurant 12 μ de long sur 8 μ de diamètre, dont le noyau, toujours bien marqué par son enveloppe granuleuse, occupe entièrement le gros bout. Bientôt, on voit ces corps effectuer à nouveau un grouillement d'abord lent, puis plus rapide à l'intérieur du kyste. On distingue même, à travers sa paroi les flagelles des individus.

Pendant que s'est effectué tout ce travail interne, la paroi kystique s'est elle-même modifiée. L'enveloppe gélifiée a complètement disparu, entre le stade à filoplasmode et le stade à flagellispores. Est-ce l'action prolongée de l'eau de mer ou, plutôt, l'effet d'une substance d'ssolvante sécrétée par le parasite à travers la pellicule interne? Je ne puis le dire. Toujours est-il que cette dernière seule persiste, pour finalement se rompre, sans déhiscence spéciale et mettre en liberté les flagellispores, qui se dispersent aussitôt dans le liquide.

Je n'ai pas pu jusqu'ici étudier ces derniers stades sur matériel coloré.

IV. LES FLAGELLISPORES (BODONISPORES).

MORPHOLOGIE. — Ces flagellispores sont très labiles. Il convient de les examiner aussitôt sorties du kyste, car elles sont sensibles aux plus petites variations dans la concentration de l'eau de mer. Grâce à leur nombre, on arrive, malgré leur agilité, à en prendre de bons croquis.

Les figures 169 montrent bien l'aspect de spores indemnes de toute altération. Elles ont la forme fondamentale d'un ovoïde, un peu comprimé suivant un de ses diamètres transversaux. La longueur est de 12 à 14 μ ; le diamètre varie dans une même spore de 8 à 10 μ . Le pôle antérieur est arrondi, mais il porte une sorte de bec peu saillant. Le pôle postérieur est plus ou moins aigu.

Le cytoplasme est finement granuleux. Le noyau occupe le pôle anté-

1. Ces kystes gélifiés sont à rapprocher de ceux que forment les flagellés bodonidés du genre *Heteromita* au stade végétatif, sphérique, plasmodial, immobile, connu sous le nom de *Blastocystis*, stade considéré par erreur comme un Blastomycète. Dans les deux cas, le plasmode enkysté se résout en flagellispores bodoniformes qui sont très vraisemblablement des gamètes. (CHATTON, Les *Blastocystis*, stades du cycle évolutif de flagellés intestinaux. *C. r. soc. biol.* [mémoires] LXXX, p. 555-560, 1 pl., 1917).

ricur tout entier, de telle sorte qu'il est tangent à la paroi cellulaire. Il ne laisse libre en avant que la cavité du bec. C'est à la base de celui-ci et par conséquent, au contact même du noyau, tout comme chez les amibes du flaplosmode présoral, que s'insèrent, en un même point, les deux robustes flagelles. Mais, ici, ces flagelles sont très inégaux. L'un d'eux est sensiblement égal à la longueur du corps, tandis que l'autre la contient environ deux fois et demi. Le premier ondule largement autour du pôle antérieur, tandis que le second est dirigé en arrière dans la progression. Le résultat des actions flagellaires est un mouvement saccadé, non hélicoïdal, très comparable à celui des *Bodonidés*.

De tout ceci, rien ne rappelle la structure caractéristique des Dinoflagellés. Il faut pour en trouver des indices examiner le pôle antérieur du corps, le bec et l'insertion flagellaire.

Mais il convient préalablement de s'entendre sur l'orientation à donner au flagellé. Lorsque celui-ci qui, je le rappelle, est légèrement aplati, est vu de profil, l'extrémité du bec se montre déviée de l'axe du corps. Nous appellerons ventrale la grande surface située du côté de l'extrémité du bec, dorsale, celle qui lui est opposée.

Lorsqu'on regarde le flagellé par la face ventrale, le bec est dirigé vers la droite de l'observateur. Il indique donc la face gauche du flagellé. En d'autres termes, l'axe du bec, s'il était rectiligne, se projetterait sur la section transversale elliptique du corps, en bissectrice du secteur ventral droit formé par les deux diamètres de l'ellipse. On peut donc lui reconnaître grossièrement un côté ventral droit et un côté dorsal gauche. Ces deux côtés sont inégalement développés. Le côté dorsal gauche se prolonge sur la face correspondante du corps en une crête qui vers le premier quart antérieur du flagellé se confond insensiblement avec la surface générale. Le côté ventral-droit, au contraire, est excavé et se dresse perpendiculairement à la surface sphérique du pôle antérieur. En somme, entre la saillie du bec et la surface du corps, se trouve l'ébauche d'un sillon hélicoïdal, long d'un demi-tour à peine, qui a son origine sur la face ventrale et qui descend en tournant de droite à gauche, c'est-à-dire exactement dans le même sens que le sillon hélicoïdal des dinospores des *Syndinium*, des *Blastodinium*, etc., de toutes les formes dextres de Dinoflagellés.

INDICES D'UNE STRUCTURE PÉRIDINIENNE. — Ainsi, les flagellisporés bodoniformes de *Paradinium Poucheti* montrent l'ébauche d'une structure péridinienne. Mais celle-ci est si peu accentuée qu'il faut, pour la

reconnaître, une analyse minutieuse. D'aucuns pourraient même penser qu'il serait artificiel de vouloir en tirer, contre d'importants caractères qui s'y opposent, la preuve d'une parenté des *Paradinium* aux Dinoflagellés. Ce n'est pas le parasite des *Acartia* qui nous fournira la réponse à cette objection. Nous la trouverons dans l'étude des *Atelodinium* et des « spores à rostre ».

DESTINÉE DES FLAGELLISPORES. — Le sort des flagellispores après leur libération m'est inconnu. Elles représentent probablement des isogamètes qui, dans les conditions normales, se fusionnent, fournissant un ookinète qui est lui-même l'agent d'infection.

Mais il ne me paraît pas certain que ce soit sous la forme flagellée même que s'effectue la fécondation. J'ai vu une fois sur une lamelle déposée sur l'eau d'un bocal où se trouvaient beaucoup de kystes de *Paradinium* et beaucoup de flagellispores libres, ramper, de petites amibes, de la taille des éléments du filoplasmode, à pseudopodes filamenteux et ramifiés, et dont le gros noyau, bien visible en clair, était enveloppé d'une mince couche granuleuse. Je ne serais pas étonné que ces amibes ne soient autre chose que des flagellispores de *Paradinium* revenues à l'état amiboïde après leur libération. Mais je dois dire que je n'ai pu répéter et préciser l'observation.

Genre **ATELODINIUM** *nov. gn.*

Fig. 171-178, pl. XVI; 187-190, pl. XVII.

Espèce type du genre : *Atelodinium microsporum nov. sp.*

SUMMAIRE

Atelodinium microsporum, p. 353.

Hôte et fréquence, p. 353. — Aspect et répartition du plasmode, p. 353. — Structure du plasmode, p. 354. — Sporulation interne, p. 354. — Morphologie péridinienne des spores, p. 355.

Atelodinium parasiticum, p. 355.

Hôte et fréquence, p. 355. — Aspect et répartition du plasmode, p. 356. — Structure du plasmode mitose, p. 356. — Plasmode en involution, p. 357.

Je crée ce genre pour deux formes parasites de *Paracalanus parvus* dont le plasmode présente les mêmes caractères que celui de *Paradinium Poucheti*, mais qui en diffèrent par leurs spores dont la morphologie péridinienne est beaucoup plus accusée que celle des bodonispores de l'espèce que nous venons d'étudier. Mais je dirai de suite que l'étude de ces formes est encore un peu précaire. La présence simultanée chez les *Paracalanus*, de trois parasites cœlomiques : un *Syndinium* à spores poly-

morphes, et les deux formes qui vont nous occuper compliquait leur étude et rendait surtout délicate l'attribution à telle ou telle forme plasmodiale, de telle ou telle forme sporale. J'ai déjà exprimé les doutes que j'avais au sujet de l'attribution des « spores à rostre ». Je serai amené à la fin de ce chapitre à discuter de cette question et à éclairer le lecteur sur la valeur de la solution qui lui est provisoirement donnée.

Atelodinium microsporum, *nov. sp.*

Fig. 177 et 178, pl. XVI; 187-188, pl. XVII.

Type de l'espèce parasite de la cavité générale de *Paracalanus parvus* (L. à Banyuls-sur-Mer. Automne (fig. 178, pl. XVI; 187-188, pl. XVII.)

NOTE ET FRÉQUENCE. — Ce parasite est beaucoup moins fréquent chez *Paracalanus parvus*, que *Syndinium turbo* et aussi que l'autre forme d'*Atelodinium*. Il ne m'est connu qu'aux stades avancés de son développement. Je l'ai choisi comme type du genre car c'est la seule forme dont les spores me soient connues.

ASPECT ET RÉPARTITION DU PLASMODE. — Le plasmode offre le même aspect fondamental que celui de *Paradinium Poucheti*. Mais les noyaux y sont moitié plus petits et, par conséquent, beaucoup plus nombreux. Ils mesurent de 3 à 4 μ et montrent le plus souvent des earyosomes. Le plasmode est plus diffus que chez les *Acartia*. Il ne se présente pas sous forme de masses, mais sous forme de réseau ou de lames. Il y a une lame pariétale sous-jacente à l'hypoderme et deux lames correspondant aux masses génitales de *P. Poucheti*. Ces lames sont anastomosées par des travées passant entre les faisceaux musculaires. Il y a aussi une masse périnervienne. *In vivo*, c'est naturellement la lame pariétale qui est le plus visible, et sa présence fait croire que le corps entier est rempli de plasmode. En réalité, ici aussi la masse parasitaire est beaucoup moins encombrante que celle des *Syndinium*. A cause de la petitesse des noyaux, bien visibles, on ne peut guère confondre ce parasite avec un *Syndinium*. Il n'en sera pas de même d'*Atelodinium parasiticum* à propos duquel j'insisterai sur les caractères qui distinguent *in vivo* les *Syndinium* des Paradinides.

Par contre il est chez *Paracalanus parvus* un tissu qui existe d'ailleurs aussi chez les *Clausocalanus* et chez d'autres genres, avec lequel le plas-

mode d'*Atelodinium microsporum* pourrait être très facilement confondu :

C'est le tissu plasmodial, lui aussi, qui, chez le mâle à l'avant-dernier stade, se développe, principalement dans la tête, autour des fibres musculaires. Ce tissu, qui n'est autre chose que le résultat d'une prolifération intense du sarcoplasme, comprend une grande quantité de petits noyaux sphériques nucléolés, de la taille de ceux d'*Atelodinium microsporum* ou un peu plus petits, épars dans une masse cytoplasmique alvéolaire. Ce tissu affleure sous la cuticule du Copépode, entre les fibres musculaires, exactement comme fait un plasmode d'*Atelodinium*. Mais ce tissu néoformé, dans lequel se différencieront les éléments musculaires supplémentaires du mâle mûr, coexiste toujours avec un testicule bien développé. La présence d'un plasmode d'*Atelodinium* amène toujours, au contraire, comme c'est le cas pour tous les parasites cœlomiques, la castration parasitaire et la régression presque complète de la glande génitale. L'examen de celle-ci sera donc un moyen sûr de différenciation.

STRUCTURE DU PLASMODE. — La structure est fondamentalement la même que chez *Paradinium Poucheti* ; mais on peut dire d'une manière générale du plasmode des *Atelodinium*, qu'il conserve beaucoup plus longtemps que celui de *Paradinium Poucheti* sa structure initiale et que, par conséquent, la différenciation du plasmode quiescent et des blastodes y est beaucoup moins accusée. Les lobes du plasmode évoluent à peu près simultanément, et lorsque le plasmode devient quiescent ou même lorsqu'il entre en involution, cela se produit d'une manière à peu près uniforme dans toute son étendue.

Le plasmode jeune est formé de lobes juxtaposés. Le cytoplasme est très basophile, les noyaux bien délimités, mais sans membrane propre, la chromatine uniformément granuleuse et moins colorable que le cytoplasme. Il y a le plus souvent deux nucléoles très basophiles. En s'accroissant, les noyaux augmentent légèrement de taille, jusqu'à mesurer 5 μ . J'ai rarement observé des plasmodes d'*A. microsporum* en involution.

SPORULATION INTERNE. — Chez *Paradinium Poucheti*, les masses plasmodiales évacuées spontanément ou non se secrètent en très peu de temps si le plasmode expulsé est mûr, leur kyste gélatinifié. Chez les *Atelodinium*, quelque soit le degré de maturité du plasmode, jamais le phénomène ne se produit, non plus que l'évolution qui lui succède. Le plasmode,

dont tous les lobes s'accroissent et mûrissent à peu près simultanément, sporule tout d'une masse à l'intérieur de l'hôte comme celui d'un *Syndinium*. Et la résolution du plasmode en spores s'effectue comme chez ces derniers. Le plasmode se dissocie d'abord en sphères d'inégal calibre et contenant un nombre très variable de noyaux, sphères qui équivalent aux masses primaires dans la sporulation des *Syndinium* et aux gonosphères dans celle de *Paradinium Poucheti*.

Des sillons apparaissent à la surface de ces sphères qui se découpent en spores. Celles-ci se séparent d'emblée et peuvent constituer pendant un certain temps des agrégats de deux, trois ou quatre éléments, déjà mobiles. Ceux qui comprennent deux spores peuvent donner l'illusion de bipartitions longitudinales ou de copulations. Ces couples se meuvent en tournoyant autour de leur axe de tangence.

MORPHOLOGIE PÉRIDIINIENNE DES SPORES. — Les spores diffèrent beaucoup de celles de *Paradinium Poucheti*. Sans être gymnodiniformes comme celles des *Syndinium*, elles offrent des caractères péridiniens manifestes. Elles sont nettement ovoïdes, sans aplatissement, de très petite taille : 6 μ . de long sur 5 μ . de plus grand diamètre. D'un point situé très peu au-dessous du pôle antérieur part un sillon hélicoïdal étroit, bien délimité qui, sans altérer l'ovoïde, fait d'avant en arrière et dans le sens inverse de celui des heures, un peu moins d'un tour de spire. Il est parcouru par un flagelle ondulant qui se termine par une extrémité libre à peu près égale au tiers de sa longueur. Il n'y a pas de sillon longitudinal. Je n'ai pas vu non plus le flagelle axial. Mais il n'est pas douteux pour moi qu'il existe, probablement très difficile à voir à cause de la petite taille des éléments. Le noyau est bien évident, sous l'aspect d'une vacuole claire, située au centre du corps. Ainsi, tant par son mode de croissance que par sa sporulation et surtout par la forme de ses spores, *Atelodinium microsporum* se place entre *Paradinium Poucheti* et les vrais Péridiniens.

Atelodinium parasiticum n. sp.

Fig. 171-176, pl. XVI; 189-190, pl. XVII.

Type de l'espèce parasite de *Paracalanus parvus* CL. à Banyuls-sur-Mer. Automne (fig. 170-175, pl. XVI; 189-190, pl. XVII.)

HÔTE ET FRÉQUENCE. — Ce parasite, beaucoup plus commun que le précédent, paraît, au premier abord, beaucoup plus rare chez son hôte

que *Syndinium turbo*. Mais cette rareté n'est qu'apparente. L'étude des coupes faites dans une masse de Copépodes provenant d'une même pêche, fixés et inclus ensemble (v. page 207) montre que le parasite existe chez beaucoup d'individus où on ne le soupçonne pas à l'examen *in vivo*, ce qui tient encore ici à l'architecture du plasmode jeune qui n'est point massif, mais lamelleux ou réticulé. De plus, à moins d'un examen attentif, ce plasmode peut être facilement confondu avec le plasmode en voie d'extension des *Syndinium*; aussi est-il utile de bien préciser les caractères distinctifs des deux parasites à l'état vivant.

ASPECT ET RÉPARTITION DU PLASMODE. — La figure 171 montre un jeune *Paracalanus* à trois segments, infecté par *A. parasiticum*. C'est là un des stades les moins avancés que j'aie pu observer, mais il s'en faut cependant qu'il soit initial. Mais à ce stade déjà nous lui trouvons d'importantes différences avec les *Syndinium*. C'est d'abord l'aspect bourgeonnant et ramifié; la fragmentation du plasmode en masses d'inégale importance. C'est ensuite l'aspect des noyaux. Ainsi, dans la masse subsphérique que représente la figure 174 et que l'on confondrait aisément, à cause de sa forme, d'ailleurs un peu exceptionnelle, et de sa situation au contact de l'intestin, avec un jeune plasmode encapsulé de *Syndinium*, on distingue parfaitement les noyaux et leurs caryosomes, ce qui n'est jamais le cas pour les *Syndinium*. Aux stades plus avancés, le plasmode, dont les lobes se sont multipliés par plasmotomie et sont devenus concrecents, encombre la plus grande partie de la cavité générale, sans toutefois l'emplir complètement. La répartition est la même que celle d'*A. microsporum*. Ce plasmode diffère encore de celui des *Syndinium* par sa labilité beaucoup moins grande. Jamais on ne le voit subir, par suite d'une compression prolongée, ou au contact de l'eau de mer, des altérations semblables à celles que nous avons décrites chez les *Syndinium*.

STRUCTURE DU PLASMODE. MITOSE. — La structure est la même que chez *A. microsporum*, mais on observe ici, dans les plasmodes avancés, une différenciation un peu plus marquée des blastodes. Elle l'est beaucoup moins cependant que chez *Paradinium Poucheti*. Ils sont caractérisés simplement par le tassement des noyaux. Les noyaux n'ont pas de membrane propre, mais ils sont cependant fort bien délimités. Ils montrent toujours la même chromatine pâle et uniformément granuleuse, et un, deux ou trois nucléoles. J'ai bien vu chez cette forme leur mode de division. La chromatine qui provient des nucléoles dissous s'agence en spirème très basophile. Ce spirème se coupe en chromosomes bien

individualisés, et non décomposables en microsomes. Ces chromosomes se mettent au fuseau, en plaque équatoriale. Aux pôles du fuseau se voient nettement deux centrioles. La plaque équatoriale se scinde en deux plaques filles dont les chromosomes émigrent aux pôles. Je n'ai pas vu l'anaphase. Prophase et mésophase se passent à l'intérieur de la vésicule nucléaire, sans participation du cytoplasme. Nous avons donc ici ce que j'ai appelé une *mésomitose* (1910).

PLASMODE EN INVOLUTION. — On ne peut guère plus pour *A. parasiticum*, que pour *A. microsporum* parler de blastodes et de plasmode quiescent. Les premiers sont à peine indiqués par un tassement des noyaux. Mais la maturation du plasmode est ici à peu près simultanée dans toute son étendue. De même l'involution s'y effectue-t-elle d'une manière uniforme. Elle se manifeste comme chez *Paradinium Poucheti* par la dissolution des nucléoles, l'abaissement de la chromaticité nucléaire et l'apparition d'une auréole striée autour des noyaux. Mais, en plus, le noyau, qui chez *Paradinium Poucheti* augmentait légèrement de volume, subit ici une hypertrophie considérable. Il s'accroît jusqu'à mesurer 20 μ . Le plasmode prend alors l'aspect d'un reticulum, dont les noyaux, méconnaissables *in vivo*, paraissent être les mailles. Des limites apparaissent dans la région mitoyenne des travées découpant le plasmode qui revêt l'aspect d'un collenchyme végétal. Sur les coupes, on voit que le contenu nucléaire forme un grossier coagulum. J'avais été tenté de considérer les premiers de ces plasmodes que j'avais rencontrés comme représentant un parasite autonome. L'apparition de limites cellulaires entre les vacueoles pouvait être regardée comme le début d'une sporulation. La connaissance des stades qui relient ceux-là à ceux de la végétation normale du plasmode, les caractères des noyaux, l'existence de phénomènes très semblables chez *P. Poucheti*, où ils n'aboutissent jamais, non plus qu'ici, à un processus évolutif, me les font considérer comme représentant vraiment une dégénérescence du plasmode, dégénérescence dont la cause reste d'ailleurs à déterminer.

Je n'ai jamais saisi sur le vif la sporulation d'*A. parasiticum*, et sur les coupes je n'ai jamais vu avec certitude les stades de résolution du plasmode. J'ai été tenté d'attribuer à ce parasite les « spores à rostre » dont j'ai déjà parlé au chapitre des *Syndinium*. Mais certains caractères de ces spores peuvent les faire considérer aussi bien comme des germes syndiniens que comme des germes paradiniens. Je les étudierai avec les Paradinides d'identité incertaine.

Formes d'identité incertaine

Sommaire

I. — Les spores à rostre, p. 358.

Morphologie, p. 358. — Structure ; le blépharoplaste, p. 359. — Attribution générique et spécifique, p. 360.

II. — Paradinide indéterminé p. 360.

III. — Paradinide indéterminé p. 361.

IV. Paradinide indéterminé p. 362.

I. LES SPORES A ROSTRE.

Fig. 179-180, pl. XVI ; 191-193, pl. XVII.

MORPHOLOGIE. — Ces spores se rencontrent dans les mêmes conditions que celles des *Syndinium*, dans les carapaces de Copépodes. Elles ont aussi la taille des macrospores : 15 μ , mais non leur forme turbinée. La forme générale rappelle au contraire celle de la spore d'*A. microsporum*. C'est un ovoïde non aplati, dont le petit bout, qui est antérieur dans la locomotion, est relevé en un rostre assez aigu. La région postérieure est au contraire arrondie et ventrue. A la base du rostre, qui n'est pas sans rappeler le bec de *Paradinium Poucheti*, se trouve, comme chez cette dernière forme, une dépression, qui, très limitée chez le parasite des *Acartia*, se continue ici en un sillon hélicoïdal aussi bien défini que celui des *Syndinium*, mais pas plus long que celui d'*Atelodinium microsporum*. Il ne fait comme lui qu'un demi-tour de spire environ, d'avant en arrière, toujours dans le sens inverse de celui des heures. Il n'atteint pas le pôle postérieur du corps, dont il ne déforme d'ailleurs pas le galbe. Ce sillon est large. Ses deux lèvres sont bien marquées sans être saillantes, sauf à l'origine antérieure du sillon, où la lèvre postérieure s'élève en une forte crête qui se trouvant brusquement coupée, se termine en une sorte de bec aigu dirigé en avant. Le ressaut qui forme l'une des marges de ce bec se continue d'avant en arrière, en tournant un peu obliquement dans le sens des heures, et détermine un sillon à une seule lèvre qui est l'homologue du sillon longitudinal des *Syndinium*, bien qu'il n'aborde point en arrière le sillon hélicoïdal. Il est parcouru par un flagelle récurrent qui s'insère sous la saillie du bec, au point de jonction du sillon hélicoïdal avec le sillon longitudinal et qui se prolonge par une partie libre égale à environ la moitié de sa longueur totale. Mes dessins ne montrent pas de flagelle ondulant dans le sillon hélicoïdal. Mais, étant donné qu'il est souvent fort difficile à voir et que les spores s'altèrent très facilement, je ne doute pas de son existence.

On voit que par leur morphologie externe ces spores rappellent tout

à fait celles d'*Atelodinium microsporum* dont elles ne diffèrent que par l'existence du rostre et du sillon longitudinal. Mais, par l'aspect de leur corps cytoplasmique, ce sont plutôt des spores syndiniennes : comme chez ces dernières, le noyau est invisible *in vivo* et le cytoplasme contient des trichites disposés comme ceux des macrospores.

STRUCTURE. LE BLEPHAROPLASTE. — Mais la structure nucléaire nous ramène plutôt au type paradinien. Le noyau qui est central, comme chez les spores d'*Atelodinium parasiticum*, est ovoïde, vésiculeux, à paroi nette, mais sans membrane propre. Il contient une chromatine très pâle disposée en trabécules allant d'un gros caryosome subcentral à la paroi nucléaire. Les trichites sont conservés dans le cytoplasme. Du côté dorsal, sous-jacent à la cuticule, se trouve une longue baguette effilée à ses deux extrémités, dont l'une se trouve à la pointe du rostre, et dont l'autre se termine au niveau du noyau. Cette baguette paraît à première vue représenter une côte squelettique, analogue par exemple à la côte de renforcement de la membrane ondulante chez les *Trichomonas*. Mais elle me paraît, d'après son mode de formation, avoir plutôt la valeur d'un *kinetonucleus*. Dans le frottis même où se trouvaient les spores, il y avait aussi des aggrégats de deux ou plusieurs futures spores nonencoreséparées. Les noyaux de ces éléments se trouvaient à un stade rappelant assez le *synapsis* ou plutôt le stade en bouquet de la spermatogenèse. Ils étaient piriformes et les chromosomes bien individualisés, convergaient vers le pôle aigu où se voyait très net un grain chromatique que l'on ne peut considérer que comme un centrosome. Dans certains éléments, ce centrosome était sphérique. Dans d'autres, au contraire, on le voyait commençant à s'allonger en un bâtonnet. Bien que je n'aie pas vu de stades intermédiaires entre celui où le bâtonnet est très court et encore en relation avec le noyau, et celui où le bâtonnet s'est allongé en baguette et séparé du noyau, je n'hésite guère à croire que la baguette n'est autre que le bâtonnet centrosomien allongé. Je rappelle que chez les *Syndinium* nous avons eu des stades de dissociation du plasmode montrant des noyaux en candélabre, où nous n'avons pas constaté, non plus d'ailleurs que dans les spores mûres, de formation kinétique.

Les spores à rostre nous apparaissent avec un ensemble de caractères dont les uns : noyau invisible *in vivo*, trichites cytoplasmiques, sont des *Syndinium*, dont les autres : morphologie externe de la spore, structure du noyau, sont des *Paradinides*, et dont d'autres enfin : existence d'un *kinetonucleus*, apparaissent comme hérités de quelque *Bodonidé*.

— ATTRIBUTION GÉNÉRIQUE ET SPÉCIFIQUE. — Ce sont ces spores que j'ai appelées à tort en 1910 a « spores à forme *Oxyrrhis* ».

A comparer *Oxyrrhis marina* tel que SENN (1911) l'a récemment décrite aux spores que nous venons d'étudier, on voit que si l'organisation fondamentale de ces flagellés reste la même, ils sont néanmoins d'un type presque opposé. Chez *Oxyrrhis* en effet, le pôle arrondi est antérieur, les sillons et les insertions flagellaires postérieures. Et ceci n'est point simplement l'effet d'une inversion du sens de la locomotion. Car si l'on retournerait un *Oxyrrhis* pour tenter de le superposer à la spore à rostre, on verrait le sillon helicoïdal s'élever au lieu de s'abaisser et tourner, dans le sens des heures, à l'inverse du sens du sillon helicoïdal de la spore à rostre.

Des caractères de cette spore, il n'est pas possible, on le voit, de tirer de conclusion certaine relativement à son attribution spécifique et même générique. De nouvelles recherches sont nécessaires pour la fixer. J'avoue que, sans l'existence des trichites, j'aurais moins hésité à l'attribuer à *Atelodinium parasiticum*. Mais jamais ni le plasmode ni la spore d'un Paradinide ne m'a montré de semblables inclusions, non plus d'ailleurs que les concrétions qui leur donnent naissance. C'est à cause de la grande ressemblance de la spore à rostre avec celle d'*Atelodinium parasiticum*, et à cause de la structure de son noyau définitif que j'ai cru devoir la décrire ici plutôt qu'au chapitre des *Syndinium*.

Il nous reste, pour terminer l'étude des Paradinides, à signaler deux formes appartenant incontestablement à ce groupe, mais dont l'attribution spécifique et générique reste douteuse, leurs spores étant inconnues.

II. PARADINIDE INDÉTERMINÉ

parasite d'*Oithona plumifera*. BAIRD, à Banyuls-sur-Mer.

Fig. 181, pl. XVI.

« Parasit 21 », APSTEIN (1914, p. 221, fig. XX).

Chez trois individus d'*Oithona plumifera*, j'ai observé, remplissant la cavité générale, un plasmode de *Paradinium*, semblable, en tous points, à celui d'*Acartia Clausi*.

Une des *Oithona plumifera* portait à l'extrémité de l'abdomen un vaste sac contenant une très grande quantité de corps amœboïdes, qui étaient, très vraisemblablement, les futures spores du parasite. Il n'y avait point de kyste gélatinisé, mais une pellicule d'enveloppe très nette. J'ai perdu

l'exemplaire, qui était entre lame et lamelle, avec beaucoup d'autres copépodes, en voulant l'en séparer.

C'est certainement un parasite du même genre, peut-être la même forme, qu'APSTEIN a signalé, appendu à l'extrémité de l'abdomen, chez une *Oithona* du Kattegat (août 1909) : « Diesen Parasiten fand ich bei *Oithona*, nicht bei *Calanus*, ich möchte ihn aber hier mit erwähnen. Am Abdomen dicht vor der Furca fand sich eine etwa eiförmige Blase. Beim Öffnen derselben entquollen ihr zahlreiche ovale, 12 μ lange Körper (fig. 20 b), die an einem Ende einen deutlichen Kern erkennen liessen, sonst aber keinerlei Struktur zeigten. Im ersten Augenblick glaubte ich Sporen von Myxosporidien vor mir zu sehen. »

A comparer la spore *b* avec les bodonispores de *Paradinium Poucheti*, telles qu'on les voit, non flagellées et immobiles, dans le kyste non mûr, on se fera de la nature du parasite une idée toute différente de celle que suggère APSTEIN, et plus vraie je crois.

III. PARADINIDE INDÉTERMINÉ

parasite de *Clausocalanus arcuicornis* CL. à Banyuls-sur-Mer.

Fig. 182-183, pl. XVI.

Observation unique d'un jeune mâle à 4 segments abdominaux, de *Cl. arcuicornis* dont la cavité générale était remplie du plasmode d'un *Paradinium* qu'il ne m'a pas été possible de différencier des autres espèces. A l'extrémité de l'abdomen de ce mâle étaient appendues deux masses indivises et multinucléaires de ce plasmode. Elles n'étaient pas protégées par un kyste gélifié, mais par une mince pellicule d'apparence chitineuse. Par de très petits orifices de cette enveloppe, de courtes expansions protoplasmiques, non ramifiées, faisaient saillie, mobiles, s'incurvant ou se tordant en tous sens et prenant un aspect moniliforme. Elles témoignaient ainsi de l'activité amiboïde du plasmode.

Le *Clausocalanus* a été perdu au cours de la manipulation destinée à l'isoler.

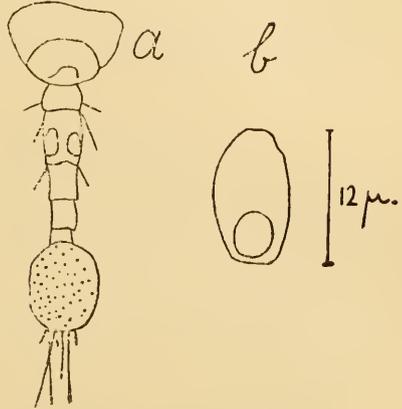


FIG. CXLter. in APSTEIN (1911). « Parasit 21 »; a, sur la furca d'une *Oithona* (sp.) $\times 50$; b, spore (immobile au moment de l'observation), issue du sac a. La confrontation de cette figure avec notre figure 180 montrera qu'il s'agit d'un *Paradinium*.

IV. PARADINIDE INDÉTERMINÉ

parasite de *Centropages typicus*, à Banyuls-sur-Mer.

Se présentait à l'état de plasmode dans toute la cavité générale, comme *Paradinium Poucheti* chez *Acartia Clausi*.

Conditions d'existence et parasitisme des Paradinides

Les Paradinides exercent sur leurs hôtes, exactement la même action que les *Syndinium* dont l'effet le plus manifeste est la castration parasitaire précoce et totale.

Mais, dans le dénouement du conflit entre l'hôte et le parasite, il y a des différences, et, d'ailleurs, comme chez les *Syndinium* eux-mêmes, des variations.

La sporulation d'*Atelodinium microsporum* paraît coïncider comme celle de *Syndinium turbo*, avec la mort de l'hôte. On n'est pas surpris de constater que *Paradinium Poucheti*, qui ne sporule pas dans son hôte et dont le plasmode est éliminé au fur et à mesure qu'il s'accroît, ne détermine pas la mort du Copépode. Ce qui reste à préciser, c'est comment l'évacuation des gonosphères peut s'effectuer par le tube digestif sans danger pour l'hôte.

La croissance continue et la sporulation intermittente mais prolongée, de *Paradinium Poucheti* peut être assimilée, sinon au point de vue du mécanisme du moins au point de vue du résultat, à une païsporogénèse.

C'est, ici encore, l'existence de l'hôte ménagée et son exploitation théoriquement indéfinie par le parasite.

Mais, il semble que dans ce cas, la réalité soit beaucoup moins proche encore de la théorie que dans le cas des *Blastodinium*. La fréquence de masses plasmodiales volumineuses et involutives montre que la vitalité et l'activité génétique du parasite soit loin d'être indéfinies.

C'est encore une question à élucider que celle de la destinée du plasmode en involution et du Copépode qui le contient. Certains aspects, vus dans les coupes, donneraient à penser que le plasmode dégénéré peut être progressivement résorbé. L'existence d'*Acartia* adultes, à cavité générale complètement vide, sans glandes génitales, tendrait à confirmer cette opinion.

Il semble ainsi que la nécessité de sortir de l'hôte pour sporuler soit plutôt une entrave à l'expansion du parasite. En d'autres termes, *Paradinium Poucheti* paraît, tant au point de vue du mode d'édification du plasmode, qu'au point de vue de sa sporulation, encore incomplètement

adapté aux conditions d'existence, très étroites, que lui impose son parasitisme cœlomique.

Affinités des Paradiniidæ

Nous discuterons les affinités des *Paradinidæ* dans l'essai de classification qui termine ce mémoire, p. 444.

LES BLASTULOIDÆ NERESHEIMER 1904

Sous le nom de *Blastuloidæ*, NERESHEIMER (1904) a créé un groupe de Mésozoaires qui comprenait le genre *Neresheimeria* UEBEL, plus connu sous le nom de *Lohmanella* NERESHEIMER (*nec* TROUËSSART) et le genre *Amœbophrya* KÉPPENE. J'accepte ici le groupe des *Blastuloidæ* par mesure d'ordre, en l'extrayant des Mésopaires et comme équivalant aux *Paradinidæ* et aux *Ellobiopsidæ*, mais j'en restreins la compréhension au seul genre *Neresheimeria*.

Genre NERESHEIMERIA UEBEL 1912

Lohmannia NERESHEIMER (1903, p. 757), *nec Lohmannia* MICHAEL (191 (Acariens).
Lohmanella NERESHEIMER (1904, p. 137), *nec Lohmanella* TROUËSSART (Acariens).
Neresheimeria UEBEL (1912, p. 461).

Espèce type du genre : *Neresheimeria catenata* (NERESHEIMER)

Sommaire

Habitus général, p. 362. — Historique, p. 364.

Nomenclature, p. 365. — Hôtes ; répartition géographique, p. 365.

Neresheimeria catenata, p. 366.

I. — Fréquence, p. 366. — Situation dans l'hôte, p. 366. — « Tête et rhizoïdes », p. 367. — Articles, p. 367. — Structure plasmodiale des articles, p. 368. — Structure plasmodiale de la tête, p. 369. — Etni et rhizoïdes postérieurs, p. 370. — Formation et multiplication des articles (Début de la sporogénèse), p. 370. — Stades reculés du développement, p. 372.

II. — Interprétations. Interprétation des stades jeunes ; ce qui reviendrait à l'hôte et au parasite, p. 374. — La « plaque syncytiale de *Fritillaria pellucida* », p. 375. — Hypothèse relative aux premiers stades du parasite, p. 376. — Ce que serait la *Neresheimeria* intégrale, ses affinités, p. 376. — Homologies et signification de la cavité ; la conception des *Blastuloidæ*, p. 378. — La signification du développement caténaire ; la conception des *Catenata*, p. 379. — Analogies avec *Paradinium Poucheti*, p. 380. — *Neresheimeria* et *Amœbophrya*, p. 381.

Neresheimeria paradoxa, p. 382.

HABITUS GÉNÉRAL. — Les *Neresheimeria* sont des parasites des Fritillaires (Appendiculaires) chez lesquelles elles occupent la région génitale.

La *Fritillaria pellucida*, que représente la fig. CXLIII, montre, dans la région postérieure de son corps, une *Neresheimeria*. Ce singulier parasite enserme l'estomac dans une corbeille de pseudopodes qui s'insèrent sur une sorte de tête à laquelle font suite une série d'articles creux, multi-

nucléés, à structure plasmodiale, dont le dernier aborde la marge postérieure du corps, là où, normalement, se trouve l'orifice évacuateur des produits génitaux.

HISTORIQUE. — C'est LOHMANN (1896) qui, incidemment, signala le premier ces parasites dans ses *Appendicularien* de la *Plankton Expedition*, esquissant sommairement leur organisation. Il les tenait pour des Protozoaires et leur trouva des ressemblances avec les Acinétiens. Les observations de ce savant n'ont plus, aujourd'hui, qu'un intérêt écologique et géographique. Nous les résumerons un peu plus loin.

NERESHEIMER, en 1903, retrouva, à Villefranche-sur-Mer, le parasite de LOHMANN chez *Fritillaria pellucida* BUSCH et chez *Fritillaria haplostoma* FOL. Grâce à ces matériaux et à ceux qu'il reçut de diverses autres stations, il put faire, de ces êtres étranges, une très claire description, qui nous fournira même, en partie, les éléments d'une interprétation de leur organisation, très différente de celle qu'il en a donnée lui-même.

L'étude de NERESHEIMER, faite surtout d'après du matériel conservé, laisse inconnues l'évolution du parasite à l'état libre et ses formes de reproduction et partant ses affinités réelles. Et, c'est bien plutôt éluder que résoudre ce dernier problème, que classer comme l'a fait NERESHEIMER, ce parasite parmi les Mésozoaires : « LOHMANN hielt den Parasiten offenbar für eine Suctorienart. In Wahrheit handelt es sich um ein typisches Mesozoon. » Il les range, avec *Amæobophrya sticholonchæ* KEPPÈNE, dans un groupe nouveau, les *Blastuloidea* qu'il oppose aux *Planuloidea* (Dicyémides et Orthonectides) et aux *Mesenchymia* (*Trichoplax* et *Treptoplax*). On sait, aujourd'hui, que ces derniers sont en réalité des planulas d'Hydroméduses (KRUMBACH 1907).

Nous avons vu que V. DOGIEL, qui a, lui aussi, son groupe de Mésozoaires, les *Catenata*, y associe, malgré les protestations de NERESHEIMER, les *Neresheimeria* avec les *Haplozoon*. Peut-être contribuerons-nous à faire l'accord entre ces deux auteurs. Les *Haplozoon* ont pris plus haut, la place à laquelle leur donne droit leur essence de Péridiniens stricts. Bien que la nature des *Neresheimeria* soit beaucoup plus énigmatique, nous croyons pouvoir traiter de ces organismes dans ce mémoire. Et, s'ils s'y retrouvent en compagnie des *Haplozoon*, — encore que très loin d'eux — c'est, on le verra, pour des raisons toutes différentes de celles qui ont amené DOGIEL à sa conception des *Catenata* et qui sont la critique même de cette conception.

J'ai pu étudier, à Banyuls, uniquement sur le vivant, *Neresheimeria catenata*. J'ai vérifié et confirmé, à quelques détails près, les descriptions

de NERESHEIMER. Je n'ai pu, malheureusement, à cause de la pénurie de matériel, pousser l'étude de la reproduction notablement plus loin que l'a fait cet auteur. Mais, grâce surtout à l'observation des Fritillaires vivantes, je suis arrivé à une interprétation de l'organisation de *Neresheimeria catenata* et de ses rapports avec l'hôte, très différente de celle qu'a produite NERESHEIMER¹.

NOMENCLATURE. — Cet auteur avait, tout d'abord (1903), donné à ces parasites des Fritillaires le nom de *Lohmannia*, qui était préoccupé. Il le changea, l'année suivante, en celui de *Lohmanella*, qui eut cours jusqu'à ce qu'en 1912, UEBEL fit remarquer que ce nom était, lui aussi, préoccupé et il lui substitua celui de *Neresheimeria*.

HOTES. ESPÈCES. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. — NERESHEIMER a distingué, chez ses Fritillaires, deux espèces de *Neresheimeria* : *N. catenata* et *N. paradoxa*, d'après la forme des pseudopodes, caractère qui peut sembler déjà très fragile. Il nous le paraîtra d'autant plus que ces pseudopodes, je crois pouvoir le montrer, n'appartiennent pas au parasite.

D'ailleurs, NERESHEIMER n'a pas clairement indiqué comment ces deux espèces se répartissaient chez les Fritillaires. Encore moins est-il possible de connaître cette répartition chez les Fritillaires étudiées par LOHMANN. C'est donc pour le genre seulement que l'on peut parler de répartition géographique et œcologique. Je la résume par le tableau suivant, d'après les observations de LOHMANN, de NERESHEIMER, les miennes et celles d'UEBEL.

STATIONS	HÔTES
Courant équatorial nord, au sud des îles du cap Vert (LOHMANN).	<i>F. formica</i> FOL, <i>F. pellucida</i> BUSCH, <i>F. sargassi</i> , <i>F. haplostoma</i> FOL.
Contre-courant de Guinée, au sud des îles du cap Vert (LOHMANN).	<i>F. formica</i> , <i>F. pellucida</i> , <i>F. sargassi</i> . <i>F. haplostoma</i> .
Mer des Sargasses (LOHMANN).	<i>F. pellucida</i> .
Naples (LOHMANN).	<i>F. pellucida</i> .
Villefranche-sur-Mer (NERESHEIMER, Février-Mars 1903) ¹	<i>F. pellucida</i> , <i>F. haplostoma</i> .
Villefranche-sur-Mer (CHATTON, Mars-Avril 1911).	<i>F. pellucida</i> .
Banyuls-sur-Mer (CHATTON, Novembre 1906, Mars 1907).	<i>F. pellucida</i> .

1. NERESHEIMER a examiné en outre des planctons conservés pêchés à Villefranche par MOSER (mars 1900), SCHEEL (avril 1903) et par WOLTERECK (par 500 m.) ; à Marseille, par DRZWECKI (mai 1903) ; à Rovigno par REITZENSTEIN (mai 1903) ; à Messine par R. HERTWIG (mars 1899) ; à Chypre et à Bergen par MAAS. Il y avait des Fritillaires dans tous ces planctons, mais l'auteur ne dit pas quelles espèces et si toutes étaient parasitées. Il me semble très peu probable, étant donné ce que l'on sait de la répartition géographique de *F. pellucida*, que celle-ci ait été pêchée à Bergen. Toutes les autres données confirment ce que j'ai dit à ce sujet.

Comme l'on voit, c'est surtout chez *Fritillaria pellucida* que les *Neresheimeria* ont été rencontrées et c'est chez cette espèce, à peu près uniquement, qu'elles ont été étudiées. Des deux formes distinguées par NERESHEIMER, c'est *N. catenata* qui est, de beaucoup, la plus commune. C'est celle que j'ai revue moi-même à Banyuls et à Villefranche. Je la considère comme le type du genre.

Neresheimeria catenata NERESHEIMER 1903

Fig. 195-200, pl. XVIII.

Lohmania catenata NERESHEIMER (1903, p. 757-760, fig. II et III).

Lohmanella catenata NERESHEIMER (1904, p. 137-166, pl. X, fig. 1, 3, 5, 7, 13; pl. XI, fig. 15, 21, 24.

Neresheimeria catenata UEBEL (1912, p. 461).

FRÉQUENCE. — On vient de lire tout ce qui concerne la répartition œcologique et géographique de *Neresheimeria catenata*. Rappelons seulement que NERESHEIMER l'a trouvée aussi chez *F. haplostoma* FOL. L'auteur ne donne pas de renseignements très précis sur sa fréquence chez ces deux Appendiculaires. A Banyuls, je ne l'ai observée qu'à deux reprises, dans l'essaim du 21-23 novembre 1906 et dans celui du 26-28 mars 1907 qui m'ont fourni, tous deux aussi, *Apodinium mycetoides*. Je ne l'ai point revue dans les autres essais de *Fritillaria pellucida*, observés à Banyuls et à Villefranche, en mars 1911, je n'en ai trouvé que deux exemplaires. Dans les essais de novembre 1906 et de mars 1907, les parasites étaient assez abondants. J'ai estimé à 10 p. 100 environ, la proportion des individus infectés.

SITUATION DANS L'HÔTE. — On connaît déjà l'aspect général du parasite et sa situation dans l'hôte. LOHMANN, qui est un spécialiste des Appendiculaires, le situe dans la « cavité génitale » des Fritillaires. C'est là aussi que le place NERESHEIMER.

Il est de fait qu'aux stades avancés, le parasite occupe, à peu près exactement, l'espace qui, chez l'hôte normal mûr, est pris par le testicule. Mais je ne pense pas, l'on verra pourquoi, qu'il s'introduise et se développe dans la glande génitale même.

Il est souvent par une de ses extrémités renflée en une sorte de tête, (*Kopfstück* de NERESHEIMER), au contact de la face postérieure de l'estomac.

C'est le cas, semble-t-il, pour tous les parasites observés par NERESHEIMER. Mais j'en ai rencontrés, moi-même, dont la tête était fort éloignée de la poche intestinale (fig. CXLIV).

« TÊTE » et RHIZOÏDES ». — La tête qui m'a paru, dans bien des parasites, plus élargie et plus aplatie que ne la figure NERESHEIMER porte, à sa périphérie, sur toute sa partie en saillie, de très longs rhizoïdes en manière de pseudopodes. J'ai vu ceux-ci plus nombreux, plus longs, plus fins que chez les parasites étudiés par NERESHEIMER. Ils rayonnent dans toute la région postérieure du corps de l'Appendiculaire. Quelle que soit

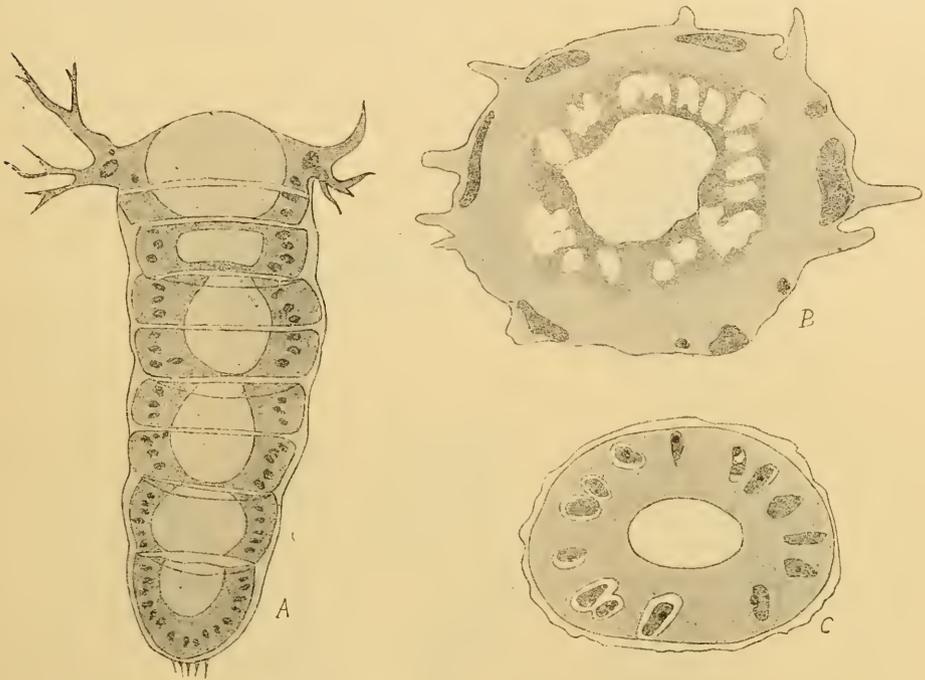


FIG. CXL. *im* NERESHEIMER (1904). *Neresheimeria catenata* (NERESH.); a, parasite entier, coupe longitudinale b, coupe transversale dans la région des « noyaux pseudopodiaux » ; c, coupe à travers un segment moyen.

la distance qui sépare la tête du parasite de l'estomac de l'hôte, il y a toujours des rhizoïdes qui atteignent cet organe et s'étalent à sa surface. Mais tant s'en faut qu'ils soient tous orientés de ce côté. J'en ai vu, même, dirigés en arrière. Il semble que, chez ses parasites fixés NERESHEIMER n'ait eu ni la tête, ni les rhizoïdes, dans leur complet étalement, ou que leurs fines extrémités aient été altérées ou rendues invisibles par la coagulation fixatrice.

ARTICLES. — A cette tête fait suite, chez le parasite bien développé, une série d'articles — il y en a jusqu'à 10 — qui seraient sphériques, s'ils ne se comprimaient les uns les autres et ne se divisaient transversalement

par rapport à l'axe du parasite. Chez les parasites de NERESHEIMER, ces articles sont toujours d'autant plus petits qu'ils sont plus éloignés de la tête. Chez plusieurs des miens, c'était l'inverse (fig. CXLIV).

STRUCTURE PLASMODIALE DES ARTICLES — Ces articles sont formés d'un cytoplasme homogène et hyalin, absolument incolore et sont creusés au centre d'une cavité qui varie de la forme d'un fuseau à celle d'une sphère ou même d'une lentille, selon la forme de l'article. Les cloi-

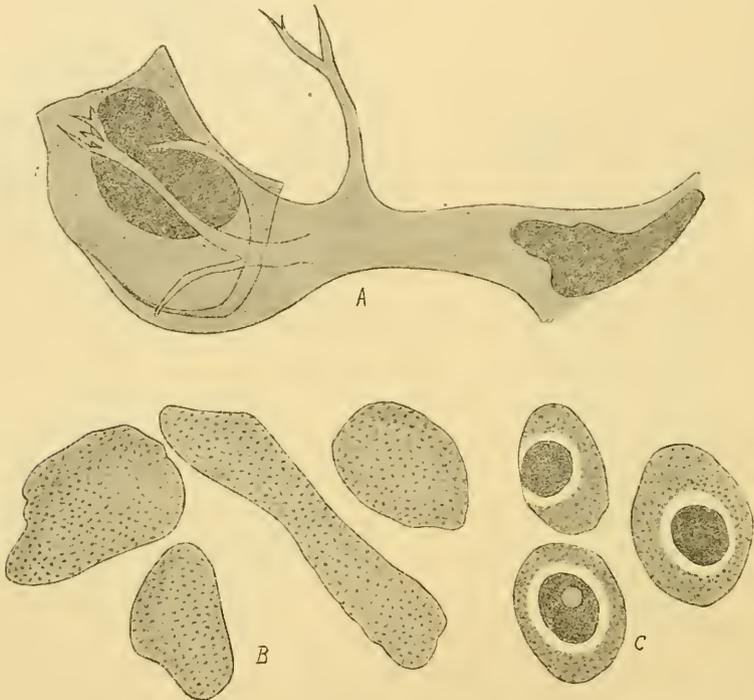


FIG. CXLII. *in* NERESHEIMER (1904). *Neresheimeria catenata* (NERESH.); a, pseudopode avec « noyau pseudopodial » enserrant une cellule de l'hôte; b, « noyau pseudopodiaux »; c, « noyaux du corps ».

sons qui séparent ces cavités sont très minces et, même, souvent, incomplètes. Dans l'épaisse paroi cytoplasmique, les noyaux sont rangés en une assise régulière. Contrairement à ce qu'a constaté NERESHEIMER, ces noyaux sont très visibles *in vivo*. Ils apparaissent comme ceux des *Paradinium* sous l'aspect de vacuoles bien délimitées, et ils montrent même, en leur centre, à un examen attentif, le nucléole que NERESHEIMER a coloré chez ses parasites fixés.

Il est un point très important sur lequel je suis en désaccord avec cet auteur. NERESHEIMER a vu plusieurs fois des limites cellulaires entre ces

noyaux et il a tendance à considérer la paroi des articles comme un épithélium. Il la désigne couramment sous le nom de « Zellschicht ». Je la tiens au contraire pour un plasmode aussi parfait que celui des *Paradinium*. Et NERESHEIMER reconnaît lui-même que c'est bien un véritable plasmode que représentent toutes ses figures (sauf une, dessinée d'après le vivant), même les images des coupes : « Die Zellgrenzen sind, wie gesagt, am konservierten und gefärbten Tier nicht wahrnehmbar (auch durch Indulia konnte ich sie nicht sichtbar machen). » Et DOGIEL (1908), qui a étudié un exemplaire de *Lohmanella*, n'a pu, lui non plus, constater de limites cellulaires. Jamais, sur le vivant, je n'ai vu de cloisonnement.

STRUCTURE PLASMODIALE DE LA TÊTE.

— La structure de la tête diffère notablement de celle des articles. NERESHEIMER a particulièrement bien mis en évidence ces différences. Elles apparaissent déjà sur le vivant. Au centre de la tête, on reconnaît bien une assise de noyaux, semblable à celle des articles. Mais, dans tout ce qui forme le bourrelet céphalique, dans toute la région d'où naissent les rhizoïdes, ils font défaut et sont remplacés par de grosses masses nucléaires granuleuses, irrégulières de forme, et d'ailleurs difficilement visibles *in vivo*.

Sur les coupes, NERESHEIMER nous montre que ce bourrelet est constitué par un cytoplasme plus colorable que celui des articles ; que les noyaux, au lieu d'être ellipsoïdaux, de taille égale, avec un nucléole en leur centre, sont de forme irrégulière, de dimensions inégales, sans différenciation nucléolaire. Ils sont

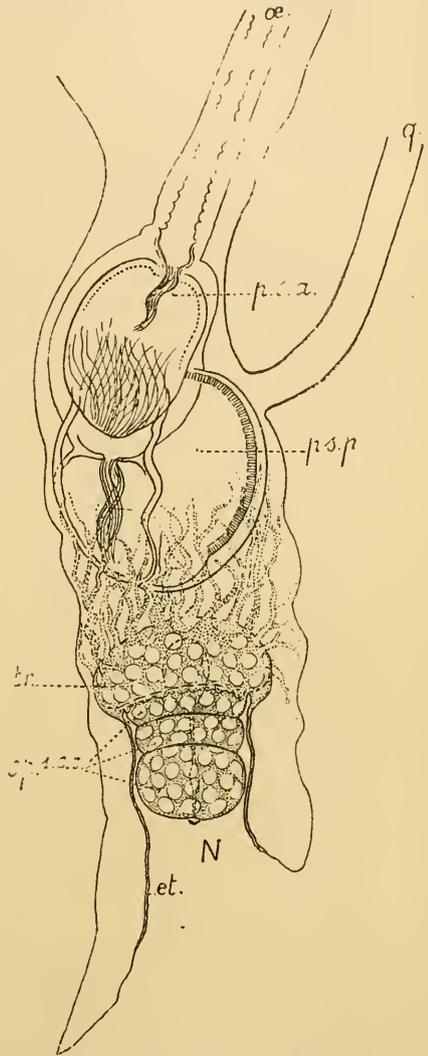


FIG. CXLIII. *Neresheimeria catenata* dans *Fritillaria pellucida* vue de profil (côté droit), pour montrer l'ouverture béante de l'étui (et) en arrière ; œ, œsophage ; p. c. a. poche stomacale antérieure ; p. c. p. poche stomacale postérieure. N. *Neresheimeria* : tr, trophomère ; sp¹, sp², sp³, gonomères successifs ; et : étui ; q. queue ($\times 190$). Les noyaux pseudopodiaux ne sont pas représentés.

notablement plus gros que ceux des articles : 13 à 51 μ , contre 12 à 15 μ . Ils ne sont point, comme ces derniers, disposés en une assise régulière. Ce sont les « Pseudopodienkerne ».

ÉTUI ET RHIZOIDES POSTÉRIEURS. — Le bourrelet céphalique se prolonge vers l'extrémité postérieure du parasite, par une membrane souvent épaissie à son origine, et là, quelquefois nucléée, partout ailleurs, très mince et anhiste, qui protège comme le ferait un étui, toute la série des articles. A l'extrémité postérieure, elle recouvre et coiffe le dernier article. Là, elle est légèrement épaissie et sa face externe est hérissée de prolongements ressemblant aux rhizoïdes céphaliques, mais beaucoup plus courts.

Cette membrane, issue du bourrelet céphalique, enveloppe donc le corps de toutes parts. NERESHEIMER rapporte qu'il a hésité un instant à attribuer cette membrane au parasite plutôt qu'à l'hôte. Mais, sa continuité avec la tête l'a convaincu que la première interprétation était la bonne. C'est précisément de quoi nous discuterons tout à l'heure.

FORMATION ET MULTIPLICATION DES ARTICLES (DÉBUT DE LA SPOROGENÈSE). — Le parasite se développe par multiplication des articles. La croissance paraît surtout localisée au pôle « céphalique ». L'article antérieur s'accroît, puis se scinde par étranglement, formant ainsi un nouvel article. Les articles ainsi formés sont capables, eux-mêmes, de se diviser. Quand le parasite s'est suffisamment accru pour affronter la marge postérieure du corps, la membrane d'enveloppe se rompt là où elle porte les petits rhizoïdes et la cavité du parasite s'ouvre largement à l'extérieur. Les articles qui ne se compriment plus les uns les autres s'arrondissent et se libèrent sous forme de corps blastuléens sphériques, à cavité centrale, que NERESHEIMER appelle les « blastoformes ». Leur sort est inconnu.

J'ai pu suivre, sur une Fritillaire bien vivante, pendant une demi-journée entière le processus de la sporogenèse — car il n'est pas douteux, pour moi, que les « blastoformes » ne soient qu'un stade préparatoire à la formation de flagellisporos, comme sont, par exemple, les gonosphères des *Paradinium*.

Isolée du bocal de pêche à 10 h. 30 du matin, la Fritillaire présentait une *Neresheimeria* à 3 articles, y compris le céphalique. Son étui, largement ouvert à l'extérieur, témoignait que le parasite sporulait depuis un certain temps déjà. Je désignerai les articles, à partir de la tête, par les lettres A, B, C; A sera la tête.

A 10 h. 50, A s'était notablement accru.

A 11 h. 10, A s'est scindé et a formé un article étroit et fortement comprimé. A₁; B et C, sans s'accroître, ont tendance à s'arrondir. C présente,

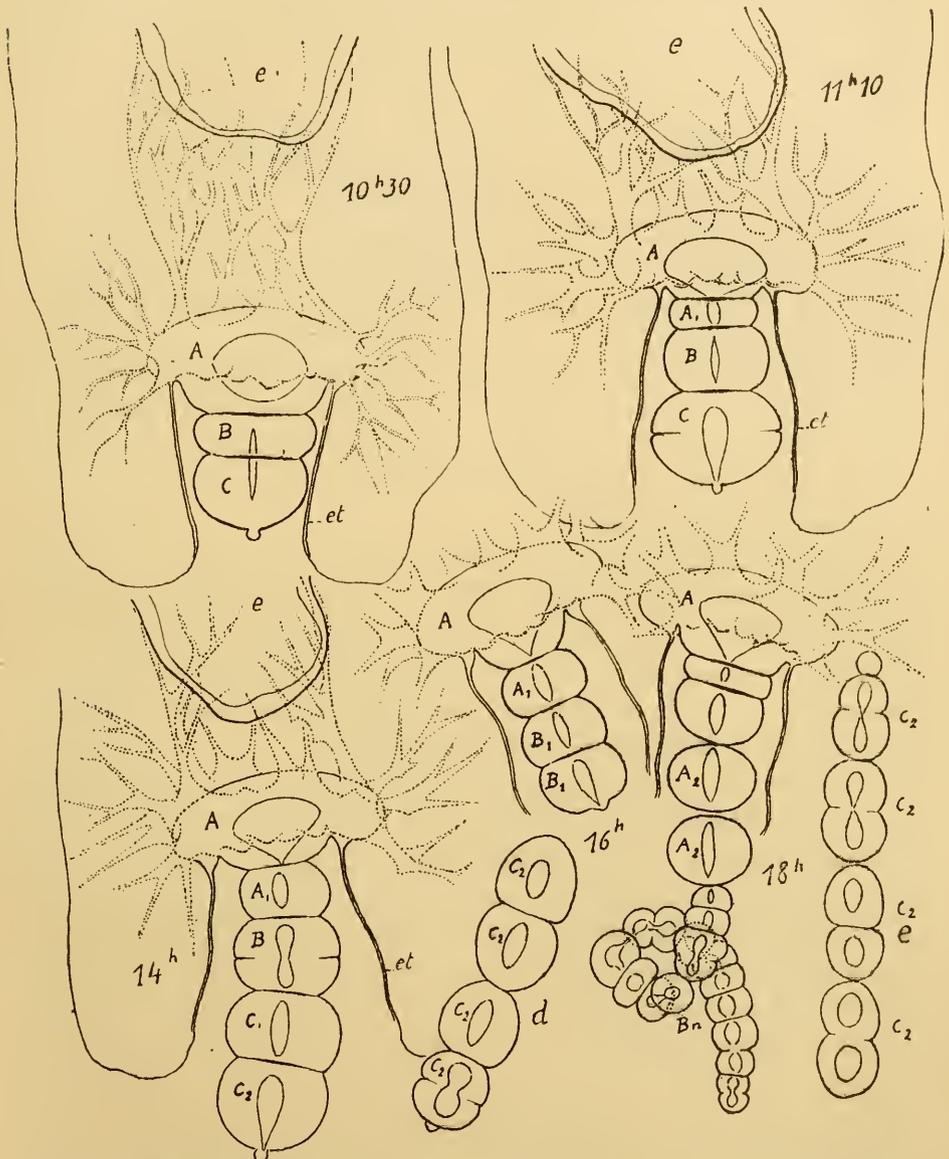


FIG. CXLIV. *Neresheimeria catenata* observée vivante pendant huit heures dans une *Fritillaria pellucida*; e, estomac de la Fritillaire; et, étui du parasite, largement ouvert en arrière. ($\times 190$).

selon son équateur, l'indication d'un sillon de scission. Notons, la présence à son pôle postérieur, d'une sorte de bouton pédiculé.

A 14 h., A ne s'est pas modifié. A₁ s'est arrondi, B présente un sillon de scission, C s'est complètement divisé en C₁ et C₁.

A 16 h., A et A₁ ne se sont pas modifiés. B s'est à peu près complètement divisé en B₁ et B₁. Tout ce qui est issu de C est sorti de l'étui et gît au fond du vase. C'est un chapelet de 4 articles plus ou moins sphériques, dont le dernier est en voie de scission : C₂ C₂ C₂ C₂. A noter que le diamètre de ces articles est bien inférieur à celui de B. La paroi s'en est, aussi, beaucoup amincie. La masse du parasite se fragmente sans s'accroître. Les noyaux conservent leur volume primitif. Ils ne se multiplient pas. A chacun des pôles libres se voit un petit bouton. C'est évidemment le reste d'un pont d'étirement, dont l'existence prouve la solidarité des différents articles de la chaîne.

A 18 h., l'interprétation est devenue difficile : il semble que A ait formé un nouvel article qui s'est lui-même divisé; que A₁ se soit scindé en deux A₂ et A₂, que B ait subi une série rapide de scissions aboutissant à la formation d'un chapelet de 8 petits articles qui sont, eux-mêmes, tout près de se scinder en deux.

Ce chapelet tient encore à la souche, mais il sort en partie, de l'étui et forme boucle. Quant aux articles C détachés, ils sont toujours quatre mais fortement étranglés ou même scindés.

A 22 h., les choses en sont restées là, mais les parasites sont en voie d'altération. Celle-ci se manifeste par l'apparition de vacuoles dans le cytoplasme qui, d'homogène, devient granuleux.

En une autre occasion, j'ai suivi de près et dessiné la scission de deux gros articles libérés d'une *Neresheimeria*. Les figures 200 représentent différents stades de cette multiplication et donnent l'indication des temps. L'un des deux articles portait, à son pôle libre, un corps en forme de couple, très réfringent et comme serti dans la paroi de l'article qui, autour de lui, présentait une striation, que je considère comme un vestige des pl's dus à l'étranglement de scission. Ce corps réfringent disparut dans la suite, sans que je puisse dire comment. On remarquera, sur toutes ces figures dessinées *in vivo*, la netteté des silhouettes nucléaires et l'absence de tout cloisonnement cellulaire.

STADES REÇULÉS DU DÉVELOPPEMENT. — Si la forme même de l'élément d'infestation est totalement inconnue, des stades reculés du développement ont pu être observés, qui sont fort intéressants à connaître pour l'interprétation du parasite.

NERESHEIMER en a fait une très bonne description et je reproduis ici

trois des figures de l'auteur et résume l'interprétation qu'il en a donnée.

Le stade le plus jeune est représenté par la figure CXLV A. On voit qu'il est constitué de deux parties bien distinctes. Une partie périphérique qui

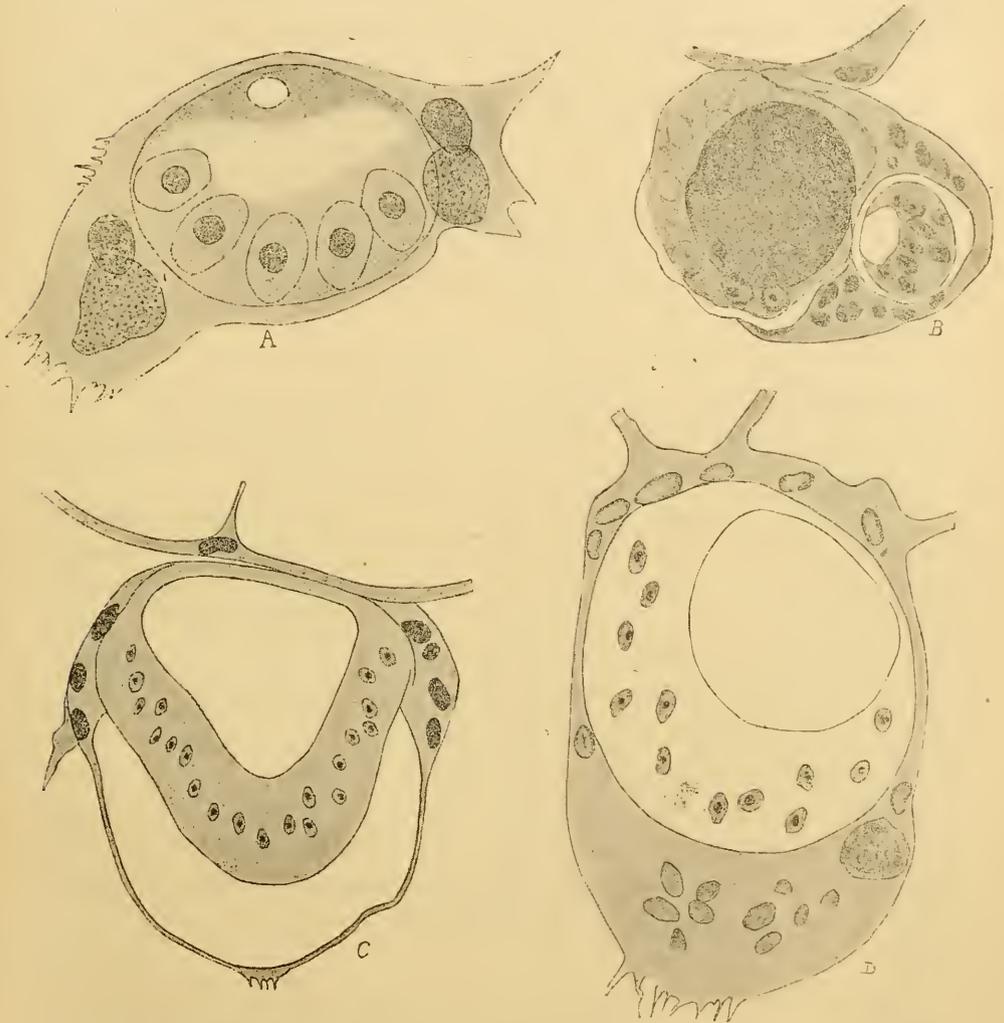


FIG. CXLV. *im.* NERESHEIMER (1904). *Neresheimeria catenata* (NERESH.) Très jeunes exemplaires « à deux feuilletts » (*zweischichtige*). Ces figures et en particulier la figure B, illustrent notre interprétation de *Neresheimeria* comme un parasite réduit au plasmode globuleux creux à noyaux nucléolés, se développant au sein d'un organe de l'hôte (masse syncytiale à gros noyaux granuleux ou noyaux pseudopodiaux).

est le plasma amœboïde, avec les gros et irréguliers « noyaux pseudopodiques » et une partie centrale, régulièrement ellipsoïdale avec les noyaux bien calibrés du type des noyaux des articles. La masse centrale, creusée

d'une très petite cavité est incluse tout entière dans la masse amœboïde.

La figure OXLV B montre un parasite plus développé. La cavité de la masse centrale est un peu plus étendue ; les noyaux sont plus nombreux. La masse amœboïde englobe l'ovaire par ses rhizoïdes.

Stade plus avancé encore. On voit la masse amœboïde s'amincir sur les côtés du parasite. Elle devient l'étui que nous connaissons chez le parasite bien développé. On y voit la continuité de la membrane avec le bourrelet céphalique.

A tous ces stades, la limite entre la masse centrale et la masse amœboïde est des plus nettes. Dès le plus jeune — NERESHEIMER y insiste lui-même — le contraste entre les noyaux de l'une et ceux de l'autre est tout à fait manifeste.

Voici ce qu'il dit de l'organisme à ce stade : « Das Tier ist auf dieser Entwicklungsstufe völlig zweischichtig, es gleicht fast genau einer typischen *Gastrula*, nur scheint die Stelle, wo der Urmund zu suchen wäre, verschlossen, wenn auch hier die Kerne jetzt schon fehlen. »

INTERPRÉTATION DES STADES JEUNES. CE QUI REVIENDRAIT A L'HÔTE ET AU PARASITE. — Il semble que l'auteur, quelque peu fasciné par l'image gastruliforme qu'il avait sous les yeux, n'ait pas un instant douté que la masse amœboïde et la masse centrale fissent réellement, toutes deux, partie du parasite. Il avait cependant eu quelque hésitation, nous l'avons vu, sur l'attribution à la *Neresheimeria* de l'étui membraneux. Mais, c'est précisément parce qu'il constatait la continuité de cet étui avec le bourrelet céphalique qu'il se décidait à l'attribuer au parasite. Il posait donc en fait la nature parasitaire de la masse amœboïde. C'est bien cela, cependant, qui me paraît sujet à discussion. Et, contre la manière de voir de NERESHEIMER, je ferai tout d'abord valoir l'individualité des deux masses, l'une par rapport à l'autre, et leurs différences de structure, particulièrement de celle des noyaux.

Si les noyaux des articles sont d'un type très répandu chez les Protistes, ceux de la masse amœboïde, les « noyaux pseudopodiaux » ont tout l'aspect de noyaux de Métazoaires. Les figures même de NERESHEIMER et son texte expriment leur compète ressemblance avec ceux de la paroi stomacale : « Ein weiterer Beweis dafür (le rôle trophique de la masse amœboïde) ist mir die Ähnlichkeit zwischen diejenigen Kernen von Wirt und Parasit (les noyaux pseudopodiaux) die die Verdauungstätigkeit regeln. »

Par leur grande taille et leur contour irrégulier, ils rappellent ces noyaux hypertrophiés des cellules attaquées par les Grégarines ou envahies par les Coccidies, les gros noyaux de la cellule pariétale ou cellule hôte des *Gastrocystidæ*, ceux des lymphocytes de Polychètes infestés par les Microsporidies dites *Myxocystis*, et ceux du kyste réactionnel qui, chez les poissons et certains Arthropodes, emprisonne les amas microsporidiens que l'on nomme *Glugea*. La masse amœboïde serait donc un élément ou un organe propre à l'hôte, dans lequel le parasite aurait pénétré et resterait complètement inclus, jusqu'à ce qu'il le rompe, après l'avoir distendu sous la poussée de sa masse croissante.

LA PLAQUE SYNCYTIALE » DE *Fritillaria pellucida*. — Mais ceci ne serait qu'une hypothèse toute gratuite et point acceptable, si nous ne pouvions montrer cet organe chez les Fritillaires indemnes de tout parasite. Or, cet organe existe et il est constant ; mais il ne semble pas avoir retenu, jusqu'ici, l'attention des zoologues. Je ne l'ai vu ni signalé, ni figuré par aucun de ceux qui ont étudié *Fritillaria pellucida* FOL. Je l'ai cependant observé chez tous les individus, immatures aussi bien que mûrs, que j'ai examinés. Je l'ai fait voir à Villefranche, à M. le professeur SALENSKY qui m'a dit ne l'avoir point, lui-même, remarqué. Il a été certainement omis dans le patient dénombrement des cellules qu'a fait ERICH MARTINI (1909) chez cette Appendiculaire.

Cet organe est situé au pôle postérieur du testicule, contre lequel il est intimement appliqué. Ceci fait qu'il est souvent difficile à voir, surtout lorsque le testicule est peu développé. Mais il se révèle toujours à un examen attentif. C'est une sorte de plaque syncytiale de forme irrégulière qui présente toujours, sur ses bords, des expansions ramifiées, en tous points semblables aux pseudopodes ou rhizoïdes céphaliques des *Neresheimeria*, mais beaucoup moins développés. Sur les bords de cette plaque, on peut voir, lorsqu'elle se présente favorablement, de gros noyaux à contenu granuleux et sans nucléole, qui mesurent de 17 à 20 μ .

L'étude des coupes montre qu'ils sont identiques aux « noyaux pseudopodiaux » de NERESHEIMER. Ils sont situés, comme ceux-ci, à la périphérie de la plaque et tout à la base des rhizoïdes.

Lorsque le testicule mûr aborde la paroi du corps, dans la région interfurcale, où s'ouvrira l'orifice évacuateur des produits génitaux, la plaque syncytiale s'étale entre le testicule et la paroi. C'est alors qu'elle est le plus visible et que sa constitution apparaît le plus nettement.

Cette plaque syncytiale, dont je ne connais ni la signification morpho-

logique, ni le rôle physiologique, existe plus ou moins développée, plus ou moins étalée, chez toutes les *Fritillaria pellucida*, même chez celles des essaims où aucune *Neresheimeria* ne fut observée. Et chez les Fritillaires d'essaims parasités, elle ne faisait défaut que chez les individus infectés. Son existence est à rechercher chez les autres Fritillaires.

HYPOTHÈSE RELATIVE AUX PREMIERS STADES DE L'ÉVOLUTION DU PARASITE. — Voici quelle conception je suis amené à me faire de l'évolution du parasite, à partir du moment de l'infestation jusqu'aux stades les plus jeunes décrits par NERESHEIMER : Le germe unicellulaire pénètre dans la cavité du corps de l'appendiculaire, dont les glandes génitales sont encore peu développées et va se loger dans l'organe syncytial. Le résultat de cette pénétration, est — réaction non rare — une hypertrophie de l'organe et de ses rhizoïdes, accompagnée d'une multiplication de ses noyaux, liée à une activité trophique accélérée. L'organe syncytial devient, en effet, l'organe nourricier du parasite — NERESHEIMER affirme, lui-même, ce rôle — l'intermédiaire par lequel celui-ci tirera ses nutriments du testicule d'abord, avec lequel il est en contact immédiat, et qui est progressivement résorbé, de l'ovaire ensuite qui subit le même sort, puis, de l'estomac, au niveau duquel il est conduit de proche en proche.

La fig. 14, pl. X, de NERESHEIMER, nous montre un stade de cette évolution : l'englobement du jeune ovaire par l'organe syncytial fortement accru et contenant, dans une vacuole, le parasite dont la forme blastuléenne s'est déjà réalisée. J'insiste ici à nouveau sur ce que toutes les figures que NERESHEIMER a données des stades jeunes montrent la masse parasitaire, sans continuité avec la masse syncytiale.

Nous aurions, en somme, ici, quelque chose de tout à fait analogue à ce que MRAZEK (1910) a fait connaître, relativement au parasitisme des *Myxocystis* chez les Oligochètes. Cet auteur a montré que l'organisme ainsi dénommé, et considéré, jusqu'alors, comme un genre spécial de Microsporidies, n'était autre chose qu'un complexe formé par la cellule hôte, le leucocyte de l'Annélide considérablement hypertrophié, dont le noyau s'est lui-même, accru et multiplié, et par la microsporidie qui a envahi cette cellule. Le leucocyte a édifié, de toutes pièces, à sa surface, une brosse absorbante. La formation de cette brosse, l'accroissement du leucocyte, la multiplication de ses noyaux, sont autant de preuves que son activité trophique s'est accrue sous l'effet du parasite, et tout à son bénéfice.

J'ai fait connaître moi-même (1910) des faits de même ordre, dans l'histoire du kyste de Gilruth, ce sporozoaire énigmatique de la caillette des Ovidés. Là, il n'est pas encore possible de dire si c'est une cellule épithéliale ou un leucocyte mononucléaire qui est parasité. Quoiqu'il en soit, cette cellule s'hypertrophie sous l'action du parasite dans de telles proportions que son diamètre devient de quinze à vingt fois celui de l'élément indemne. Le noyau s'accroît de même. Cette cellule, la cellule pariétale du kyste de Gilruth, se recouvre, elle aussi, d'une brosse très dense, dont les cils s'insinuent dans les interstices cellulaires de la muqueuse stomacale. Le parasite qui reste pendant toute sa croissance et sa sporulation¹ complètement inclus au centre de cette cellule ne peut se nourrir que par son intermédiaire.

Tout récemment, GILRUTH et BULL (1912) ont trouvé, chez les Marsupiaux, plusieurs parasites tout à fait voisins de *Gastrocystis gilruthi* CHATTON et ont vérifié chez eux que la cellule pariétale appartenait bien à l'hôte. Chez tous, elle se présente avec les mêmes caractères de cellule nourricière, énormément hypertrophiée, à surface absorbante. Chez *Haplogastrocystis macropodis*, la brosse prend l'aspect d'un véritable chevelu.

L'accroissement de la plaque syncytiale, l'épanouissement considérable des rhizoïdes sont, je crois, dans le cas des *Neresheimeria*, des phénomènes de même ordre que ceux dont je viens de rappeler l'existence chez les *Myxocystis* et les *Gastrocystidae*.

CE QUE SERAIENT LA NERESHEIMERIA INTÉGRALE ET SES AFFINITÉS².
— *Neresheimeria*, telle qu'elle a été comprise jusqu'ici, serait ainsi un

1. Je ne dis ni schizogonie, ni sporogonie.

2. Ce chapitre était déjà rédigé lorsque parut la description par B. COLLIN (1913) d'un Ellobiopsidé ectoparasite des Nébalies : *Parallobiopsis Coutieri* (v. p. 395), qui offre avec *Neresheimeria* des analogies qu'on ne peut méconnaître :

1° Etat plasmodial du corps, segmentation en articles qui se séparent par cloisonnements successifs d'un article proximal (trophomère).

2° Existence dans l'article proximal d'une couronne de gros noyaux trophiques et de nombreux petits noyaux générateurs, qui seuls passent dans les articles distaux lors du cloisonnement.

Les noyaux trophiques qui ne peuvent être considérés ici que comme appartenant en propre au parasite, rappellent par leur structure leur situation et leur rôle, les noyaux pseudopodiaux de *Neresheimeria*.

Ces analogies, et plus généralement cet exemple, que nous rencontrons pour la première fois chez les organismes qui nous occupent, d'un dualisme nucléaire certain, affaiblit quelque peu la valeur de l'hypothèse que nous venons d'exposer. Nous ne pensons pas cependant nuire à l'orientation des recherches futures en la maintenant. Il faut d'ailleurs tenir compte de cette différence importante entre les deux parasites : discontinuité entre le cytoplasme à gros et le cytoplasme à petits noyaux chez *Neresheimeria*, fusion de ces deux cytoplasmes chez *Parallobiopsis*. Notre conception de la nature et des affinités de *Neresheimeria* n'est, d'ailleurs, pas strictement solidaire de l'hypothèse de sa nature hétérogène. Le cas de *Parallobiopsis*, où l'on voit une sporulation à flagellispores s'ébaucher dans l'article distal ne peut que nous confirmer dans notre opinion que *Neresheimeria*, quelle que soit par ailleurs sa structure n'est point un être à deux feuilletts embryonnaires, mais un plasmode de protiste.

complexe formé de la plaque syncytiale et du parasite proprement dit. Celui-ci, la *Neresheimeria* intégrale, serait seulement le plasmode à noyaux ellipsoïdaux nucléolés.

C'est du parasite ainsi compris que nous pourrions essayer, maintenant, d'entrevoir les affinités. Sa structure et ce que nous connaissons de son évolution sont fort simples. C'est un plasmode endocellulaire sphérique et creux, qui se nourrit par l'intermédiaire de la plaque syncytiale, et s'accroît à son intérieur. Il bourgeonne à l'un de ses pôles, des articles sphériques et creux comme lui, eux-mêmes capables de division, qui se séparent et se libèrent, sous forme de corps qui seraient blastuliformes s'ils étaient cloisonnés.

La structure cytologique de ce plasmode est celle d'un *Paradinium*. Le mode de croissance localisée, le processus de bourgeonnement de ce plasmode, c'est la croissance hétérogène, c'est l'expulsion des masses plasmodiales chez *Paradinium Poucheti*. Les « blastoformes » de NERESHEIMER, ce sont nos gonosphères ! Il y a, cependant, des différences notables entre les deux organismes : 1^o le plasmode de *Neresheimeria* a une forme et une extension définies. Cela tient, évidemment, à ce qu'il est endocellulaire et limité dans sa croissance par le volume de la masse même qui le contient. Il est sphérique, comme est sphérique le plasmode des *Syndinium* aux stades encapsulés ; 2^o le plasmode de *Neresheimeria* est creux.

HOMOLOGIES ET SIGNIFICATION DE LA CAVITÉ. LA CONCEPTION DES BLASTULOÏDEA. — C'est la cavité du plasmode qui a valu au parasite d'être considéré comme un Mésozoaire. C'est par elle que NERESHEIMER caractérise les *Blastuloïdea*. Quelle est donc la valeur de ce caractère ? DOGIEL, pour qui *Neresheimeria* est un Mésozoaire, à la condition qu'elle soit un *Catenata* et non un *Blastuloïdea*, a déjà fait remarquer que des cavités semblables à celle de *Neresheimeria* se rencontrent chez des Protozoaires ; en particulier chez beaucoup de Périдиниens et chez la Chytridinée *Blastulidium pædophtorum* C. PÉREZ.

Pour ce qui est des Périдиниens, c'est probablement à la « lacune aqueuse » que DOGIEL fait allusion. L'homologie de cette formation à la cavité de *Neresheimeria* ne me paraît pas très manifeste. Par contre, elle me paraît très saisissante avec la cavité que nous avons observée dans le plasmode des *Syndinium* parasite des *Clausocalanus* (p. 307, fig. CXXXV bis). Cette cavité m'a paru constante chez ces parasites, aux stades moyens de leur développement. Or, elle fait toujours défaut dans l'espèce, très voisine, parasite des *Paracalanus* et des *Corycæus*. Chez les *Syndinium* au

moins, l'existence d'une cavité, dans le plasmode, a toutes les apparences d'un caractère tout à fait secondaire, propre au plus à distinguer des espèces.

La cavité que présente *Blastulidium pædophthorum* est non moins intéressante à considérer ici. Cet organisme est parasite dans les œufs de divers Cladocères. J'ai montré que ses germes étaient des flagellisporés à un flagelle (chytridiospores) et que sa place était, par conséquent, dans les Chytridinées (1908), tout à côté des *Olpidium*, dont diverses espèces sont parasites des œufs de Rotifères. Entre les deux genres, il n'y a, morphologiquement, que cette différence : le sporange est creux chez le premier, plein chez le second. Ici non plus, la cavité n'a nullement la signification et la valeur que lui attribue NERESHEIMER chez le parasite des Fritillaires¹.

LA SIGNIFICATION DU DÉVELOPPEMENT CATÉNULAIRE. LA CONCEPTION DES CATENATA. — Ce n'est pas seulement contre la conception des *Blastuloïdea* que *Blastulidium pædophthorum* nous fournit des arguments. Ceux dont il nous arme contre la conception des *Catenata* sont tout aussi saisissants.

Au point de vue de la reproduction, les *Blastulidium* diffèrent des *Olpidium* par l'existence d'une multiplication endogène plasmotomique, que PÉREZ 1905 a bien décrite et que j'ai revue moi-même. Les corps blastuliformes s'allongent, s'étirent en haltères, puis, se divisent. Il y a là quelque chose qui, DOGIEL l'a remarqué déjà, rappelle beaucoup la scission des articles chez *Neresheimeria*. Il arrive même que plusieurs scissions, s'ébauchent en même temps, le long d'un parasite étiré, et qu'il se produise une véritable chaîne. Chez des Chytridinées très voisines, celles qui constituent la tribu des Ancylistées et particulièrement chez les *Catenaria*, les articles restent plus ou moins étroitement unis. Et la chaîne ainsi formée est le stade le plus durable du parasite. Le genre *Catenaria*, dont les espèces vivent en parasites dans la cavité générale des Nématodes et des Rotifères, s'imposait, par son organisation, par son nom, et, aussi, par son ancienneté, comme le type des *Catenata*. Mais on ne pouvait, bien entendu, ranger dans ce groupe les *Olpidium*, les *Chytridium*, les *Sphaerita*, etc.,

1. D'ailleurs, l'étude des stades jeunes montre que la cavité du parasite n'est pas primitive. Elle est d'abord très réduite et ne se développe qu'au cours de la croissance.

1. Je puis, maintenant que la nature flagellée des *Blastocystis* est établie (CHATTON 1917, *loc. cit.* p. 350), faire remarquer l'analogie étroite qui existe entre les sphères plasmodiales à grande lacune centrale de ces parasites et la structure des articles de *Neresheimeria*. Comme ces derniers, d'ailleurs, les *Blastocystis* sont capables de multiplication par scission.

qui n'ont pas de multiplication plasmotomique, ni même les *Blastulidium* dont la multiplication plasmotomique ne produit pas de chaînes durables.

On eût pu, par contre, y comprendre tous ceux des vrais Péridiniens (*Ceratium*, *Dinophysis*, *Gonyaulax* etc.) qui forment des chaînes linéaires exactement comparables à celles non génétiquement polarisées d'*Haplazon lineare* où toutes les cellules se multiplient parallèlement.

On aurait dû surtout y inclure certains ciliés astomes (*Anoplophrya*, *Polyspira*) à bourgeonnement caténaire, à chaînes par conséquent morphologiquement polarisées.

DOGIEL n'est cependant pas allé jusque-là. Il a prudemment restreint son groupe à ne comprendre que des organismes dont l'évolution complète et les affinités étaient encore inconnues. C'était le condamner dès sa naissance.

ANALOGIES AVEC PARADINIUM POUCHETI. — Aussi, n'imiterons-nous pas cet auteur. Nous laisserons *Neresheimeria* dans son isolement provisoire, sans, toutefois, nous interdire de rechercher, parmi les organismes que nous connaissons, ceux avec lesquels elle semble présenter le plus d'analogies. Ce sont, incontestablement, les *Paradinidæ*, et, en particulier, *Paradinium Poucheti*.

Ces analogies sont : 1° la structure plasmodiale, à gros noyaux vésiculeux, nucléolés ;

2° La croissance localisée. A cet égard, l'article céphalique de *Neresheimeria* correspond, sinon pas sa structure, du moins par la prolifération active dont il est le siège, aux blastodes des *Paradinium*. La série des articles, qui se divisent beaucoup plus qu'ils ne s'accroissent, est quelque chose comme le plasmode quiescent ;

3° L'expulsion périodique de masses plasmodiales, d'où il résulte que la sporogénèse est extérieure à l'hôte, comme chez *Paradinium Poucheti*. Les blastoformes de *Neresheimeria* seraient donc comparables aux gonosphères de *Paradinium*. DOGIEL a déjà comparé les sporanges de *Blastulidium* avec les blastoformes de *Neresheimeria*, et émis l'idée que ceux-ci, comme ceux-là, se résolvaient en définitive en spores. Je suis bien convaincu qu'il en est ainsi. Le « blastoforme » de NERESHEIMER, tel qu'il se détache de la souche ne peut être considéré comme la forme de reproduction. Ce n'est point une blastula, ce n'est point une larve, c'est un sporange. Je l'ai montré subissant, en dehors de l'hôte, une série de divisions sans croissance, conduisant à des formes de plus en plus petites¹. Nul doute que ces divisions n'aboutissent, en définitive, à la dissociation

des énergides du plasmode, et que, dans ces éléments individualisés, l'on reconnaisse les spores de quelque Flagellé dont elles fixeront, par leur morphologie, la place dans la classification. Je ne serais pas étonné que celle-ci soit parmi les Paradinides, ou tout à leur voisinage.

III. NERESHEIMERIA ET AMÆBOPHRYA.

Peut-être me fera-t-on grief de séparer ici *Neresheimeria* des *Amæbophrya* que NERESHEIMER comprenait aussi dans ses *Mesozoa Blastuloidea*.

Je rappelle que ces parasites ont été signalés, tout d'abord, chez les Acanthometrides par R. HERTWIG (1879) qui les considérait comme partie intégrante de l'hôte, et qui fit partager son opinion à BÜTSCHLI (1881) et à HÆCKEL (1887). FOL (1883) les revit chez *Sticholonche zanclea* et soupçonna leur nature parasitaire.

Celle-ci fut résolument admise par KOROTNEFF (1891) qui rapprocha le parasite des Orthonectides et par KEPPÈNE (1894) qui en fit un Acinétien, erreur dont COLLIN (1912), dans sa belle monographie de ce groupe, vient de faire définitivement justice¹. C'est à BORGERT (1897) que l'on doit l'étude la plus complète et la plus soignée des *Amæbophrya*. Je renvoie à cet auteur pour tout ce qui est de l'organisation du parasite et je me borne à reproduire ici sa conclusion : « Da nach Lage der Dinge manches unaufgeklärt bleiben musste, in mehrfacher Beziehung jedoch eigenartige Verhältnisse vorliegen, so wäre zu wünschen, dass erneute Untersuchung bald weitere Aufklärung über die behandelten interessanten Thierformen brächte. »

DOGIEL (1908) a lui-même fait une critique, d'après quelques observations personnelles, du rapprochement d'*Amæbophrya* de *Neresheimeria*. Mais elle se réduit à confirmer que, chez *Amæbophrya*, la structure est plasmodiale, comme chez *Neresheimeria*, ce qui pourrait aussi bien s'interpréter en faveur d'une parenté.

J'ai étudié moi-même quelques exemplaires d'*Amæbophrya*, chez *Sticholonche zanclea*, à Banyuls. Mes observations, d'ailleurs assez superficielles, ne m'ont rien appris de différent de ce qu'ont dit les auteurs. Mais, de l'ensemble de ce que je sais de ces organismes, je conserve l'impression qu'il n'y a, véritablement, aucune relation de parenté entre *Amæbophrya* et *Neresheimeria*. L'interprétation que j'ai proposée de cette dernière forme

1. NERESHEIMER mentionne qu'*Amæbophrya sticholonche* a été trouvé par DOFLEIN chez *Noctiluca miliaris*.

détruirait l'homologie que l'on établissait entre l'étui membraneux (qui appartiendrait à l'hôte) et l'enveloppe d'*Amæbophrya* aux stades invaginés, qui serait partie intégrante du parasite.

L'on pourrait être tenté de voir dans la « ciliation » spirale du corps un critérium crucial de distinction. Mais cette ciliation ne doit pas être interprétée sans prudence. Je ne pense pas qu'il s'agisse là de véritables cils, comme ceux qui revêtent le corps des Hétérokaryotes. Chez *Amæbophrya*, les « cils » ou groupes de cils correspondent aux noyaux et j'inclinerais pour cela à les considérer comme des flagelles. Ils me semblent tout à fait comparables aux flagelles d'*Orchitosoma parasiticum* (CHATTON 1913), avec lequel *Amæbophrya* présente, par ailleurs, quelques ressemblances. Je n'éprouverais pas de surprise à apprendre que les *Amæbophrya*, après leur sortie de l'hôte, se dissocient en autant d'éléments flagellés qu'ils présentent de noyaux, comme semble d'ailleurs le prouver, la condition monoenergide des tous premiers stades. La connaissance de ces éléments révélera, peut-être, les affinités de ce parasite. D'ici là, rien ne permet de le classer à côté des *Neresheimeria*.

Neresheimeria paradoxa NERESHEIMER 1904

Lohmanella paradoxa NERESHEIMER (1904, fig. II, VI, XIV).
Neresheimeria paradoxa UEBEL (1912).

NERESHEIMER ne désigne clairement ni le type de l'espèce, ni ses hôtes. Il la caractérise par la forme digitée, non ramifiée, des pseudopodes. qui peut n'être que l'expression d'un état physiologique du parasite.

LES ELLOBIOPSISIDAE COUTIÈRE, 1911

Sommaire

Historique ; compréhension du groupe, p. 382.

Genre *Ellobiopsis*, p. 384.

Genre *Staphylocystis*, p. 388.

Genre *Ellobiocystis*, p. 390.

Genre *Parallobiopsis*, p. 395.

Les *Ellobiopsidae* considérés dans leur ensemble, p. 397.

HISTORIQUE. COMPRÉHENSION DU GROUPE. — COUTIÈRE (1911) a créé la famille des *Ellobiopsidae* pour un ensemble de Protistes parasites des Crustacés pélagiques, dont le type est l'*Ellobiopsis Chattoni* CAULLERY (1910 a), que ce savant a considéré comme présentant avec les Périдиниens des affinités probables.

BATE (1888) est, semble-t-il, le premier qui ait fait mention de l'un de

ces organismes. C'est un parasite d'une crevette pélagique : *Pasiphaea cristata* BATE, pêchée par le Challenger aux îles Fidji. C'est, aujourd'hui, le type du genre *Staphylocystis* COUTIÈRE : *S. racemosus*.

THOMAS SCOTT (1896) fit aussi, dans un de ses nombreux mémoires sur la faune du Loch-Fyne (Ecosse), une très brève mention d'un parasite fixé sur les antennes de *Calanus finmarchicus*.

CAULLERY (1910 *a* et *b*) a retrouvé, à Banyuls-sur-Mer, ce parasite dont il a fait le type du genre *Ellobiopsis*. C'est à lui que l'on doit la première étude précise d'un de ces organismes. En 1911, APSTEIN, ignorant ces travaux, a mentionné et figuré, d'une manière très sommaire, et sans l'interpréter, un ectoparasite de divers Copépodes pélagiques des mers du Nord, qui est certainement un *Ellobiopsis*.

COUTIÈRE (1911 *a* et *b*) a étudié toute une série d'*Ellobiopsidae* parasites des crevettes bathypélagiques recueillies à bord de la *Princesse-Alice* et du *Pourquoi-Pas ?* Il les répartit en deux genres : *Staphylocystis* et *Ellobiopsis*, ce dernier comprenant 7 espèces.

Enfin, tout récemment, B. COLLIN (1913) a décrit, sous le nom de *Parallobiopsis Coutieri*, un ectoparasite des Nébalies, *Nebalia bipes* (O. FABR.), des canaux de Cette.

Les quatre genres ont un air de famille manifeste qu'ils tiennent d'un habitus à peu près semblable : corps généralement robuste, segmenté perpendiculairement à l'axe de fixation, protégé par une membrane lisse et continue; d'une structure partout indivise — plasmodiale — du contenu des articles, de conditions d'existence analogues : parasitisme ou commensalisme externe sur les Crustacés,; mais nous verrons que leur structure, tout en conservant certains traits généraux communs (existence de stades à noyaux mal individualisés), offre de très importantes variations. Les rapports réels de ces formes entre elles et leur place définitive dans la systématique des protistes ne pourront être fixés, que lorsque seront connus les stades préparatoires et les éléments de la reproduction dont on doit dire, maintenant, qu'on ignore à peu près tout.

Je n'ai pas étudié par moi-même ces organismes et ne les connais que par les préparations que MM. CAULLERY, COUTIÈRE et mon ami B. COLLIN ont bien voulu me montrer et les descriptions et les figures qu'ils en ont données. De ces documents, je n'extraierai ici que ce qui nous est indispensable pour donner une idée de leur structure et de ce que l'on connaît de leur évolution et discuter ensuite de leurs affinités qui sont encore bien obscures. Je résumerai d'abord l'étude objective des genres et des espèces,

d'après CAULLERY, COUTIÈRE et COLLIN et je considérerai ensuite l'ensemble de ces formes au point de vue de leur éthologie, de leur cytologie et de leur position systématique.

Genre **ELLOBIOPSIS** CAULLERY 1910 *a*

Ellobiopsis CAULLERY (1910 *a*, p. 440).

Ellobiopsis CAULLERY (1910 *b*, p. 201).

Non Ellobiopsis COUTIÈRE (1911 *a*, p. 409).

Espèce type du genre :

Ellobiopsis Chattoni CAULLERY 1910 *a*

Ellobiopsis Chattoni CAULLERY (1910 *a*, p. 440).

Ellobiopsis Chattoni CAULLERY (1910 *b*, p. 201-214, fig. A, B, C, et pl. V, fig. 3-14).

Type de l'espèce parasite externe de *Calanus helgolandicus* CL. ¹ à Banyuls-sur-Mer. Avril-mai.

NOTES. STATIONS. — *Calanus helgolandicus*¹ est un Copépode rare à Banyuls-sur-Mer. CAULLERY ne l'a observé qu'à deux reprises, le 15 avril et le 12 mai 1910. Je ne l'ai trouvé, moi-même, dans mes pêches, que tout à fait exceptionnellement et toujours à l'état d'individus isolés.

Par contre, il était fort commun, à Villefranche, à la fin de mars 1911. Ni là, ni à Banyuls, je ne l'ai vu parasité. CAULLERY a pu, le 12 mai 1910, jour où les *Calanus* étaient nombreux, recueillir une dizaine d'individus infestés. Mais la Méditerranée ne semble pas être l'habitat de prédilection du *Calanus helgolandicus*, ni le milieu le plus propre à l'expansion de son parasite.

L'un et l'autre paraissent être surtout des formes septentrionales : Au Loch Fyne, TH. SCOTT (1896) les trouve souvent en abondance. Il a pêché des *Calanus* parasités en plein mois d'août 1910. Dans la mer du Nord, et dans la Baltique, APSTEIN (1911) les a rencontrés en février, en août et en novembre, non seulement sur *Calanus finmarchicus*, mais aussi sur *Pseudocalanus* (sp. ?) et *Acartia Clausi*.

Ces trois auteurs s'accordent à reconnaître que le parasite est fixé le plus souvent sur les antennes ou, tout au moins, sur les appendices céphaliques.

MORPHOLOGIE. — Décrivons là brièvement, d'après CAULLERY. Le

1. Certains auteurs (SARS 1903, VAN BREMEN HAAG 1908) distinguent *C. helgolandicus* CL. de *C. finmarchicus* GÜNNER qui serait une forme exclusivement arctique. GIESBRECHT au contraire applique le nom de *C. finmarchicus* aux formes méditerranéennes.

stade le plus jeune qui soit connu est un petit corps ellipsoïdal, très semblable à un tout jeune *Oodinium*, dont le pôle fixé, légèrement atténué, se prolonge en un robuste tronc pédonculaire qui pénètre, sans se ramifier, mais en s'effilant quelque peu, très profondément, dans la cavité de

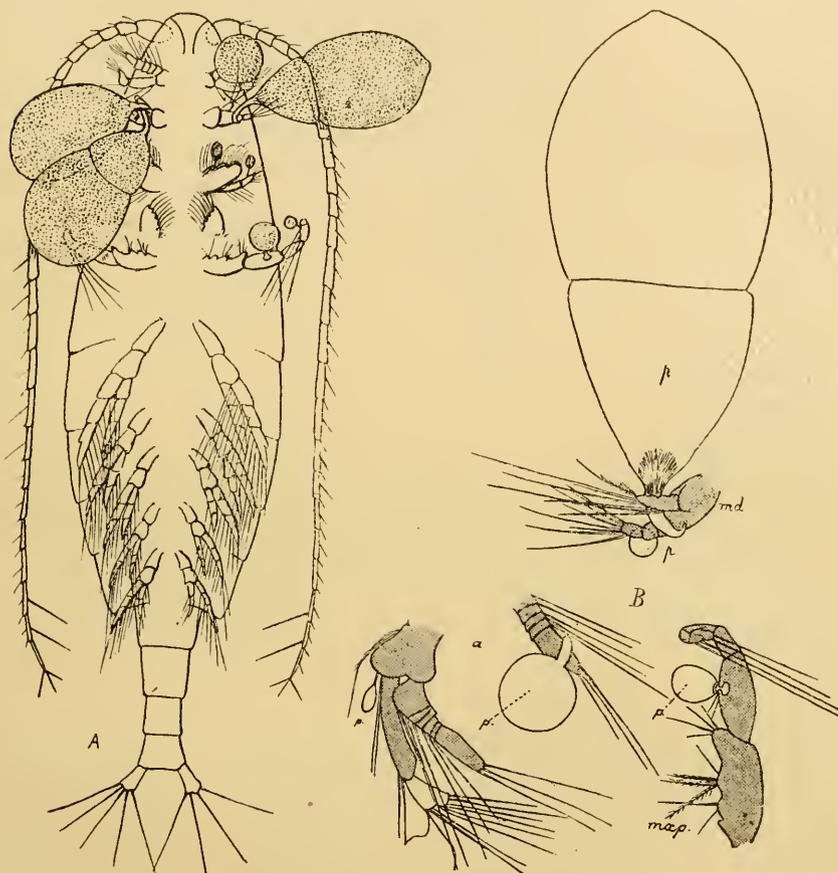


FIG. CXLV bis. im. CAULLERY (1910). *Ellobiopsis Chattoni* CAULL ; a, *Calanus helgolandicus* : porteur de parasites à différents états de développement ; b, ces mêmes parasites plus grossis.

l'appendice. A un stade plus développé, le parasite est devenu sphérique, puis piriforme.

Adulte, il mesure alors jusqu'à 700 μ de long sur 350 μ de large. N'était cette taille considérable et la robustesse du tronc fixateur, il rappellerait de très près *Apodinium mycetoïdes*. Et cette ressemblance va s'accuser encore : le parasite complètement accru se scinde, par une constriction transversale qui est, ici, beaucoup plus proche du pôle fixé que

du pôle libre, en deux masses que l'on est tenté, non sans raison, d'homologuer au trophocyte et au gonocyte des *Apodinium*.

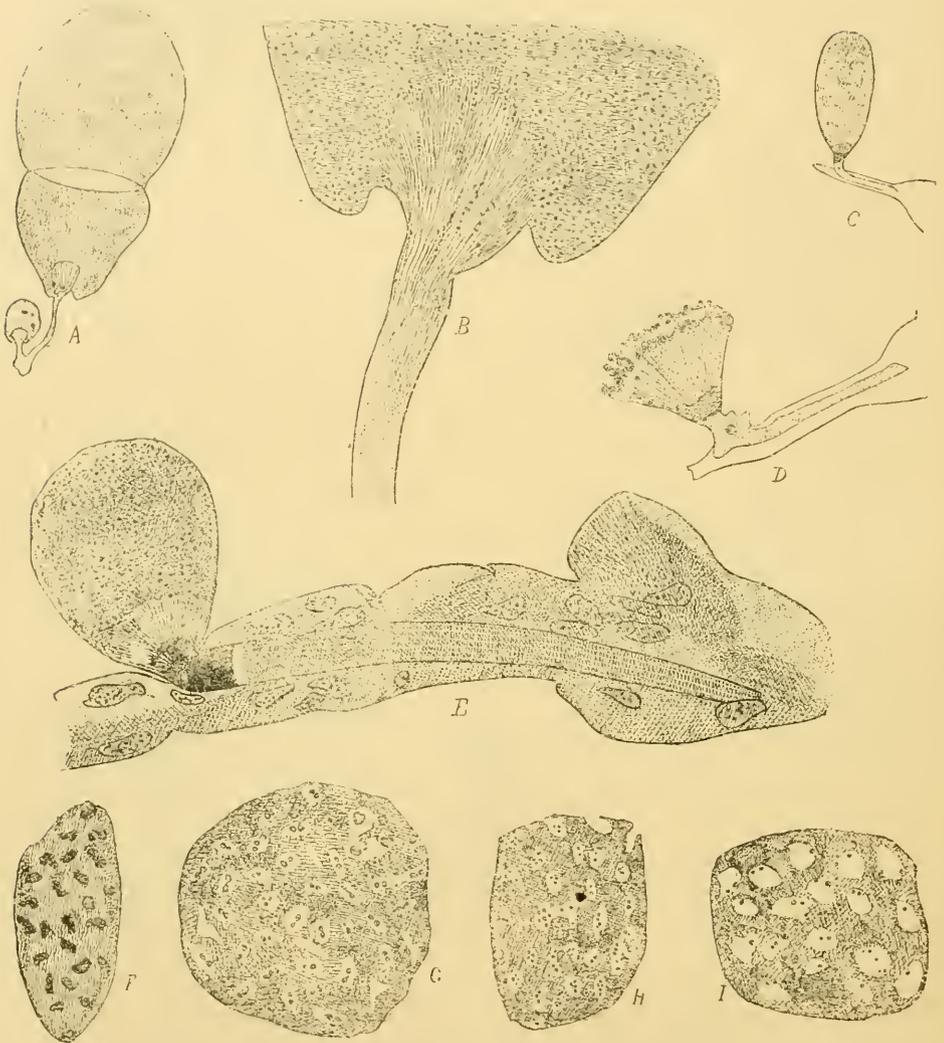


FIG. CXLVI. *im.* CAULLERY (1910). *Ellobiopsis Chattoni*; *a*, coupe longitudinale du stade le plus avancé, montrant la séparation des deux parties proximale et distale et la fixation par un pédoncule à un appendice de l'hôte coupé transversalement ($\times 45$); *b*, coupe de la portion basilaire du parasite précédent ($\times 280$); *c*, stade très jeune ($\times 280$); *d*, portion basilaire du même ($\times 750$); *e*, stade moyen montrant la tige de fixation engagée dans l'attache de l'hôte ($\times 280$); *f*, fragments de coupes d'*Ellobiopsis* à divers stades montrant l'aspect des particules chromatiques ($\times 1125$).

A tous ces stades, le parasite est incolore, translucide lorsqu'il est jeune, d'un blanc opaque lorsqu'il est gros, à structure uniformément et finement granuleuse, sans différenciations nucléaires apparentes. Il

est enveloppé d'une membrane continue, lisse, anhiste et résistante. A la jonction du pédicule avec le corps, on distingue, comme chez les *Oodinium*, une structure fibrillaire très accusée. Ce parasite qui, par son habitus général, son galbe et la structure de son pédoncule, tient à la fois des *Apodinium* et des *Oodinium* s'en montre très différent par sa structure nucléaire. C'est même à peine si, chez lui, l'on peut parler de noyaux, quel que soit le stade du développement.

STRUCTURE. — Aux stades jeunes, le cytoplasme est finement réticulé, sidérophile. Dans ses mailles, se voient des sphérules claires, qui paraissent représenter les noyaux. Plus tard, ces sphérules se chargent de matière sidérophile, et paraissent se diviser par étirement. Il est certain qu'elles se multiplient parallèlement à la croissance. A des stades plus avancés encore, ces sphérules qui, jusque-là, étaient à même le cytoplasme, se montrent entourées d'une auréole claire oblongue. Chez les parasites biloculés, la structure est différente dans les deux loges. Les figures de CAULLERY reproduites ici (CXLVI F. G. H. I.) représentent ces structures pour l'un des parasites.

Dans la loge proximale, le cytoplasme est très sidérophile ; les granules chromatiques sont groupés au sein d'auréoles claires. Dans la loge distale, le cytoplasme est moins chromatique, les auréoles sont plus étendues, mais elles ne contiennent qu'un ou deux granules très petits.

La structure du pédoncule est à peu près exactement celle du pédoncule d'un *Oodinium*. Elle est fibrillaire, surtout dans la région proche du corps, et dans celui-ci, les fibrilles s'épanouissent en une gerbe qui occupe une bonne part du pôle fixé. La tige interne à l'hôte est d'apparence homogène (ce qui tient vraisemblablement au tassement des fibrilles) ; elle se termine en cône mousse. C'est là, en vérité, la seule différence avec le pédoncule des *Oodinium*. Encore n'est-elle pas essentielle, car nous savons combien est variable, chez ces derniers, la manière dont se termine l'appareil fixateur.

Le corps et aussi, semble-t-il, le pédoncule, sont complètement enfermés dans une cuticule. Chez les parasites biloculés, chaque article du corps a sa paroi propre dans la région mitoyenne, où il existe même un vide lenticulaire, les deux segments n'étant au contact que suivant un cercle périphérique.

HYPOTHÈSE SUR L'ÉVOLUTION DU PARASITE. — L'évolution ultérieure du parasite n'a pu être suivie. CAULLERY suppose que le segment distal peut se détacher du segment proximal, et donner naissance à un grand

nombre de flagellispoires, dont l'appareil nucléaire serait déjà représenté par les « chromidies » ou plutôt les « sporéties » dispersées dans le cytoplasme.

En ce qui concerne l'évolution ultérieure du parasite, je partage complètement, pour les raisons que je donnerai plus loin, les présomptions de CAULLERY. Je ferai remarquer, dès maintenant, que l'une des figures d'APSTEIN, qui représente un *Ellobiopsis* apparemment plus avancé

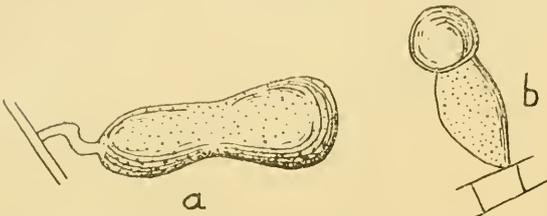


FIG. CXLVII. *im.* APSTEIN (1911). « Parasit 19 » sur les antennes et le céphalothorax de *Calanus*, *Acartia* etc., correspondant certainement à un *Ellobiopsis*.

dans son développement que ceux observés par CAULLERY, semble confirmer que le segment distal est destiné à se détacher, ou, tout au moins, à évoluer indépendamment du segment proximal. Ce segment distal,

porté sur le segment proximal fortement accru, s'est secrété une épaisse membrane kystique qui témoigne que sa période de végétation est terminée et qu'il est entré dans une phase de repos plus ou moins prolongée. L'accroissement du segment proximal prouve que celui-ci a, pendant ce temps, continué de végéter, et qu'il va, selon toute probabilité, se scinder à nouveau.

Genre **STAPHYLOCYSTIS** COUTIÈRE 1911

Ellobiopsis COUTIÈRE (1911 a, p. 409).

Staphylocystis COUTIÈRE (1911 b, p. 189).

Espèce type du genre :

Staphylocystis racemosus COUTIÈRE, 1911

Ellobiopsis racemosus COUTIÈRE (1911 a, p. 441).

Staphylocystis racemosus COUTIÈRE (1911 b, p. 189-192, fig. I, et pl. VIII fig. 1-6).

Type de l'espèce parasite externe de la crevette abyssale *Pasiphaea tarda* KRÖYER, station 1038, chalut par 3.310 m. Campagne de la *Princesse-Alice*, N.-E. de l'Islande.

NOTES. — COUTIÈRE n'a eu à sa disposition qu'un seul exemplaire de cette forme, qui était fixé sous la face ventrale de l'abdomen de l'hôte, au niveau du troisième pléonite. C'est aussi dans cette situation que BATE (1888) a observé le parasite de sa *Pasiphaea cristata* des Fidji.

L'habitus des deux parasites est d'ailleurs identique. COUTIÈRE les identifie spécifiquement.

MORPHOLOGIE. — L'organisme est constitué par une cinquantaine

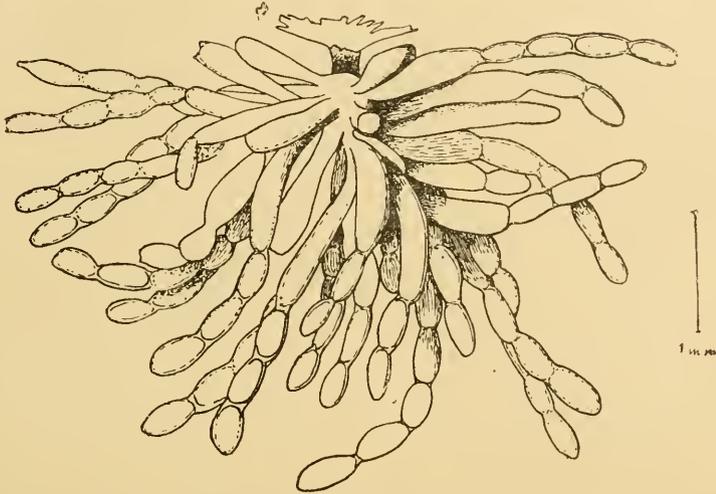


FIG. CXLVIII. *im.* COUTIÈRE (1911). *Staphylocystis racemosus* COUT. fixé sous l'abdomen de *Pasiphaea tarda*.

de tubes, qui s'insèrent par une extrémité atténuée, sur une tige commune. Celle-ci est creuse, perfore le tégument de l'hôte et se termine en cône mousse, dans le tissu conjonctif sous-jacent. A la base de sa portion externe, la tige porte un anneau pigmenté¹.

Les tubes sont, à une certaine distance de leur base, transformés en chapelets par des contractions annulaires auxquelles correspondent des cloisons transversales.

L'extrémité de ces

chapelets, qui ont de 1 à 8 articles, porte très souvent la trace d'un

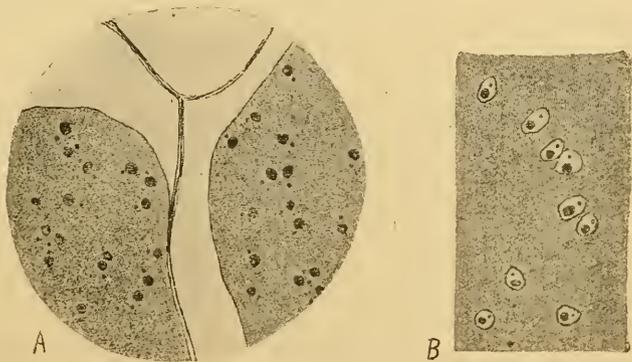


FIG. CXLIX. *im.* COUTIÈRE (1911). *Staphylocystis racemosus* COUT. Détails des figures nucléaires. En b, « systèmes binaires » constituant des noyaux bien individualisés ($\times 350$).

1. Quelque chose de comparable, sans doute à la zone pigmentée qui se trouve à la base de la plupart des Laboulbéniaécés.

article détaché. Les cloisons sont d'autant plus épaisses que l'article est plus distal.

STRUCTURE. — La structure cytologique varie aussi, suivant la place des articles dans le chapelet. Mais il convient, avant de la décrire, de rappeler que le matériel n'a subi qu'une simple fixation à l'alcool.

Le cytoplasme, très homogène, dans les articles basilaires, se vacuolise de plus en plus vers l'extrémité libre. Il y a, chez *Staphylocystis*, des noyaux plus ou moins différenciés qui consistent en « systèmes binaires » comprenant deux grains de volume inégal. Dans la région proximale de l'article basilaire, « le plus petit de ces grains n'est pas visible », le plus grand mesure moins d'un μ . Leur volume augmente, au fur et à mesure que l'on approche de l'extrémité distale de l'article. Dans les articles terminaux, ils peuvent mesurer 2 μ 5 et 0 μ 5. Suivant l'article considéré, — et peut-être la fixation — ces grains sont situés à même le cytoplasme, ou, au contraire, contenus dans une vésicule à membrane propre qui constitue, avec eux, un véritable noyau. Dans certains cas, il y a, dans la vacuole, un groupe de grains irréguliers, au lieu des deux grains inégaux. COUTIÈRE, s'inspirant des figures que BOTT (1907) a données, du noyau de *Pelomyxa palustris*, incline, avec raison semble-t-il, à considérer le plus gros comme un caryosome et le plus petit comme un centrosome intranucléaire.

Genre **ELLOBIOCYSTIS** COUTIÈRE 1911

Ellobiopsis COUTIÈRE (1911 a, p. 410).

Ellobiocystis COUTIÈRE (1911 b, p. 192).

COUTIÈRE distingue, dans ce genre, 7 espèces parasites ou commensales de *Crevettes* bathypélagiques : *Hoplophoridae* et *Pasiphaeidae* « et peut-être des *Mysidae* et des *Sergestidae* » qu'il avait, primitivement, rangées toutes dans son *Ellobiopsis caridarum*. C'est cette forme, la mieux étudiée, d'ailleurs, qui reste le type du genre.

Ellobiocystis caridarum COUTIÈRE 1911

Ellobiopsis caridarum COUTIÈRE, (1911 a, *pro parte*. p. 410).

Ellobiocystis caridarum COUTIÈRE (1911 b, p. 193-200, fig. II, III, IV, et pl. VIII, fig. 21-36-33).

Type de l'espèce non désigné. Ce sont : les *Crevettes* : *Stellaspis debilis* A. M. EDW, *Acantephrya purpurea* A. M. EDW, *A. pulchra* A. M. EDW, pêchées par la *Princesse-Alice*, en 1909¹.

1. Voir la liste des stations dans le mémoire de COUTIÈRE.

Chez l'une de ces Crevettes, *A. purpurea*, COUTIÈRE a trouvé mélangées à *E. caridarum*, sur les pièces buccales, des parasites dont il fait les espèces suivantes : *E. villosus*, *E. tuberosus* (p. 393), *E. filicollis* et *E. catenatus* (p. 394).

MORPHOLOGIE. — Le parasite est localisé aux pièces buccales. C'est un corps de forme très variable : tantôt ovoïde, tantôt claviforme, tantôt lagéniforme, tantôt cylindrique et grêle, parfois, courbé en crosse, et qui s'insère sur la cuticule de l'hôte sans la pénétrer, ni l'altérer, par un pied d'apparence anhiste que l'auteur compare, bien justement, à celui des *Amœbidium*. La longueur de ces individus varie de $50\ \mu$ à 1 mm.

STRUCTURE. — Au point de vue de la structure du contenu, COUTIÈRE fait, de ces parasites, plusieurs catégories :

a) Les individus vides. Ils sont très nombreux. Leur membrane reste rigide comme une coque, sans perforation aucune ;

b) Les individus renfermant un kyste. COUTIÈRE ne paraît pas très convaincu lui-même que ce soit là le nom qui convienne aux corps énigmatiques contenus dans la coque vide (fig. CLI A) ;

c) les individus remplis de plasmode. Le cytoplasme dense comme chez *Staphylocystis* est parsemé, ici aussi, de « systèmes binaires », formés d'une grosse et d'une petite masse chromatiques, de dimensions plus élevées ; de $5\ \mu$ à $8\ \mu$ pour la grande et de $1\ \mu$ à $2\ \mu$ pour la petite (contre $2\ \mu$ à $5\ \mu$ et $0\ \mu$ à $5\ \mu$ chez *Staphylocystis*.) Elles sont fréquemment associées dans un espace clair ;

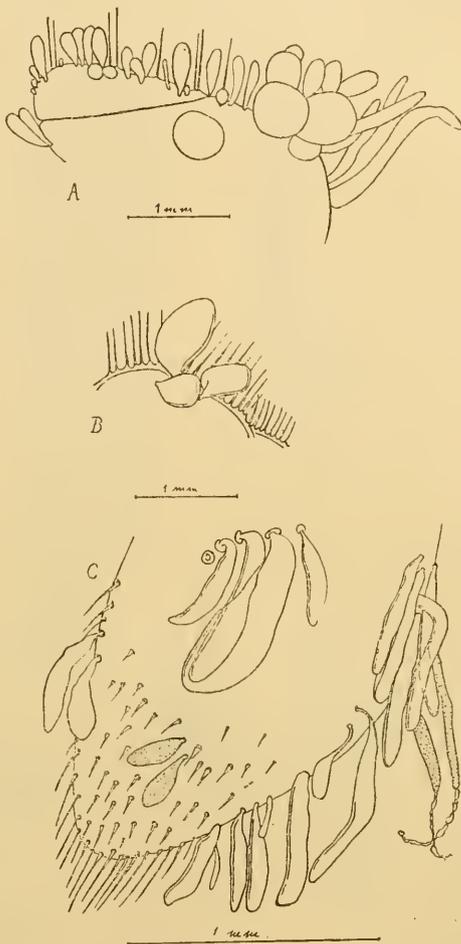


FIG. CL. *in.* COUTIÈRE (1911). *Ellobiocystis caridarum* COUT; A et B, sur les appendices d'*Acanthephyra purpurea*; B, sur *Acanthephyra pulchra*. Le pointillé nucléaire est représenté dans quatre des individus de la figure C.

d) Les individus sporulés. Dans ces individus, les « systèmes binaires » semblent s'individualiser et s'envelopper, avec le cytoplasme qui les entoure, d'une membrane propre. La sporulation se ferait tout d'une masse et sans reliquat. On trouve des individus dans lesquels il

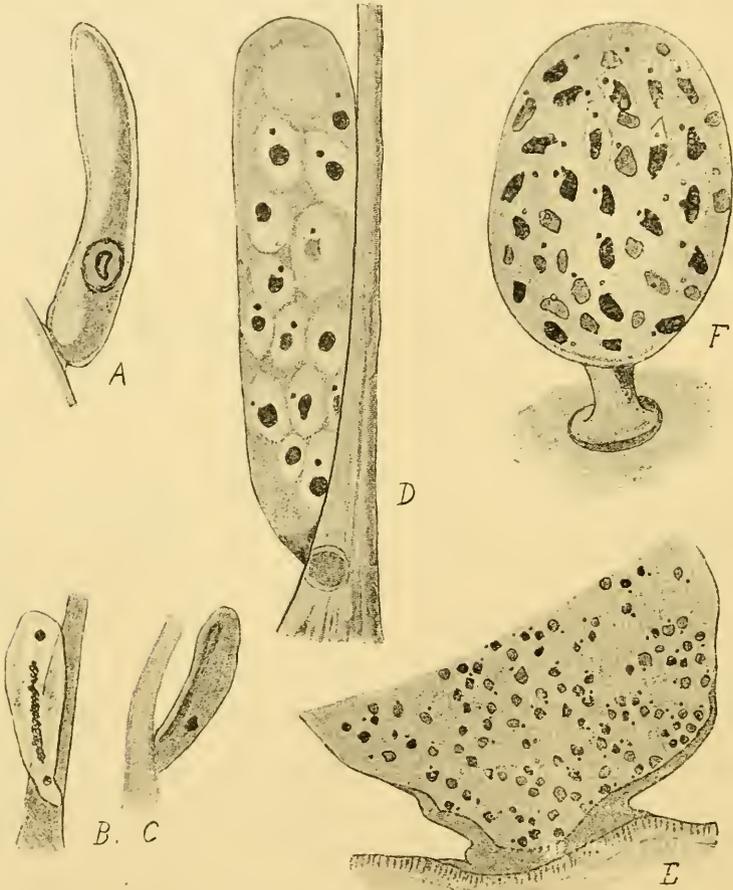


FIG. 111. *im.* COUTIÈRE (1911). *Ellobiocystis caridarum*. A, individu avec kyste (?); B, C, très jeunes individus (spores fixées ?) en voie de division; D, individu sporulé fixé sur une épine ($\times 350$); E, coupe d'un individu montrant les « systèmes binaires » ($\times 220$); F, *E. filicollis*. Petit individu coloré *in toto* ($\times 350$).

ne reste plus que quelques spores. Celles-ci mesurent de 30 à 40 μ ;

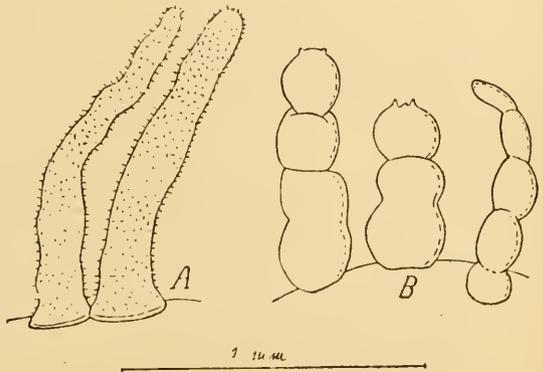
e) Les individus très jeunes ont ces dimensions et paraissent donc dériver immédiatement des spores. Ils sont claviformes, uninucléés au début. Ils offrent des figures de division du système nucléaire où l'on voit les deux petites masses déjà séparées et éloignées et la grosse en voie d'étirement.

Ellobiocystis villosus COUTIÈRE 1911

Ellobiopsis caridarum forme γ COUTIÈRE (1911 a p. 410).
Ellobiocystis villosus COUTIÈRE (1911 b, p. 200, fig. v A).

Type de l'espèce parasite externe d'*Acanthephyra purpurea* A. M. EDW, St. 2994, *Princesse-Alice*. Deux individus localisés sur la lacinie des maxillipèdes I, caractérisés par leur base très élargie et leur revêtement de courts poils mous. Structure d'*E. caridarum*.

La figure 18 de la planche VIII, de COUTIÈRE qui représente un individu d'*E. caridarum* dont la moitié inférieure, seule, porte des poils semblables à ceux d'*E. villosus* peut suggérer quelques doutes sur l'autonomie spécifique de ce dernier.

**Ellobiocystis tuberosus** COUTIÈRE 1911

Ellobiopsis caridarum forme η COUTIÈRE (1911 a, p. 410).
Ellobiocystis tuberosus COUTIÈRE (1911 b, p. 200, fig. v B.).

Type de l'espèce parasite externe d'*Acanthephyra purpurea* A. M. EDW, St. 2994, *Princesse-Alice*. Trois individus, sur la lacinie des maxillipèdes I, caractérisés par leur aspect monili-forme : 3 à 5 articles qui mesurent 250 à 300 μ .

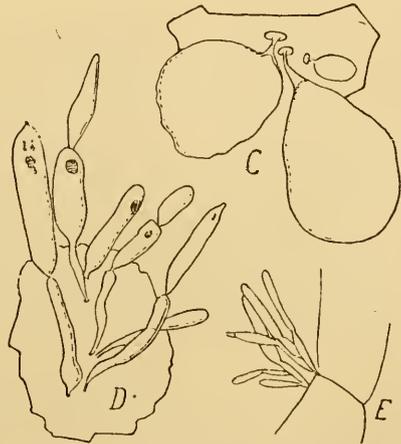


FIG. CLII. *im.* COUTIÈRE (1911); a, *Ellobiocystis villosus* COUT.; b, *E. tuberosus* COUT.; c, *E. filicollis* COUT.; d, *E. catenatus* COUT., sur les appendices d'*Acanthephyra purpurea*; e, *E. tenuis* COUT. sur *Pasiphæa sivado*.

COUTIÈRE n'a pu voir si des cloisons correspondaient aux constriction. Il est fort probable qu'il en est ainsi au moins vers le pôle distal, car celui-ci porte, chez deux individus, les traces d'articles détachés. Par sa structure articulée, cette forme rappelle *Staphylocystis*. Il y aurait lieu de rechercher s'il n'y a point perforation du tégument au point d'attache. Structure inconnue parce que fixation défectueuse.

Ellobiocystis filicollis COUTIÈRE 1911*Ellobiopsis caridarum* forme B COUTIÈRE (1911 a, p. 410).*Ellobiocystis filicollis* COUTIÈRE (1911 b, p. 201, fig. VI A, et pl. VIII, fig. 37).

Type de l'espèce parasite externe d'*Acantephyra purpurea* A. M. EDW. St. 2994. *Princesse-Alice*.

Cinq exemplaires, sur le lobe et la lacinie inférieure des maxilles. Forme globuleuse à pédicule très rétréci, fixé par un large disque. Taille maxima : 600 μ . Structure d'*E. caridarum*.

Ellobiocystis catenatus COUTIÈRE 1911*Ellobiopsis caridarum* forme ε pro parte COUTIÈRE (1911 a, p. 410).*Ellobiocystis catenatus* COUTIÈRE (1911 b, p. 201, fig. VI B).

Type de l'espèce parasite externe d'*Acantephyra purpurea* A. M. EDW. St. 2994. *Princesse-Alice*.

Exopodite du 2^e maxillipède et lacinies de la maxille. Deux ou trois articles allongés séparés par des isthmes très étroits.

Ellobiocystis tenuis COUTIÈRE 1911*Ellobiopsis caridarum*, forme ε pro parte COUTIÈRE (1911 a, p. 410).*Ellobiocystis tenuis* COUTIÈRE (1911 b, p. 202, fig. VI C, et pl. VIII fig. 39)

Type de l'espèce parasite externe de *Pasiphaea sivado* RISSO. St. 1038. *Princesse-Alice*.

Rencontré chez la moitié des hôtes examinés, sur l'article proximal du 2^e et 3^e maxillipèdes, et fréquemment associé à *E. caridarum*. Tubes grêles de 1 mm. de longueur à deux articles et pédicule court.

Ellobiocystis mysidarum COUTIÈRE 1911*Ellobiocystis mysidarum* COUTIÈRE (1911 b, p. 203, pl. VIII, fig. 7-10).

Type de l'espèce parasite externe d'*Antarctomyxis maxima* H. J. HANSEN. Expédition antarctique française du *Pourquoi-Pas* ?

Sur la concavité des maxilles. Corps claviformes brièvement pédiculés de 150 à 200 μ .

Ellobiocystis sp.

parasite externe de *Sergestes* sp. St. 2912. Campagne de la *Princesse-Alice*.

Fixé sur les soies plumeuses des 4^e et 5^e péreiopodes, rappelant,

par leur forme et leur situation, des lentes de Pediculides et mesurant 40μ sur 30μ . Structure semblable à celle des trois jeunes individus d'*E. caridarum*. COUTIÈRE (1911 b), p. 203.

Genre **PARALLOBIOPSIS** B. COLLIN 1913

Parallobiopsis B. COLLIN (1913, p. 1332).

Espèce type du genre :

Parallobiopsis Coutieri B. COLLIN 1913

Parallobiopsis Coutieri B. COLLIN (1913, p. 1332-1334, fig. I-VI).

Type de l'espèce, parasite sur les pléopodes, les branchies et les replis thoraciques de *Nebalia bipes* (O. FABR.), à Cette.

Résumons d'après l'étude, d'ailleurs brève, de COLLIN :

MORPHOLOGIE. — Le parasite jeune, mesurant 5μ et plus, est un corps sphérique, puis ellipsoïdal, fixé à l'hôte par une large ventouse cuticulaire, striée à la périphérie.

D'une manière très précoce, il se scinde normalement à son axe, en deux articles. Le nombre des articles augmente au fur et à mesure que le parasite s'accroît. Leur zone de multiplication se trouve au contact de l'article proximal. Les articles jeunes, très aplatis, forment là un « méristème ». COLLIN ne dit pas, mais il est permis de penser, que ces articles procèdent de cloisonnements successifs de l'article proximal. Ces articles augmentent de taille, de la région distale vers la région proximale. Le terminal est renflé en dôme ; il est souvent suivi d'une loge vide et fripée, vestige d'un article qui a sporulé.

STRUCTURE. — Dans l'article basal se trouve une couronne de gros noyaux à structure granuleuse massive, et, en plus, parsemés dans le cytoplasme, de très petits noyaux mesurant 1μ . COLLIN considère les premiers comme des noyaux trophiques (*macronuclei*), les autres comme des noyaux germinatifs (*miconuclei*).

Ces derniers seuls existent dans les autres articles. Dans les terminaux, on les voit accrus, allongés et rangés à la périphérie du corps. Ils mesurent alors 3μ sur 1μ . Ils s'accompagnent chacun, du côté du pôle externe, d'un granule centriolaire, extranucleaire, d'abord simple, puis double. L'un de ces diplosomes se prolonge, le long du noyau, par une

baguette très colorable (axostyle). Ce sont là les noyaux des futurs germes encore inconnus.

COLLIN pense que ceux-ci pourraient être biflagellés.

L'auteur insiste sur les caractères suivants du parasite des Nébalies, qui sont nouveaux chez les *Ellobiopsidae* : le dualisme chromatique « plus ou moins comparable à celui des infusoires ciliés », la localisation très précise de la zone d'accroissement (méristème), l'ordre des noyaux en couche périphérique, avant la sporulation.

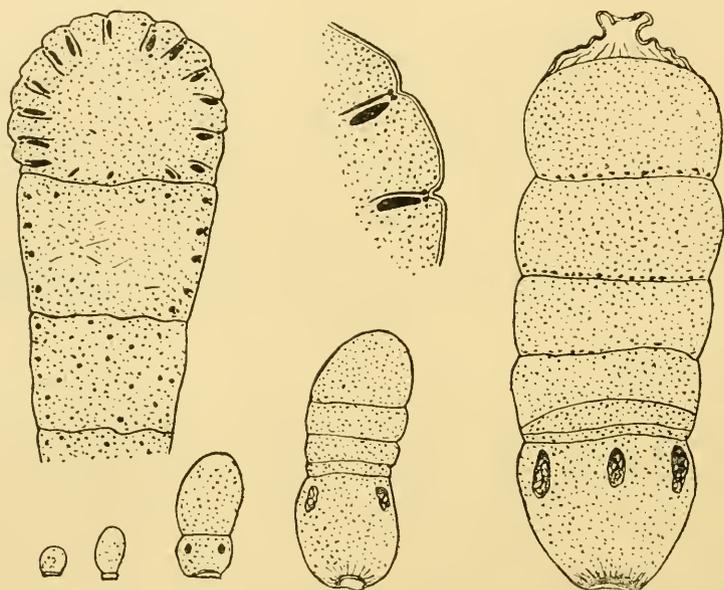


FIG. CLII bis. in. B. COLLIN (1913). *Parallobiopsis* Coutieri. Différents stades du développement. Structure des articles.

A ces remarques nous ajouterons les réflexions suivantes :

1° L'analogie des noyaux trophiques ou macronucléés de l'article proximal avec ceux de l'« article céphalique » de *Neresheimeria* fournit un argument contre l'attribution de cet article à l'hôte et non au parasite, que nous suggérons plus haut (p. 374). La question reste pendante.

2° L'analogie de la baguette chromatique (axostyle ?) qui émane du diplosme et accompagne les noyaux dans l'article distal avec celle des « spores à rostre » issus des plasmodes parasites des *Paracalanus* renforce l'hypothèse que les éléments reproducteurs de *Parallobiopsis* sont des flagellispores.

Les Ellobiopsidae considérés dans leur ensemble

Sommaire

Saprophytisme et parasitisme, p. 397. — Polarité génétique, p. 398.

Noyaux ou chromidies chez *Ellobiopsis*, p. 400. — Structure comparée d'*Ellobiopsis* et d'*Ellobiocystis*, p. 402. — Les « systèmes binaires » p. 403. — Systèmes binaires et dualisme nucléaire vrais, p. 404.

— Déterminisme éthologique de la dissociation nucléaire initiale chez *Ellobiopsis Staphylocystis* et *Parallobiopsis*, p. 405. — Existence de spores, p. 406.

SAPROPHYTISME ET PARASITISME. — CAULLERY ne s'arrête point à douter qu'*Ellobiopsis* soit un véritable parasite de *Calanus helgolandicus* et les raisons qu'il en donne font partager sa conviction : pénétration de la tige fixatrice dans la cavité de l'appendice, absence de pigment assimilateur, analogies avec les *Oodinium*. J'ai moi-même développé des arguments de cet ordre en faveur de l'hypothèse d'une nutrition parasitaire de ceux-ci aux dépens de leurs hôtes. J'ai fait remarquer que les *Oodinium* qui vivent sur des organismes pélagiques, par conséquent *en pleine eau*, ne peuvent trouver dans celle-ci les matières organiques nécessaires à une existence saprophytique. L'argument vaut aussi pour *Ellobiopsis*. Il a beaucoup moins de poids, par contre, pour ce qui est des parasites des décapodes abyssaux et des Nébalies.

Les conditions dans lesquelles les premiers sont pêchés nous renseignent peu sur leur mode de vie dans la zone bathyale. Cependant, le fait que les *Pasiphæa*, les *Acantephyra* se prennent dans le chalut, tend à prouver qu'ils sont au moins autant nectoniques que pélagiques. Et il faut, dès lors, tenir compte dans l'éthologie de leurs parasites d'un saprophytisme possible. Possible pour *Staphylocystis* qui, bien que perforant, se localise, autant qu'on en peut juger d'après les deux seuls exemplaires connus, sur le ventre de l'hôte, probable et presque certain pour les *Ellobiocystis* à cause de leur localisation très stricte sur les pièces buccales du crustacé « toujours à proximité de la bouche et le plus près possible de cet orifice ». En l'absence de tout organe d'absorption, dit COUTIÈRE, ils s'alimentent en saprophytes dans le milieu où ils se trouvent placés, grâce aux résidus alimentaires qui macèrent parmi les pièces buccales, débris de proie ou régurgitations de l'hôte. » (COUTIÈRE 1911 b, p. 192).

La localisation au voisinage de la bouche n'est pas la seule condition d'une nutrition saprophytique. *Ellobiopsis* se trouve, lui aussi, sur les pièces péribuccales des Calanides, mais il ne vit certainement pas de résidus alimentaires, que la perpétuelle natation du Copépoде empêche

d'ailleurs de s'accumuler. Le seul fait de trouver des parasites bien développés à l'extrémité des antennules (j'en ai observé deux dans le matériel que m'a communiqué M. CAULLERY), démontre que la localisation dominante sur les pièces buccales n'est point ici en rapport avec la richesse du milieu extérieur en nutriments.

Il peut en être tout autrement chez les décapodes qui capturent des proies, les retiennent dans leurs pinces, se reposent pour les dépecer et avaler un à un, et rendre souvent, les ayant dégustés, les morceaux qu'ils en font. Et que, dans ce bouillon, toute une faune puisse trouver de quoi subsister, cela n'est pas douteux.

Du saprophytisme des *Ellobiocystis*, on peut d'ailleurs voir, avec COUTIÈRE, une bonne preuve, dans ce fait, que leur appareil fixateur a tous les caractères d'un organe purement adhésif. Cependant, la comparaison, très exacte au point de vue morphologique, de ce pied avec celui des *Amæbidium*, qui sont, je l'ai montré par l'expérience (1906 *b* et *c*), de purs saprophytes, cette comparaison peut ne pas être justifiée au point de vue physiologique. Je n'en veux, pour preuve, que l'exemple d'*Oodinium fritillariae* dont le disque pédieux, certainement absorbant, n'est point perforant. Et, si l'on m'objecte que la cuticule d'une Fritillaire est si mince qu'elle permet l'absorption, je produirai le cas des Laboulbéniciées, particulièrement le cas des Laboulbéniciées non perforantes des insectes aériens qui ne peuvent se nourrir qu'aux dépens de l'hôte et qui, cependant, n'en altèrent point le tégument. Il n'y a rien d'impossible à ce qu'un parasite non perforant puisse emprunter une partie au moins de ses nutriments à son hôte, même à travers la cuticule épaisse, mais d'ailleurs toujours poreuse, d'un Arthropode.

Pour le parasite des Nébalies, nous admettrons, étant donné l'attraction qu'exercent sur ce Crustacé les matériaux organiques en décomposition (les Nébalies se prennent dans les nasses amorcées avec du poisson pourri), la probabilité d'une nutrition saprophytique, qui n'exclut, d'ailleurs pas celle d'une nutrition parasitaire.

POLARITÉ GÉNÉTIQUE. — J'inclinerais à penser que, si les formes, telles qu'*Ellobiocystis caridarum*, *E. villosus*, *E. filicollis*, qui ne paraissent pas être génétiquement polarisées, peuvent bien n'être qu'exclusivement saprophytes, les formes segmentées, telles qu'*E. tuberosus*, *E. catenatus*, *E. tenuis*, et *Parallobiopsis Coutieri* tirent de l'hôte une partie au moins de leurs nutriments.

Entre le cas d'*Ellobiocystis caridarum*, espèce non perforante et non

polarisée, simple saprophyte phorétique, et le cas d'*Ellobiopsis* et de *Staphylocystis*, formes perforantes et polarisées, véritables parasites internes, on peut concevoir le cas de formes primitivement et actuellement encore saprophytes, chez lesquelles le pédoncule fixateur devient racine absorbante. Je ne serais pas étonné qu'*Ellobiocystis tuberosus*, *E. catenatus*, *E. tenuis* et *Parallobiopsis* en soient à ce stade de passage du phorétisme au parasitisme, déjà marqué par l'existence d'une polarité génétique.

CAULLERY n'a point constaté d'une manière objective, chez *Ellobiopsis*, la chute du segment distal et, quoiqu'il ait donné d'excellentes raisons d'y croire, il a naturellement conservé quelques doutes à cet égard.

J'ai déjà dit comment l'une des figures d'ARSTEIN pouvait s'interpréter dans ce sens. Il me semble que l'exemple de *Staphylocystis* et d'*Ellobiocystis tuberosus*, où se voit, au pôle libre de l'article distal, la cicatricule du segment libéré, fournit un nouvel et sérieux appui à cette hypothèse en ce qui concerne *Ellobiopsis*. Chez *Parallobiopsis*, l'article distal, au lieu de se détacher, se vide de son contenu.

De cette constatation faite par COUTIÈRE que, chez *Staphylocystis*, les cloisons sont d'autant plus accusées qu'elles sont plus distales, des figures qu'il nous donne d'*E. tuberosus*, où l'on voit le segment proximal seulement étranglé en biseau, tandis que les segments distaux sont déjà séparés les uns des autres, on tirera cette conclusion que la segmentation du corps s'effectue, ici, exactement comme chez *Apodinium*, *Haplozoon*, *Blastodinium*, par scissions répétées de l'article basilaire, dont la croissance est, en quelque sorte, indéfinie. Et il en est certainement de même chez *Parallobiopsis*, comme le prouve l'existence du « méristème » au contact même de l'article basal. Cet article est donc l'homologue du *trophocyte* des Péridiniens parasites et plus encore du *blastode* des Paradiinides. Nous l'appellerons *trophomère*. Quant au segment libéré, il est inutile d'insister sur les analogies qu'il présente avec les gonosphères de *Paradinium Poucheti* ou celles d'une *Neresheimeria*. Nous lui conserverons donc ce nom. Et nous pouvons qualifier de *palisporogénèse* le mode de reproduction des *Ellobiopsidae* polarisés, ceci sans même préjuger de l'évolution ultérieure du contenu des kystes libérés, ni de la nature des germes qui s'y développeront.

Au point de vue de leur habitus général, de leur mode de parasitisme, de leur morphologie externe, des premiers stades de leur reproduction, es *Ellobiopsidae* polarisés rappellent, de très près, des Péridiniens vrais

comme les *Apodinium*. Mais ce ne peut être là que pure convergence. Et, en fait, poursuivant la recherche des affinités, par l'étude des caractères plasmatiques, témoins plus fidèles des affinités, nous constatons qu'ils diffèrent d'une manière si considérable de ceux des Péridiniens stricts que, dès maintenant, nous pouvons affirmer qu'on ne peut considérer comme tels, les *Ellobiopsidae*. Mais nous ne pouvons nous en tenir, à cet égard, à une impression globale. La structure des *Ellobiopsidae* mérite qu'on s'arrête à l'examiner, non seulement du point de vue spécial qui vient de nous occuper, mais aussi du point de vue de la cytologie générale, point de vue dont CAULLERY et COUTIÈRE ont déjà fait ressortir tout l'intérêt.

NOYAUX OU CHROMIDIÉS CHEZ ELLOBIOPSIS. — Comme conclusions à l'étude cytologique qu'il a faite d'*Ellobiopsis*, CAULLERY s'exprime ainsi : « Comment faut-il interpréter les faits précédents ? A aucun des stades étudiés, on n'a vu de véritable noyau, ni sur le vivant, ni sur les matériaux fixés. L'appareil nucléaire ne peut être représenté que par les grains de chromatine décrits, situés directement au sein du cytoplasme ou dans des vacuoles sans paroi propre ; ces grains se multiplient et sont, finalement, en nombre énorme.

« Représentent-ils, dans leur ensemble, un noyau unique et diffus, ou bien, chacun d'eux est-il appelé, après que le parasite (ou tout au moins sa moitié distale), s'est détaché du Copépode, à devenir le noyau d'un germe, d'une flagellispore, par exemple. On ne peut, à ce sujet, faire que des suppositions. Quoi qu'il en soit, l'*Ellobiopsis* se présente à nous, dans les phases où j'ai pu l'observer, avec un appareil nucléaire d'un type absolument spécial, et la désignation qui lui conviendrait le mieux serait celle d'*appareil chromidial*. Si ces chromidiés devaient devenir les noyaux des flagellispores, ce seraient des sporéties. L'origine de cet appareil chromidial serait à rechercher dans des stades tout à fait initiaux. »

La première partie de ces conclusions résume les faits ; la seconde les interprète, et celle-ci, seule me semble pouvoir prêter à discussion. Discussion toute de vocabulaire, dont le sujet se trouve condensé dans cette phrase : « la désignation qui lui conviendrait le mieux serait celle d'*appareil chromidial* ». Quelle idée ou quelle assimilation CAULLERY a-t-il voulu exprimer par ce vocable dont les acceptions sont si nombreuses qu'il ne s'en dégage plus, aujourd'hui, aucun sens immédiatement précis ? Il ne pouvait s'agir de l'acception originelle, la seule aujourd'hui exacte, du terme de *chromidiés*, que RICHARD HERTWIG (1899) a créé pour désigner

les émissions nucléaires qui, chez les Héliozoaires, sont la conséquence de l'hypernutrition ou de l'inanition, produits en quelque sorte pathologiques, qui ne jouent aucun rôle dans la reproduction de l'être.

S'agit-il du sens dénaturé que HERTWIG (1902) lui-même, et SCHAUDINN (1903), ont attribué à ce même terme, en l'appliquant aux amas chromatiques coexistant avec le noyau, situés à son contact, et qu'ils considèrent comme issus de lui, amas desquels, chez les Foraminifères (*Polystomella*), les monothalamés (*Arcella*, *Centropyxis*, *Chlamydothryx*), les Entamibes (*E. coli*, *E. histolytica*), surgiraient les noyaux des germes, tandis que le noyau primaire disparaîtrait ? Ce sont ces chromidies, dites caryogènes ou génératives, que GOLDSCHMIDT (1904) a proposé d'appeler sporeties.

En 1910, DANGEARD et CHATTON, indépendamment l'un de l'autre, ont discuté et critiqué, du point de vue de la cytologie des Rhizopodes, la conception des chromidies caryogènes, qu'ils tiennent comme la conséquence d'erreurs d'observations dues à la méconnaissance de parasites intracellulaires (Mastigamibes, GOLDSCHMIDT 1904), de stades d'épuration (Grégarines, SWARZEWSKY 1910, KUSCHAKEWITCH 1907), de divisions nucléaires, ou de formations mitochondriales. Je ne rééditerai pas ici ces critiques et me contenterai d'exprimer la satisfaction que j'ai eue, depuis quatre ans, à voir cette conception perdre le plus fort de son crédit, même auprès de ceux qui en furent un temps les protagonistes (HARTMANN 1911).

Quoi qu'il en soit, d'ailleurs, rien de semblable à cette dégénérescence d'un noyau primaire suivie de la résurrection de noyaux secondaires au sein d'un chromidium n'a été constaté chez *Ellobiopsis*. Il y a même, chez cet organisme, quelque chose qui s'oppose à ce que l'on considère comme sporeties les grains chromatiques, c'est que ces grains commencent par se multiplier, tout comme des noyaux, par bipartitions successives, tandis que le propre des chromidies génératives serait de diffuser de proche en proche dans le cytoplasme, sous une forme pulvérulente.

Déjà trop élargie, la compréhension du terme devait bientôt s'étendre sans limites. Il servit alors à désigner toute formation, qu'elle fût, ou non, d'essence nucléaire, qui, dans le cytoplasme, se colorait comme la chromatine, mais n'avait point figure habituelle de noyau (mitochondries, chondriome, ergastoplasme, centrosphères et centrosomes, réseau chromatique des Cyanophycées, noyau rameux ou fragmenté de certains Ciliés, etc.).

C'est sans doute cette dernière acception que CAULLERY donnait au terme de chromidies, en l'appliquant à l'appareil nucléaire d'*Ellobiopsis*, qui rappelle, par son extrême dissociation, celui des astomes des Céphalopodes, les *Opalinopsis* et les *Chromidina*, et dont l'interprétation reste, d'ailleurs, malgré de bons travaux (DOBELL 1909), des plus incertaines.

Il semble cependant que, chez *Ellobiopsis*, la structure nucléaire normale soit plus approchée que chez les *Opalinopsidae*. Il y a, au moins, à certains stades, des groupements de granules dans des aires plus ou moins limitées, qui ont, sans doute, une valeur nucléaire.

Dans chacun de ces groupements, j'ai pu voir, sur les préparations de M. CAULLERY, un granule de taille sensiblement constante, plus condensé et plus basophile que les autres, représentant peut-être un caryosome ou un centrosome.

L'absence de membrane nucléaire s'expliquerait par le fait que tous ces éléments sont, comme les noyaux des *Syndinium*, en multiplication active et continue.

STRUCTURE COMPARÉE D'ELLOBIOPSIS DE STAPHYLOCYSTIS ET D'ELLOBIOCYSTIS. — Mais la structure d'*Ellobiopsis* n'en reste pas moins des plus déconcertantes. Elle ne rappelle rien de ce que nous connaissons jusqu'ici chez les Péridiniens stricts ou les Paradinides. Elle est, à première vue, différente de celle que COUTIÈRE a mise en évidence chez les autres *Ellobiopsidae*, au moins aux stades avancés de leur développement. Cette restriction est nécessaire, car, aux stades initiaux, chez *Staphylocystis*, COUTIÈRE décrit une structure nucléaire dissociée, qui est comparable à celle d'*Ellobiopsis*. Et il voit, au cours du développement, cette structure passer progressivement à une structure nucléaire absolument normale. On saisit, dès maintenant, tout l'intérêt de cette constatation, qui nous fournit le seul lien qui, cytologiquement, unisse *Ellobiopsis* aux autres *Ellobiopsidae*, lien qui conserverait sa valeur, même si les recherches ultérieures montraient que l'état nucléaire parfait n'est jamais atteint chez *Ellobiopsis*. Rien, pour l'instant, ne nous autorise à penser qu'il en soit ainsi. Nous ne savons pas quel est l'âge des parasites les plus gros qui ont été observés sur les *Calanus*. Nous ne connaissons pas la durée de la maturation qu'ils ont à accomplir avant la sporulation dont nous n'avons entrevu aucun signe précurseur. Le gonomère détaché et enkysté mène peut-être une existence prolongée durant laquelle peuvent s'accomplir d'importants remaniements

nucléaires, aboutissant à une structure comparable à celle de *Staphylocystis*.

Les *Ellobiocystis* ont une structure nucléaire tout à fait comparable à celle des *Staphylocystis*, mais ils ne passent point par des stades de début à structure nucléaire dissociée. Les stades initiaux sont au contraire uninucléés. La multiplication nucléaire marche de pair avec la croissance. Le parasite sporule tout d'une masse, sans quitter l'hôte. Il n'y a ni phase de quiescence, ni polarité structurale, ni palisporogenèse. Cependant, *Staphylocystis* et *Ellobiocystis* ne semblent pas pouvoir être séparés. Ils ont une structure remarquablement semblable, caractérisée par les « systèmes binaires », qui n'existent pas chez *Ellobiopsis*.

LES « SYSTÈMES BINAIRES ». — Quelle est la valeur du « système binaire » chez *Ellobiocystis* et *Staphylocystis*? Chez ce dernier genre COUTIÈRE incline à considérer le gros élément comme un caryosome, le petit comme un centrosome intranucléaire, les comparant à ceux que BOTT a décrit dans le noyau de *Pelomyxa palustris*. En fait les figures de BOTT et celles de COUTIÈRE sont superposables.

Mais pour *Ellobiocystis*, se basant sur la taille beaucoup plus élevée des éléments, COUTIÈRE, suivant d'ailleurs en cela une suggestion de DANGEARD, interprète tout différemment les choses : « Il est une seconde attribution probablement plus soutenable, qui consiste à comparer les deux masses du système aux macro et au micronucléus des Ciliés et des Acinétiers. Le n serait alors l'équivalent du grand caryosome de *Staphylocystis*, dont il a sensiblement les dimensions, et non plus du centrosome dont la taille est toujours très inférieure à celle de ces grains dans tous les cas connus. Ce centrosome manquerait chez *Ellobiocystis* (au moins en position extra-caryosomique) et, par contre le N de ce dernier genre ferait défaut chez *Staphylocystis*. Les deux systèmes nucléaires seraient construits sur un plan si différent :

Ellobiocystis : N et n

Staphylocystis : n et centrosome

que la distance entre les deux genres serait bien plus grande qu'entre *Ellobiopsis* et *Staphylocystis* et qu'il pourrait s'agir de deux groupes d'organismes fort différents ». Je ne reproduis pas ici les réserves très justifiées que fait l'auteur sur cette manière de voir, relatives à l'importance qu'il convient d'accorder à de simples variations de taille. J'en ajouterai une concernant la taille comparée du centrosome, à laquelle COUTIÈRE assigne des limites beaucoup trop réduites.

Nous avons rencontré chez les *Blastodinium* des centrosomes mesurant

jusqu'à 8 μ . Dans les spermatoocytes, et dans les œufs en segmentation d'*Ascaris megalocephala*, les centrosomes mesurent jusqu'à 3 et 5 μ . de diamètre. La taille du gros élément d'*Ellobiocystis* ne défend pas de le considérer comme un centrosome.

COUTIÈRE remarque aussi fort exactement que chez aucun Cilié connu, parmi ceux qui se multiplient sous un kyste, il n'y a de stades plasmodiaux. Mais ce qui, à mon sens, domine tous ces arguments, c'est l'impossibilité de séparer cytologiquement *Ellobiocystis* de *Staphylocystis*. Et chez ce dernier l'association du gros élément avec le petit, sous une même membrane nucléaire, interdit absolument tout rapprochement avec les Hétérokaryotes. Ainsi, la seconde interprétation du « système binaire » me paraît inacceptable. La première a pour l'appuyer les exemples de Protistes où coexistent côte à côte dans le noyau caryosome et centrosome : l'Amoebien *Pelomyxa palustris* (BOTT 1907), les Hélozoaires *Acanthocystis aculeata* (SCHAUDINN 1896 et SCHAUDINN-KEYSSELITZ 1908) et *Wagnerella borealis* (ZUELZER 1909), la Coccidie *Adelea zonula* (MOROFF 1907), la Schizogrégarine *Ophryocystis Cauleryi* (LÉGER 1907), la Myxosporidie *Myxobolus Pfeifferi* (KEYSSELITZ 1908).

« SYSTÈMES BINAIRES » ET DUALISME NUCLÉAIRE VRAI. — La structure de *Parallobiopsis* éclaire d'une certaine lumière celle des autres *Ellobiopsidae*. Elle offre en commun avec celle d'*Ellobiopsis* et de *Staphylocystis* l'extrême dissociation de l'appareil nucléaire dans le trophomère et son retour à une structure normale, au fur et à mesure de la maturation des gonomères.

Avec l'élément kinétique (diplosome + axostyle) qui l'accompagne, le noyau ne diffère à ce moment d'un « système binaire » de *Staphylocystis* ou d'*Ellobiocystis* que par la situation extranucléaire de cet élément. Le diplosome de *Parallobiopsis* permet de préciser la valeur centrosomienne du petit élément des systèmes binaires et la nature même de ceux-ci : complexe nucléo-centrosomien de la future flagellispore.

Parallobiopsis diffère par contre de tous les autres *Ellobiopsidae* par son dualisme nucléaire vrai : la différenciation des gros noyaux trophiques ne prenant aucune part à la reproduction et des petits noyaux générateurs passant dans les spores (gamètes). Il se rapproche par là d'une manière troublante des Hétérokaryotes. Il fournit le critérium de ce qu'il faut entendre proprement par dualisme nucléaire. Il interdit manifestement l'assimilation proposée du gros élément d'un « système

inaire » avec le macronucleus, et du petit élément avec le micronucleus d'un Cilié.

DÉTERMINISME ÉTHOLOGIQUE DE LA DISSOCIATION NUCLÉAIRE INITIALE CHEZ ELLOBIOPSIS, STAPHYLOCYSTIS ET PARALLABIOPSIS. — Les raisons éthologiques qui nous ont déjà fait considérer la polarisation génétique comme une conséquence immédiate du mode de fixation et de parasitisme sur l'hôte, peuvent nous amener à concevoir qu'il tient aussi sous sa dépendance l'évolution nucléaire.

La spore uninucléée d'*Ellobiopsis* ou de *Staphylocystis* dès qu'elle a poussé à travers la cuticule de l'hôte son tronc absorbant, se trouve dans un état de déséquilibre trophique, du fait d'une nutrition très intense succédant tout à coup à une phase d'inanition, et même de déperdition (travail de perforation).

Il peut en résulter soit une croissance très rapide du noyau, suivie, la relation caryo-plasmatique étant rompue, d'une brusque pulvérisation qui aurait la signification d'une division multiple, soit une multiplication très active, qui aboutirait à la formation des minuscules noyaux. Je ne puis m'empêcher ici d'avouer une préférence pour la première hypothèse, qui trouve appui par ailleurs dans les nombreux cas de division multiple, connus depuis nombre d'années déjà, chez les Protistes, et dont le souvenir commence à renaître des brumes de la doctrine chromidiale.

Aux premières observations concernant ces phénomènes, sur des groupes variés de Protistes : Foraminifères : *Calcutuba* SCHAUDINN (1895); Grégarines : *Selenidium* CAULLERY et MESNIL (1900); Radiolaires : *Thalassicolla* BRANDT (1902-1905) sont venues s'en ajouter beaucoup d'autres que HARTMANN (1909) a colligées dans un mémoire intitulé : « Polyenergide Kerne » qui est une renonciation tacite au dogme chromidial et un essai d'accommodement de ses restes.

La crise d'équilibre trophique qui chez *Staphylocystis* et *Ellobiopsis* sévit aux tous premiers stades du développement, n'existe pas ou n'est que très atténuée chez *Ellobiopsis*, chez ceux du moins dont la nutrition s'opère par la surface générale protégée du corps, d'une manière certainement plus ménagée que par le tronc absorbant. Chez ces organismes, les divisions nucléaires suivent, à partir du noyau de la spore, un cours normal, et le plasmode nourri d'une manière égale conserve une structure homogène et sporule en totalité. On conçoit de quel intérêt serait la connaissance de la structure des *Ellobiopsis* articulés.

Les *Ellobiopsis* nous apparaissent ainsi comme moins strictement

adaptés au parasitisme que les *Staphylocystis* et les *Ellobiopsis*, mais par leurs formes articulées, et probablement cytologiquement polarisés, ils montrent la première ébauche des caractères distinctifs de ces derniers. Ils sont à ceux-ci *mutatis mutandis*, ce que les *Oodinium* et les *Chytridium* sont aûx *Apodinium*. Mais c'est uniquement à des caractères de convergence, dont quelques-uns très impressionnants, comme la structure du pédoncule chez *Ellobiopsis* et chez *Oodinium*, que ces organismes doivent leur ressemblance.

Ici, ici encore, seule la connaissance des spores permettra de dire s'il y a là simplement ressemblance ou parenté réelle.

EXISTENCE DE SPORES. — Que des spores existent, ce n'est pas douteux. La taille des jeunes stades, chez *Ellobiopsis* et *Ellobiocystis* suffit à le prouver. Les figures que COUTIÈRE en donne chez ce dernier genre le démontrent aussi pleinement. Elles prouvent aussi que ces spores sont uninucléées, et permettent de penser avec quelque certitude qu'elles sont nues. Chez les *Amoebidium*, qui rappellent, par leur habitus général et leur éthologie, mais point par leur cytologie, les *Ellobiocystis*, les spores se secrètent de très bonne heure une membrane, et laissent après leur libération autant de loges vides dans le tube.

La répartition des noyaux à la périphérie de l'article distal chez *Parallobiopsis* permet d'affirmer qu'il se produira là une dissociation en très petits éléments, l'existence d'un diplosome et d'un axostyle analogue à celui des « spores à rostre » permet de présumer qu'ils sont du type mastigophore.

Je ne me pardonnerais pas d'avoir écrit un aussi un long chapitre sur les *Ellobiopsidae*, que je n'ai pas moi-même étudiés, s'il m'avait été possible de suppléer à l'argumentation par l'observation. J'aurais vivement désiré me rendre au Loch-Fyne pour étudier les *Ellobiopsis*, ou tout au moins sur la mer du Nord, si j'avais été sûr de les y rencontrer. Quant aux *Staphylocystis* et aux *Ellobiocystis*, il faut attendre, avec COUTIÈRE, le jour où une série de hasards heureux procureront à l'observateur un hôte et des parasites dans un état propre à des investigations plus délicates et plus décisives.

J'ai cru intéressant, en attendant que ce « double miracle » se réalise, de tenter de coordonner ici des notions qui, bien que fragmentaires et en partie subjectives, ont pu nous faire faire un nouveau pas dans l'approche de la vérité.

DEUXIÈME PARTIE

GÉNÉRALITÉS

A. LE PARASITISME CHEZ LES PÉRIDIINIENS

et les adaptations qu'il entraîne

Sommaire

- I. — Les divers modes et les degrés du parasitisme. Leur origine, p. 407.
- Passage du phototrophisme primitif au chylotrophisme chez les parasites intestinaux, p. 408. — Association possible de l'histotrophisme au chylotrophisme chez les *Haplozoon*, p. 409. — L'histotrophisme des ectoparasites. Le stade phototrophe hypothétique des Péridiniens stricts, p. 409. — Le stade saprotrophe actuel des *Ellobiopsidae*, p. 410. — Le parasitisme histotrophe ou blastotrophe immédiat. Ses deux origines, p. 411. — Le parasitisme celomique lymphotrophe. Ses deux origines possibles, p. 412. — Le passage possible du parasitisme externe histotrophe, au parasitisme intestinal chylotrophe, p. 412. — Le parasitisme des Péridiniens comparé à celui des autres protistes, p. 412.
- II. — Les caractères ancestraux et les caractères parasitaires, p. 414.
- a. Caractères morphologiques, p. 414. — Forme, p. 416. — Cuticule ; coque, p. 416. — Flagelles, p. 416. — Appareils de fixation et d'absorption, p. 416. — Morphologie des dinospores, p. 419.
- b. Caractères cytologiques, p. 420. — Structure monoénergide des formes libres. Exceptions, p. 420. — Tendance à la structure polyénergide chez les parasites, p. 421. — Causes de l'inhibition des scissions cytoplasmiques, origine de la structure polyénergide, la dystomie parasitaire, p. 422. — La structure polyénergide des *Ellobiopsidae*, son origine particulière, p. 424. — Structure du noyau et caryodièrese chez les formes libres, p. 424. — Structure du noyau chez les parasites, p. 427. — Noyau et caryodièrese des *Oodinium*, p. 423. — Noyau et caryodièrese des *Blastodinium*, p. 429.
- c. Caractères génétiques, p. 430. — La scissiparité simple et l'ébauche d'une sporulation chez les formes libres, p. 430. — Les parasites à scissiparité simple ou à sporogénèse ébauchée, p. 431. — La palisporogénèse, p. 432. — Le fait essentiel : l'hétérodynamie des produits de la division ; son déterminisme, p. 432. — Le facteur ancestral : la scission transversale des Péridiniens, p. 433. — Les facteurs actuels : orientation du parasite par rapport à l'hôte ; polarité trophique, p. 434. — Palisporogénèse des *Ellobiopsidae* et des *Blastuloidea*, p. 436. — Sporogénèse hétérogène et homogène des *Paradinidae*, p. 433. — La sporogénèse des Péridiniens parasites comparée à la reproduction des autres protistes, p. 439.

I. Les divers modes et les degrés du parasitisme. Leur origine

Il existe dans les deux règnes des groupes entièrement constitués d'organismes parasites, organismes détachés depuis si longtemps du groupe libre qui fut leur souche, que les liens qui les unissaient à lui ne peuvent plus être décelés qu'avec peine, le plus souvent sans certitude.

Parmi les Protozoaires, tous les Sporozoaires. (sensu lato) sont dans ce cas. Dans les autres classes : Rhizopodes, Flagellés, Ciliés, il existe un petit nombre de formes parasites, généralement peu modifiées, et que l'on classe sans grandes difficultés dans les différents ordres, ou même dans les différentes familles.

Mais dans aucun de ces groupes on ne trouve à partir des formes libres, une gradation dans les modes du parasitisme et dans les adaptations qui en sont la conséquence, aussi complète que chez le Dinoflagellés.

Nous savons déjà que les Péridiniens parasites peuvent occuper chez leurs hôtes les situations les plus variées. Parasites externes, intestinaux, coelomiques et intracellulaires constituent la belle série écologique, suivant laquelle nous avons, dans la première partie de ce travail, ordonné l'étude des genres et des espèces. Nous allons trouver une série non moins belle dans les modes du parasitisme.

Par modes du parasitisme nous entendons, non seulement, la situation des parasites dans l'hôte, mais encore et surtout, la façon dont le parasite se nourrit aux dépens de ce dernier.

C'est à ce point de vue plus spécialement éthologique que nous allons nous placer ici.

PASSAGE DU PHOTOTROPHISME PRIMITIF AU CHYLOTROPHISME CHEZ LES PARASITES INTESTINAUX. — S'il était démontré que les *Procoentrum*, dont l'existence à l'état libre ne fait point de doute, sont vraiment capables de vivre dans l'intestin des Echinodermes, ils offriraient le premier degré dans l'adaptation au parasitisme.

Cette adaptation que ne trahit encore aucun caractère morphologique, ne se manifesterait chez eux que par l'aptitude à résister à l'action des sécrétions intestinales de l'hôte, qui est la condition première de l'établissement de tout parasite intestinal.

Les mêmes réflexions s'appliquent au *Gymnodinium (Oxyrrhis) parasiticum* (POCHE) parasite de la cavité gastrovasculaire des Siphonophores.

Parmi les Péridiniens parasites avérés, ceux dont la nutrition offre avec celle des formes libres le plus d'analogies, ne sont pas, comme l'on pourrait s'y attendre, les parasites à siège externe. Ce sont des formes intestinales : *Schizodinium sparsum* et les formes pigmentées du genre *Blastodinium*.

D'abord, ce sont celles qui sont le moins directement en rapport avec l'hôte. Elles ne tirent rien immédiatement de sa substance, étant dépourvues d'organes d'absorption. Elles ne vivent que des matières dissoutes dans le chyle intestinal. De plus, elles ont conservé ce caractère très important de leur ancêtre libre : l'existence de pigment assimilateur, et les signes certains d'une nutrition phototrophe. Mais cette nutrition

phototrophe est devenue facultative, comme le démontre l'existence, dans une même espèce d'individus, et l'existence, dans un même individu, d'éléments pigmentés et d'éléments dépigmentés.

Certains *Blastodinium* comme *B. hyalinum*, ne sont jamais pigmentés ; leur nutrition est exclusivement parasitaire. Les *Blastodinium* nous font donc saisir sur le vif la substitution de ce dernier mode à la nutrition holophytique des formes primitives. Ils nous montrent qu'il ne faut pas exclure de l'ascendance des parasites incolores des formes libres pigmentées.

ASSOCIATION POSSIBLE DE L'HISTOTROPHISME AU CHYLOTROPHISME CHEZ LES HAPLOZOON. — Les *Haplozoon* paraissent être à la fois des parasites chylothropes et histotrophes. Le trophocyte puise, au moyen de ses rhizoïdes, dans l'épithélium intestinal ou même à travers lui. Mais l'accroissement notable de la masse des sporocytes au cours de la sporogénèse doit être attribuée soit à la diffusion des nutriments dans la lame cellulaire continue, qu'est le parasite, soit à une nutrition osmotique aux dépens du chyle. Il semble que le stade histotrophe ait été précédé ici d'un stade chylotrrophe.

L'HISTOTROPHISME DES ECTOPARASITES. LE STADE PHOTOTROPHE HYPOTHÉTIQUE DES PÉRIDINIENS STRICTS. — Les parasites externes, les *Oodinium*, *Apodinium*, *Parapodinium* et aussi les *Chytriodinium*, parmi les Péridiniens, *Ellobiopsis* et *Staphylocystis* parmi les *Ellobiopsidae*, ont atteint un degré de parasitisme certainement plus élevé que les intestinaux. Ce sont des parasites histotrophes, tous munis d'organes d'absorption, tous incolores. Ce n'est pas sans étapes qu'ils en sont arrivés là. Mais ces étapes, chez les Péridiniens stricts, font actuellement défaut. On peut se représenter un Péridinien libre, pigmenté, capable comme plusieurs que l'on connaît maintenant : *Gymnodinium rotundatum* KLEBS (1912), *Tetradinium javanicum* KLEBS (1912), *Stylodinium globosum* KLEBS (1912), de fixation et de vie sédentaires, s'attachant aux Appendiculaires, menant d'abord sur elles une existence phorétique et purement phototrophe, la seule possible en milieu pélagique, puis transformant progressivement son organe fixateur, simple sécrétion mucilagineuse, en un tronc cytoplasmique absorbant et devenant de ce fait parasite histotrophe incolore. Mais il est possible que cette évolution se soit effectuée plus directement à partir d'une forme libre qui, comme les *Podolampas*, développait des pseudopodes devenus d'emblée des rhizoïdes au contact de l'hôte. Quoi qu'il en soit,

le phototrophisme de la souche de ces parasites paraît certain — au moins pour les *Chytriodinium* — dont la dinospore libérée présente encore des traces de pigment (DOGIEL 1906).

LE STADE SAPROTROPHE ACTUEL DES ELLOBIOPSIDAE. — Chez les *Ellobiopsidae*, chez ceux au moins qui sont parasites d'organismes benthiques, la condition parasitaire histotrophe semble procéder directement d'un stade phorétique saprotrophe, stade dont l'existence dans l'ascendance des trois Périдиниens précédents paraît très improbable étant donnée la vie pélagique certainement très ancienne de leurs hôtes. Ce stade phorétique saprotrophe est représenté par les espèces des genres *Ellobiocystis* et *Parallobiopsis* qui sont dépourvues d'organes différenciés d'absorption, qui sont parasites d'organismes vivant sur le fond, et même comme les Nébalies, en milieu pollué, et qui sont de plus localisés sur la face ventrale, ou sur l'aire buccale de leurs hôtes.

Ce stade paraît d'ailleurs avoir été dépassé, chez les formes palisporogénétiques d'*Ellobiocystis* et chez *Parallobiopsis*, dont la polarité génétique peut être considérée comme une preuve de polarité trophique. Ces formes emprunteraient, par leur pied largement étalé sur l'hôte, une part de leurs nutriments à celui-ci.

Inversement, les *Staphylocystis*, parasites histotrophes, à tronc absorbant, ont pu conserver en partie leur nutrition saprophytique primitive.

Il est délicat d'essayer de reconstituer l'histoire d'*Ellobiopsis*. Il est possible, malgré l'existence pélagique du *Calanus finmarchicus*, que le stade phorétique saprotrophe ait pu exister ici grâce à une localisation du parasite, beaucoup plus étroite que l'actuelle, tout au voisinage de la bouche. On peut supposer ainsi que le parasite s'est établi sur le *Calanus* alors que celui-ci menait encore, à l'instar de tous les Copépodes primitifs, une existence benthique limicole ou phycicole. Mais on doit également se demander si chez *Ellobiopsis*, le stade histotrophe n'a pas été directement précédé, comme il semble que ce soit le cas pour les *Apodinium* et les *Oodinium*, d'un stade phorétique phototrophe qui, chez les autres *Ellobiopsidae*, se placerait avant le stade saprotrophe ? Autant de questions d'autant plus insolubles que nous ne savons rien actuellement de l'origine des *Ellobiopsidae*.

Le stade saprotrophe des *Ellobiopsidae*, dont l'existence ne paraît pas douteuse, est dans leur histoire ce que le stade chylotrophe est dans celle des *Haplozoon*, qui sont aussi actuellement, nous l'avons vu, des parasites histotrophes.

LE PARASITISME HISTOTROPHE OU BLASTOTROPHE IMMÉDIAT. SES DEUX ORIGINES. — Le cas des *Chytriodinium*, chez lesquels le premier stade du développement serait, d'après DOGIEL, intracellulaire, et dont le corps cytoplasmique est immédiatement au contact du cytoplasme de l'œuf parasité, à tel point que l'on ne sait où sont leurs limites, ce cas nous conduit directement à celui de *Trypanodinium* et en éclaire suffisamment l'histoire pour qu'il soit inutile d'y insister. Nous sommes arrivés ici au degré le plus évolué du parasitisme histotrophe : le parasitisme histotrophe ou cytotrophe immédiat.

Malgré l'analogie d'habitat et de nutrition qu'offrent *Trypanodinium* et *Duboscquella tintinnicola*, on ne peut guère, au point de vue de leur histoire, assimiler le cas du premier à celui du second. Alors que l'infestation des œufs par les Péridiniens implique de la part de ceux-ci une attaque de l'œuf, l'infestation du Tintinnide paraît être plutôt, originellement, tout au moins, le résultat de l'ingestion par l'Infusoire du Péridinien passif. Le cas de *Duboscquella tintinnicola* confinerait ainsi de très près à celui des Péridiniens intestinaux. Et l'analogie serait encore plus étroite s'il était établi que les taches de pigment jaunes vues par LAACKMANN (1906) dans les « sporocystes » de *Tintinnopsis Campanula* sont bien du pigment xantho-chlorophyllien.

Nous n'abandonnerons pas les parasites intracellulaires, sans parler des *Neresheimeria*. Je rappelle l'hypothèse selon laquelle la région antérieure porteuse de rhizoïdes et l'étui avec ses rhizoïdes postérieurs, seraient propres à l'hôte, et représenteraient la plaque syncytiale du testicule, hypertrophiée. Le parasite serait représenté seulement par le plasmode articulé à noyaux ovoïdes nucléolés.

Ici, le blastotrophisme revêtirait un caractère spécial. La cellule infestée ne serait pas détruite. Au contraire, elle se développerait et parasiterait elle-même les tissus voisins : glandes génitales, estomac, et servirait ainsi d'intermédiaire entre le parasite et l'hôte, comme c'est le cas pour les *Myxocystis* des Annélides (MRAZEK 1910) et les *Gastrocystidae* des Vertébrés (CHATTON 1911, GILRUTH 1912).

LE PARASITISME CŒLOMIQUE LYMPHOTROPHE. SES DEUX ORIGINES POSSIBLES. — Le degré d'évolution atteint par les parasites intracellulaires l'a été aussi par les parasites cœlomiques. Les uns puisent à même le cytoplasme, les autres à même le milieu intérieur, vecteur de tous les nutriments, tous par leur surface entière. Comment a pu s'effectuer l'entrée des parasites cœlomiques dans la cavité générale de leurs hôtes ?

On ne peut guère supposer qu'elle se soit produite d'emblée, sans le secours de conditions favorisantes : l'existence d'un stade parasite externe, ou d'un stade parasite intestinal.

Dans le premier cas, le Péridinien, d'abord fixé sur la cuticule, l'aurait digérée comme fait un *Ellobiopsis*, et au lieu de se nourrir à travers l'orifice, y serait passé tout entier. Je rappelle à ce sujet la constatation que j'ai faite de spores de *Syndinium* parfaitement identifiées, fixées par un pédicule mucilagineux sur la cuticule d'un *Corycæus*. (fig. 147, pl. XV). Mais ce n'était peut-être là qu'un stade de repos. Il paraît plus vraisemblable d'admettre l'existence d'une forme intestinale passée secondairement dans la cavité générale. Je n'ai pas de raisons de considérer comme telle l'un des *Blastodinium* que nous connaissons, même parmi les incolores. Mais l'existence de ce stade intestinal est rendue très vraisemblable par les rapports étroits qu'affecte le parasite jeune avec la paroi digestive. Je ne voudrais cependant pas les donner comme preuve. Il faut toujours compter avec des cas inattendus et paradoxaux comme ceux de la Sacculine et des Ankylotomes. La connaissance du mode d'infestation des Copépodes par les *Syndinium* et les *Paradinium* nous fixera sur ce point de leur histoire.

LE PASSAGE POSSIBLE DU PARASITISME EXTERNE HISTOTROPHE, AU PARASITISME INTESTINAL CHYLOTROPHE. — Il faut signaler ici comme l'exemple d'un passage possible du parasitisme externe au parasitisme intestinal, le cas d'*Apodinium mycetoides* qui, entraîné par le courant respiratoire dans le pharynx des Fritillaires, continue à y sporuler, et dont les spores sont évacuées indemnes par la voie intestinale, condition essentielle de l'adaptation du parasite au milieu digestif. Il est à remarquer que les éléments reproducteurs des *Ellobiopsidae* localisés sur l'aire péribuccale de leurs hôtes, doivent se trouver aussi fréquemment exposés à passer par le tube digestif.

Mais, en règle générale, les parasites intestinaux ne dérivent pas de parasites externes. Ce sont des formes libres ingérées qui s'adaptent aux conditions d'existence du milieu intestinal.

LE PARASITISME DES PÉRIDINIENS COMPARÉ A CELUI DES AUTRES PROTISTES. — Les différents modes de parasitisme que nous venons de passer en revue, sont plus ou moins répandus chez les Protozoaires. Le parasitisme intestinal chylotrophe est la condition essentielle de tous les protistes de la faune intestinale, sessiles ou vagiles. Beaucoup plus rare est l'association à ce dernier du parasitisme histotrophe. Celui-ci semble

bien exister chez les Grégarines à suçoirs, chez celles au moins qui altèrent la cellule hôte, et chez de rares Coccidies extracellulaires (*Cryptosporidium muris*).

Les parasites coelomiques, toujours histotrophes ou lymphotrophes, sont nombreux dans tous les groupes, sauf chez les Rhizopodes : Hémo-flagellés, Coccidies et Grégarines coelomiques, Ciliés astomes (*Anoplophrya branchiarum*).

Le mode le moins répandu chez les Protozoaires est celui que présentent nos parasites externes. On connaît beaucoup de formes phorétiques phototrophes, chez les Diatomées, les Phytoflagellés, et les Eugleniens. L'existence de formes phorétiques saprotrophes est moins fréquente. Ce sont pour la plupart des Protophytes : Oscillariées incolores, Bactériacées filamenteuses, Champignons. Parmi ceux-ci, et de position systématique d'ailleurs incécise, les *Amoebidium* présentent, avec les *Ellobiocystis* non articulés, une remarquable convergence morphologique et éthologique.

Rares sont les Protistes, et surtout les Protozoaires ectoparasites histotrophes ou blastotrophes. On les trouve à peu près exclusivement parmi les Chytridiacées. Nous avons déjà signalé la convergence qu'offrent les *Chytridium* et les *Chytriodinium*.

Les parasites intracellulaires, tous blastotrophes, sont très répandus chez les Sporozoaires. Ce sont : presque toutes les Coccidies et les groupes dérivés (Hémogrégarines, Hémosporidies et les Sarcosporidies), beaucoup de Grégarines, de Cnidosporidies, d'Haplosporidies, et parmi les Protophytes des Chytridinées, Mycetozoaires, levures, etc. Relevons l'analogie des stades végétatifs de *Duboscquella tintinnicola* avec ceux des Coccidies, et la convergence entre *Trypanodinium* et les Chytridinées du genre *Olpidium*. Chez les Flagellés le parasitisme intracellulaire n'existe que chez les *Leishmania*. Il fait entièrement défaut chez les Ciliés. Il se trouve cependant très approché dans le cas de *Cepedella*, CEPÈDE et POYARKOFF (1909) astome intratissulaire.

On voit que tous les Péridiniens parasites sont des formes à nutrition osmotique. Nous ne connaissons actuellement aucune espèce parasite ou commensale, fixée ou mobile, qui se nourrisse par ingestion. Rien chez les Péridiniens qui corresponde aux Trichonymphines ou aux *Balantidium*, rien qui corresponde aux Choanoflagellés phorétiques, aux Trichodines, aux Pérित्रiches fixés, ou aux Acinétiens.

Et cependant il existe, et particulièrement chez les Gymnodiniacées, des formes à nutrition animale DANGEARD (1892). N'ont-elles pas fait

souche de parasites ou la vie parasitaire entraîne-t-elle toujours la substitution de la nutrition osmotique à la nutrition animale ?

Les caractères ancestraux et les caractères parasitaires

Maintenant que nous connaissons les divers modes et degrés du parasitisme, nous allons essayer de distinguer parmi les caractères des parasites ceux qui sont la conséquence de leur condition, de ceux qu'ils tiennent de leurs ancêtres libres.

Nous envisagerons successivement les caractères d'ordre morpho-



FIG. CLIII. *in.* KLEBS (1912). *Hypnodinium sphaericum* KLEBS, stades de la division. A comparer avec le trophocyte à sillons des *Blastodinium* (fig. 43), pour mettre en lumière la signification de ceux-ci.

logique, d'ordre cytologique, d'ordre physiologique et d'ordre génétique.

a) CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.

FORME. — Il est difficile d'apprécier dans quelle mesure le parasitisme a modifié la forme générale des Périidiniens externes et des Périidiniens intestinaux (les *Haplozoon* exceptés).

Chez les *Oodinium* et les *Apodinium*, et même les *Chytriodinium*, les caractères périidiniens sont, aux stades végétatifs, complètement effacés. Mais on connaît actuellement plusieurs Périidiniens libres qui sont dans ce cas : *Diplodinium* (*Pyrocystis*) *lunula* SCHÜTT en est le meilleur exemple. KLEBS, dans son mémoire de 1912, a fait une catégorie spéciale de ces Périidiniens, flottants ou fixés mais non parasites, « immobiles et sans sillons », catégorie qui comprend le *Pyrocystis noctiluca* MURRAY et les genres nouveaux, *Phytodinium* KLEBS, *Stylodinium* KLEBS et *Glaedinium* KLEBS.

Ces formes ne montrent de sillons à aucun stade connu de leur évolution et leur nature péridinienne ne s'affirme que par leurs caractères cytologiques. Chez *Hypnodinium sphaericum*, les sillons n'apparaissent que d'une manière éphémère, au moment de la division :

La forme de ces Péridiniens libres n'est pas plus parfaite que celle des ectoparasites. Elle l'est moins que celle des *Blastodinium* du groupe *spinulosum*, chez lesquels les sillons sont toujours apparents.

Le galbe même des *Blastodinium* ne peut être considéré comme un caractère d'adaptation. La forme en fuseau incurvé se retrouve chez *Diplodinium lunula* SCHÜTT, et chez *Cystodinium Steini* KLEBS. Elle se retrouve dans les « kystes cornus » des Péridiniens d'eau douce.

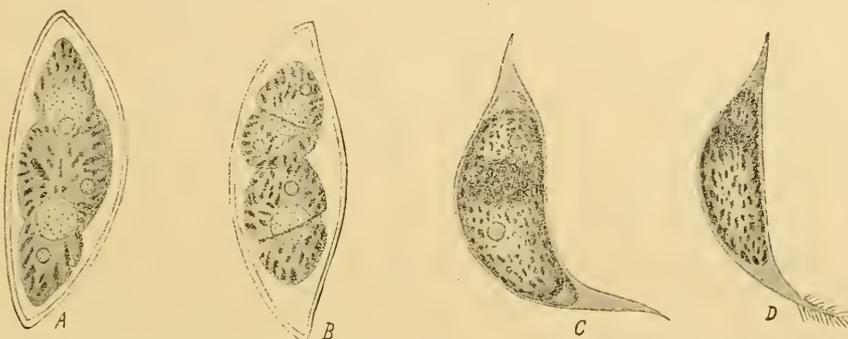


FIG. CLIV. *im.* KLEBS (1912); a et b *Cystodinium bataviense* KLEBS; c et d, *C. Steini* KLEBS montrant l'analogie de structure qu'ils offrent avec les *Blastodinium* (coque, spinules, sillons et état biénergide).

Cependant, si l'on considère les *Blastodinium* dans leur ensemble, on voit s'exercer sur eux l'action morphogène de l'hôte : c'est, par exemple, le redressement du galbe qui fait d'un *B. spinulosum* un *B. Pruvoti*, ou d'un *B. contortum*, un *B. hyalinum*. L'effacement plus ou moins complet des sillons et la disparition concomitante de la crête hélicoïdale chez les formes les plus évoluées du groupe *spinulosum* est aussi conséquence du parasitisme.

Chez les *Haplozoon* par contre, la régression de la forme péridinienne est poussée beaucoup plus loin, et son adaptation à la surface épithéliale très manifeste. Même dans les sporocytes, la forme péridinienne reste méconnaissable jusqu'à leur libération.

Les Péridiniens intracellulaires ont la forme sphérique ou ellipsoïdale normale chez les organismes de cette condition (Coccidies):

Chez les Péridiniens cœlomiques la régression morphologique est

poussée jusqu'à la disparition de toute forme définie, et cela indépendamment, semble-t-il, de leur état plasmodial. La forme subsphérique du plasmode encapsulé des *Syndinium* n'est pas la forme du parasite, mais celle du kyste de réaction de l'hôte.

CUTICULE. COQUE. — Sauf chez les parasites intracellulaires et les parasites cœlomiques, il existe une cuticule périplastique analogue à celle de tous les Gymnodiniens. Comme chez beaucoup de ceux-ci, surtout lorsqu'ils sont aux stades latents, cette cuticule se décolle et forme une coque : les coques des *Blastodinium*, des *Apodinium*, correspondent exactement aux « kystes » de *Diplodinium lunula* SCHÜTT, de *Cystodinium Steini*, de *Gymmodinium rotundatum*, des *Glenodinium*, etc., etc. Chez les *Glenodinium*, les sillons sont marqués sur la coque. Ils le sont aussi, nous le savons, chez les *Blastodinium* par l'existence de la crête hélicoïdale des spinules qui a pour matrice la lèvre antérieure du sillon hélicoïdal. Parce qu'ils sont dirigés d'avant en arrière, on pourrait croire que ces spinules fonctionnent comme des retinacles servant à empêcher l'expulsion du parasite et qu'ils constituent par conséquent un caractère d'ordre adaptatif. Nous avons déjà fait justice de cette interprétation (p. 236). Au surplus, des productions cuticulaires tout à fait semblables existent chez *Cystodinium Steini* KLEBS (1912), sur la pointe postérieure de la coque, où elles sont groupées en pinceau. Chez tous les autres Péridiniens parasites, la cuticule est lisse. Partout elle est continue.

FLAGELLES. — *Gymmodinium parasiticum* (POCHE) est seul de tous les parasites, à avoir conservé ses flagelles à l'état végétatif. Partout ailleurs, ces organes ont disparu.

Les Péridiniens se comportent à cet égard autrement que les Euflagellés, chez lesquels le parasitisme, loin d'entraîner la disparition de l'appareil flagellaire, semble en provoquer le développement ; c'est chez les Trypanosomes, les Trypanoplasmes, les Trichomonas, la formation d'une membrane ondulante, chez les Polymastigines et les Trichonymphines la multiplicité des flagelles. La disparition de l'appareil flagellaire, même chez les formes libres, semble d'ailleurs beaucoup plus fréquente chez les Dinoflagellés que dans les autres groupes. Outre que chez les formes qui les possèdent normalement à l'état végétatif, les flagelles sont très caducs, il y a toute une série de Péridiniens qui paraissent n'en présenter jamais : ce sont toutes les formes que KLEBS (1912) range dans sa nouvelle famille des *Phytodiniaceae*.

APPAREILS DE FIXATION ET D'ABSORPTION. — Ces appareils existent

chez tous les ectoparasites, saprotrophes ou histotrophes, et chez les *Haplozoon*. C'est en eux que nous relèverons les caractères adaptatifs



FIG. CLV. *im.* POUCHET (1885). *Diplopsalis lenticula* BERGH. L'individu dont il reste le test vide (*l*) a mué, s'est divisé et chacune des moitiés s'est enkystée (*k*) après avoir sécrété à partir du test un pédoncule mucilagineux à bracelets saillants (marquant sans doute différents temps de la sécrétion). A comparer au pédoncule des *Apodinium*.

FIG. CLVI. *im.* KLEBS (1912). *Gymnodinium rotundatum* KLEBS. Individu au repos qui a sécrété une goutte de muilage au moyen de laquelle il se fixe ($\times 570$).

d'ordre morphologique les plus importants. Ce n'est pas que nous ne trouvions chez les formes libres l'ébauche d'appareils semblables. Je rappelle que POUCHET (1885) a vu *Peridinium divergens*, et *Diplopsalis lenticula* s'attacher à un substratum solide par un pied muqueux, qui peut s'accroître en une colonne ou un cordon très allongé (fig. CLV). Mais ce ne paraît être ici qu'un phénomène pathologique. Il en est peut-être de même du pied muqueux que sécrète *Gymnodinium rotundatum* KLEBS (1912). Par contre, le style de *Stylodinium globosum* KLEBS (1912) est certainement un organe normal, à structure assez différenciée et constante. Mais il ne semble pas que chez cette espèce, il soit encore autre chose qu'un produit de sécrétion. C'est en cela que s'en distinguent tous les appareils fixateurs des parasites, qui tous sont constitués par un ou plusieurs prolongements nus ou protégés du cytoplasme. Lorsqu'ils sont

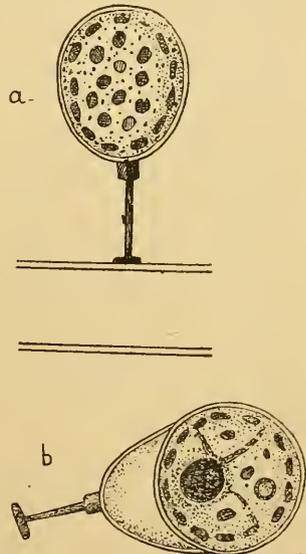


FIG. CLVII. *im.* KLEBS (1912). *Stylodinium globosum* KLEBS. Individus fixés sur des poils radicaux d'*Ajolla*; *b*, en mue. A comparer à *Parapodinium stylipes* Ch. (fig. 35).

nus, ces prolongements sont rétractiles à la manière de pseudopodes (*Oodinium*, *Haplozoon*). Ces appareils ne se présentent d'ailleurs pas partout de la même façon : chez les *Apodinium*, l'axe cytoplasmique du pédoncule semble bien, autant qu'on en peut juger, d'une texture homogène; il se ramifie en deux ou trois rhizoïdes. Ailleurs, il en est autrement. Chez les *Oodinium*, le tronc est formé par la juxtaposition en faisceau d'un très grand nombre de fibrilles qui conservent leur individualité, cheminent côte à côte dans les troncs secondaires et tertiaires de l'arborisation et forment en se séparant, mais sans se ramifier, toutes les branches ultérieures jusqu'aux plus ténues. On sait que chez *O. fritillarice* le disque adhésif dérive de l'arborisation des rhizoïdes par contraction des fibrilles.

Chez les *Haplozoon*, ce sont également des filaments non ramifiés surgissant côte à côte, mais non accolés qui constituent les rhizoïdes. Ceux-ci sont non seulement contractiles, mais parfois vibratiles comme des flagelles. Chez *H. obscurum* ils se prolongent dans le trophocyte et même dans le gonocyte par des racines filamenteuses. DOGIEL fait dériver toutes ces formations de pseudopodes comme ceux des *Podolampas*.

Ce sont là à vrai dire des pseudopodes si particuliers, que cette appellation ne leur convient guère. Je crois qu'on ne peut pas les assimiler aux pseudopodes réticulés, comme ceux des Foraminifères, constatés par SCHÜTT (1895) chez les *Podolampas*. Ils rappelleraient plutôt des flagelles, peu modifiés chez *Haplozoon*, beaucoup plus transformés chez les *Oodinium*. Mais leur nombre extrêmement élevé chez ces derniers permet-il semblable homologation? Je croirais plutôt que nous sommes là, en présence d'organes néoformés comparables morphologiquement aux appendices préhenseurs des Acinéliens de la famille des *Ephelotidae* (voir B. COLLIN 1912), ou aux axopodes des Héliozoaires. Que chez les *Apodinium* au moins le pédoncule soit une néoformation, ce n'est guère douteux. Le cas de l'individu que représente la figure 26, pl. II, montre que le point d'insertion du pédoncule est au pôle du corps, tandis que l'insertion flagellaire est équatoriale. Il n'y a pas là d'assimilation possible entre flagelles et rhizoïdes.

CAULLERY (1911) a déjà insisté sur la structure identique du pédoncule d'*Ellobiopsis* et de celui des *Oodinium*. Il n'y a de différence que dans ce fait que, chez le premier, les fibrilles restent unies et tassées en un seul faisceau. On ne sait rien de la structure intime de l'appareil fixateur de *Staphylocystis*. Chez les autres *Ellobiopsidae*, le corps est simplement

fixé par un disque étalé sur le tegument de l'hôte et qui paraît anhiste, très semblable, par conséquent, à celui des *Amoebidium* et des *Eccrinides*.

Un appareil fixateur de tout autre ordre se trouve encore chez les *Haplozoon*. C'est le stylet : s'il n'y en a jamais qu'un fonctionnel, il peut s'en trouver d'autres semblables dans le cytoplasme du trophocyte (stylets de remplacement). La valeur morphologique de ces organites est difficile à établir. Nous ne savons rien de leur mode de formation ou de multiplication. Sont-ils comme semblent l'être les aiguillons fasciculés signalés par SCHÜTT (1895) chez les *Podolampas* ou les trichites des dinospores syndiniennes, de simples produits de sécrétions ou bien des éléments de structure plus complexes, à reproduction autogénétique, comme les cnidocystes de *Polykrikus Schwartzi*, et les trichocystes de *Gymnodinium*. Ils ont la forme et la grande taille de ces derniers. Mais DOGIEL n'a vu chez les *Haplozoon* aucun indice de cette évolution cyclique, autogénétique que les cnidocystes, et aussi les trichocystes — quoique à un degré de complexité moindre — effectuent chez les Péridiniens qui en sont armés (CHATTON 1914).

On sait que les dinospores des *Syndinium* en sont souvent chargées. Le mécanisme par lequel un de ces stylets arrive à se mettre, chez les *Haplozoon*, au service de la fonction fixatrice, est totalement inconnu. La fixation au moyen de stylets est une adaptation qui se retrouve chez certains Ciliés parasites, astomes ou non : *Schultzellina mucronata* (CEPÈDE 1910), *Maupasella nova* (CEPÈDE 1910) et *Perikaryon cesticola* (CHATTON 1911).

MORPHOLOGIE DES DINOSPORES. — Les caractères péridiniens plus ou moins complètement effacés aux stades végétatifs réapparaissent dans les éléments de reproduction, où ils sont nettement exprimés, ce qui nous a fait désigner les spores mûres sous le nom de dinospores. Ces éléments sont encore inconnus chez les *Parapodinium*, les *Paulsenella*, les *Haplozoon*. Ils sont bien connus chez les autres péridiniens parasites.

Tous ces germes sont nus. Ce n'est pas là un caractère propre aux éléments de reproduction des formes parasites. Ceux des Péridiniens libres cuirassés qui se reproduisent par spores — si tant est que l'on puisse désigner ainsi les produits d'une, deux ou trois divisions successives du corps — (*Peridinium*, *Pyrophacus*, etc.) le sont aussi. De même ceux des Péridiniens à coque (*Diplodinium lunula*, *Cystodinium Steini*). Ceci montre qu'il ne faudrait nécessairement pas chercher les ancêtres des Péridiniens parasites parmi les Péridiniens nus.

Les dinospores des parasites appartiennent à deux types bien tranchés. Les unes ont un sillon hélicoïdal à pas très court, comme celui de la plupart des genres de Péridiniacées et les *Gymnodinium* proprement dits, les autres un sillon hélicoïdal à pas très long comme celui des *Spirodinium*, sillon qui peut même chez certaines spores de *Syndinium* se prolonger au delà d'un tour et entraîner la torsion du sillon longitudinal, comme chez les *Cochlodinium*. C'est aussi à ce dernier type que se rattachent les dinospores des *Atelodinium* et les spores à rostre, dont le sillon hélicoïdal, quoique incomplet, est à pas très long. Ce type à sillon hélicoïdal incomplet se trouve chez les *Gymnodiniens* libres dans le genre *Hemidinium*. La dinospore des *Trypanodinium* est aussi du type hélicoïdal. Mais sa forme propre n'est à rapprocher d'aucun Péridinien libre connu.

Ainsi, rien dans la morphogéologie des spores des Péridiniens parasites ne reflète la condition des stades végétatifs. Ceci est un nouvel exemple — et l'on en pourrait citer bien d'autres — à l'appui de cette idée émise par LÉGER et DUBOSCQ (1911), que les éléments reproducteurs échappent aux déformations adaptatives et conservent le mieux la morphologie ancestrale. On peut voir dès maintenant que ce sont leurs caractères qui guideront le plus sûrement dans la recherche des affinités des parasites. Malheureusement, leur étude est difficile et celle que nous en avons faite est encore bien insuffisante pour plusieurs d'entr'eux, notamment pour les *Apodinium* et les divers *Blastodinium*.

La morphologie des spores des Paradinides nous donnera matière à une discussion des affinités et de la signification phylogénique de ces organismes qui trouvera sa place dans notre essai systématique.

b) CARACTÈRES CYTOLOGIQUES.

STRUCTURE MONOÉNERGIDE DES FORMES LIBRES. EXCEPTIONS. — Les Péridiniens libres sont des êtres essentiellement monoénergides. Les seuls exemples que l'on puisse trouver chez eux d'une structure polyénergide sont fournis d'abord par les espèces du genre *Polykrikos*, chez lesquelles, le corps renferme deux, quatre, ou huit noyaux correspondant à quatre ou huit individus soudés, munis chacun de ses deux sillons et de ses deux flagelles. Ce Péridinien polyzoïque se comporte comme un individu monozoïque et se reproduit par scissiparité simple, chaque moitié reconstituant ses parties manquantes.

Le second exemple de structure polyénergide est du même ordre. Il

nous est fourni par ces curieuses chaînes de *Gonyaulax series*, découvertes par KOFOÏD et RIGDEN 1912, dans lesquelles les individus au lieu d'être soudés par leurs cuirasses comme c'était le cas pour toutes les chaînes de Péridiniens, sont soudés par leur cytoplasme, de sorte que la chaîne est un plasmode continu, dans lequel il y a autant de noyaux que d'individus

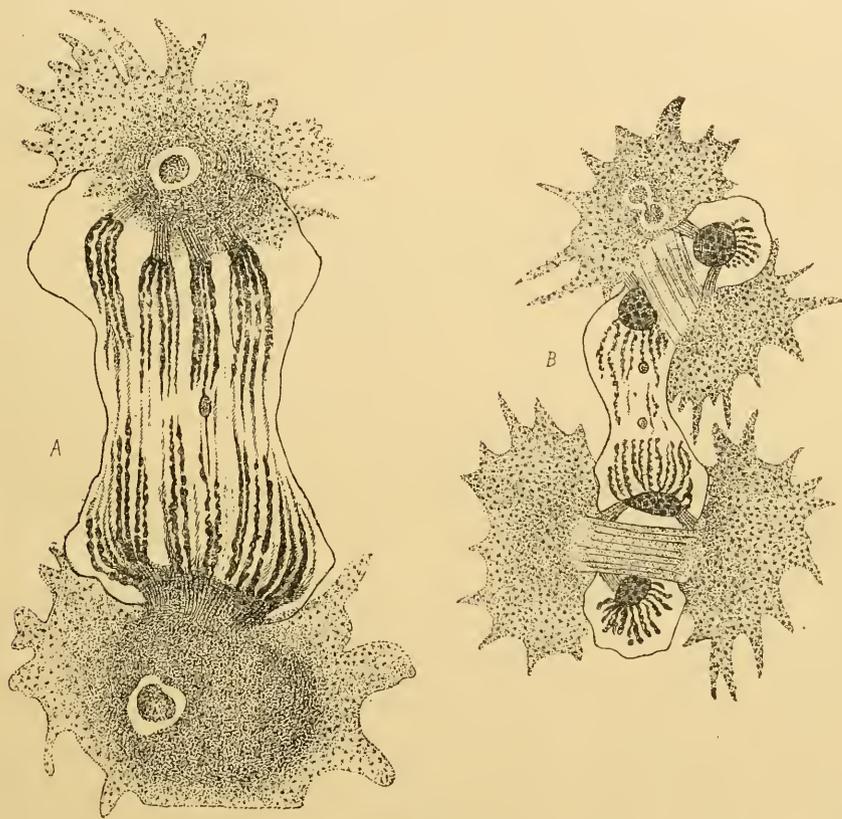


FIG. CLVIII. in. ISHIKAWA (1899). *Noctiluca miiuris*. Métaphase caryodierétique au cours de la sporogénèse (A comparer aux figures des planches X-XI, représentant la caryodierèse des *Blastodinium*). On remarquera dans la fig. B la succession rapide des divisions marquée par la scission précoce des centrosphères (Cf. fig. 74-77.)

constituants. Ces chaînes qui n'ont qu'une existence éphémère, permettent de concevoir comment s'est réalisée l'organisation polyzoïque permanente des *Polykrikos*. C'est à ce dernier stade que s'est arrêtée chez les formes libres la tendance à la structure polyénergide.

TENDANCE A LA STRUCTURE POLYÉNERGIDE CHEZ LES PARASITES. — L'existence parasitaire favorise l'établissement de la structure polyénergide. Chez la plupart des parasites, nous trouvons des stades polyé-

nergides plus ou moins durables, qui résultent de l'avance que prennent les divisions nucléaires sur les divisions cytoplasmiques, plus ou moins inhibées.

Chez les *Oodinium* qui sont, aux stades végétatifs, toujours monoénergides, la structure biénergide apparaît au cours des scissions sporogénétiques, du fait que la division cytoplasmique ne s'effectue pas en même temps que la division nucléaire. Mais cette structure est toute transitoire. Cette structure biénergide est absolument constante dans les sporocytes de *Schizodinium spirsum*, des *Apodinium* et des *Blastodinium*. Dans ces deux derniers genres, la forme végétative, le trophocyte, la possède aussi.

Le cas du trophocyte des *Blastodinium* est particulièrement intéressant, parce que la très longue durée de l'état biénergide prouve qu'il n'est pas dû seulement à un léger retard de la scission cytoplasmique, comme on pourrait le croire lorsqu'on est en présence de divisions sporogénétiques se succédant très rapidement, mais bien d'une véritable inhibition. Nous savons d'ailleurs que, dans ce cas, la caryodiérèse n'est même pas terminée, et qu'elle est figée en télophase.

Chez les *Haplozoon* les sporocytes sont constamment biénergides, fréquemment tétraénergides dans les files postérieures. Il y a là un état plasmodial transitoire.

Chez les Périдиниens coelomiques, la division cytoplasmique est complètement suspendue pendant toute la période végétative. L'état plasmodial est réalisé d'emblée et persiste jusqu'à la sporulation.

Il en est de même probablement chez *Trypanodinium*.

Les Paradinides ont tous une structure plasmodiale. Acquis dès les stades les plus précoces chez les plus évolués, *Atelodinium*, elle ne se réalise que plus tardivement et moins complètement chez *Paradinium Poucheti*. Elle est parfaite chez *Neresheimeria* et les *Ellobiopsidae*. Mais il faut faire de suite, de ces derniers, une catégorie à part, car il nous apparaîtra plus loin que, chez eux, l'état plasmodial n'a ni la même origine, ni la même signification que chez les Périдиниens stricts, les Paradinides et *Neresheimeria*.

CAUSES DE L'INHIBITION DES SCISSIONS CYTOPLASMIQUES, ORIGINE DE LA STRUCTURE POLYÉNERGIDE. — LA DYSTOMIE PARASITAIRE. Il est manifeste que chez les Périдиниens stricts, l'état plasmodial est secondaire : il est beaucoup plus développé chez les formes parasites que chez les formes libres, et il l'est d'autant plus chez les premières que

leur parasitisme est plus accentué. Il atteint à un degré, qui n'est dépassé nulle part, chez les parasites lymphotrophes et les blastotrophes immédiats. Il est donc naturel de penser que chez les Péridiniens l'état plasmodial, et sa cause première, l'inhibition des scissions cytopasmiques, est la conséquence de l'hypernutrition parasitaire. Nous n'avons, en ce qui concerne les Péridiniens, aucune observation ou expérience qui vienne appuyer cette opinion. Mais on connaît des faits d'ordre très voisin, concernant d'autres organismes, plus faciles à manier que les Péridiniens.

Je rappellerai d'abord le résultat d'expériences que j'ai faites en 1906 sur *Amoebidium parasiticum*. Ces organismes qui sont normalement polyénergides à l'état végétatif ont des spores uninucléées. Lorsqu'on les cultive avec les Cladocères qui les portent dans des milieux très chargés en matières organiques, les tubes s'accroissent bien au delà de la taille, à laquelle arrivés, les tubes normaux sporulent. De plus, la multiplication nucléaire a produit beaucoup plus de noyaux que ne le comporte la masse cytoplasmique du tube normal. Il en résultera que les spores, au lieu d'être uninucléées, contiendront jusqu'à quatre ou cinq noyaux. Il y a donc ici, d'une part, retard de la scission sporogénétique, d'autre part, inhibition des scissions qui eussent dû ramener les spores à l'état monoénergide normal.

Il faut rappeler surtout l'étude expérimentale de la croissance hypertrophique chez les Acinetiens, faite récemment par B. COLLIN (1911). On sait que chez la plupart des Acinetiens, et en particulier chez ceux sur lesquels COLLIN expérimentait, il n'y a pas de reproduction scissipare. Elle a été remplacée chez eux par le bourgeonnement d'embryons ciliés. Or, ce phénomène, quelque soit son degré de perfection par rapport à la simple scissiparité, est aussi sensible qu'elle à l'hypernutrition. Il est toujours plus ou moins complètement inhibé. Souvent, les bourgeons ne peuvent se libérer et, après avoir perdu leur ciliature, se développent sur place, toujours retenus au parent, avec lequel ils restent en continuité par un isthme cytoplasmique. Le macronucleus très hypertrophié se ramifie à l'infini, et l'on peut se demander si les branches ne représentent pas autant de bourgeons nucléaires non séparés de leur souche, mais qui, néanmoins, auraient évolué en formant chacun un des nombreux faisceaux de tentacules épars sur tout le corps. Celui-ci est aussi modifié par rapport à la forme type que l'est un plasmode de *Syndinium* par rapport à sa dinospore.

Enfin, comme phénomènes de même ordre, on peut encore citer la multiplication des noyaux non suivie de scissions cytoplasmiques dans les cellules parasitées qui servent de nourrice au parasite : cellules géantes, cellules pariétales de *Gastrocystis Robini*, leucocytes d'annélides hypertrophiés parasités par les *Myxocystis*, etc., ou dans certains phagocytes que leur rôle transforme en parasites de l'organisme auquel ils appartiennent : ostéoclastes destructeurs de cartilage. On pourrait grouper tous les faits de cet ordre sous le vocable : *dystomie parasitaire* ou plus généralement *dystomie hypertrophique*.

LA STRUCTURE POLYÉNERGIDE DES ELLOBIOPSIDAE. SON ORIGINE PARTICULIÈRE. — Chez les *Syndinium* et les *Paradinides*, et aussi chez les *Neresheimeria*, autant qu'on en peut juger d'après nos renseignements, la structure polyénergide s'acquiert par divisions nucléaires normales répétées, qui selon toute vraisemblance ne sont que la suite d'une première division du noyau de la spore, normale elle aussi. Il ne semble pas qu'il en soit ainsi chez les *Ellobiopsidae*. Chez eux, d'une manière générale, aux stades les plus jeunes du développement, l'appareil nucléaire est à un état de diffusion tel qu'on ne peut guère appliquer aux particules qui le constituent le nom de noyaux. Au cours du développement, ces particules augmentent de volume et s'organisent en noyaux, pas très différents de noyaux normaux et qui passent dans les spores. Il faut donc admettre qu'entre le moment de la libération des spores et les stades précoces de leur développement sur l'hôte, le noyau sporal subit une pulvérisation assez brusque que l'on ne peut guère attribuer à une série de divisions normales. Je pense que c'est cette pulvérisation qui est l'origine de l'état plasmodial ; les particules nucléaires ainsi produites s'accroissent dans la suite, peut-être même dans certains cas, sans se diviser. Nous aurons à rechercher quel peut-être le déterminisme de cette pulvérisation nucléaire, ce qui sera en même temps un essai d'interprétation de la structure si particulière des *Ellobiopsidae*.

Ceci nous amène à examiner les modifications que subit chez certains parasites le type nucléaire normal des Dinoflagellés, le *dinokaryon*.

STRUCTURE DU NOYAU ET CARYODIÉRÈSE CHEZ LES FORMES LIBRES. — La structure du noyau est chez les Péridiniens assez uniforme, et assez caractéristique du groupe, pour qu'on puisse la résumer en un type moyen : le *dinokaryon*.

A vrai dire, cette impression d'uniformité n'est pas celle qui résulte à première vue de la lecture des auteurs. Mais, à les analyser d'un peu près,

il apparaît sans difficulté que les divergences sont beaucoup plutôt d'ordre théorique que d'ordre objectif. Elles résultent aussi de ce que la série des transformations que subit le noyau au cours de la division n'a été suivie, et qu'elle ne l'a été que d'une manière incomplète — que chez très peu d'espèces.

L'historique détaillé de la cytologie des Péridiniens n'entre pas dans le cadre de ce mémoire. Je me contenterai d'exposer brièvement les conceptions que se sont faites les auteurs de la structure du noyau. On peut les grouper sous trois chefs principaux :

1^o Structure filamenteuse. C'est celle que décrivent les premiers observateurs : ALLMANN (1855), POUCHET (1883, 1885), parce que c'est celle qui apparaît le plus souvent à l'examen in vivo des Péridiniens. SCHÜTT (1895), d'après ses observations sur les Péridiniens de la Plankton Expedition, et V. DOGIEL, (1906 b), d'après son étude in vivo de *Diplodinium lunula* et des *Chytriodinium*, la considèrent comme fondamentale. KLEBS (1912) reconnaît chez les Péridiniens d'eau douce deux types structuraux différents : le type filamenteux (*Cystodinium Steini*) et le type granuleux : (*Hypnodinium sphaericum*). Les noyaux du type filamenteux se composeraient d'une pelote ou d'un écheveau de filaments plus ou moins robustes, quelquefois tubuleux (SCHÜTT). Les auteurs divergent sur la question de savoir s'il s'agit de segments isolés ou d'un filament continu pelotonné. La disposition parallèle de ces filaments est très fréquente. Dans beaucoup de cas, ils paraissent striés transversalement, et se décomposer en microsomes (ALLMANN 1855, KLEBS 1912). Dans aucun, il ne sont anastomosés les uns avec les autres ; et c'est ceci qui distingue la conception du noyau à structure filamenteuse, de la conception du noyau à structure réticulée-alvéolaire.

2^o Structure réticulée-alvéolaire :

Il est à remarquer que tous les auteurs (BÜTSCHLI 1886, LAUTERBORN 1895, BORGERT 1910, JOLLOS 1910) qui ont constaté la structure réticulée du noyau ont eu comme principal matériel d'études des espèces du genre *Ceratium*, chez lesquelles cette structure est indéniable dans le noyau au repos ; je l'ai moi-même observée chez les divers *Ceratium* du plankton de Banyuls, fixés au Bouin ou au Flemming et colorés au fer in toto. Les figures que j'ai observées sont tout à fait conformes à celles de LAUTERBORN, BORGERT et JOLLOS. Elles montrent un réticulum dense, à points nodaux renforcés, ou bien, ce qui revient au même, des microsomes unis entre eux, par des trabécules. Il est difficile de savoir si ces

images réticulaires du noyau des *Ceratium*, sont, comme le veut BÜTSCHLI, l'expression de cette structure alvéolaire qu'il pense retrouver dans toute matière vivante.

3° Structure granulaire ;

KLEBS 1912 a constaté que chez *Hypnodinium sphaericum*, la chromatine était représentée par une masse très finement granuleuse, à la périphérie de laquelle se trouvent enclavés de gros nucléoles plus chromatiques que la masse elle-même, et creusés de vacuoles. Semblable structure chez *Cystodinium bataviense* (KLEBS 1912).

L'existence de nucléoles, mais beaucoup plus petits et généralement uniques, a été constatée chez certain un nombre de Péridiniens : chez les *Ceratium* marins et d'eau douce par BÜTSCHLI (1884), LAUTERBORN (1895), BORGERT (1910), JOLLOS (1910). Ce dernier auteur a observé aussi chez *Gymnodinium fucorum* un nucléole ou caryosome, au centre duquel il voit un grain sidérophile qui s'étire à la division et qui, au moment de la pousse des flagelles, fournirait à ceux-ci, par division, le blépharoplaste auquel il reste uni par un rhizoplaste. V. DOGIEL 1906, chez *Gymnodinium caeruleum*, KEYSSELITZ 1908, et SENN 1911, chez *Oxyrrhis marina* ont aussi observé des nucléoles.

Le noyau se compose donc d'une masse de chromatine, toujours très importante — KLEBS (1912) insiste sur ce caractère — qui 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 files et qui, juxtaposés, constituent des filaments moniliformes ou d'apparence striée, soit enfin sous forme de filaments homogènes, disposés en pelote ou en écheveau. Il y a en plus un ou plusieurs nucléoles généralement basophiles. La membrane nucléaire est le plus souvent peu marquée.

Il est à remarquer que les descriptions des auteurs n'ont pas été faites sur des noyaux tous au même stade de leur évolution. Alors que LAUTERBORN, BORGERT, JOLLOS, SENN ont très bien fait le départ entre les stades de repos et les stades de division, les images données par SCHÜTT et par DOGIEL correspondent à des stades de division. Ceci déjà permet d'entrevoir les raisons de certaines divergences d'observation : la chromatine des noyaux au repos a généralement une structure réticulaire, celle des noyaux en division une structure filamenteuse. C'est là une règle très générale qui se vérifie en particulier chez les Péridiniens. C'est chez les *Ceratium* que les différentes phases de la division ont été le mieux suivies, par LAUTERBORN, BORGERT, JOLLOS.

On voit d'abord les microsomes qui sont aux nœuds du réseau s'orienter en files qui deviennent de véritables filaments striés. Ceux-ci s'ordonnent parallèlement les uns aux autres. LAUTERBORN voit persister à ce stade les trabécules du réseau, qui unissent les uns aux autres les filaments chromatiques, formant l'image d'un filet à mailles rectangulaires ; BORGERT et JOLLOS nient au contraire l'existence de ces anastomoses. Mes propres observations sont pleinement d'accord avec celles de ces derniers auteurs.

Les filaments chromatiques convergent aux pôles vers un centre d'attraction où seul BORGERT a pu déceler l'existence d'un centrosome figuré, Pour JOLLOS, ce centre est contenu au début de la caryodiérèse dans le nucléole, qui aurait ainsi la valeur d'un vrai caryosome. LAUTERBORN et BORGERT voient simplement les nucléoles s'étirer entre les deux pôles. La mitose s'achève par scission des filaments en leur milieu, et reconstitution de la structure réticulée des noyaux fils.

On voit ainsi au cours de la caryodiérèse la structure réticulaire passer à la structure filamenteuse, suivant le mécanisme même, par lequel dans les noyaux de métazoaires et de métaphytes, le spirème se constitue aux dépens du réseau chromatique.

On remarquera ici cette structure en file de microsomes des filaments chromatiques, que plusieurs auteurs ont observée sur les organismes vivants, structure qui n'est pas d'ailleurs propre aux Péridiniens, et que l'on retrouve en particulier chez quelques Coccidies et chez les Radiolaires.

Chez les Péridiniens même elle ne paraît pas constante. J'ai de nombreuses figures de division de *Peridinium* dans lesquelles les chromosomes sont des filaments homogènes. Ce rapide résumé de nos connaissances essentielles sur la structure nucléaire des formes libres, va nous permettre de lui comparer celle des parasites.

STRUCTURE DU NOYAU CHEZ LES PARASITES. — Chez plusieurs d'entre eux la structure nucléaire ne nous est connue que par des images observées *in vivo*. C'est le cas des *Apodinium*, des *Chytriodinium* et de *Schizodinium sparsum*. Pour les *Chytriodinium*, ce sont des figures en peloton ou en écheveau de filaments lisses que donne V. DOGIEL (1906). Chez les *Apodinium* et chez *Schizodinium sparsum* on ne distingue que des files plus ou moins parallèles de microsomes. Dans ces trois cas, la structure est incontestablement du type filamenteux, ce qui n'est pas pour nous

étonner, puisque nous savons que tous ces noyaux sont en travail continu de caryodiérèse.

Chez les *Oodinium*, les *Blastodinium*, les *Haplozoon* et les *Syndinium*, le noyau et sa division ont pu être étudiés cytologiquement.

NOYAU ET CARYODIÉRÈSE DES OODINIUM. — Le noyau des *Oodinium* aux stades végétatifs a été étudié par BARGONI (1894) chez *Oodinium amylaceum*, par DOGIEL (1909) chez l'*Oodinium* des *Alciope*, et par moi-même chez *Oodinium fritillaricæ*. Comme on l'a vu, les figures que j'ai données, diffèrent considérablement de celles des deux auteurs précédents. BARGONI et DOGIEL figurent d'après leurs coupes une structure finement et uniformément granuleuse, tandis que celles que j'ai faites d'*Oodinium fritillaricæ* montrent la chromatine sous forme d'un spirème très lâche constitué dans un cas par des microsomes juxtaposés, comme chez un grand nombre de Péridiniens, et dans l'autre par une sorte de tube creux à paroi rugueuse.

Nous retrouvons dans ces observations les divergences que nous avons relevées dans celles des auteurs qui ont étudié les formes libres. D'une part, structure granulaire, d'autre part, structure filamenteuse. Ces observations ont porté sur des formes différentes, mais si peu différentes, que ce fait ne peut expliquer les divergences qu'elles contiennent. Il est beaucoup plus vraisemblable de les attribuer à ce que les parasites étudiés n'étaient point à des stades comparables. De ceci, nous trouvons d'ailleurs la preuve dans notre étude d'*O. fritillaricæ*. Nous avons vu que, chez des parasites moins développés, qui malheureusement n'ont pu être étudiés sur coupes, l'aspect du noyau *in vivo* est celui d'une vésicule uniformément remplie de grains non orientés, d'autant plus fins que le parasite est plus jeune. Le noyau de la dinospore mûre se présente exactement sous le même aspect.

Par contre, les noyaux des sporocytes sont tous du type filamenteux, avec orientation très nette des filaments — qui ici sont lisses — vers les pôles cellulaires. Ce sont des noyaux en division. Il devient ainsi certain que, chez les *Oodinium*, le noyau au repos, soit de la forme végétative parasite, soit de la dinospore libre a une structure granulaire (qui pourrait être en même temps réticulaire), structure qui passe, dès le début de la sporogénèse, à la structure filamenteuse. Les deux stades que j'ai pu étudier sur coupes doivent être interprétés comme des spirèmes préparatoires de la première scission sporogénétique. Des spirèmes aussi développés et aussi nets, qui rappellent étonnamment ceux des divisions de

maturation dans les œufs de Métazoaires, n'ont pas été observés jusqu'ici chez les Péridiniens. Leur développement est en rapport avec le volume considérable du noyau, et de l'individu végétatif des *Oodinium*, qui sont eux-mêmes conséquences de l'existence parasitaire de ces organismes. On peut également considérer comme telle l'existence de centres caryodérétiques beaucoup plus marqués que chez les formes libres.

NOYAU ET CARYODÉRIÈSE DES BLASTODINIUM. — Les *Blastodinium* nous ont d'ailleurs offert des caractères analogues, et le même passage de la structure granulaire du noyau végétatif à la structure filamenteuse du noyau en division. Il nous permettent de suivre, dans les poussées sporogénétiques, la série complète des transformations du noyau très modifié de la forme parasite au noyau péridinien normal des sporocytes les plus proches de la dinospore libre.

Le trophocyte des *Blastodinium* déjà remarquable par sa structure biénergide, l'est aussi par la masse considérable de ses noyaux, vascularisée par le cytoplasme, par la structure et l'acidophilie de leur chromatine, par le grand développement de leurs nucléoles basophiles et de leur appareil kinétique, tous caractères qui d'emblée les différencient profondément des dinokaryon typiques. L'hypertrophie nucléaire, la densité et l'homogénéité de la substance chromatique rendraient les échanges superficiels insuffisants à assurer la nutrition du noyau si les *plasmodendrites*, qui cytologiquement représentent des vestiges fusciaux, ne réalisaient pas comme une sorte de vascularisation trophique de sa masse. C'est plus simplement d'ordinaire, par augmentation de la surface d'échanges : noyaux rameux des glandes séricigènes des lépidoptères, en fer à cheval (Péitriches, Acinétiens), moniliformes (beaucoup de Ciliés) qu'est compensée la rupture de l'équilibre caryoplasmatic. C'est un mode nouveau de cette compensation que nous offrent les *Blastodinium*, et particulièrement intéressant parce que nous voyons l'appareil kinétique, qui ailleurs peut former des organes de soutien (axostyle des *Trichomonas*) se mettre ici au service de la nutrition nucléaire.

Par sa structure finement granuleuse, presque homogène chez certaines espèces (*B. spinulosum*, *B. crassum*) et par son acidophilie la masse chromatique du noyau trophocytaire des *Blastodinium* rappelle celle que KLEBS (1912) a fait connaître d'*Hypnodinium sphaericum* et de *Cystodinium bataviense*. On peut se demander si, dans ces trois cas, la structure granuleuse et l'acidophilie ne sont pas en rapport avec une activité

caryodiérétique réduite. Les *Cystodinium* et les *Hypnodinium* sont des formes enkystées, le trophocyte des *Blastodinium* passe par de longues périodes de repos. Constatation suggestive : Chez *Bl. spinulosum* et *B. crassum* espèces monoblastiques à longue période, la chromatine est plus finement granuleuse et son acidophilie plus accentuée que chez *B. Pruvoti* et *B. contortum*, espèces polyblastiques, à courte période sporogénétique.

Chez ces dernières, la chromatine du noyau au repos n'est jamais homogène. Elle se présente sous forme de grains floconneux, orientés en files parallèles. C'est, avec des dimensions plus fortes des éléments, la structure dont nous avons déjà trouvé de nombreux exemples chez les formes libres et aussi chez les parasites.

c) CARACTÈRES GÉNÉTIQUES.

L'influence de la vie parasitaire des Périдиниens retentit sur leur reproduction plus encore que sur leur morphologie. C'est d'ailleurs au mode de multiplication, plutôt plus qu'à la forme des éléments qui y prennent part, qu'est lié l'aspect si singulier de toutes les espèces palisporogénétiques. Mais ici encore nous constaterons d'intéressantes gradations qui nous conduiront du mode de reproduction très simple des espèces libres aux modes les plus complexes que l'on puisse trouver chez les parasites.

LA SCISSIPARITÉ SIMPLE ET L'ÉBAUCHE D'UNE SPORULATION CHEZ LES FORMES LIBRES. — On sait que chez les Périдиниens libres, il n'y a pas, en règle générale, dans le cycle évolutif, une phase de végétation distincte d'une phase de reproduction. La reproduction s'effectue par scissiparité simple du corps et chaque division scissipare s'intercale entre deux périodes de végétation pendant laquelle l'organisme récupère la moitié de sa masse primitive. C'est l'exception que ces bipartitions se succèdent sans délai, produisant des éléments beaucoup plus petits que l'individu initial et méritant le nom de spores. Ceci se produit parfois chez les *Peridinium* où l'individu se divise sous sa cuirasse par deux bipartitions en quatre éléments, chez *Pyrophacus horologium*, où trois bipartitions produisent huit spores gymnodiniennes. Le cas le plus important d'une sporulation chez un Périдинien libre est celui du *Diplodinium lunula*, que nous avons déjà eu à citer à d'autres égards. Là, il se forme d'abord des sporocytes fusiformes, puis de chacun d'eux 2 sporocytes lunulaires, et dans ceux-ci 8 spores gymnodiniennes, c'est-à-dire, en tout, 64 spores. Il est certain

qu'une véritable sporulation existe chez d'autres Périidiniens, comme le montre l'existence dans le plancton de kystes à nombreuses spores gymmodiniennes; SCHÜTT en a figuré un dans ses Périidiniens de la *Plankton Expedition* et j'en ai observé deux, moi-même, dans le plancton de la baie de Banyu's. (Fig. CLIX, CLX.)

Dans tous ces cas, il s'agit d'une série de bipartitions suivant une progression rigoureusement géométrique qui partagent le corps en un nombre pair d'éléments tous égaux et homodynames.

Il y a parmi les parasites

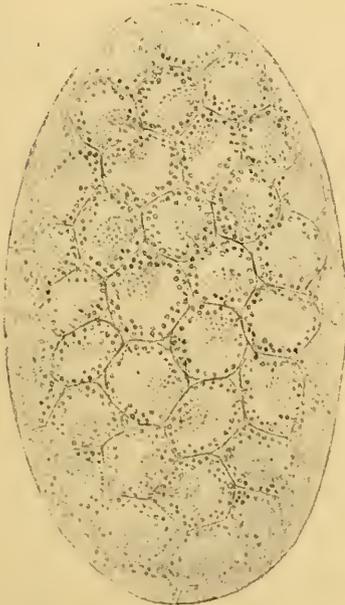


FIG. CLIX. Kyste pélagique d'un Périidiniens d'identité inconnue en sporogénèse (incolore) $\times 850$; sp. sporocytes. ($\times 1200$).

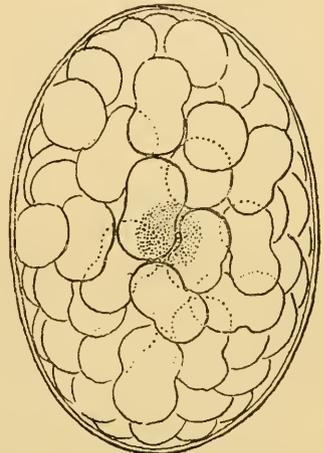


FIG. CLX. Kyste pélagique d'un Périidiniens d'identité inconnue renfermant de nombreuses dinospores (bien pigmentées en vert jaunâtre). La tache sombre du centre représente l'emplacement d'une tache rougeâtre ($\times 550$).

des formes dont le processus reproducteur ne semble pas différer de la simple scissiparité des formes libres.

LES PARASITES A SCISSIPARITÉ SIMPLE OU A SPOROGÉNÈSE ÉBAUCHÉE. — D'après les renseignements que POCHE (1904) nous fournit sur *Gymnodinium parasiticum*, il n'y aurait chez cette espèce qu'une reproduction par divisions binaires, intercalées entre de courtes périodes de croissance.

Chez *Schizodinium sparsum* le processus se complique par la différenciation de la période de croissance et de la période de reproduction, différenciation qui s'affirme par ce fait que les éléments sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux.

Il en est de même chez *Duboscquella tintinnicola*, où l'élément

initial coccidiforme se divise brusquement par scissions répétées en spores qui sont des gamètes. Chez ces formes, il n'y a ni polarité morphologique ni polarité génétique, rien qui d'ffère, en somme, de la reproduction d'un *Pyrophacus* ou de *Gymnodinium lunula*, rien non plus qui indique le mode de sporulation très évolué des *Blastodinium*, qui sont cependant, comme *Schi-odinium*, des parasites intestinaux photo-chylo-trophes. C'est ici que se pose le problème du déterminisme de la sporogénèse itérative ou palisporogénèse.

LA PALISPOROGENÈSE. — Ce mode de sporulation qui n'a point son équivalent chez les autres Protistes et dont aucun Périidien libre ne montre l'indication, s'observe chez les parasites intestinaux : *Blastodinium*, *Haplozoon* et chez les ectoparasites : *Apodinium*, *Chytriodinium*. Il fait défaut chez les *Oodinium*. Ce que l'on connaît des premiers stades de la sporulation chez les *Neresheimeria* et les Ellobiosidés articulés permet de considérer celle-ci comme une palisporogénèse.

LE FAIT ESSENTIEL : L'HÉTÉRODYNAMIE DES PRODUITS DE LA DIVISION. SON DÉTERMINISME. — La palisporogénèse a naturellement le caractère fondamental de toute sporogénèse, c'est d'être la dissociation en éléments reproducteurs d'un individu végétatif qui s'est nourri et accru pendant un temps plus ou moins long. Comme l'étymologie du vocable l'indique ($\pi\alpha\lambda\omega$, de nouveau), la palisporogénèse est le fait de la réitération, par un même individu de la dissociation sporogénétique. Mais le fait essentiel de la palisporogénèse n'est pas, quoiqu'il soit constant, la répétition. Ce fait essentiel est l'hétérodynamie des cellules résultant de la première division. L'itération n'en est qu'une conséquence. Expliquer l'hétérodynamie serait expliquer toute la palisporogénèse. L'explication devra rendre compte de ce que ce mode de reproduction est propre aux Périidiens.

Deux cellules issues d'une même cellule initiale peuvent se comporter différemment pour deux raisons différentes : soit qu'elles aient une structure différente, soit qu'elles se trouvent dans des conditions d'existence différentes.

Dans le premier cas, l'origine de l'hétérodynamie est à rechercher en remontant de proche en proche la lignée des cellules dans l'espoir de découvrir l'origine de leur hétérogénéité structurale. C'est par exemple le problème du déterminisme de la différenciation des blastomères, chez les Métazoaires, de la différenciation des individus dans les colonies des

Volvocinées, de la différenciation des cellules somatiques et germinales chez les Cnidosporidies, c'est d'une manière générale tout le problème de la forme et de la structure organiques, dans lequel interviennent beaucoup plus les facteurs ancestraux que les facteurs actuels. Si le problème de la palisporogenèse était de cet ordre, je n'essayerais pas d'en poursuivre ici la solution.

Mais les données du problème me paraissent plutôt relever du second cas : elles mettent en cause plus de facteurs actuels et elles prêtent ainsi à une discussion plus objective.

LE FACTEUR ANCESTRAL : LA SCISSION TRANSVERSALE DES PÉRIDINIENS. — Nous avons dit qu'il n'y avait rien dans l'histoire des Péridiniens libres qui eût pu faire prévoir la palisporogenèse des parasites en tant que phénomène global. Est-ce à dire que, connaissant maintenant celle-ci, et son fait essentiel, l'hétérodynamie des produits de la division, nous ne puissions en trouver aucune indication ou aucune raison dans l'organisation et la reproduction des formes libres ? Le fait même que la palisporogenèse est un mode propre aux parasites péridiniens doit y trouver son expression !

Or il est un caractère par lequel les Péridiniens se distinguent de tous les autres flagellés : c'est leur mode de division transversal, ce par quoi il faut entendre, indépendamment de toute conception théorique, une division dont le plan est normal ou subnormal à l'axe de locomotion¹.

Cette division transversale doit-elle être considérée comme la cause de l'hétérodynamie ? Il est certain qu'elle partage le corps en deux moitiés qui sont beaucoup plus dissemblables que ne le seraient deux moitiés

1. La désignation classique du plan de scission des Péridiniens comme transversal, résulte de ce que la définition des pôles repose sur le critérium physiologique du sens le plus fréquent de la progression. Cette définition mène à considérer les Péridiniens, avec quelques rares autres flagellés (*Costia*), comme faisant exception à la loi, générale pour les Mastigophores, de la scission longitudinale. Cette définition a sa valeur. Ce qui le prouve, c'est que l'axe de locomotion devient, chez la plupart des parasites fixés, l'axe de fixation.

Mais il convient de faire remarquer que le terme de « scission transversale » évoque pour un flagellé, dont le « type morphologique » est un ellipsoïde à flagelles insérés à l'un des pôles, l'idée d'une scission suivant l'équateur de l'ellipsoïde, c'est à dire sans rapports avec le point d'origine des flagelles. Cette idée vient d'autant plus naturellement à l'esprit que l'on oppose à la scission longitudinale normale des flagellés la scission transversale normale des Ciliés, dont le type morphologique est aussi un ellipsoïde à bouche polaire, et où la nouvelle bouche se forme indépendamment de l'ancienne.

Or, la scission transversale ainsi comprise, la scission transversale vraie, n'existe point chez les Dinoflagellés. Chez tous, comme chez tous les flagellés le plan de scission passe par le point d'origine des flagelles. Les rares flagellés qui, par contre, font exception à cette règle sont les Chlamydomonades, et seulement pour leurs scissions gamétogénétiques.

Il faut considérer les Péridiniens, non comme des flagellés à scission transversale, mais comme des flagellés chez lesquels, par suite de la disposition des flagelles et de leur jeu, l'axe de la locomotion a dévié de 45° par rapport à la direction qu'il a chez le flagellé type. On pourrait dire de celui-ci qu'il est à locomotion *euaxiale*, de celui-là qu'il est à locomotion *pleuraxiale* ou *pseudaxiale*.

longitudinales, d'autant plus dissemblables que la plupart des espèces, surtout les cuirassées présentent une polarité morphologique très accentuée. (Cornes chez les *Ceratium* et les *Peridinium*, insertion flagellaire antérieure chez les *Spirodinium*, etc.) Mais cette dissemblance est toute passagère, chaque moitié reconstituant exactement ce qui lui fait défaut. Il est cependant des cas, qui ne manquent pas d'intérêt pour nous, où la reconstitution n'est pas parfaite, de sorte que les individus issus de la division ne sont pas rigoureusement superposables. KOFOID a donné de ce fait un exemple saisissant dans ses chaînes de *Ceratium* où les individus terminaux arrivent à différer notablement, par suite de la reconstitution infidèle, lors de chaque scission, des moitiés manquantes de la cuirasse. Il y a là un hétéromorphisme marqué, qui existe peut-être chez beaucoup d'autres formes libres, mais que l'on ignore faute de pouvoir suivre, comme dans une chaîne, la lignée d'une cellule. Mais il n'y a point là d'hétérodynamie.

L'hétérodynamie n'est point un caractère fondamental des Péridiniens, c'est un caractère acquis par les parasites et dont nous devons rechercher l'origine dans un des facteurs qui régissent l'existence de ces organismes.

LES FACTEURS ACTUELS. ORIENTATION DU PARASITE PAR RAPPORT A L'HÔTE. POLARITÉ TROPHIQUE. — Examinons successivement le cas des divers parasites qui présentent cette hétérodynamie : le plus typique est celui des *Apodinium*. Nous savons que chez ces organismes la fixation est polaire, ce qui s'accorde avec le fait que le plan de scission est normal à l'axe de fixation. Ceci suffit à expliquer l'hétérodynamie : l'une des cellules reste adhérente au pédoncule, organe d'absorption et continue de se nourrir et de s'accroître ; l'autre privée de nutriments — le parasitisme étant exclusivement histotrophe, ne peut que se diviser, s'enkyster, ou dégénérer. C'est le premier phénomène qui se produit, sans croissance concomitante. L'hétérodynamie est réalisée ; elle est l'effet de trois causes distinctes et nécessaires : 1° le mode de scission transversal qui est un caractère ancestral de Péridinien, 2° la fixation du parasite normalement à l'hôte, qui est un caractère tout contingent, propre aux *Apodinium* (et à quelques autres péridiniens parasites), 3° le parasitisme histotrophe exclusif qui, étant données la structure et la situation du parasite, est pour lui le seul mode de vie possible.

L'hétérodynamie ébauchée des *Chytriodinium* s'explique exactement de la même façon que celle des *Apodinium*. Les scissions précoces de la cellule proximale sont provoquées par l'épuisement rapide de l'œuf.

Cette cellule ne diffère en rien de la distale. Soumise à l'inanition, elle se comporte comme elle : elle se divise.

Réservez, pour l'instant, les cas des autres ectoparasites, les *Ellobiopsidae*, pour nous occuper d'abord des Péridiniens intestinaux palisporogénétiques.

Les *Haplozoon* se comportent, nous l'avons vu à bien des égards, comme les *Apodinium*. Nous ne savons pas malheureusement quelle est l'orientation du trophocyte par rapport à l'épithélium intestinal. Si nous admettons qu'il est, lui aussi, fixé par l'un de ses pôles, et qu'il se nourrit par ses rhizoïdes, son hétérodynamie se trouvera expliquée comme celle des *Apodinium*. Mais il faut ici expliquer en outre, que contrairement à ce qui se passe chez ces derniers, il y ait un accroissement notable de la masse des sporocytes au cours de la sporogénèse. Cet accroissement peut être attribué à un chylo-trophisme osmotique des sporocytes, chylo-trophisme insuffisant toutefois à soustraire ceux-ci aux conséquences qu'a pour eux la séparation du trophocyte.

Le cas des *Blastodinium* qui est la forme à palisporogénèse le plus développée, nous paraît, au premier abord, peu réductible aux précédents. Nous avons affaire ici à un parasite non histotrophe, mais chylo-phototrophe et dont la nutrition ne semble pas plus polarisée que ne l'est celle des *Schizodinium* qui vivent exactement dans les mêmes conditions.

Mais il faut considérer ici la situation du parasite dans l'hôte, engagé dans l'intestin, un peu comme celle d'un projectile dans l'âme d'un canon. De cette situation, il résulte que le trophocyte, qui est toujours antérieur, est dans des conditions de nutrition beaucoup plus favorables que le gonocyte placé derrière lui. J'ai déjà exposé et discuté les faits et les arguments qui tendent à prouver que l'activité chylo-trophique du parasite est plus intense au pôle antérieur qu'au pôle postérieur : existence d'une polarité morphologique, dépigmentation du pôle antérieur. Il ne faut naturellement point envisager ici les choses du point de vue absolu, mais du point de vue différentiel. Je ne prétends pas que le gonocyte et les sporocytes soient en inanition, comme ils le sont chez les *Apodinium*. Leur masse s'accroît au cours de la sporogénèse, ce qui suffit à prouver qu'ils se nourrissent. Dans les cas de scissiparité simple du trophocyte, le trophocyte fils postérieur qui devrait se diviser, continue lui aussi à s'accroître. N'est-ce point déjà remarquable de constater que la scissiparité simple, ou homodynamie des deux trophocytes, ne se présente que chez les espèces les plus grêles, tandis que les formes trapues

qui encombrant la lumière intestinale ne la montrent que d'une manière tout à fait exceptionnelle ? Ce que je crois, c'est qu'il suffit chez tous ces parasites d'une modification infinitésimale de l'équilibre nutritif, entre le trophocyte et le gonocyte pour déclencher la série des scissions du gonocyte, comme il suffit d'un trouble très réduit de l'équilibre de l'œuf non fécondé pour déterminer sa segmentation parthénogénétique (Voir en particulier BATAILLON 1910).

On ne manquera pas d'objecter à cette explication de la palisporogenèse le cas des *Oodinium* qui, se trouvant exactement dans les mêmes conditions topographiques et trophiques que les *Apodinium*, ne montrent pas de palisporogenèse, et point d'hétérodynamie des cellules-filles. Je répondrai que le cas des *Oodinium* ne peut être opposé à la théorie, pour cette raison qu'il n'y a pas chez ces organismes de divisions à l'état végétatif. Il est remarquable au contraire qu'ils se divisent, quelque soit leur taille, dès qu'ils se séparent de leur substratum nourricier, tout comme font les gonocytes dans les formes palisporogénétiques. L'*Oodinium* tout entier est comparable à un gonocyte. On voit là que c'est bien la rupture brusque de l'équilibre nutritif qui est le *primum movens* de la division. Je ferai remarquer au surplus que la première scission s'effectue, à en juger d'après les observations les plus sûres, suivant l'axe de fixation, ce qui porterait à croire qu'ici le parasite n'est pas fixé par l'un de ses pôles mais par son équateur. Ceci pourra être vérifié objectivement par l'observation des stades très jeunes. Mais il se peut aussi que l'axe de division primitivement transversal ait tourné de 90 degrés, sous l'action des forces qui régissent la division cellulaire normale et qu'exprime la loi d'Oscar Hertvig. On voit qu'en aucune façon le défaut de palisporogenèse et d'hétérodynamie chez les *Oodinium* ne peut être opposé à la conception que nous nous sommes faite de ces phénomènes.

PALISPOROGENÈSE DES ELLOBIOPSIDAE ET DES BLASTULOIDÆ. — Il nous reste à examiner la palisporogenèse des *Ellobiopsidae* et des *Neresheimeria*. Je ferai remarquer d'abord que je n'ai nullement fait intervenir dans l'essai d'explication de la palisporogenèse des Péridiniens, l'état mono- ou polyénergide des parasites.

Si donc on considère comme vraisemblable la conception que j'ai proposée de la palisporogenèse des *Apodinium*, on l'étendra sans peine à *Ellobiopsis Chattoni* et à *Staphylocystis racemosus*, ectoparasites histotrophes, et aussi à *Parallobiopsis Coutieri* et aux *Ellobiocystis* articulés,

à condition toutefois d'admettre qu'ils sont histotrophes, en même temps que saprotrophes.

Nous concluons ainsi par analogie, mais je reconnais qu'en présence des *Ellobiopsidae* seuls, nous aurions eu quelque peine à édifier notre théorie de la palisporogénèse. Il y a, en effet, un facteur dont le rôle dans le phénomène nous paraît très clair chez les *Apodinium* : l'orientation du parasite et de son plan de division par rapport à l'hôte, facteur dont la connaissance nous échappe complètement en ce qui concerne les *Ellobiopsidae*. Il semble même que, quelle que soit l'orientation primitive du germe, celle-ci ne puisse plus, chez le parasite transformé en un volumineux plasmode, exercer aucune influence sur le sens de la fragmentation de cette masse. Mais, bien que nous ne nous l'expliquions pas, cette division transversale existe ; elle est, de plus, dans tous les cas, localisée au pôle distal de l'article proximal (trophomère), où elle se répète. Ce sont là autant de caractères qui nous permettent de la considérer comme explicable de la même façon que celle des Péridiniens.

Chez les *Ellobiopsidae*, le contenu des articles distaux (gonomères), au lieu de se segmenter en spores par divisions répétées, se résout en spores, d'un seul coup, après une phase de maturation plus ou moins longue, qui commence à partir du moment où le gonomère est séparé du trophomère. La sporulation brusque est une conséquence de l'état plasmodial. Elle se retrouve chez les Péridiniens plasmodiaux.

Le cas des *Neresheimeria* paraîtra plus difficile à rapporter aux précédents, surtout si l'on admettait que ce sont des parasites intracellulaires, blastotrophes, condition qui exclut en général toute polarité trophique. Mais il s'agirait ici d'un blastotrophisme bien particulier. La cellule hôte ne serait pas détruite par le parasite. Elle s'associerait à lui, et s'orienterait par rapport aux organes dont elle devient elle-même parasite. Le complexe parasitaire ainsi réalisé est nettement polarisé.

De la cellule hôte, la partie antérieure nucléée et porteuse de rhizoïdes joue seule un rôle dans la nutrition du parasite. L'étui n'est pas en contact avec lui. Le premier article se trouve donc être l'équivalent physiologique du trophomère des *Ellobiopsidae*. Le reste de la sporogénèse ne diffère de celle de ces organismes que par une segmentation des articles, qui n'existait pas chez eux. Ce serait là un processus intermédiaire entre la sporogénèse en progression géométrique des Péridiniens polarisés et la sporulation brusque des *Ellobiopsidae*.

SPOROGENÈSE DES PARADINIDAE. — Le cas des *Neresheimeria* nous amène à celui des Paradinides desquels nous avons rapproché le parasite des Fritillaires, et en particulier au cas de *Paradinium Poucheti* dont la croissance plasmodiale hétérogène et la sporulation par gonosphères constituent une reproduction d'allure palisporogénétique. Nous avons déjà comparé les blastodes des Paradinides au trophomère des *Ellobiospidae* et des *Neresheimeria*, le plasmode quiescent et les gonosphères aux gonomères de ces organismes. Cette comparaison, soutenable au point de vue de la marche de la sporogénèse et de son résultat, l'est-elle encore au point de vue de son déterminisme ? En d'autres termes, la structure hétérogène du plasmode de *Paradinium Poucheti* est-elle explicable de la même manière que l'hétérodynamie du trophocyte et du gonocyte des Pèridiniens, du trophomère et des gonomères des *Ellobiospidae* ? Il est bien difficile, à première vue, de concevoir qu'un plasmode qui se développe dans un milieu homogène, comme la lymphe d'un Copépode, puisse ne pas s'accroître d'une manière homogène, d'autant que nous avons précisément sous les yeux, dans les *Syndinium* et *Atelodinium parasiticum*, des exemples de croissance homogène. La comparaison même du mode de croissance des *Syndinium* et du mode de croissance des *Paradinium* va nous faire entrevoir la raison des différences qu'ils présentent. Le plasmode des *Syndinium* se continue d'emblée d'une manière massive et continue. Le plasmode de *Paradinium Poucheti* est un plasmode par aggrégation. Dans le premier, pourvu qu'il soit doué d'une conductibilité trophique suffisante, toutes les régions s'accroissent d'une manière égale. Dans le second, la diffusion des nutriments se fait également dans chaque lobe, mais, d'un lobe à un autre, elle se trouve réduite du fait de la discontinuité. Les lobes profonds seront donc dans des conditions de nutrition d'autant plus défavorables que les lobes superficiels seront plus nombreux et plus étendus. En fait, on remarque que la plupart des blastodes ont une situation superficielle, ou qu'ils sont tous, par leurs faces, directement au contact de la lymphe de l'hôte. Le fait que les blastodes forment, en général, des lobes moins volumineux que le plasmode quiescent, est dû à ce qu'il continue à se scinder par plasmotomie tout en s'accroissant.

Nous reconnaissons encore, dans cette croissance et cette sporogénèse des *Paradinium*, l'action d'un facteur ancestral : persistance d'une tendance à la division, caractère de forme libre qui s'affirme particulièrement au début du cycle, et d'où résulte la discontinuité

du plasmode, et l'action de facteurs actuels : la disposition des lobes du plasmode, qui détermine pour eux des conditions inégales d'absorption.

On voit en somme que la sporogénèse hétérogène de *Paradinium Poucheti*, quoique assez comparable dans ses grandes lignes à la palisporogénèse des Péridiniens et des *Ellobiopsidae*, relève de facteurs assez différents. Il est évident en particulier que l'orientation et le sens des divisions du parasite n'y jouent plus aucun rôle. Ceci suffit à montrer que le caractère de la palisporogénèse est un caractère tout contingent, et de nulle valeur phylogénique et par conséquent inutilisable en systématique.

LA SPOROGÉNÈSE DES PÉRIDIINIENS PARASITES COMPARÉE A CELLE DES AUTRES PROTISTES. — Nous savons maintenant, que si la palisporogénèse typique est liée à la nature péridinienne des parasites, c'est à cause du mode de division transversal spécial aux flagellés de ce groupe. Il n'y a pas lieu de s'étonner de ne pas la trouver réalisée dans d'autres ordres de la classe, ni chez les Sporozoaires exsporés dont la souche paraît bien être parmi les Euflagellés (voir en particulier LÉGER et DUBOSCQ 1909 et 1910)¹. Mais on peut être surpris de n'en trouver aucun exemple chez les Ciliés qui sont essentiellement des Protistes à scission transversale. Il y a bien chez ceux-ci des chaînes résultant de divisions inachevées : *Anoplophrya*, *Haptophrya*, *Polyspira*, chaînes dans lesquelles les individus postérieurs restent un temps incomplets. Mais il n'y a pas là d'hétérodynamie véritable. Toutes ces formes sont, en effet, des parasites exclusivement chylotrophes. Aucune de celles qui sont fixées aux tissus ne développe d'organes absorbants. La ventouse des *Haptophrya*, les stylets fixateurs (*Schultzellina mucronata* CEPÈDE, *Maupasella nova* CEPÈDE, *Perikaryon Cesticola* CHATTON) ne jouent en aucune façon ce rôle. V. DOGIEL, 1909, s'est étendu, sur les analogies qu'il a cru trouver entre le bourgeonnement des Cestodes et la palisporogénèse d'*Haplozoon*. Une analyse plus approfondie de ce dernier phénomène lui aurait montré que ces analogies sont toutes superficielles, et je ne crois pas devoir m'y attarder ici.

1. N'est-il pas intéressant de rencontrer chez une des formes dont l'appareil de fixation — et probablement aussi d'absorption — est le plus développé *Nina (Pterocephalus) gracilis*, la différenciation, très rare dans le groupe, d'un énergide protoméritique complet, comparable physiologiquement au trophocyte de nos Péridiniens, et au « méristème » de *Parallobiopsis* ? Le noyau protoméritique est un noyau purement végétatif qui ne prend pas part à la gamogonie. V. DOGIEL (1919) a déjà insisté sur cette analogie, mais il est allé plus loin dans la voie des homologies.

**B. ESSAI DE CLASSIFICATION DES PÉRIDINIENS PARASITES
ET DES FLAGELLÉS AFFINS**

Sommaire

Valeur et subordination des caractères, p. 440. — Distinction entre les Périidiniens stricts et les flagellés présentant avec eux des affinités probables ou possibles, p. 441. — Tableau systématique provisoire des Périidiniens parasites, p. 442. — Position systématique des *Paradinides*, des *Blastuloïdes* et des *Ellobiopsides*, p. 444.

VALEUR ET SUBORDINATION DES CARACTÈRES. — Notre analyse des caractères ancestraux et des caractères adaptatifs des Périidiniens parasites nous a appris que, seules, la forme des dinospores et leur structure nucléaire, pouvaient être considérées à coup sûr comme héritées des souches libres. C'est donc elles seules qui, en systématique, devraient servir de guide pour l'attribution des parasites à telle ou telle famille de Périidiniens libres. Car rien ne permet de considérer les Périidiniens, parasites comme formant un groupe systématique homogène, monophylétique.

Lorsque nous avons montré qu'*Apodinium mycetoides*, parasite externe, se trouvait dans de bonnes conditions pour s'adapter au parasitisme intestinal chez *Fritillaria pellucida* et que cette adaptation conduisait à une structure analogue à celle des *Blastodinium*, il ne nous est pas venu à l'esprit de voir dans le genre *Apodinium* des Fritillaires un des stades qui ont conduit au genre *Blastodinium* des Copépodes. Et quoique la localisation des stades jeunes des *Syndinium* au contact de l'intestin permette de concevoir que ces Périidiniens sont passés au cours de leur évolution par un stade intestinal, nous ne prétendons pas que ce stade soit l'un quelconque des *Blastodinium* que nous connaissons chez les Copépodes mêmes qui hébergent les *Syndinium*. L'exemple des *Paradinium* qui ne sont manifestement pas des Périidiniens montre que des flagellés divers sont susceptibles d'infecter des Copépodes très voisins et d'y acquérir par convergence des caractères très semblables.

Inversement, si l'on s'en réfère à la structure des spores on concevra que des Périidiniens, morphologiquement et éthologiquement aussi différents que les *Blastodinium* et les *Chytriodinium*, ont pu tirer leur origine de Gymnodiniens libres non éloignés.

Il ne peut donc s'agir de grouper les Périidiniens parasites ; il faut au contraire tenter de les répartir entre les différents groupements de Périidiniens libres. Or, ceci même ne peut être qu'un essai tout à fait provisoire, pour les raisons suivantes :

1° La forme parfaite des dinospores est insuffisamment connue pour plusieurs genres et totalement inconnue pour d'autres.

2° Cette forme est elle-même assez variable pour des parasites manifestement apparentés (Macrospores et microspores α et β des *Syndinium*).

3° La systématique des Péridiniens est encore très rudimentaire. D'après la structure des spores, c'est au genre *Gymnodinium* que nous rapporterions l'origine de la plupart de nos parasites. C'est d'ailleurs ce qu'avaient fait POUCHET, DOGIEL, LOHMANN pour ceux qui constituent nos genres *Oodinium*, *Chytriodinium*, *Duboscquella*. Le genre *Gymnodinium* est lui-même, nous l'avons déjà dit, un complexe de formes disparates parmi lesquelles se trouvent certainement des stades nus de Péridiniens cuirassés ou des formes de reproduction de parasites insoupçonnés.

Dans mes trois premières notes préliminaires, j'ai cru pouvoir grouper sous le nom de *Blastodiniidæ*, les *Blastodinium* et les *Apodinium*, à cause des caractères communs de leur sporogénèse.

L'étude que nous avons faite du mécanisme et du déterminisme de la sporogénèse itérative montre que si ce mode de reproduction est, par sa cause, la scission transversale, liée à la nature péridinienne de ces organismes, il a pu s'établir chez n'importe quel Dinoflagellé, sans distinction de phylum, et en quelque sorte au hasard de la situation du parasite par rapport à l'hôte.

Nous dirons la même chose des autres caractères adaptatifs tels que ceux que l'on voudrait tirer, par exemple, des organes de fixation.

Ces réserves étant faites, nous proposerons par simple mesure d'ordre l'essai taxonomique suivant :

Nous commencerons par séparer les Péridiniens stricts des Flagellés que nous avons étudiés avec eux dans ce mémoire.

DISTINCTION ENTRE LES PÉRIDINIENS STRICTS ET LES FLAGELLÉS PRÉSENTANT AVEC EUX DES AFFINITÉS PROBABLES OU POSSIBLES. —

A. Noyaux du type *dinokaryon*, sinon aux stades végétatifs, tout au moins dans les éléments sporogénétiques et les spores. Celles-ci ont les deux sillons en croix et les deux flagelles, dont l'un ondulant, caractéristique des dinoflagellés : *Dinoflagellés stricts*.

B. Noyaux du type *protokaryon* ou *mesokaryon*, même dans les spores. Celles-ci sont du type *Bodo*, mais avec indication très nette chez certaines formes (*Atelodinium*) d'une structure péridinienne (flagelle récurrent ondulant contenu dans un sillon hélicoïdal) : *Flagellés présentant avec les Dinoflagellés des affinités probables ou possibles*.

Je résume dans le tableau ci-après l'essai de classification des Dinoflagellés stricts.

TABLEAU SYSTÉMATIQUE PROVISOIRE DES PÉRIDIINIENS PARASITES

<p>* Dinospores du type <i>Gymnodinium</i>, à sillou transverse contenu dans un plan, ou à peu près.</p> <p>** 1 hémisphère antérieur et hémisphère postérieur subégaux, dépourvus de lipochrome.</p>	Famille des GYMNOIDINIÉ
<p>*** Pas de formes végétatives morphologiquement différenciées des formes mobiles (= dinospores).....</p>	<p>G. <i>Gymnodinium</i> STEIN 1878. Une espèce; dans la cavité gastro-vasculaire des siphonophores.</p>
<p>*** Formes végétatives immobiles, fixées ou non, mais toujours différenciées des formes mobiles (= dinospores).</p>	Famille des BLASTODINIÉ, CHATTON 1906 <i>Ann. 1919</i>
<p>**** Formes végétatives non fixées, plus ou moins chargées de chloro-xanthophylle à parasitisme chylotrophe encore mitigé de phototrophisme, ayant conservé la multiplication binaire des formes libres. Sporogénèse intervenant aux stades parasites.</p>	<p>G. <i>Schizodinium</i> CHATT. 1912. Une espèce; dans l'estomac des Copépodes pélagiques (<i>Corucæus</i>).</p>
<p>— Pas de polarité trophique et génétique. Produits des scissions homodynames, donc pas de palisporogénèse.....</p>	<p>G. <i>Blastodinium</i> CHATT. 1906. Huit espèces, trois variétés et quatre formes d'identité douteuse dans l'estomac des Copépodes pélagiques.</p>
<p>— Polarité trophique et génétique. Produits des scissions tantôt homodynames (scissiparité binaire), tantôt hétérodynames (palisporogénèse). Chez les espèces les plus adaptées au parasitisme, disparition du pigment et suppression de la scissiparité.....</p>	Famille des APOIDINIÉ, n. fam. (V. suite p. 443)
<p>**** Formes végétatives fixées, jamais pigmentées, à parasitisme exclusivement blastotrophe, ou chylotrophe. Scissiparité simple disparue. Sporogénèse simple ou itérative (palisporogénèse) intervenant chez les formes fixées.</p>	
<p>— Siège externe, tégumentaire ou épicyllulaire; parasitisme exclusivement blastotrophe. Membrane bien individualisée constituant chez les formes palisporogénétiques des coques emboîtées.</p>	
<p>+ Tronc fixateur et absorbant.</p> <p>= Tronc fixateur souple prolongé en rhizoïdes. Palisporogénèse manifeste.....</p>	<p>G. <i>Apodinium</i> CHATT. 1907. Deux espèces; sur les appendiculaires.</p>
<p>= Tronc fixateur rigide, non prolongé en rhizoïdes. Sporogénèse inconnue.....</p>	<p>G. <i>Parapodinium</i>, n. gen. Une espèce; sur les appendiculaires.</p>

TABLEAU SYSTÉMATIQUE PROVISOIRE DES PÉRIDIINIENS PARASITES (su'ite)

<p>+ Formes sessiles, parasites sur les œufs et les diatomées. Dinospores présentant des traces de pigment xantho-chlorophyllien.</p>	<p><i>G. Chytriodinium</i> CHATT. 1912. Trois espèces sur les œufs des Copépodes pélagiques.</p>	<p>Famille des APODINIDÉ n. fam. (staté)</p>	<p>Sous-ordre des GYMNODINIDA</p>
<p>= à palisporogénèse ébauchée.....</p>	<p><i>G. Paulsenella</i> n. gen. Une espèce, sur les diatomées pélagiques.</p>		
<p>— Siège intestinal. Parasitisme à la fois blastotrophe et chylotrophe. Pas de membrane individualisée ne formant pas de coques entre les poussées sporogénétiques.....</p>	<p><i>G. Haplozoon</i> V. DOGIEL 1906. Six espèces; dans l'intestin des Annélides benthiques.</p>	<p>F. d. HAPLOZOONIDÉ n. fam., vel (colléridé, Dogiel, 1906, CHATT, em. 1906, 1903, 1909.</p>	
<p>** Dinospores à hémisphère antérieur beaucoup plus développé que le postérieur. Pas de pigment xantho-chlorophyllien, mais un lipochrome. Formes végétatives fixées par un tronç absorbant fibrillaire. Parasitisme blastotrophe. Pas de scissiparité simple. Sporogénèse intervenant après libération du parasite à produits. homodynames épars.....</p>	<p><i>G. Oodinium</i> CHATT. 1912. Trois espèces et trois formes d'autonomie douteuse; sur les animaux pélagiques: Tuniciers, Pteropodes, Siphonophores, Annélides.</p>	<p>Famille des OODINIDÉ n. fam.</p>	
<p>* Dinospores du type <i>Spirodinium</i>, à sillon transverse nettement hélicoïdal, dépourvues de pigment assimilateur et de lipochrome. Formes végétatives plasmodiales (multiplication des noyaux parallèle à la croissance) à parasitisme lymphotrophe ou endoblastotrophe. Sporogénèse mult synchronique.</p>	<p><i>G. Syndinium</i> CHATT. 1910: Une espèce et deux formes d'autonomie douteuse; dans la cavité générale de Copépodes pélagiques. Formes appartenant probablement à ce genre, certainement à la famille, parasites dans le noyau et le cytoplasme des Radiolaires.</p>	<p>Famille des SYNDINIDÉ n. fam.</p>	
<p>** Dinospores à sillon transverse profond, très large, mal délimité.....</p>	<p><i>G. Trypanodinium</i> CHATT. 1912. Une espèce; dans les œufs des copépodes pélagiques.</p>		

J'ai dit, page 324, qu'après l'examen des documents inédits de DUBOSCQ et COLLIN, je serais tenté de classer *Duboscquella* en dehors des Péridiniens stricts, dans les *Paradinidae* à côté des *Atelodinium*, et que j'y adjoindrais le parasite du *Phaeocystis Poucheti*: *Oxyrrhis phaeocysticola* SCHERFFEL.

FLAGELLÉS PRÉSENTANT AVEC LES DINOFLAGELLÉS DES AFFINITÉS
PROBABLES OU POSSIBLES.

POSITION SYSTÉMATIQUE DES FLAGELLÉS AFFINS. — La classification des Flagellés présentant avec les Péridiniens des affinités probables ou possibles n'est pas encore réalisable.

Les *Paradinidæ* nov. fam. constituent un groupement homogène et dont les affinités avec les Péridiniens sont bien exprimées dans la forme des spores, particulièrement chez les *Atelodinium*.

Pour un traité de Protistologie, nous classerions dans un tableau systématique linéaire les *Paradinidæ*, tout à côté des *Cryptomonadidæ*, mais en faisant remarquer leurs affinités avec les Dinoflagellés.

Dans un tableau phylogénique nous mettrions les deux groupes en relation par le genre *Atelodinium*. Ce n'est pas que nous considérions celui-ci comme un jalon de l'évolution qui a effectivement conduit des *Cryptomonadidæ* aux Dinoflagellés. Les *Atelodinium* sont des parasites qui ne peuvent être qu'en cul-de-sac latéral par rapport à une telle filiation. Mais nous voyons dans leurs spores, qui ont échappé à l'action morphogène du parasitisme, la forme représentative d'un flagellé libre, peut-être disparu, qui a été ce jalon.

Le passage des *Cryptomonadidæ* aux *Dinoflagellés* a pu s'effectuer, comme celui des *Prowazekia* aux *Trypanoplasma*, comme celui des *Trichomastix* aux *Trichomonas*, par la différenciation du flagelle récurrent en membrane ondulante qui a tendance à s'enfoncer dans le corps creusé en sillon à son niveau. Dans ces formes le pôle morphologique, défini par le point d'insertion des flagelles, qui n'est d'ailleurs déjà plus rigoureusement terminal, coïncide encore avec le pôle physiologique défini par le sens de la locomotion. (Voir p. 433.)

La migration de l'insertion flagellaire, et par conséquent du pôle morphologique, d'avant en arrière jusqu'à l'équateur du corps, réalise le type Dinoflagellé proprement dit.

L'idée de l'origine euflagellée des Dinoflagellés n'est pas nouvelle. EHRENBERG (1873) comprenait *Exuviella* dans le genre *Cryptomonas* et classait *Procoentrum* dans les Cryptomonadines. KLEBS (1884), reconnaissait les affinités des Procoentracées et des Cryptomonadines et BÜTSCHLI

(1885) considérait l'*Oxyrrhis marina* qu'il classait dans les Cryptomonadines comme la souche des Péridiniens, dont les *Hemidinium* seraient la forme la plus primitive.

Mais l'opinion de SENN (1911), qui est aussi celle d'OLTMANS (1904), est que cette souche doit être recherchée non dans des formes aussi différenciées qu'*Hemidinium* et *Oxyrrhis*, mais dans les Prorocentracées qui, malgré de notables différences, confinent aux Cryptomonadines.

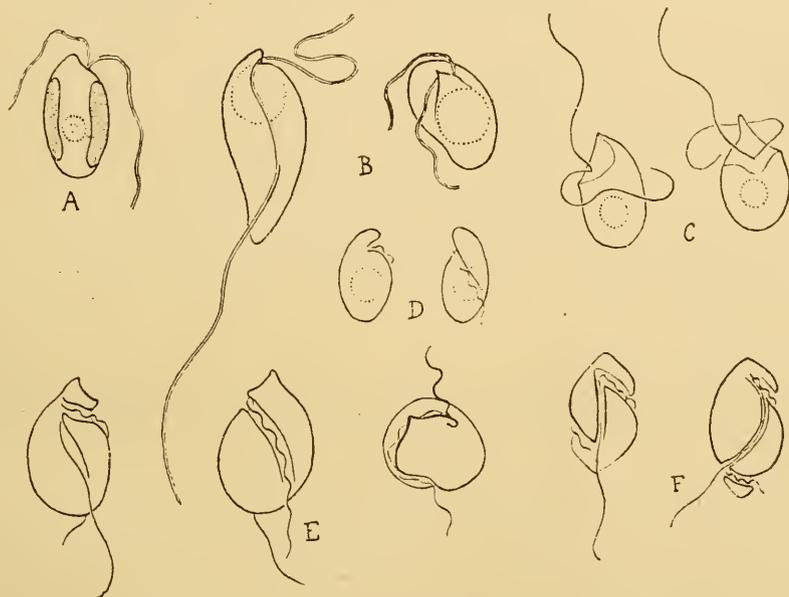


FIG. CLXI. Figures demi-schématiques des différentes spores montrant le passage du type cryptomonadine au type dinoflagellé. A. *Cryptomonas Schaudinni*; B. *Paradinium*; C. *Duboscquella* vue de profil et vue de face (d'après DUBOSCQ et COLLIX). C'est aussi le type *Oxyrrhis phaeocysticola*; D. *Atelodinium microsporum*; E. spores à rostre (*Syndinium* ou *Atelodinium*), vue de profil, de face et de bout; F. *Syndinium* à différents degrés de torsion.

Le genre *Oxyrrhis*, avant que SENN (1911) lui eût assuré une place qui paraît définitive dans les Péridiniens avait été classé par BÜTSCHLI (1885) dans les Cryptomonadines, par DELAGE et HÉROUARD (1895) dans les Hétéromastigines, à côté des *Bodo*, et par SENN lui-même (*Flagellata des natürlichen Pflanzenfamilien* 1900) dans les *Bodonacées*.

L'intéressante série de formes sporales que nous ont offert les *Paradinium*, les *Atelodinium* (y compris nos « spores à rostre »), les *Duboscquella* et les *Syndinium* (fig. CLXI) évoque l'idée d'une filiation conduisant des Cryptomonadines aux Péridiniens. Les « spores à rostre » et les spores

de *Duboscquella* marquent dans cette série le point où il devient difficile de dire si l'on a affaire à l'un ou l'autre groupe, du moins au point de vue des caractères morphologiques. Nous reconnaissons que les caractères cytologiques, spécialement les caractères nucléaires, si importants, sont encore insuffisamment connus chez ces deux formes, de même d'ailleurs que dans les spores des *Paradinium*, où ils peuvent être différents de ceux du plasmode. Ils permettront certainement de préciser la nature et la position systématique de ces organismes.

Blastuloïdæ. — S'il ne nous paraît nullement douteux que les gonosphères de *Neresheimeria* sont des sporanges et non pas des larves, nous ne savons pas quelle est la morphologie des spores. C'est à cause des caractères du plasmode et de sa sporogénèse qui peuvent, nous le reconnaissons, n'être que le fait de convergences, que nous avons étudié *Neresheimeria* auprès des *Paradinides*. Nous sommes convaincus qu'en ce faisant nous sommes en progrès sur ceux qui classent *Neresheimeria* dans les Mésozoaires.

Dans notre classification elle prendrait place provisoirement, comme type d'une famille, en *incertae sedis* à la suite des *Cryptomonadines*.

Ellobiopsidæ. — La question de leurs affinités est aussi obscure que celle de *Neresheimeria*. Nous nous trouvons chez ces organismes en présence de structures qui sont tellement aberrantes qu'elles paraissent mettre en défaut le dogme cellulaire lui-même. Nous avons tenté d'interpréter ces structures et acquis pour le moins cette notion qu'elles sont propres aux formes végétatives, aux stades trophiques et qu'elles sont vraisemblablement en rapport avec l'éthologie parasitaire de ces stades. Nous les avons vues, en effet, à l'exemple de ce que nous connaissons chez les *Oodinium* et les *Blastodinium*, récupérer dans les éléments qui se préparent à la sporogénèse, une structure plus normale. Et dans certains de ces éléments (*Parallobiopsis*) la nature flagellée des spores, peut se déduire de l'existence d'un appareil kinétique comme seuls les mastigophores en possèdent. Nous ne pouvons naturellement pas présumer la structure de ces flagellispores qui nous fixera sur les affinités précises des *Ellobiopsidæ*. C'est parce que nous étions bien convaincus avoir affaire à des Flagellés. et que ceux-ci présentaient avec certains de nos Péridiniens stricts (*Oodinium*, *Apodinium*) des caractères frappants de convergence, dans leur éthologie et leur reproduction, que nous avons cru pouvoir les passer en

revue dans ce mémoire, à la lumière des notions que nous fournissait l'étude de ces Péridiniens.

La place provisoire des *Ellobiopsidæ* nous paraît être aussi en *incertae sedis* à la suite des Cryptomonadines.

Documents Annexes

Faits originaux essentiels et principales notions nouvelles contenus dans ce mémoire

Ce mémoire est non seulement l'exposé de faits originaux, dont une partie, sous une forme très condensée et souvent très incomplète, se trouve déjà publiée dans mes notes préliminaires, mais encore une mise au point d'ensemble, la première qui pouvait être tentée, de la question toute neuve du parasitisme des Péridiniens et de quelques Flagellés plus ou moins affins.

Dans cette mise au point, j'ai rappelé et critiqué, souvent complété par les miennes, des observations, des études faites par un certain nombre d'auteurs : G. POUCHET qui fut notre prédécesseur, V. DOGIEL, CAULLERY, COUTIÈRE, DUBOSCQ et COLLIN, COLLIN, PAULSEN, NERESHEIMER, etc., dont les travaux sont contemporains des miens, ou postérieurs à mes premières notes préliminaires.

J'ai eu le souci constant, dans le cours de ce mémoire, de bien faire le départ de ce qui m'appartient et de ce que j'emprunte aux auteurs.

Mais je crois utile de refaire ici en un tableau très condensé le bilan de ce partage. Ceci d'autant plus que j'ai dû créer pour un certain nombre de formes bien étudiées par d'autres (G. POUCHET, V. DOGIEL, DUBOSCQ et COLLIN, PAULSEN) des genres nouveaux auxquels, de par nos règles de nomenclature, mon nom se trouve accolé¹. Cette disposition a permis trop souvent aux naturalistes de certain acabit de tirer un bénéfice immérité, et d'ailleurs illusoire des travaux d'autrui, pour que je ne cherche point ici à en atténuer l'effet.

Il ne s'agit point de faire un résumé méthodique de ce travail. Sa structure, ses nombreux sommaires hiérarchisés, ses documents annexes m'en dispensent.

1. Les raisons qui justifient la création de ces genres sont développées p. 25.

I. MONOGRAPHIES DES GENRES ET DES ESPÈCES.

Sont entièrement originales les monographies des genres :

Apodinium, *Parapodinium*, parasites externes ;

Blastodinium, *Schizodinium*, parasites intestinaux ;

Syndinium, *Atelodinium*, parasites cœlomiques ;

Trypanodinium, parasite intracellulaire,

qui constituent, comme l'on voit, une série complète des différentes catégories parasitaires topographiques, et aussi des différents modes éthologiques, série dont les premiers termes furent mis au jour à une époque où un seul cas certain de parasitisme, encore que contesté et non admis par les classiques, était connu chez les Périidiniens. (V. page 4.)

Ces monographies comprennent non seulement la description morphologique et cytologique des organismes, celle de leur cycle évolutif, mais leur étude éthologique. De l'étude des Genres *Apodinium* et *Blastodinium* est dégagée la connaissance d'un mode nouveau de sporulation : la *sporogénèse itérative ou palisporogénèse*, dont le déterminisme et la signification sont analysés dans la partie générale.

Le genre *Blastodinium*, nombreux en espèces, a fourni une série de formes dont la comparaison fait saisir sur le vif une adaptation progressive au parasitisme strict à partir d'organismes à nutrition primitivement holophytique avec retentissements sur les caractères morphologiques, cytologiques et génétiques : dépigmentation, passage de la scissiparité à la palisporogénèse, etc. Une étude des relations des espèces entre elles met en lumière la continuité de cette série adaptative.

Passage du parasitisme externe au parasitisme intestinal chez les *Apodinium*. Analyse expérimentale de ce phénomène.

Avec les *Syndinium* j'ai fait connaître pour la première fois chez les Périidiniens l'existence de formes végétatives plasmodiales. Le déterminisme du passage de la condition monoénergide à la condition polyénergide (ou plasmodiale) est analysé aussi dans la partie générale.

Dans les chapitres consacrés aux genres suivants, la part des mes prédécesseurs ou contemporains est à distinguer de la mienne :

GENRE *Oodinium*. — Les résultats de l'étude de l'espèce type par POUCHET sont confirmés avec détails originaux complémentaires, notamment cytologiques. Confirmation nécessaire puisque ce cas de parasitisme, le seul anciennement connu chez les Périidiniens, avait été contesté par BÜTSCHLI et depuis complètement méconnu.

Rappel et critique des observations de BARGONI et de BROOKS et KELLNER qui avaient étudié des *Oodinium*, mais les avaient rapportés aux Foraminifères ou en avaient fait des larves d'Appendiculaires.

Rappel d'observation de DOGIEL, relation d'observations inédites de CAULLERY.

Description d'une forme nouvelle, *O. Fritillariae*, et étude des variations de structure de son appareil fixateur.

Considérations sur le parasitisme des *Oodinium*. Relation des espèces entre elles.

GENRE *Gymnodinium*. — Rappel des observations de POCHE sur *G. parasiticum*.

GENRE *Haplozoon*. — La découverte de ces parasites, les faits très intéressants et fort bien observés qui concernent leur morphologie, leur reproduction, sont dus entièrement à V. DOGIEL. Mais je puis m'attribuer sans réserve l'origine de la notion que les *Haplozoon* ne sont point des Mésozoaires (*Catenata* de V. DOGIEL), mais des Péridiniens stricts.

Quoique NERESHEIMER eût défendu mes vues à ce sujet et que DOGIEL s'y soit en partie rallié, les *Catenata* continuaient à être incorporés aux Mésozoaires. POCHE cependant en a fait un ordre spécial de Plasmodromes équivalent aux Flagellés et aux Sporozoaires. Les *Haplozoon* prennent ici la place qui leur revient : celle d'une famille dans le sous-ordre des Gymnodinidés.

Leur reproduction est une palisporogénèse tout à fait comparable à celle des *Apodinium* et des *Blastodinium*.

Leur connaissance reste cependant encore incomplète, parce qu'on ignore la forme de leurs spores.

GENRE *Chytriodinium*. C'est également à V. DOGIEL que l'on doit la découverte de ces parasites. Il a reconnu d'emblée leur nature péridinienne. Son travail est contemporain et indépendant de mes premières notes préliminaires sur les *Blastodinium* et les *Apodinium*. La connaissance de ces derniers me suggère de certains faits de la morphologie et de l'évolution des *Chytriodinium* (stades initiaux, appareil absorbant) des interprétations différentes de celles de DOGIEL. Je montre, en outre, que ces parasites offrent une palisporogénèse rudimentaire.

GENRE *Paulsenella*. — Découverte et description dues à PAULSEN. Ce parasite ne peut être maintenu dans le genre *Apodinium*, où l'avait placé cet auteur. Spores inconnues.

GENRE *Dubosquilla*. — Rappel des observations de LAACKMANN,

GEZA ENTZ *jun.*, LOHMANN, et surtout celles de très précises de DUBOSCQ et COLLIN qui font connaître la reproduction sexuée.

Connaissance prise des documents inédits de DUBOSCQ et COLLIN, je fais des réserves sur l'attribution de ce genre aux Dinoflagellés stricts.

PÉRIDINIENS PARASITES DES RADIOLAIRES. — La connaissance des *Syndinium* me permet d'affirmer d'après les travaux de BRANDT, BORGERT, W. HUTH, sur la reproduction des Thalassicolles, que les phénomènes décrits par ces auteurs sous le nom d'anisosporigénèse « *Schlauchkern-genese* » ou gametogénèse, sont le fait de la présence dans le noyau et dans le cytoplasme de ces Radiolaires, de Péridiniens parasites qui ont les caractères végétatifs, cytologiques, et les spores gymnodiniformes des *Syndinium*.

*
**

Les genres suivants qui ne sont pas des Péridiniens stricts sont passés en revue dans une section spéciale du mémoire.

GENRE *Paradinium*. — Rappel d'une étude sommaire de POUCHET sans figures, confirmée, et en plus largement complétée ici ; mise en évidence des stades du début de l'évolution, croissance hétérogène du plasmode par foyers de prolifération ou blastodes, plasmode en attente de sporulation (plasmode quiescent). Caractères cytologiques qui distinguent ce plasmode du plasmode homogène des *Syndinium*. Existence d'un filoplasmode et de stades amiboïdes avant la sporulation. Morphologie des spores (type *Cryptomonas*).

Cette étude complétée par celle du genre voisin *Atelodinium*, qui constitue avec *Paradinium* la famille des Paradinides, montre le passage très ménagé par la morphologie des spores, du type *Cryptomonadine* (*Chrysomonas*) au type Dinoflagellé.

GENRE *Neresheimeria*, découvert par LOHMANN, bien étudié par NERESHEIMER, et considéré par lui comme le type de l'ordre des *Blastuloidea* dans les Mésozoaires. M'appuyant tant sur la description de l'auteur, que sur mes propres observations, j'aboutis à cette hypothèse que *Neresheimeria* tel qu'il est compris par NERESHEIMER serait un complexe formé par un organe de l'hôte (la plaque syncytiale de *Fritillaria pellucida*, signalé ici pour la première fois) et le parasite lui-même. Celui-ci n'est point constitué par un feuillet cellulaire, mais par un plasmode et ses articles creux ne sont pas des larves, mais des éléments présporaux

qui doivent se résoudre en flagellisporés. Tous ces caractères rapprochent *Neresheimeria* des Paradinides.

Amæbophrya sticholonche dont NERESHEIMER fait aussi un Mésozoaire Blastuloïde est d'un type structural très différent.

LES ELLOBIOPSIDÉS : Genres *Ellobiopsis* CAULLERY, *Staphylocystis* COUTIÈRE, *Ellobiocystis* COUTIÈRE, *Parallobiopsis* B. COLLIN, sont passés en revue dans ce mémoire à cause de ceux de leurs caractères (appareil de fixation, palisporogénèse) qui rappellent certains Péridiniens parasites, mais qui ne sont en réalité, ces auteurs l'ont reconnu eux-mêmes, que de convergence. Résumé des observations des auteurs nommés ci-dessus et discussions relatives à certaines interprétations cytologiques.

II. PARTIE GÉNÉRALE.

Un essai de synthèse où entrent en jeu les faits originaux ou d'emprunt qui constituent la substance des monographies, et nombre d'autres tirés de nos connaissances sur les protistes, de la cytologie générale, de l'éthologie, et où sont mises en cause des théories, des hypothèses et des spéculations, ne peut être résumé ici, car cet essai est proprement le développement des conclusions de ce mémoire. Le plan du début et les sommaires des chapitres indiquent au lecteur la nature des questions traitées et le sens des conclusions.

J'attirerai cependant l'attention sur les paragraphes relatifs aux modes du parasitisme, aux adaptations, à la palisporogénèse et à la dystomie hypertrophique.

Liste des hôtes des Péridiniens parasites et organismes affins

Les parasites signalés par une astérisque sont les Péridiniens stricts. Les autres parasites appartiennent à la catégorie des flagellés présentant avec les Péridiniens des affinités probables ou possibles.

PROTISTES

Elatomés

Chaetoceras sp. Extérieur **Paulsenella* (nov. gen.) *chaetocerotis* (PAULSEN) (p. 320).

Radiolaires

Thalassicolidae *Thalassicolla nucleata* JOH MÜLLER.... Noyau et cytoplasme intracapsulaire..... **Syndinium* (?) CHATTON (p. 327 et suiv.).
 — *spumida* — — — — — —
 Sphærozoida... *Sphærozoum* sp..... Cytoplasme extraencapsul. **Gen? sp?* (p. 327 et suiv.).

Flagellés

Chrysomonadiés. *Phæocystis Poucheti* (HARIOT)..... Cavité de la colonie..... *Gen? (non Oxyrrhis) phæocysticola* SCHERFFEL (p. 9).

Ciliés

Tintinnides ... *Cyrtocylis Ehrenbergi* CL. et L. Cytoplasme *Dubosequella* (nov. gen.) *tintinnicola* (LOHMANN) (p. 322).
Tintinnopsis campanula CL. et L. — — — —
 et peut-être plusieurs autres espèces.. — — — — —

MÉTAZOAIRES

CŒLÉNTÉRÉS

SIPHONOPHORES

Halistemma tergestinum CLS..... Cavité gastro-vasculaire.. **Gymnodinium (Oxyrrhis) parasiticum* (POCHE) (p. 86).
Monophyes gracilis CLS..... — — — — (p. 86).
Cucubalus Kochi WILL. — — — — (p. 86).
Gen. sp. ind...... Ectoderme..... **Oodinium Poucheti* LEMM. (p. 27).

ECHINODERMES

Crinoides

Antedon rosaceus Intestin **Prorocentrum micans* EHRBG. (p. 5)

Stellérides

Echinaster sepositus Intestin **Prorocentrum micans* EHRBG. (p. 5)

MOLLUSQUES

Ptéroportes

Criseis acicula Cavité palléale **Oodinium sp.* CHATTON (p. 50).
 Ptéroporte ind. Ext ? **Oodinium sp.* DOGIEL (p. 48).

VERS

Turbellariés

Planaire gen ? sp ? Intestin **Gymnodinium fuscum* PERTY (p. 85).

1. Cette forme douteuse en tant que parasite n'a été mentionnée que dans l'historique ou à propos d'autres formes, mais n'a point fait l'objet d'un chapitre spécial.

Polychètes

Alciopidae ...	<i>Alciops</i> sp.	Extérieur	* <i>Oodinium</i> sp. DOGIEL (p. 48).
Ophelidae ...	<i>Travisia (Ophelia) Forbesi</i> JOHNST ...	Tube digestif	* <i>Haplozoon armatum</i> DOGIEL (p. 258).
Maldanidae ...	<i>Clymene (Nichomache) lumbricalis</i> (aut?)	— —	— — — (p. 264).
	<i>Gen. sp. ind.</i>	— —	— <i>delicatulum</i> — (p. 266).
	<i>Gen. sp. ind.</i>	— —	— <i>macrostylum</i> — (p. 268).
	<i>Clymenella torquata</i>	— —	— <i>clymenellæ</i> CALKINS (p. 270).
Aricidae	<i>Aricia norvegica</i> M. SARS.	— —	— <i>ariciae</i> DOGIEL (p. 267).
Terebellidae...	<i>Terebellides Strömii</i> M. SARS.	— —	— <i>obscurum</i> — (p. 269).
Spionidae ...	<i>Scolelepis fuliginosa</i>	— —	— sp. MESNIL (p. 270).

TUNICIERS

Appendiculaires

<i>Fritillaria pellucida</i> BUSCH	Extérieur	* <i>Oodinium fritillariae</i> CHATTON (p. 38).
— — —	Extérieur et pharynx...	* <i>Apodinium mycetoïdes</i> CHATTON (p. 59).
— — —	Cavité génitale	<i>Neresheimeria paradoxa</i> (NERESHEIMER) (p. 366).
— — —	— — —	— <i>catenata</i> (NERESHEIMER) (p. 366).
— <i>formica</i> FOL.	Extérieur et pharynx ...	— <i>paradoxa</i> — (p. 366).
— <i>sargassi</i>	— — —	— — — (p. 366).
— <i>haplostoma</i> FOL.	— — —	— — — (p. 366).
<i>Oikopleura dioica</i> FOL.	Extérieur. Queue	* <i>Oodinium Poucheti</i> (LEMMERMANN) (p. 27).
— — —	— — —	* <i>Parapodinium styliques</i> n. sp. (p. 84).
— <i>cophocerca</i> GEGENB.	— — —	* <i>Apodinium rhizophorum</i> CHATTON (p. 77).
— <i>portugensis</i>	— — —	* <i>Oodinium appendiculariæ</i> (BROOKS et KELLNER) (p. 50).

Salpes

<i>Salpa democratica</i>	Cavité branchiale.....	* <i>Oodinium amylaceum</i> (BARGONI) (p. 43).
— <i>mucronata</i>	— — —	— — — (p. 43).

CRUSTACÉS

Crustacés indéterminés (Copépodes ?), Œufs	* <i>Chytridinium roseum</i> DOGIEL (p. 311).
— — —	— <i>affine</i> DOGIEL (p. 315).
— — —	— <i>parasiticum</i> DOGIEL (p. 317).
— — —	* <i>Trypanodinium oricola</i> CHATTON (p. 325).

Copépodes

GYMNOPLA...

Calanidae....	<i>Calanus helgolandicus</i> CL.	Ext. Antennes Céphalothorax	<i>Ellobiopsis Chattoni</i> CAULLERY (p. 384).
	— <i>finmarchicus</i> GÜNNER	— — —	— — — (p. 384).
	— — —	Estomac	* <i>Blastodinium contortum</i> var. <i>hyalinum</i> CHATTON (p. 193).
	— — —	Cavité générale	* <i>Syndinium</i> sp. APSTEIN (p. 308).
	— — —	— — —	<i>Paradinium</i> [?] sp. APSTEIN.
	— <i>hyperboreus</i> KRÖYER	— — —	— [?] —
<i>Paracalanus parrus</i> CL.	Estomac	* <i>Blastodinium spinulosum</i> CHATTON (p. 92).	
— — —	— — —	— <i>crassum</i> CHATTON (p. 121).	
— — —	— — —	— <i>contortum</i> CHATTON (p. 175).	
— — —	— — —	— <i>contortum</i> var. <i>hyalinum</i> CHATTON (p. 193).	
— — —	— — —	* <i>Blastodinium crassum</i> var. <i>inornatum</i> n. var. (p. 135).	
— — —	Cavité générale	* <i>Syndinium turbo</i> CHATTON (p. 292).	
— — —	— — —	<i>Atelodinium microsporum</i> n. sp. (p. 353).	
— — —	— — —	— <i>parasiticum</i> n. sp. (p. 355).	
<i>Calocalanus stylirenis</i> GIESBR.	Estomac	* <i>Blastodinium contortum</i> CHATTON (p. 175).	
— — —	— — —	— <i>crassum</i> CHATTON (p. 121).	

	<i>Clausocalanus furcatus</i> G. BRADY	...	—	—	<i>spinulosum</i> CHATTON (p. 92).
	—	—	—	—	<i>crassum</i> CHATTON (p. 121).
	—	—	—	—	<i>crassum</i> var. <i>inornatum</i> n. var.
				(p. 135).	
	—	—	—	—	* <i>Blastodinium contortum</i> CHATTON (p. 175).
	—	—	—	—	<i>contortum</i> var. <i>hyalinum</i> CHATTON
				(p. 193).	
	—	—	—	—	* <i>Blastodinium Pruvoti</i> CHATTON (p. 149).
	—	—	—	—	Cavité générale * <i>Syndinium</i> sp. CHATTON (p. 307).
	—	<i>arcticornis</i>	Estomac	—	* <i>Blastodinium spinulosum</i> CHATTON (p. 92).
	—	—	—	—	<i>crassum</i> CHATTON (p. 121).
	—	—	—	—	— var. <i>inornatum</i> n. var. (p. 135).
	—	—	—	—	* <i>Blastodinium contortum</i> CHATTON (p. 175).
	—	—	—	—	<i>contortum</i> var. <i>hyalinum</i> CHATTON
				(p. 193).	
	—	—	—	—	* <i>Blastodinium Pruvoti</i> CHATTON (p. 149).
	—	—	—	—	Cavité générale * <i>Syndinium</i> sp. CHATTON (p. 307).
	—	—	—	—	Paradinide indéterminé (p. 361).
	<i>Pseudocalanus</i> Cl. sp.	Estomac	—	—	* <i>Blastodinium contortum</i> var. <i>hyalinum</i> CHATTON
				(p. 193).	
	—	—	Ext. Ant. Cephalothorax.	—	<i>Ellobiopsis</i> CAULLERY sp. (p. 384).
	<i>Scolecithrix</i> Bradyi GIESBR.	Estomac	—	—	* <i>Blastodinium elongatum</i> CHATTON (p. 172).
Centropagidae	<i>Centropages</i> sp.	—	—	—	<i>contortum</i> var. <i>hyalinum</i> CHATTON
				(p. 193).	
	—	<i>typicus</i> KRÖYER	Cavité générale	—	*Paradinide indéterminé CHATTON (p. 362).
	<i>Temora stylifera</i>	Estomac	—	—	* <i>Blastodinium</i> sp. α CHATTON (p. 202).
Pontellidae	<i>Acartia clausi</i> GIESBERCHT	—	—	—	<i>contortum</i> CHATTON (p. 175).
	—	—	—	—	<i>B. contortum</i> var. <i>hyalinum</i> CHATTON (p. 193).
	—	—	Cavité générale	—	<i>Paradinium</i> Poucheti (p. 339).
PODOPLEA					
Cyclopidae	<i>Oithona similis</i> CLAUS	Estomac	—	—	* <i>Blastodinium oviforme</i> CHATTON (p. 139).
	—	—	—	—	Cavité générale * <i>Syndinium</i> sp. CHATTON v. fig. 151 bis, pl. XIII.
	—	<i>plumifera</i> BAIRD	Estomac	—	* <i>Blastodinium oviforme</i> CHATTON (p. 139).
	—	—	—	—	Cavité générale <i>Paradinide</i> ind. CHATTON (p. 360).
	—	<i>nana</i> GIESBR.	—	—	* <i>Blastodinium oviforme</i> CHATTON (p. 139).
	—	—	—	—	* <i>Trypanodinium ovicola</i> CHATTON (p. 325).
Oncacidae	<i>Oncua media</i> GIESBRECHT	Estomac	—	—	* <i>Blastodinium Mangini</i> var. <i>oncuae</i> CHATTON
				(p. 166).	
	—	<i>minuta</i>	—	—	* <i>Blastodinium Mangini</i> var. <i>oncuae</i> n. var.
				CHATTON (p. 166).	
Corycaidae	<i>Corycella rostrata</i> (CLAUS)	—	—	—	* <i>Blastodinium Mangini</i> CHATTON (p. 161).
	—	—	—	—	* <i>Schizodinium sparsum</i> CHATTON (p. 251).
	<i>Corycoeus venustus</i> DANA	—	—	—	* <i>Blastodinium navicula</i> CHATTON (p. 169).
	—	—	—	—	* <i>Syndinium turbo</i> CHATTON (p. 292).
					Thoraco-tracés
	<i>Nebalia bipes</i> O. FABR.	Ext.	Appendices	—	<i>Parallobiopsis Coutieri</i> B. COLLIN (p. 395).
					Malaco-tracés
Mysididae	<i>Anlarclomysis maxima</i> J.-B. HANSEN	Appendices	—	—	<i>Ellobiopsis mysidarum</i> COUTIÈRE (p. 394).
	<i>Sergestes</i> sp.	—	—	—	<i>tenuis</i> COUTIÈRE (p. 394).
Pasiphaeidae	<i>Pasiphaea sinado</i> RISSO	—	—	—	(p. 394).
	—	<i>cristata</i> BATE	Abdomen	—	<i>Staphylocystis racemosus</i> COUTIÈRE (p. 388).
	—	<i>tarda</i> KRÖYER	—	—	(p. 388).
	<i>Systellaspis debilis</i> A.-M. EDW.	Appendices	—	—	<i>Ellobiocystis caridarum</i> COUTIÈRE (p. 390).
	<i>Gen. sp.</i>	—	—	—	(p. 390).
Hoplophoridae	<i>Acantephyra pulchra</i> A.-M. EDW.	—	—	—	(p. 390).
	—	<i>purpurea</i> A.-M. EDW.	—	—	(p. 390).
	—	—	—	—	<i>villosus</i> — (p. 393).
	—	—	—	—	<i>tuberosus</i> — (p. 393).
	—	—	—	—	<i>filicollis</i> — (p. 394).
	—	—	—	—	<i>catenatus</i> — (p. 394).

Liste des coupures systématiques nouvelles¹

Familles des <i>Blastodiniidae</i>	}	dans le sous-ordre des <i>Cymnodinea</i> (Dinoflagellés)
<i>Apodiniidae</i>		
<i>Haplozooniidae</i>		
<i>Oodiniidae</i>		
<i>Syndiniidae</i>		
<i>Dubosquellulidae</i>	}	provisoirement dans le sous-ordre des <i>Cryptomonadinea</i> (Eulflagellés)
<i>Paradiniidae</i>		
<i>Blastuloididae</i>		
<i>Ellobiopsidae</i>		
Genres : <i>Parapodinium</i> (<i>Apodiniidae</i>)		
<i>Paulsenella</i> (—)		
<i>Dubosquella</i> (<i>Dubosquellulidae</i>)		
<i>Atelodinium</i> (<i>Paradiniidae</i>).		
Espèces : <i>Parapodinium stylipes</i> .		
<i>Atelodinium microsporum</i> .		
— <i>parasiticum</i> .		
Variétés : <i>Blastodinium crassum inornatum</i> .		
— <i>Mangini oncae</i> .		
— <i>contortum hyalinum</i> .		

Explication de quelques termes spéciaux

Blastode. Un des lots du plasmode des *Paradiniidae* où les noyaux sont encore capables de se diviser, par opposition au *plasmode quiescent* où les noyaux ont perdu cette capacité (V. p. 342).

Blastotrophisme, V. parasitisme.

Bodonisporé, V. dinospore.

Chylotrophisme, V. parasitisme.

Dinokaryon désigne le type structural propre au noyau des Dinoflagellés stricts, caractérisé par de nombreux chromosomes généralement décomposables suivant leur longueur en chromomères, l'absence de membrane nucléaire, et le peu d'importance du caryosome (V. p. 424) par opposition au *protokaryon* et au *mesokaryon*, noyaux du type vésiculeux à membrane individualisée, à chromosomes non décomposables en microsomes à caryosome généralement volumineux. (V. CHATTON 1910 d). A ce type structural statique, est lié ce type spécial de caryodièrese que l'on peut appeler *dinomitose*, caractérisé par le défaut du stade de plaque équatoriale. Mais ce caractère n'est pas absolument général.

Dinospore. Flagellisporé ayant la structure typique d'un dinoflagellé par opposition par exemple à la *bodonisporé*, qui a la structure d'une Hétéromastigine (*Bodo*).

Dystomie hypertrophique, *inhibition des scissions cytoplasmiques* c'est-à-dire le défaut de dissociation des énergides, sous l'influence d'une hypernutrition, soit phagocytaire, soit parasitaire et qui aboutit à un état bi-quadrinucléé ou plasmoidal (V. p. 420, 421, 422).

Gonocyte, V. palisporogénèse.

Gonomère, V. trophomère.

Gonosphère. Une portion détachée du plasmode des *Paradiniidae*, et évacuée de l'hôte, qui sporule à l'état libre sous une enveloppe gélatinée (V. p. 347).

Histotrophisme, V. parasitisme.

Lymphotrophisme, V. parasitisme.

Palisporogénèse ou *sporogénèse itérative*. Production de poussées successives de spores à partir d'une même cellule, par scissions périodiques de celle-ci en deux cellules hétérodynamiques : le *trophocyte* qui reste longtemps indivis et s'accroît et le *gonocyte* qui se divise et forme des *sporocytes* qui donneront eux mêmes des spores. La *période sporogénétique* est le temps qui s'écoule entre deux divisions successives du trophocyte. exprimé d'une manière relative par le nombre de scissions que le gonocyte a effectué pendant ce temps. Exemple : la période est 5 veut dire qu'il y a eu 5 scissions du gonocyte, soit 32 sporocytes produits entre deux scissions du trophocyte. (V. p. 69, 101, 148, 261, 274, 315, 432.)

1. A l'exclusion de celles qui ont été établies dans les notes préliminaires (pour faciliter la tâche des auteurs de répertoires).

Parasitisme. Les divers modes de parasitisme des Péridiniens (compte tenu à la fois du siège du parasite et de son mode de nutrition) ont été définis de la manière suivante :

Le *parasitisme chylotrophe* ou chylotrophisme est celui des formes intestinales qui n'ont point de rapports immédiat avec l'hôte, et se nourrissent uniquement par osmose du chyle de celui-ci. (*Blastodinium*, *Schizodinium*).

Le *parasitisme histotrophe* ou blastotrophe (*histo-* ou *blastotrophisme*) est celui des formes qui quelque soit leur siège, tirent au moins une partie de leurs nutriments des tissus ou des cellules de l'hôte. Il est *médial* quand le parasite siège à l'extérieur des tissus ou des cellules et leur emprunte par un appareil absorbant (*Oodinium*, *Apodinium*, *Paulsenella*). Il est *immédiat* quand le parasite siège dans les tissus ou les cellules et absorbe par toute sa surface (*Dubosequella*, *Trypanodinium*). Le cas des *Chytriodinium* est intermédiaire entre ces deux-là. Le blastotrophisme peut s'associer au chylotrophisme (*Haplozoon*).

Le *parasitisme lymphotrophe* (*lymphotrophisme*) est celui des formes qui vivent en pleine lymphe de l'hôte sans s'attaquer immédiatement aux cellules ou aux tissus (*Syndinium*, *Paradinidae*).

Le *phototrophisme* est le mode de nutrition (dit aussi *holophytique*) des végétaux à pigments assimilateurs et qui subsiste encore chez quelques Péridiniens incomplètement adaptés au parasitisme (*Schizodinium*, *Blastodinium*) où il est associé au chylotrophisme. (V. p. 407 et suiv.)

Plasmode quiescent, V. blastode.

Plasmodendrites. Les tractus cytoplasmiques, résidus fusoriaux, qui chez les *Blastodinium* pénètrent les masses nucléaires du trophocyte au repos et s'y ramifient, constituant une sorte de réseau trophique. (V. p. 211.)

Période sporogénétique (v. palisporogénèse).

Phototrophisme, V. parasitisme.

Protokaryon, V. dinokaryon.

Sporogénèse itérative, v. palisporogénèse.

Sporocyte, V. palisporogénèse.

Trophocyte, V. palisporogénèse.

Trophomère. L'article à structure plasmodiale qui, chez les *Blastuloidæ* (*Neresheimeria*) ou les *Ellobiopsidæ*, est fixé à l'hôte et fonctionne comme le trophocyte dans la palisporogénèse des Dinoflagellés, par opposition aux *gonomères*, articles qui se séparent du trophomère par cloisonnement, puis se détachent et sporulent.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Les travaux signalés par une astérisque sont ceux qui concernent les organismes qui font l'objet dans ce mémoire d'une étude monographique : Péridiniens parasites et formes affines.

1906. APSTEIN (C.). *Pyrocystis lunula* und ihre Fortpflanzung. (*Wiss. Meeresunters. Kiel Abt. IX*, p. 261-271, 1 pl.)
1910. — Knospung bei *Ceratium tripos* var *subsalsa*. (*Int. Rev. der. g. H. u. H. III*, p. 34-37.)
- *1911 a. — Parasiten von *Calanus finmarchicus*. (*Wiss. Meeresunters. Kiel Abth. Kiel*, N. F. XIII, p. 205-223.)
- 1911 b. — Biologische Studie über *Ceratium tripos* var. *subsalsa* OSTF. (*Wiss. Meeresunters. Kiel Abt. Kiel*, N. F. XII, p. 135-162.)
- *1894. BARGONI (E.). Di un Foraminifero parassita nelle salpe (*Salpicola amylicca* n. g., n. sp.) e considerazioni sui corpuscoli amilacei dei Protozoi superiori. (*Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università de Roma*, IV. p. 43-64, pl. III-IV.)
1910. BATAILLON (E.). — L'embryogénèse complète provoquée chez les amphibiens par piqûre de l'œuf vierge. Larves parthénogénétiques de *Rana fusca*. (*C. r. Ac. Sc. CL*, p. 996-998.)

- *1888. BATE (C.-S.). Report on the Crustacea macrura. (*The voyage of H. M. S. Challenger. Zool.*, XXIV, p. 942, 150 pl.)
1887. BERGH (S.-R.). Ueber den Theilungsvorgang bei den Dinoflagellaten. (*Zool. Jahrbücher* II, p. 73-87, pl. V.)
1898. BLANC (H.). Plankton nocturne du lac Léman. (*Bull. Soc. vaud. sc. nat.* XXXIV.)
1897. BORGERT (A.). Beiträge zur Kenntniss des in *Sticholonche zanclea* und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten (Spiralkörper Fol, *Amæbophrya* Köppen). (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* LXIII, p. 140-186, pl. VIII.)
- *1900. — Untersuchung über Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* I Teil. (*Zool. Jahrb.*, *Abt. f. Anat. n. Ontog. der Tiere* XIV, Heft 2, et *Arch. f. Protistenk.* XIV, Heft 2.)
- *1909. — Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha Scolymantha* II Teil. (*Arch. f. Protistenk.* XIV, Heft 2.)
1910. — Kern und Zelltheilung bei marinen Ceratienformen (*Arch. f. Protistenk.* XX.)
1907. BOTT (K.). Ueber die Fortpflanzung von *Pelomyxa palustris*. (*Arch. f. Protistenk.* VIII, p. 120-159, pl. III-IV.)
1895. BOUTAN (L.) et RACOVITZA (E.-G.). Sur la pêche pélagique en profonaeur (*C. R. Ac. Sc.* CXXI, p. 174.)
1886. BOVIER-LAPIERRE (E.). Observations sur les Noctiluques (*C. r. s. Biol.* décembre.)
1883. BRADY. Report on Copepoda. (*Zool. Challenger Exp.* VIII.)
1883. BRANDT (K.). Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. (*Mitth. d. Zool. Station Neapel.* Bd. IV. p. 191-302.)
1885. — Die Kolonienbildenden Radiolarien (Sphaerozoen) des Golfes von Neapel. (*F. und. F. des Golfes v. Neapel* XIII.)
1890. — Neue Radiolarienstudien. (*Mitteil. d. Vereins Schleswig-Holstein Ärzte* Heft 12.)
1895. — Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. 1. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und kolonienbildenden Radiolarien. (*Zool. Jahrb.* Bd. 9. Heft 1.)
- *1902. — Beiträge zur Kenntniss der Colliden (*Arch. f. Protistenk.* I, Heft 1.)
- *1905. — Beiträge zur Kenntniss der Colliden (*Arch. f. Protistenk.* VI, Heft 3.)
- *1908. BROOKS (W.) et KELLNER (C.). On *Oikopleura tortugensis*, a new Appendicularian from the tortugas, Florida, with notes on its embryology. (With a note on a species of *Gromia* (*G. appendiculariae*) (Pel. tun. of Gulfstream. 4.) *Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Whashington* D. D. 1. (*Carnegie Inst. Pub.* N° 102, p. 189-94, 5 pl.)
1908. BREEMEN HAAG (Van). Copepoden in Nordischen Plankton. Kiel et Leipzig.
1885. BÜSTCHLI (O.). Glycogen in the Protozoa. (*Zeitschr. für Biologie* XXI, p. 603-612.)
1885. — *Protozoa* in Bronn's Thierreich. Leipzig.
1885. BÜTCHLI (O.) et ASKENASY (E.). Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca. (*Morph. Jahrb.* X, p. 529-577, pl. XXVI et XXVIII, 4 fig.)

1899. CALKINS (G.-N.). Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. (*Journ. of. Morphol.* XV, p. 711-772.)
- *1915. — *Microtæniella clymenellæ*, a new genus and new species of colonial gregarines (*Biol. Bull.* XXIX, p. 46-49.)
1892. CANU (E.). Les Copépodes du Boulonnais. Morphologie, embryologie, taxonomie (*Trav. lab. Winereux* VI.)
- *1910 a. GAULLERY (M.). Sur un parasite de *Calanus helgolandicus* Cl., appartenant probablement aux Périidiniens. (*Ellobiopsis Chattoni* n. g., n. sp. (*Verh. intern. Zool. Kongr. Iéna* 1910 [1912], p. 440-442.)
- *1910 b. — *Ellobiopsis Chattoni* n. g., n. sp. parasite de *Calanus helgolandicus* Claus, appartenant probablement aux Périidiniens. (*Bull. Sc. France-Belgique* XLIV, p. 201-214, pl. V.)
1898. GAULLERY (M.) et MESNIL (F.). Sur une Grégarine cœlomique, présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée. (*C. r. Acad. Sc.* CXXVI, p. 1669-1672.)
1900. — — Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines (*Arch. Anat. micr.* LIII, p. 146-167, pl. IX.)
1905. — — Recherches sur les Haplosporidies (*Arch. Zool. exp. et gén.* [1^{er} sér.], IV, p. 101-181, pl. XI-XIII.)
1909. CEPÈDE (C.) et POYARKOFF (E.). Sur un infusoire astome, *Cepedella hepatica* Poyarkoff, parasite du foie des *Cyclas* (*C. carneum* L.) (*Bull. Sc. France-Belgique*, Paris XLIII, p. 463-475, pl. IV.)
1910. CEPÈDE (C.). Recherches sur les Infusoires astomes (*Arch. Zool. exp. et gén.* XLIII.)
- *1882. CERTES (A.). Note sur les parasites et commensaux de l'huître. (*Bull. Soc. Zool. France* VII.)
- *1906 a. CHATTON (E.). Les Blastodinides, ordre nouveau de Dinoplagellés parasites. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* CXLIII, p. 981-983, 10 déc.)
- 1906 b. — La biologie, la spécification et la position systématique des *Amæbidium*. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [sér. 4] V, N. et R., p. XVII-XXI.)
- 1906 c. — La morphologie et l'évolution de l'*Amæbidium recticola* n. sp. commensal des *Daphnies*. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [4^{er} sér.] V, N. et R., XXXIII-XXXVIII.)
- *1907. — Nouvel aperçu sur les Blastodinides (*Apodinium mycetoïdes* n. g., n. sp.) (*C. R. Ac. Sc. Paris* CXLIV, p. 282-285.)
- *1908 a. — Note préliminaire sur trois formes nouvelles du genre *Blastodinium* Chatton. (*Bull. Soc. Zool. France* XXXIII, p. 134-137.)
- 1908 b. — Sur la reproduction et les affinités du *Blastulidium pædophtorum* Ch. Pérez. (*C. R. Soc. Biol. Paris* LXIV, p. 34-36.)
- *1910 a. — Sur l'existence de Dinoplagellés parasites cœlomiques. Les *Syndinium* chez les Copépodes pélagiques. (*C. r. Ac. Sc.*, CII, p. 654-656.)
- *1910 b. — *Paradinium Poucheti* n. g., n. sp., flagellé parasite d'*Acartia Clausi* Giesbrecht (Copépode pélagique) (*C. r. Soc. Biol. Paris*, LXIX, p. 341-343.)
- 1910 c. — Le kyste de Gilruth dans la muqueuse stomacale des ovidés. (*Arch. Zool. exp. et gén.* S. V, V. (N. et R.), p. CXIV-CXXIV.)
- 1910 d. — Essai sur le noyau et la mitose chez les Amœbiens. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5^e sér.] V, p. 267-337.)

- *1911 a. — Sur divers parasites des Copépodes pélagiques observés par M. Apstein. (*Paris C. R. Ac. Sc.* CLII, p. 631-633.)
- 1911 b. — Ciliés parasites des Cestes et des Pyrosomes : *Perikaryon cesticola* n. g., n. sp. et *Chonchophrys Davidoffi* n. g., n. sp. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5^e sér.] VIII, N. et R. p. VIII-XX.)
- *1912. — Diagnoses préliminaires de Péridiniens parasites nouveaux. (*Bull. Soc. Zool. France* XXXVII, p. 85-93.)
1913. — *Orchitosoma parasiticum* n. g., n. sp., parasite à trois feuilletts rudimentaires de *Paracalanus parvus* Cl. (*C. r. Acad. Sc.* CLVII, p. 142-144.)
- *1914 a. — Transformations évolutives et cycliques de la structure péridinienne chez certains Dinoflagellés parasites. (*C. R. Ac. Sc. Paris* CLVIII, p. 192-195.)
- 1914 b. — L'autogénèse des nématocystes chez *Polykrikos Schwartzi*. BÜTSCH. (*C. R. A. Sc.* CLVIII, p. 434-437, fig.)
- 1914 c. — Les enidocystes du Péridinien *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. Structure, fonctionnement, autogénèse, homologues. (*Arch. Zool. exp. et gén.* LIV, p. 157-194, pl. IX.)
1911. CHATTON (E.) et KREMPF (A.). Sur le cycle évolutif et la position systématique des protistes du genre *Octosporea* Flu, parasites des muscides. (*Bull. Soc. Zool. France* XXXVI, p. 172-179.)
1903. CHUN (C.). Aus den Tiefen des Weltmeeres. (Iena, G. Fischer.)
1865. CLARK (H.-J.). Proofs of the animal nature of the Cilio-flagellate Infusoria, based upon investigations of the structure and physiology of one of the Peridinia (*Peridinium cypripedium* nov. spec.). (*Annals of the nat. hist.* [3^e série] Vol. XVI, p. 270-279, pl. XII.)
1873. CIENKOWSKY (L.). Ueber *Noctiluca miliaris* sur. (*Arch. mikr. Anat.* IX, p. 47-61, pl. III-V.)
1911. COLLIN (B.). Etude monographique sur les Acinétiens. I. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [sér. V], VIII, p. 421-497, pl. X et XI.)
1912. — Etude monographique sur les Acinétiens. II. Morphologie, physiologie systématique. (*Arch. Zool. exp. et gén.* LI, p. 1-457, pl. I-VI.)
- *1913. — Sur un Ellobiopside nouveau parasite des Nébalies (*Parallobiopsis Coutieri* n. g., n. sp.) (*C. R. Ac. Sc. T.* CLVI, p. 1332-1333.)
- *1911 a. COUTIÈRE (H.). — Sur les *Ellobiopsis* des crevettes bathypélagiques. (*Paris, C. R. Ac. Sc.* CLII, p. 409-411.)
- *1911 b. — Les Ellobiopsidae des crevettes bathypélagiques. (*Bull. Sc. France-Belgique.* Paris XLV, p. 186-206, pl. VIII.)
- *1891. CUÉNOT (L.). Protozoaires parasites et commensaux des Echinodermes (Note préliminaire) (*Rev. Biol.* III, p. 285-300, pl. V.)
1888. DADAY (Eug.). Systematische Uebersicht der Dinoflagellaten des Golfes von Neapel. (*Termesz. Füzetek*, XI. Budapest.)
1908. DAKIN (W.-J.). Notes on the Alimentary Canal and Food of the Copepoda. (*I. R. d. g. H. H.* I. p. 772.)
1905. DAMAS (D.). Notes biologiques sur les Copépodes de la mer norvégienne. (*Publ. Int. expl. mer.* XXII.)

1846. DANA (J.-D.). Notice on some genera of Cyclopacea. (*Ann. Mag. Nat. Hist.* XVIII, p. 181-185.)
1888. DANGEARD (P.). Les Péridiniens et leurs parasites. (*Journal de Botanique* II.)
1892. — (P.). La nutrition animale des Péridiniens. (*Le Botaniste* II, p. 7-27, pl. I-II.)
1895. DELAGE (Y.) et HEROUARD (E.). La cellule et les protozoaires. in *Traité de Zoologie concrète*. Paris. Schleicher.
1909. DELCOURT (A.). Recherches sur la variabilité du genre *Notonecta* (contribution à l'étude de la notion d'espèce). (*Bull. Sc. France-Belgique* XLIII, p. 373-461.)
1909. DOBELL (C. Clifford). Some observations on the Infusoria parasitic in Cephalopoda. (*Q. J. Microscop. Sc.* LIII, p. 183-199, pl. I.)
1900. DOFLEIN (F.). Zell- und Protoplasmastudien. I. Heft : Zur morphologie und physiologie der Kern- und Zelltheilung. Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und anderen Organismen. (*Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und. Ontog.* XIV, p. 1-60.)
1901. — Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern und Zelltheilung. (Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und anderen Organismen). (*Zool. Jahrb.. Abt. Anat.* XIV, p. 1-61, pl. I-IV.)
- *1906 a. DOGIEL (V.). *Haplozoon armatum* n. gen., n. sp. der Vertreter einer neuen Mesozoa-gruppe. (*Zool. Anz.* XXX, p. 895-899.)
- *1906 b. — Beiträge zur Kenntniss der Peridineen. (*Mitt. aus. der Zool. St. zu Neapel* XVIII, p. 1-45, pl. I-II.)
- *1908. — *Catenata* eine neue Mesozoengruppe. (*Zeits. f. wiss. Zool.* LXXXIX, p. 417-487, pl. XXVI-XXVIII.)
- *1910. — Untersuchungen über einige neue *Catenata*. (*Zeits. f. wiss. Zool.* XCIV, pl. 400-446, pl. XIII-XIV.)
- *1910. DUBOSCQ (O.) et COLLIN (B.). Sur la reproduction sexuée d'un protiste parasite des Tintinnides. (*C. R. Ac. Sc.* CLI, p. 340-341.)
1841. DUJARDIN (F.). Histoire naturelle des Zoophytes infusoires. (Paris, Roret.)
1830. EHRENBERG (C.-G.) Beitrag zur Kenntniss der Infusorien und ihren geographische Verbreitung besonders in Sibirien. (*Abhandl. der Berl. Akad. a. d. J.* p. 38.)
1831. — Ueber die Entwicklung und Lebensdauer der Infusionsthier. (*Abhandl. der Berl. Akad. a. d. J.*, p. 74.)
1873. — Ueber das Leuchten und über neue mikroskopische Leuchthiere des Mittelmeers. (*Festschrift Z. Feier des 100 jährigen Bestehens d. Gesell. naturf. Freunde zu Berlin.*)
1838. — Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Berlin.
1905. ENTZ (G.). jun. Beiträge zur Kenntnis der Peridincen in *Math. Nat. Ber. Ungarn.* Bd. XX, p. 96-144.
- *1909. — Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. (*Arch. f. Protistenkunde*, XV, p. 93-226, pl. VIII-XXI.)
1906. ESTERLY (C.-O.). Some observations on the nervous system of Copepoda. (*Berkeley, Univ. Cal. pub. Zool.* III, pl. I-XIII.)
1911. — Diurnal migrations of *Calanus finmarchicus* in the san Diego Region during 1909. (*Int. Rev. d. ges. Hydrob. Orig.* IV, p. 140-151.)

1909. FAGE (L.). Etude de la variation chez le rouget (*Mullus barbatus* L., *M. surmuletus* L.) (*Arch. Zool. exp. et gén.* [sér. 5], I, p. 389-445.)
1911. FARRAN (G.-P.). Plankton from Christmas Island Indian Ocean. I. On Copepoda of the Family Corycœidœ. (*Proceed. of. Zool. Soc. of London* p. 282-295, 4 pl.)
1872. FOL (H.). Etudes sur les appendiculaires du détroit de Messine, p. 55, pl. XI, Genève.
1883. — Sur le *Sticholonche Zanclea* et un nouvel ordre de Rhizopodes. (*Mém. de l'Inst. Nat. Genevois*, XV.)
1885. GEGENBAUR (K.). Bemerkungen über die Organisation der Appendicularien (*Zeitsch. fü. wiss. Zool.* VI.)
1889. GIESBRECHT (W.). Elenco dei Copepodi pelagici raccolti dal tenente di vascello G. Chierchia durante il viaggio della R. Corvetta « Vittor Pisani » negli anni 1882-1885, e dal tenente di vascello F. Orsoni nel mar Rosso nel 1884. (*Atti. Accad. Lincei Roma. Rend.* IV, V, VII.)
1892. — Die pelagischen Copepoden in *Faun. u. Fl. des Golf. von Neapel*. Berlin.
1912. GILRUTH (J.-A.) et BULL (L.-B.). Enteritis, associated with infection of the intestinal wall by cyst forming Protozoa (Neosporidia), occuring in certain native animals. (*Melbourne Proc. R. Soc. Vict.* N. S., p. 432-450, pl. LXXII-LXXXI.)
1907. GOLDSCHMIDT (R.). Zur Lebensgeschichte der Mastigamöben. *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. (*Arch. f. Protistenk.* suppl. I, p. 83-168, pl. V-IX.)
1905. GOUGH (L.-H.). Report on the Plankton of the English Channel in 1903. (*North sea Fisheries investigation commitee. Rep.* (N° 2 Southern area) on *Fishery and hydrographical Investigations in the North sea and adjacent Waters.* London.)
1883. GOURET (P.). Sur les Péridiniens du golfe de Marseille. (*Ann. Mus. Marseille* 114 p., 4 pl.)
1908. GRAN (H.-H.). Om planktonalgernes livsbetingelser. (*Naturen, Bergen, Febr* 1908).
1906. GULEYSSE (A.). Structure du tube digestif chez les crustacés copépodes. (*C. R. Ass. Anat.* 8^e session Bordeaux, p. 33-40.)
1873. HAECKEL (E.). Ueber einige neue pelagische Infusorien. (*Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss.* VII, p. 561-567, pl. XXVII-XXVIII.)
1887. HAECKEL (E.). Die Radiolarien (*Rhizopoda radiaria*) 3 u. 4. Theil. (*Acantharien und Phœodarien* Berlin 1888.)
1891. — Plankton-studien (*Jen.-Zeitschr. f. Naturw.* XXV.)
1908. HARTMANN (M.). Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zelltheilung. (*Arch. f. Mikr. Anat. und. Entw.* LXII, p. 431-579, pl. XIX-XXIV.)
1909. — Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kerntheilungen und generative Chromidien bei Protozoen. (*Biol. Centrabl.* XXIX, p. 481-487, et p. 491-506.)
1911. — Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellehre. Iena (Gustav Fischer.)

1910. HARTMANN (M.) et CHAGAS (C.). Estudos sobre flagelados. (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, II, p. 64-125, pl. IV-IX.)
- *1909. HARTMANN (M.) et HAMMER (E.). Untersuchungen über die Fortpflanzung von Radiolarien. (*Sitz. Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin*, Heft 4.)
1877. HENSEN (V.) et ARSTEIN (C.). Die Nordsee Expedition 1895 d. Deutschen-seefischerei Vereins. Ueber die Eimenge der im Winter laichen den Fische (*Wissensch. Meeresunt. Abt. Kiel* Bd. II.)
1884. HERRICK (C.-L.). A final report on the Crustacea of Minnesota included in the orders *Cladocera* and *Copepoda*. (*Twelfth ann. rep. geol. a. nat. hist. survey, Minnesota*.)
1877. HERTWIG (R.). Ueber *Leptodiscus medusoides* eine neue den Noctiluken verwandte Flagellate. (*Jen. Zeits. Nat.* XI, p. 307-324, pl. XVII-XVIII.)
1879. — Der Organismus der Radiolarien. Iena.
1903. HESSE (E.). Sur une nouvelle Microsporidie tétrasporée du genre *Gurleya* (*C. R. Soc. Biol.* LV, p. 495-496.)
- *1911. HUTTI (W.). Ueber die Fortpflanzung von *Thalassicolla* nebst Bemerkungen zu der Arbeit von Moroff: « Vegetative und reproduktive Erscheinungen von *Thalassicolla* » (Vorläufige Mitteilung) (*Sitz. Ber. d. Ges. Naturf. Freunde* N° 1.)
- *1913. — Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen. (*Arch. f. Protistenk.* XXX, p. 1-124, pl. I-XX.)
1891. ISHIKAWA (C.). Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. (*Zool. Anz.* XIV.)
1894. — Studies of reproductive elements II. *Noctiluca miliaris* Sur.; its division and spore formation. (*Jour. Coll. Sc.* Vol. VI.)
1894. — Ueber die Kerntheilung bei *Noctiluca miliaris*. (*Ber. Naturf. Ges. Freiburg* Bd. VIII.)
1899. — Further observations on the nuclear division of Noctilucea. (*Jour. Sci. Coll. Imp. Univ. Tōkyō*, Vol. XII, pl. IV.)
1910. JOLLOS (V.). Dinoflagellatenstudien. (*Arch. f. Protistenk.* Iena XIX, p. 178-206, pl. VII-X.)
- *1907. KELLNER (C.). Bericht über Embryologie von *Oikopleura* (*Zool. Anz.* XXXI, p. 653-654.)
1894. KEPPÈNE (N.). *Amoebophrya stycholonchæ* nov. gen. et sp. (Corps spiral de Fol. Communication préliminaire. *Zool. Anz.* XVII, p. 417-424.)
1903. KEPPÈNE (N.). *Hyalosaccus ceratii* n. g. n. sp. parazit Dinoflagellat. (*Zapiski Kiev. obshch.* XVI, p. 89-135, pl. VI-VIII.)
- 1908 (a). KEYSSELTZ (G.). Die Entwicklung von *Myxobolus Pfeifferi* Thi., I Teil. (*Arch. f. Protistenk.* XI, p. 252-275, pl. XIII-XIV.)
- 1908 (b). — Studien über Protozoen (*Arch. f. Protistenk.* XI, p. 334-350.)
1883. KLEBS (G.). Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. (*Unters. Bot. Inst. Tübingen.* I. 13 p., 2 pl., et *Bot. Zeit.*, p. 595. *Cf. J. R. Micr. Soc.* [2], IV, p. 68-69.)

1884. — Ein kleiner Beitrag zur Kenntniss der Peridineen (*Bot. Zeit.* XLII, p. 721-733, 737-745, pl. X.)
1885. — Ueber die Organisation und die systematische Stellung der Peridineen. (*Biol. Centralblatt* IV, p. 705-710.)
- *1912. — Ueber Flagellaten -und Algenähnliche Peridineen. (*Heidelberg, Verh. Nathist. Ver.* (N. F.), XI, p. 369-451, pl. X.)
1905. KOFOID (Ch.). *Craspedotella*, a new genus of the Cystoflagellata, an example of convergence. (*Bull. Mus. Harvard. Coll.* Vol. XLVI, p. 163-165, 1 pl.)
1907. KOFOID (A.). The structure and systematic Position of *Polykrikos* Büstchli. (*Zool. Anz.* XXXI, p. 291-293.)
1912. KOFOID (A.) et RIGDEN (J.). A peculiar form of schizogony in *Gonyaulax* (*Bull. of the Mus. Comp. Zool.* Cambridge. LIV, p. 335-349, pl. I-II.)
1891. KOROTNEFF (A.). Zoologische paradoxen (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* LI, p. 613-628, pl. XXX-XXXII.)
1911. KRÜGER (P.). Beiträge zur Kenntniss der ovogenese bei Harpacticiden, nebst biologischen Beobachtungen. (*Arch. Zellforsch.* VI, p. 165-169, 3 pl.)
1907. KRUMBACH (Th.). *Trichoplax* die umgewandelte Planula einer Hydromeduse (*Zool. Anz.* XXXI, p. 450-454.)
1907. KUSCHAKEWITCH (S.). Beobachtungen über vegetative degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. (*Arch. Protistenk.* Suppl. I, p. 202-249, pl. XIII-XIV.)
1908. KÜSTER (E.). Eine kultivierbare Peridinee. (*Arch. f. Protistenk.* XI, p. 351-362.)
- *1906. LAACKMANN (H.). Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Tintinnen. (*Zool. Anz.* XXX, p. 440-443.)
- *1908. — Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Tintinnen. (*Wiss. Meeresuntersuch.* N. F. Bd. X, Abt. Kiel, p. 13-17, 3 pl.)
1880. LANGERHANS (P.). Ueber Madeira's Appendicularien (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXXIV, p. 144-147, pl. VI.)
1895. LAUTERBORN (R.). Protozoenstudien. I. Kern und Zellteilung von *Ceratium hirundinella*. (O. F. M.). (*Zeitschrift. f. wiss. Zool.* LIX, p. 167-191, pl. XII et XIII.)
1907. LÉGER (L.). Les Schizogregarines des Trachéates. I. Le genre *Ophryocystis*. (*Arch. f. Protistenk.* XII, 109-130, 1 pl.)
1910. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). *Selenococcidium intermedium* Lég. et Dub. et la systématique des Sporozoaires (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5^e série] V, p. 187-239, pl. I-II.)
1910. LÉGER (L.) et HESSE (E.). Cnidosporidies des larves d'Ephemères (*C. R. Ac. Sc.* CL, p. 411.)
- *1899. LEMMERMANN (E.). Planktonalgen. Ergebnisse einer Reise nach den Pacific (H. Schauinsland, 1896-1897.) (*Abhandl. nat. Ver Bremen* XVI, p. 314-398, pl. I-III.)
1853. LILLBORG. De Crustaceis ex ordinibus tribus: Cladocera, Ostracoda et Copepoda in Scania occurrentibus. Lund.
1908. LOEB (J.). Ueber heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. (*Biol. centralbl.* XXVIII, p. 732-736.)

1896. LOHMANN (H.). Die Appendicularien der Plankton Expedition (*Erg. d. Plankton. exp.* II.)
1899. — Das Gehäuse der Appendicularien nach seiner Bildungsweise, seinem Bau und seiner Function. (*Zool. Anz.* XXII, p. 206-214.)
- *1908. — Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. (*Wiss. Meeresunters. Kiel.* N. F., T. X. p. 129-370, pl. IX-XVIII.)
1911. — Appendicularien in *Nordisches Plankton*, p. 21-29. Kiel et Leipzig.
1880. MAGGI (L.). Intorno ai Cilioflagellati. Nota corologica. (*Rendic. d. R. Inst. Lombardo* [2] XIII, p. 308-327.)
- *1880. — Tassonomia e corologia dei Cilioflagellati. (*Bullet. scientif.* p. 7-16.)
- *1880. — Intorno ai Cilioflagellati. Nota corologica. (*Rendic. d. R. Inst. Lombardo*, s. II T. V, p. 20.)
1895. MANGIN (L.) Recherches anatomiques sur les Péronosporées (*Bull. de la Soc. d'Hist. nat. d'Autun* VII.)
1897. — Sur un nouveau réactif de la cellulose. (*Compt. rend. de la Soc. de Biol. de Paris* [10^e série] IV, p. 419.)
1907. — Observations sur la constitution de la membrane chez les Péridiniens. (*C. R. Ac. S. Paris.* CXLIV, p. 1055-1058.)
1911. — La cuirasse des Péridiniens. (*Int. Rev. der Gesamt. Hydrob. und Hydrogr.* IV, p. 44-55.)
1909. MARTINI (E.). Studien über die Konstanz histologischer Elemente. II. *Fritillaria pellucida*. (*Z. wiss. Zool.* Leipzig XCIV, p. 81-170, 3 pl.)
1910. MATSCHEK (H.). Ueber Eireifung und Eiablage bei Copepoden. (*Arch. f. Zellforsch.* V, p. 36-119, 5 pl.)
1908. MERCIER (L.). Notes sur les Myxosporidies. (*Arch. Zool. exp. et. gén. sér.* 4, VIII, N. et R. p. LIII-LXII.)
1884. METCHNIKOFF (E.). Ueber eine Sprosspilzkrankheit der Daphnien (*Virchow's Archiv.* XCVI.)
1904. MINGAZZINI (P.). Contributo alla conoscenza dei Cistoflagellati. *Radiozoum lobatum* n. gen., n. sp. (*Roma. Ric. Lab. anat. norm.* X, p. 97-108, 1 pl.)
1900. MINKIEWICKZ. Note sur le saison-dimorphisme chez le *Ceratium furca* Duj. de la mer Noire. (*Zool. Anz.* XXIII, p. 545-546.)
1907. MOROFF (Th.) Untersuchungen über Coccidien I *Adelea Zonula* n. sp. (*Arch. f. Protistenk.* VIII, p. 17-51, pl. II.)
1909. — Oogenetische Studien. I. Copepoden. (*Arch. Zellforsch.* II, p. 432-493, 3 pl.)
1910. — Vegetative und reproduktive Erscheinungen von *Thalassicolla* (*Festschr. f. Rich. Hertwig.* I.)
1841. MÜLLER (Joh.). Ueber den Bau des *Pentacrinus caput-medusae* (*Abth. der Berl. Akad. a. d. J.* p. 233 T. VI, fig. 7.)
1910. MRAZEK (A.). Sporozoenstudien. Zur Auffassung der Myxocystiden. (*Arch. f. Protistenk.* XVIII, p. 245-260, pl. XIV-XV.)
- *1903. NERESHEIMER (E.). *Lohmannia catenata* n. g., n. sp. (*Biol. Zentralbl.* XXIII.)
- *1904. — Ueber *Lohmannia catenata*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* LXXXVI, p. 137-167, pl. X-XI.)
- *1908. — Die Mesozoen. (*Zool. Zentralbl.* XV, p. 257-312.)

1907. OKAMURA (K.). An annotated list of Plankton microorganismus of the Japanese coast. (*Ann. Zoologicae Japonenses* VI, 2.)
1904. OLTMANNNS. (F.). Morphologie und Biologie der Algen I, spez. Theil., G. Fischer Jena.
- *1904. OSTENFELD (C.-H.). *Phaeocystis pouchetii* (HARLOT) LAGERH. and its Zoospores. (*Arch. Protistenkund.* Bd. III, p. 295-302, 2 fig.)
1912. PASCHER (A.). Braune Flagellaten mit seitlichen Geißeln (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* C., p. 177-190.)
- *1911. PAULSEN (O.). Marine Plankton from the East-Greenland sea (*Danmark Ekspedit. Grönl. Nord.* 1906-1908, III.)
- *1909. PAVILLARD (J.). Sur les Péridiniens du Golfe du Lion. (*Bull. Soc. Bot. France.* [4^e sér.], IX, p. 277-284.)
1903. PÉREZ (Ch.). Sur un organisme nouveau (*Blastulidium poedophthorum*), parasite des embryons de Daphnies. (*C. R. Soc. Biol.* LV.)
1905. — Nouvelles observations sur le *Blastulidium poedophthorum*. (*C. R. Soc. Biol.* LVIII.)
- *1889-1890. PERRIER (E.). Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée (*Antedon rosacea* Linck). (*N. Arch. Mus.* [3], I, p. 169-286, et II, p. 1-86, pl. I-II.)
- *1852. PERTY, Zur Kenntniss kleinster Lebensformen, nach Bau, Funktionen, Systematik, mit Specialverzeichniss der in der Schweiz beobachteten. Bern.
- *1803. POCHE (F.). Ueber zwei neue in Siphonophoren vorkommende Flagellaten nebst Bemerkungen über die Nomenklatur einiger verwandter Formen. (*Arch. a. d. Zool. Inst. Wien u. Zool. St.-Triest.* XIV, p. 307-358.)
- *1911. — Die Klassen und höheren Gruppen des Tierreichs (*Arch. Natgesch.* LXXVII, 1 supplht. p. 63-136.)
- *1913. — Das System der Protozoa. (*Arch. f. Protistenk.* XXX, p. 125-321.)
1882. POUCHET (G.). Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités d'organisation qui les rapprochent des Noctiluques. (*Comptes rendus*, 1882, 2^e semestre, T. XCV, N^o 18 [30 oct.] p. 794-796.)
1883. — Contribution à l'étude des Cilio-Flagellés. (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.* XIX, p. 399-455, pl. XVIII-XXI.)
- *1884. — Sur un Péridinien parasite. (*C. R. Acad. Sc.* XCVIII, p. 1345-1346.)
- 1885 a. — Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. (*Journ. Anat. phys.* XXI, p. 28-88, pl. II-IV.)
- *1885 b. — Troisième contribution à l'étude des Péridiniens (*Journ. Anat. phys.* XXI, p. 525-534, pl. XXVI.)
- *1890. — Sur un flagellé parasite viscéral des Copépodes. (*C. R. Soc. Biol.*, p. 312.)
1890. — Contribution à l'histoire des Noctiluques. (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, p. 104 à 125, pl. IV.)
1892. — Cinquième contribution à l'histoire des Péridiniens. (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, XXVIII p. 1 à 57, pl. XIX-XXII.)
1894. PRUVOT (G.). Essai sur la topographie et la constitution des fonds sous-marins de la région de Banyuls, de la plaine du Roussillon au golfe de Rosas. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [sér. 3.] II, p. 599-672, 1 carte.)

1907. RAMSAY WRIGHT (R.). The Plankton of eastern nova Scotia waters. (39 st. ann. Rep. o. t. Dep. of marine a. fisheries. Fisheries Branch Sers. paper. n° 22 a Ottawa.)
1880. RICHARDI. *Cat. Sez. Ital. Espos. internaz. di Pesca* Berlino.
1896. SCHAUDINN (F.). Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. (*Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.*, p. 113-130.)
- *1900. SCIENERFELL (A.). *Phaeocystis globosa* nov. sp. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer insbesondere brauner Organismen. (*Wiss. Meeresunters.* n. f. IV, p. 1-29.)
1891. SCHILLING (J.-A.). Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. (*Ber. d. d. bot. Ges.* 9, p. 199.)
1898. SCHIMPER (A.-F.-W.). *Pflanzengeographie auf physiolg. Grundlage.* Iena, G. Fischer.
1866. SCHULTZE (M.). Beobachtungen an *Noctiluca*. (*Arch. f. Micr. Anat.* II, p. 163-165.)
1887. SCHÜTT. Ueber die Sporenbildung mariner Peridineen. (*Ber. der. deut. bot. Gesell.*)
1890. — Ueber Peridiniumfarbstoffe. (*Berichte der deut. bot. Gesells.*)
1895. — Die Peridineen der Plankton Expedition. Ite Theil. (*Ergebnisse der Plankton-Expedition.* Kiel und Leipzig.)
1896. — Peridinales und Bacillariales in Engler et Prantl. (*Pflanzenfamilien*, Leipzig.)
1899. — Centrifugales Dickenwachsthum der Membran und extramembranöses Plasma. (*Jahrb. f. wiss. Bot.* XXXIII.)
- *1896. SCOTT (Th.). The marine invertebrates of Loch Fyne. (15 th. Ann. Rep. Fishery Board of Scotland for 1896, p. 172, pl. III, fig. 22.)
1901. SEELIGER (O.). Tierleben der Tiefsee. Leipzig. Engelmann.
- *1909. SENN (G.). *Oxyrrhis marina* et le système des flagellés. (*Arch. Sc. phys. et nat.* Genève, oct. et nov. S. A. p. 85-87.)
- *1911. — *Oxyrrhis Nephroselmis* und einige Euflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* XCVII, p. 605-673, 1 pl.)
1883. STEIN (F.). Der organismus der Infusionsthier, III Abt., Heft II. Leipzig. Engelmann.
1903. STEUER (A.). Beobachtungen ü. d. Plankton der Triester golfes i. J. 1902. (*Zool. Anz.* XXVII.)
1910. — Planktonkunde. Leipzig u. Berlin. Teubner.
1911. STIASNY. Ueber die Entstehung der Kristalloide in den Kernen der Sphaerozoen. (*Zool. Anz.* XXXVII, p. 487-490.)
1909. SWARCEWSKY (B.-A.). Beobachtungen über *Lankesteria* sp. aus Turbellarien des Baikalsees. (*Kiev. Prot. Obsc. jest.* p. 4-41.)
- *1912. UEBEL (E.). *Neresheimeria* nov. nom. für *Lohmanella* Neresch. (*Zoll. Anz.* XXXIX, p. 461.)
1903. VEJDOVSKY (F.) et MRAZEK (A.). Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zelltheilung. (*Arch. f. Mikr. Anat. und Entw.* LXII, p. 431-579, pl. XIX-XXIV.)
1854. VOGT (C.). Recherches sur les animaux inférieurs, etc. Deuxième mémoire sur les Tuniciers nageants. (*Mém. Inst. Genève* II.)

1899. ZACHARIAS (O.). Ueber Pseudopodienbildung bei einem Dinoflagellaten (*Forschungsberichte aus der biol. St. zu Plön* Teil VII, p. 136-140.)
1904. ZEDERBAUER † (E.). Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. (*Berichte der Deutschen Botan. Ges.* XXII.)
1909. ZUELZER (M.). Bau und Entwicklung von *Wagnerella borealis* Mereschk. (*Arch. f. Protistenk* XVII, p. 135-202. pl. VI-X.)

Appendice

Au sujet de l'identité des « spores à rostre ». (V. pages 301, 358, 445, et figures CLXI, 179-180 et 191-193.)

De nouvelles recherches toutes récentes m'ont montré, sans doute possible, que les « spores à rostre » procédaient de plasmodes de *Syndinium*. Elles sont donc à ajouter aux autres formes sporales issues de ces Péridiniens plasmodiaux.

Strasbourg, Octobre 1919.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Genre *Oodinium*

- FIG. 1-7. *Oodinium Poucheti*. $\times 210$, sauf 5 et 6 $\times 380$ et 7 $\times 500$.
 FIG. 1. Individu adulte libre dans la mer : *c. p.*, cicatrice pédonculaire.
 FIG. 2. Très jeune individu libre.
 FIG. 3. Individu adulte en division longitudinale.
 FIG. 4. Mue rejetée après la première division : *c. p.* cicatrice pédonculaire.
 FIG. 5-6. Divisions des sporocytes au cours de la sporogénèse. *pl. éq.*, plaque équatoriale; *fus*, fuseau *chromosomes*; *centr.*, centrosomes.
 FIG. 7. Dinospore parfaite. *fl. hél.*, flagelle hélicoïdal; *fl. ax.*, flagelle axial; *n.*, noyau.
 FIG. 8. *Oodinium sp.* Sporocyte en division. *n.*, noyau.
 FIG. 9-16. *Oodinium fritillariae*. $\times 380$, sauf 9 $\times 42$.
 FIG. 9. *Fritillaria pellucida* portant sur le côté droit un *Oodinium fritillariae* (*Ood.*) et sur son champ interbranchial sept *Apodinium mycetoides* (*Apod.*); *lev. dors.*, *lev. ventr.*, lèvres dorsale et ventrale de la bouche; *par. phar.*, paroi pharyngienne; *c. s. phar.*, cul-de-sac pharyngien; *gl. phar.*, glande pharyngienne *end.*, endostyle; *spir. d.*, spiraculum droit; *z. oik.*, zone des oikoplastes (dorsale); *oes.*, oesophage; cœur; *p. st.*, poche stomacale; *p. int.*, poche intestinale; *a.*, anus; *test.*, testicule; *ov.*, ovaire; *gl.*, glande; queue.
 FIG. 10. Jeune individu à rhizoïdes, fixé dans la région intestinale. *tég.*, tégument de la Fritillaire; *par. int.* paroi intestinale de l'hôte; *rh.*, rhizoïdes du parasite; *n.*, noyau du parasite.
 FIG. 11. Parasite plus développé (lett. du 10 et *dis.*, disque).
 FIG. 12. Parasite subadulte, mais vacuolisé, fixé sur la queue (lett. ci-dessus).
 FIG. 13. Parasite adulte, en place dans la région intestinale (lett. ci-dessus) et *fib. péd.*, silhouette du faisceau de fibrilles pédieux.
 FIG. 14. Articulation du corps sur le condyle (*cond.*) du disque chez un *Oodinium* près de se libérer (lett. ci-dessus).
 FIG. 15. Coupe sagittale d'un *Oodinium* en place dans la région intestinale de l'hôte (lett. ci-dessus et *cell. int.*, cellules intestinales de l'hôte; *plat. str.*, plateau strié du disque; *zon. mue.*, zone de décollement de la cuticule se préparant à la mue qui suivra la libération du parasite).
 FIG. 16. Coupe oblique-transversale d'un *Oodinium* en place (lett. ci-dessus). Le faisceau des fibrilles est coupé presque transversalement. Il n'y a du disque qu'un segment marginal.

PLANCHE II

Genre *Apodinium*, *A. mycetoides* $\times 670$, sauf 27 $\times 1300$, 29 $\times 500$, et 30 $\times 950$.

- FIG. 17. Jeune individu sphérique encore enveloppé de son kyste, *k*, et porté sur son pédoncule dont on voit la gaine, *g*, et l'axe cytoplasmique, *a. c.*, prolongé par les rhizoïdes, *r.*, au delà du point de pénétration, *p. p.*, dans l'hôte. $\times 950$.
 FIG. 18. Quatre individus à différents degrés de la croissance : *lac.*, lacune aqueuse; *n.*, masse nucléaire scindée en deux ou quatre lobes. On voit l'amincissement progressif de la membrane kystique.
 FIG. 19. Individu prêt à subir la première scission montrant la position des noyaux. La cuticule, *c.*, commence à se décoller du corps pour former la première coque.
 FIG. 20. Individu après la première scission : *tr.*, trophocyte; *gn.*, gonocyte; *c.*, coque (prématurément déhiscente).
 FIG. 21. Deux individus en sporogénèse, le gauche au stade I-2, le droit au stade I-2-2. (trophocyte, *tr.*; sporocytes 2, *sp. 2*; sporocytes 1, *sp. 1*; tous en division.) avec trois coques emboîtées *C*₁, *C*₂, *C*₃. Le trophocyte est accidentellement détaché du pédoncule qui montre l'ampoule terminale, *amp.*
 FIG. 22. Individu en pleine sporogénèse au stade I-2-4-n... (trophocyte, *tr.*; 2 sporocytes *n* + 3 : *sp. n* + 3; 4 sporocytes *n* + 2 : *sp. n* + 2; 10 sporocytes restants *n* + 1 : *sp. n* + 1. Quatre coques déhiscentes emboîtées, *c. d.*, et une coque intacte, *c.*
 FIG. 23. Vestige d'un individu dont il reste 5 coques déhiscentes. On voit l'ampoule pédonculaire : *amp.*
 FIG. 24. Individu en involution avec trois sporocytes, *sp.*, enkystés sur le trophocyte, *tr.*
 FIG. 25. Extrémités libres de pédoncules, après chute de trophocyte, montrant les ampoules terminales normalement incluses dans le corps cytoplasmique.

- FIG. 26. Individu dont le trophocyte précocement différencié en *Gymnodinium* flagellé est prêt à se libérer
f. h., flagelle hélicoïdal ; *amp.*, ampoule pédonculaire ; *tg.*, tégument de l'hôte dans lequel le parasite
 était enfoncé.
- FIG. 27. Deux sporocytes incomplètement séparés en train de pousser leurs flagelles, *f.*
- FIG. 28. Gros individu engagé dans la lumière du spiraculum droit d'une Fritillaire. *c. sp.*, cellule spiraculaire ; *fr.*,
 frange ciliaire.
- FIG. 29. Individu (vu par transparence) en sporogénèse dans le cul-de-sac pharyngien gauche de l'hôte. *c. s.*, cel-
 lule spiraculaire ; *fr.*, frange ciliaire ; *gl.*, glande pharyngienne ; *p.*, parasite avec sporocytes libérés.
 Dans la glande pharyngienne se voient les terminaisons des rhizoïdes, *rh.*, d'*Apodinium* externes.
- FIG. 30. Aspect de sporocytes trouvés dans l'œsophage d'une Fritillaire à *Apodinium* pharyngien.

PLANCHE III

Genres *Apodinium*, *A. rhizophorum* et *Parapodinium*

- FIG. 31-34. *A. rhizophorum*, sur la queue d'*Oikopleura cophocerca*. × 670, sauf 34 × 1300.
- FIG. 31. Individu venant de subir une scission. *tr.*, trophocyte ; *gn.*, gonocyte ; *c.*, coque ; *col.*, columelle ; *coná.*,
 condyle ; *rh.*, rhizoïdes.
- FIG. 32. Individu plus avancé dans sa sporogénèse. Stade I-1-2 (trophocyte, gonocyte, 2 sporocytes n + 1, trois
 coques déhiscentes et deux intactes). *Col.*, columelle pédonculaire ; *Cond.*, condyle pédonculaire
 ou articulation des rhizoïdes, *rh.*, avec la columelle.
- FIG. 33 et 34. Détails de l'appareil de fixation.
- FIG. 35. *Parapodinium stylipes* sur la queue d'*Oikopleura dioica*. *lac.*, lacune aqueuse ; *cyt.*, cytoplasme ; *n.*,
 noyaux (dans le cytoplasme pariétal étalé contre la membrane).

PLANCHE IV

Divers Copépodes pélagiques parasités par des Péridiniens (× 140).

- FIG. 36. *Clausocalanus arcuicornis* ♀ dont l'estomac est distendu par trois individus de *Blastodinium Pruvoti*.
- FIG. 37. *Clausocalanus furcatus* ♀ contenant un individu de *Blastodinium contortum* var. *hyalinum* qui distend
 l'estomac et l'intestin, à tel point qu'il paraît à première vue, contenu dans la cavité générale.
- FIG. 38. *Clausocalanus furcatus* ♀ contenant dans son estomac fortement dilaté une vingtaine d'individus de
Blastodinium spinulosum.
- FIG. 39. *Paracalanus parvus* ♀ contenant un individu de *Blastodinium crassum*.
- FIG. 40. *Corycaeus rostratus* ♀ dont l'estomac contient de nombreux sporocytes de *Schizodinium sparsum*.
- FIG. 41. *Paracalanus parvus* ♀ dont la cavité générale est envahie par le plasmode de *Syndinium turbo*, qui distend
 le céphalothorax du Copépode et le rend opaque. On remarquera que le tube digestif (*t. d.*) est forte-
 ment comprimé, et l'aorte (*ao.*) respectée.
- FIG. 42. *Acartia clausi* ♀ (*Dias longiremis*) dont la cavité générale est envahie par le plasmode de *Paradinium*
Poucheti.

PLANCHE V

Genre *Blastodinium*Tous les parasites se trouvaient, sauf mention spéciale dans des *Paracalanus* à 4 pléonites.)

- FIG. 43-49. *B. spinulosum*. × 450.
- FIG. 43. Individu au stade I (trophocyte seul). *c.*, coque ; *f.*, frange hélicoïdale des spinules sur la coque, interrompue
 au milieu de la face gauche du parasite ; *f. ant.*, portion antérieure et *f. post.*, portion postérieure de
 la frange ; *sil. h.*, sillon hélicoïdal à la surface du trophocyte dont la lèvre supérieure est la matrice
 de la frange ; *cyt. éq.*, cytoplasme équatorial de part et d'autre duquel un espace clair marque l'empha-
 cement de chacun des deux noyaux ; *sph.*, emplacement d'un centrosphère.
- FIG. 44. Individu au stade I-1 (trophocyte, *t.*, et gonocyte, *g.*).
- FIG. 45. Stade I-2 (trophocyte, *t.*, et deux sporocytes, *s.*, provenant de la division du gonocyte).
- FIG. 46. Stade I-4 (trophocyte, *t.*, et quatre sporocytes, *s.*). Passage du stade I-4 au stade I-8.
- FIG. 47. Stade I-8.
- FIG. 48. Stade I-16.
- FIG. 49. Forme scissipare. Stade II-64. (Deux trophocytes ou futurs individus et soixante-quatre sporocytes).
- FIG. 50-53. *B. crassum*. × 450.
- FIG. 50. Jeune individu au stade I-8, d'un *Paracalanus* à deux pléonites.
- FIG. 51. Autre individu jeune au stade I-32 d'un *Paracalanus* à deux pléonites. Mêmes lettres que pour *B. spi-*
nulosum (v. fig. 43).
- FIG. 52 et 53. Individus au stade I-128. Les franges (*fr. ant.* et *fr. post.*) n'ont été indiqués que sur la marge
 du corps.

PLANCHE VI

Genre *Blastodinium* (suite).FIG. 54-55. *Blastodinium crassum inornatum*. × 280.FIG. 54. Individu solitaire au stade I-228, complètement incolore, à hile (*h.*) à peu près entièrement obturé. *t.*, trophocyte.FIG. 55. Individu solitaire scissipare au stade I-I-32, faiblement pigmenté. *t.*, trophocytes; *sph.*, centrosphère *sp.*, sporocytes.FIG. 56-65. *Blastodinium oviforme*. × 450.FIG. 56. Individu grêle, grégaire d'*Oithona similis*, au stade I-2, faisant partie du même groupement que l'individu représenté par la figure 5.FIG. 57. Individu grêle grégaire, du même groupement que le précédent, au stade I-4. Dans les deux individus la frange des spinules (*f.*) est réduite à l'hélice antérieure.FIG. 58. Individu grêle solitaire d'*Oithona nana* au stade I-32, sans trace de spinules.FIG. 59. Individu moyen grégaire d'*Oithona nana* au stade I-16, à frange (*f.*) à peu près complète.FIG. 60. Individu moyen solitaire, trapu, scissipare, d'*Oithona similis*, au stade I-I-64. *t.*, trophocytes.FIG. 61. Individu trapu, solitaire, d'*Oithona similis*, au stade I-16, à frange à peu près complète.FIG. 62. Individu ovoïde, solitaire d'*Oithona nana* au stade I-32, présentant des vestiges de frangeFIG. 63. Individu ovoïde solitaire, d'*Oithona similis*, monoblastique, au stade I-128, sans frange.FIG. 64. Individu ovoïde solitaire d'*Oithona similis* diblastique, au stade I-16-256. *t.*, trophocyte; *sp*¹, sporocytes de première poussée; *sp*², sporocytes de seconde poussée. Pas de frange.FIG. 65. Individu ovoïde solitaire d'*Oithona similis* triblastique, au stade I-1-16-512. Pas de frange. *g.*, gonocyte.

PLANCHE VII

*Blastodinium Pravoti*FIG. 66. Individu diblastique au stade I-2-512. Remarquer, comme dans l'individu suivant, la faible pigmentation du trophocyte, *t.*, et des deux sporocytes de deuxième poussée (*sp*²). Sporocytes de première poussée *sp*¹, (grégaire). × 290.FIG. 67. Sporocytes de l'individu précédent montrant ce qui est apparent de la structure nucléaire (*n.*), et les plastes équatoriaux (*pl.*). × 1300.FIG. 68. Individu triblastique, au stade I-4-32-512. *t.*, trophocyte; *sp*¹, *sp*², *sp*³, sporocytes de première, deuxième et troisième poussées (grégaire). × 290.

FIG. 69. Individu diblastique au stade I-32-512 (grégaire). × 450.

FIG. 70. Individu monoblastique au stade I-16 d'un *Clausocalanus* (grégaire). Remarquer le bec antérieur et l'absence de spinules. × 280.FIG. 71. Individu monoblastique scissipare, au stade I-I-64, d'un *Clausocalanus* à trois pléonites (grégaire). × 280.FIG. 72. Individu monoblastique scissipare, au stade I-I-I-n, d'un *Clausocalanus* à trois pléonites. La coque est déchirée, les sporocytes sont en voie d'élimination; il restera trois trophocytes constituant trois individus nouveaux. Les deux trophocytes antérieurs résultent d'une division consécutive à celle qui a séparé leur trophocyte mère du trophocyte postérieur. × 280.FIG. 73. Individu très jeune, constitué seulement par un trophocyte solitaire dans un *Clausocalanus* à deux pléonites. On y remarquera le bec antérieur, *b.*, un sillon hélicoïdal, *sil. h.* et une frange (*f.*) rudimentaires. Centrosphères (*sph.*), substance nucléaire (*n.*), et plasmodendrites intranucléaires (*pld.*) très nets. × 450.

FIG. 74-77. Mitoses et scissions du trophocyte d'un individu monoblastique tel que celui représenté par la figure 11

FIG. 74. Trophocyte au repos (anaphase permanente). × 500.

FIG. 75. Ce trophocyte subit la scission correspondant à la mitose du stade précédent. Mais dans les deux cellules filles, les noyaux sont déjà en mitose. Celle du trophocyte² (*t*²) est moins avancée que celle du gonocyte (*g*) où les centrosphères sont déjà en opposition. × 500.FIG. 76. Le trophocyte², (*t*²) est passé à l'état de repos et son appareil nucléaire est figé au stade d'anaphase.

Le gonocyte est en voie de scission et dans chaque moitié les noyaux sont déjà en anaphase. × 500.

FIG. 77. Trophocyte au repos. Dans les gonocytes, mitoses conjuguées de chacun des deux noyaux, séparés par la ligne médiane sombre qui représente le cytoplasme équatorial du stade précédent laminé entre les deux noyaux dont l'axe a tourné de 90°. × 500.

FIG. 77bis. Individu solitaire dégénéré, réduit au trophocyte dans un *Clausocalanus* adulte. × 280.

PLANCHE VIII

Genres *Blastodinium* (suite) et *Schizodinium*FIG. 78-80 bis. *Blastodinium Mangini*. × 450.

FIG. 78. Individu monoblastique au stade I-128.

FIG. 79. Individu diblastique au stade I-4-128. *t.*, trophocyte; *sp*¹, sporocytes de première poussée; *sp*² sporocytes de deuxième poussée.

- FIG. 80. Individu réduit au trophocyte. *n.*, noyau; *L.*, lacune aqueuse; *sph.*, centrosphère.
 FIG. 80 bis. Sporocytes évacués poussant leurs flagelles. × 1300.
 FIG. 81-82. *Blastodinium Mangini*, var. *oneuae*. × 450.
 FIG. 81. Individu au stade I-1. Remarquer la petite taille du trophocyte (*t.*) par rapport à celle du gonocyte (*g.*).
 FIG. 82. Individu au stade I-128.
 FIG. 83-87. *Blastodinium navicula*. × 450.
 FIG. 83. Individu au stade I-8.
 FIG. 84. Individu au stade I-32.
 FIG. 85. Individu au stade I-64.
 FIG. 86. Individu au stade I-128.
 FIG. 87. Individu réduit au trophocyte en division longitudinale. *pyr.*, pyrénoides.
 FIG. 88-90. *Blastodinium elongatum*. × 450.
 FIG. 88. Individu réduit au trophocyte. *n.*, noyau; *L.*, lacune aqueuse; *pyr.*, pyrénoides *sil.*, sillon héli-coïdal.
 FIG. 89. Individu au stade I-128.
 FIG. 90. Individu scissipare au stade I-I-128.
 FIG. 91. *Schizodinium sparsum*. × 450. Éléments isolés biénergides tels qu'on les trouve dans le tube digestif de *Corycæus rostratus*.

PLANCHE IX

Genre *Blastodinium* (suite).

- FIG. 92-99. *Blastodinium contortum*. × 280 sauf 99 et 99bis × 950.
 FIG. 92. Jeune individu monoblastique d'un *Paracalanus* à deux pléonites, au stade I-8. *T.*, trophocyte; *sp.* sporocyte.
 FIG. 93. Jeune individu diblastique d'un *Paracalanus* à trois pléonites au stade I-8-64.
 FIG. 94. Individu diblastique d'un *Paracalanus* ♀ à quatre pléonites, au stade, (*Contortum* type moyen).
 FIG. 95. Individu triblastique (type très tordu).
 FIG. 96. Individu triblastique (type très tordu).
 FIG. 97. Individu trétrablastique (type détordu).
 FIG. 98. Individu à huit feuillettes de sporocytes, (type détordu).
 FIG. 99. Sporocyte isolé. *n.*, noyau.
 FIG. 99bis. Dinospore mûre, et deux stades d'altération de celle-ci provoquée par le confinement entre lame et lamelle.
 FIG. 100-104. *Blastodinium contortum*, var. *hyalinum*. × 280.
 FIG. 100. Individu triblastique au stade à torsion rudimentaire.
 FIG. 101. Individu triblastique au stade à peu près complètement redressé.
 FIG. 102. Individu à quatre feuillettes de sporocytes incomplètement détordu.
 FIG. 103. Individu triblastique à très faible torsion.
 FIG. 104. Jeune individu monoblastique au stade I-1-8, à très faible torsion.

PLANCHE X

[Genre *Blastodinium*. Cytologie

(Fixations au liquide de Bouin, sauf l'individu 113 fixé au Flemming).

- FIG. 105-113. *B. spinulosum*.
 FIG. 105. Individu entier coupé sagittalement (col. hém. ferr.). *T.*, trophocyte avec ses deux noyaux, *n.*; leurs nucléoles, *nucl.*, et les centrosphères, *sph.*; *cyt. éq.*, le cytoplasme équatorial; *S.*, sporocyte avec ses deux noyaux, *a.*, et le réseau chromoplastique, *chrpl.*, très sidérophile. × 500.
 FIG. 106-107. Coupes tangentielles de trophocytes (col. hém. ferr.) montrant deux aspects du réseau chromoplastique, *chrpl.*; *sph.*, centrosphère; *n.*, noyau. × 500.
 FIG. 108. Portion antérieure d'une coupe d'un trophocyte (col. hém. ferr.) montrant la structure nucléaire: chromatine filamenteuse (*chrt.*) indice d'une prochaine caryodièrèse, et plasmodendrites intranucléaires (*pld.*); nucléoles, *nucl.* On y voit aussi la centrosphère, *sph.*, son archoplasme, *archpl.* et des fragments du réseau chromoplastique, *chrmpl.* × 960.
 FIG. 109. Portion d'un trophocyte mal fixé (col. hém. ferr.) où par suite de la contraction de la masse chromatique *chrt.*, les plasmodendrites (*pld.*) et leurs rapports avec le cytoplasme sont bien mis en évidence; *nucl.*, nucléole. × 960.
 FIG. 110. Coupe transversale d'un trophocyte (col. hém. ferr.). *chrt.*, chromatine; *pld.*, plasmodendrites; *nucl.*, nucléole; *chrpl.*, réseau chromoplastique. × 960.

- FIG. 111-112. Deux sporocytes, l'un coupé transversalement, l'autre longitudinalement pour montrer la structure nucléaire péridinienne récupérée au cours de la sporogénèse. *chrpl.*, réseau chromoplastique. $\times 960$.
- FIG. 113. Individu coupé sub-sagittalement, (col. safranin) montrant la répartition de la graisse, *gr.*, se superposant à celle du réseau chromoplastique, *chrpl.*; *n.*, noyau; *sph.*, centrosphère. $\times 500$.
- FIG. 114-121. *Blastodinium crassum*.
- FIG. 114. Individu coupé sub-sagittalement (col. hém. ferr. éosine). *T.*, trophocyte avec ses deux noyaux, *n.* leur chromatine homogène et acidophile, *chrt.*; leurs nucléoles, *nucl.*; leurs plasmodendrites, *pld.*; les centrosphères, *sph.*; et leur archoplasme, *archpl.* Dans les sporocytes, *S.*, le noyau, *n.*, a récupéré la structure péridinienne caractéristique. $\times 670$.
- FIG. 115-117. Différents aspects correspondant à différents états de la centrosphère. $\times 2300$.
- FIG. 118. Deux états du périplaste correspondant à une élaboration plus ou moins avancée de la coque. (hém. ferr. éosine.) $\times 2300$.
- FIG. 119-121. Mitoses dans les sporocytes au stade I-4. *chrs.*, chromosomes; *sph.*, sphère; *fus.*, fuseau central. $\times 960$.

PLANCHE XI

Genre *Blastodinium*. Cytologie (suite)

(Fixation au liquide de Bouin)

- FIG. 122-126. *B. Pruvoti*.
- FIG. 122. Individu triblastique coupé sagittalement (col. hém. ferr. éosine). *T.*, trophocyte avec ses deux noyaux; leur chromatine acidophile (*chrt.*), leurs nucléoles (*nucl.*), leurs plasmodendrites (*pld.*) et les deux centrosphères (*sph.*) *S*₁, sporocytes de première; *S*₂, sporocytes de seconde et *S*₃, sporocytes de troisième poussée. On remarquera la basophilie progressive de la chromatine et la disparition concomitante des nucléoles au cours de la maturation des sporocytes. $\times 670$.
- FIG. 123. Fragment d'un trophocyte montrant la structure de la centrosphère et la formation par elle des nucléoles *nucl.*, qui émigrent dans le noyau le long des plasmodendrites. *chrt.*, chromatine. (col. hém. ferr. éosine). $\times 3450$.
- FIG. 124. Trophocyte en caryodièrese à la prophase. Les centrosphères (*sph.*) se sont déplacés vers l'équateur nucléaire, puis dédoublés. La chromatine s'est organisée en chromosomes (*chrs.*) orientés vers les centrosphères. (col. hém. ferr.) $\times 2300$.
- FIG. 125. Trophocyte, *T.*; sporocytes, *S a* et *S b*, en caryodièrese à la métaphase. Dans le sporocyte *b* (*Sb*) on voit le fuseau de séparation des centrosphères (*fus*). Orientation des chromosomes (*chrs.*). Dans le trophocyte, *T.*, les fibres du fuseau se sont écartées et constituent les plasmodendrites (*pld.*) dont quelques-uns sont déjà coupés par la lame cytoplasmique équatoriale (*cyt. éq.*). Orientation des chromosomes (*chrs.*) $\times 2300$.
- FIG. 126. Trophocyte très jeune en métaphase caryodièrese, montrant la transformation des fibres fusoriales résiduelles en plasmodendrites (*pld.*) et la migration des grains nucléolaires (*nucl.*) le long de ceux-ci à partir des centrosphères (*sph.*) $\times 2300$.
- FIG. 127. *B. contortum*.
Individu pentablastique montrant la basophilie progressive de la chromatine et la disparition des nucléoles au cours de la sporogénèse. *T.*, trophocyte; *S*₁, *S*₂, *S*₃, *S*₄, *S*₅, poussées successives de sporocytes. $\times 670$.

PLANCHE XII

Genre *Syndinium* chez *Paracalanus* et *Clausocalanus* (*in vivo*) $\times 140$.

- FIG. 128-129. *Paracalanus parvus* indemmes.
- FIG. 128. Jeune individu à trois pléonites pour montrer l'organisation générale et l'ébauche génitale (*gon.*); *t. d.*, tube digestif; *gland.*, sa région zymogène; *nerv.*, système nerveux; *cœ.*, cœur; *ao.*, aorte.
- FIG. 129. Mâle à l'avant dernier stade pour montrer l'organisation générale: le testicule (*test.*) avec son spermiducte (*spd.*), et la masse adipeuse (*gr.*). Mêmes lettres que pour 128 et en plus *art. rec.*, artère recurrenre résultant de la bifurcation de l'aorte.
- FIG. 130-134. *Paracalanus* infestés et envahis à divers degrés par le plasmode de *Syndinium turbo*.
- FIG. 130. Jeune plasmode sphérique encapsulé (*synd.*), accolé à l'intestin, soulevant sa basale, et comprimant la glande génitale qui est déjà altérée (*gon.*).
- FIG. 131. Plasmode plus développé, encore encapsulé (*Synd.*). Dans la cavité thoracique un très jeune trématode (*trém.*). La glande génitale a disparu.
- FIG. 132. Plasmode dont la capsule a disparu. Vestige de la glande génitale (*gon.*).
- FIG. 133. Début de l'expansion libre du plasmode; lobe en croissance vers la tête (*lob.*). Région du plasmode altérée par suite de la compression (*alt.*).

- FIG. 134. Copépode dont la cavité générale est complètement envahie par le plasmode, dont un lobe pénètre dans l'antenne. Le tube digestif (*t. d.*) est comprimé, mais l'aorte (*ao.*) et le cœur (*ca.*) sont respectés. Le plasmode est chargé de grosses concrétions (*concr.*). Il ne présente encore aucun indice de la résolution en spores. Ce dernier stade est représenté par la fig. 41, pl. LIV.
- FIG. 135. *Clausocalanus arcuicornis* dont la cavité générale est à moitié envahie par un plasmode massif creusé d'une grande lacune, et chargé de fines concrétions (*Syndinium carum*, n. sp.).

PLANCHE XIII

Genre *Syndinium*. Plasmode et dinospores (*in vivo*). × 1300, sauf 136, 137 et 144 × 950.

- FIG. 136. Très jeune plasmode (*Synd.*) encapsulé (*caps.*), situé dans la paroi intestinale, dont il distend la basale, *bas.* Sur celle-ci se fixent des cellules migratrices (*leuc.*); le plasmode renferme des concrétions (*concr.*), *ép. int.*, épithélium intestinal; *br.*, sa brosse; *gland.*, cellules zymogènes.
- FIG. 137. Portion périphérique d'un plasmode (*Synd.*) en voie d'extension dans les faisceaux musculaires, *m.*, du thorax; *concr.*, concrétions; *lob.*, lobe d'infiltration.
- FIG. 138. Aspect d'un plasmode sans concrétions, à un fort grossissement. On distingue à peine les noyaux et leur structure. Le cytoplasme est absolument homogène.
- FIG. 139. Aspect d'un plasmode altéré par compression à l'intérieur du Copépode. Les noyaux sont devenus réfringents et le cytoplasme granuleux.
- FIG. 140. Aspect d'un plasmode altéré et diffusé au contact de l'eau de mer.
- FIG. 141. Aspect d'un plasmode à concrétions.
- FIG. 142. Aspect d'un plasmode à concrétions, au moment du clivage. Au-dessous, clivage d'une concrétion.
- FIG. 143. Masse résultant d'une première fragmentation du plasmode, montrant les noyaux et dans le cytoplasme les trichites résultant du clivage des concrétions.
- FIG. 144. Futures dinospores dans l'antennule.
- FIG. 145. Masse polyénergide (les noyaux ne sont pas visibles) à la surface de laquelle se dessinent les sillons (*sil.*) des futures dinospores. Les flagelles (*fl.*) ont déjà poussé et les trichites (*trich.*) ont pris la disposition régulière qu'ils montrent dans la dinospore mûre (fig. 146) le long du sillon longitudinal. (*Corycaeus venustus*).
- FIG. 146. Dinospores mûres (macrospores) à un seul tour de spire, à trichites localisés le long du sillon longitudinal qui est rectiligne. *sil. long.*, sillon longitudinal; *sil. h.*, sillon hélicoïdal; *fl. a.*, flagelle axial; *fl. h.*, flagelle hélicoïdal; *trich.*, trichites. (*Corycaeus venustus*).
- FIG. 147. Dinospore fixée par un pélicule mucilagineux sur la cuticule d'un *Corycaeus venustus*. *trich.*, trichites.
- FIG. 148. Dinospores mûres (macrospores) à un tour et demi de spire, à sillon longitudinal légèrement spiral, et à trichites uniformément répartis. (*Paracalanus parvus*).
- FIG. 149. Dinospores mûres (macrospores) à deux tours de spire, sillon longitudinal très spiral, trichites uniformément répartis. Inversion des pôles. (*Corycaeus venustus*).
- FIG. 150. Dinospores mûres (microspores \times) trapues sans pyrénioïde (*Paracalanus parvus*)
- FIG. 151. Dinospores mûres (microspores $\hat{\times}$) élancées, à pyrénioïde postérieur, dont deux non encore complètement individualisées. (*Paracalanus parvus*).
- FIG. 151bis. Dinospores de *Syndinium* ? d'une carapace vide d'*Oithona similis*. × 130.

PLANCHE XIV

Syndinium turbo. Cytologie

(Boulin-Duboseq, sauf 155 au Flemming, Hématoxyline ferrique). × 130 sauf 152 × 180.

- FIG. 152. Coupe sagittale d'un *Paracalanus parvus* ♀ adulte dont la cavité générale est remplie du plasmode parasite. *int.*, intestin; *oes.*, œsophage; *nerv.*, système nerveux; *ao.*, aorte; *n.*, noyaux du plasmode.
- FIG. 153. Portion d'une coupe subsagittale d'un *Paracalanus parvus* à trois pléonites, montrant à côté du rudiment génital (*gon.*), un jeune plasmode encapsulé accolé à l'épithélium digestif. *cut.*, cuticule du copépode; *hyp.*, hypoderme; *gland.*, cellule glandulaire stomacale; *muscl. circ.*, muscle circulaire de l'intestin; *membr.* membrane d'enveloppe de l'intestin; *caps.*, capsule fibreuse autour du parasite; *nuel.*, nucléole; *chrom.*, chromosome. On remarquera ici comme dans les autres figures de noyaux en activité la fixité du nombre des chromosomes (10).
- FIG. 154. Portion d'une coupe de *Paracalanus parvus*, montrant le plasmode en pleine prolifération. (Mêmes lettres qu'en 153.)
- FIG. 155. Noyaux en mitose d'un plasmode comme celui de la figure 154, mais fixé au Flemming fort.
- FIG. 156. Portion d'une coupe de plasmode de *Syndinium* qui coexistait dans l'hôte avec un plasmode d'*Atelodinium microsporium*. Le ralentissement des divisions a permis de saisir la structure du noyau syndinien au repos. *n. synd.*, noyau syndinien; *n. at.*, noyau atelodinién.

- FIG. 157. Coupe d'une portion de plasmode avec noyaux au dernier stade de la pycnose.
 FIG. 158. Portion de frottis effectué avec un plasmode en voie de résolution. On y voit des masses présporales de diverse importance dont les noyaux sont à un stade rappelant les stades en bouquet d'une spermatogénèse.
 FIG. 159. Portion d'un frottis de plasmode présporal un peu plus avancé que le précédent. Les noyaux sont beaucoup plus condensés.
 FIG. 160. Portion de coupe d'une antenneule de *Paracalanus* renfermant des dinospores individualisées.
 FIG. 160bis. Dinospores mûres (frottis d'un Copépode rempli de ces éléments).

PLANCHE XV

Paradinium Poucheti (in vivo)

- FIG. 161. Région dorsale d'*Acartia clausi*, où l'on voit entre le tube digestif (*ép. int.*, épithélium intestinal) et l'aorte (*ao.*) des éléments amoéboïdes agrégés en réseau (filoplasmode initial) qui représentent le parasite (*Par.*). *gr.*, globule adipeux dans la paroi intestinale; *tég.*, tégument dorsal du copépode. × 210.
 FIG. 162. Région dorsale d'*Acartia clausi*. Le plasmode (*Par*) est constitué. Il s'étend par lobes; *cœ.*, cœur, *gland.* cellules zymogènes de l'intestin (*int*). × 210.
 FIG. 163. Région dorsale d'une *Acartia clausi*. Le plasmode devient massif par places. Il s'étend sous forme de lames ou de trabécules. On distingue la lame pariétale (*l. par.*), et la lame viscérale (*l. visc.*) × 210.
 FIG. 165. Gonosphère peu après sa formation. L'enveloppe gélatinée (*gel.*) a agglutiné des particules minérales, *coq.*, coque protégeant la gonosphère; *n.*, noyaux du plasmode. × 450,
 FIG. 166. Gonosphère dessinée une heure après l'évacuation. La couche gélatinée commence à se dissoudre; le plasmode s'est résolu en éléments amoéboïdes (*am.*). × 450.
 FIG. 167. Eléments amoéboïdes (futurs spores) associés en chaîne (filoplasmode présporal) dessinés après écrasement de la gonosphère. *n.*, noyau; *psdp fil.*, pseudopode filiforme, *psdp dig.*, pseudopode digitiforme. × 1300.
 FIG. 168. Gonosphère mûre dont l'enveloppe gélatinée s'est dissoute et d'où les spores sont prêtes à sortir. *n.*, noyau d'une spore. × 450.
 FIG. 169. Amibe résultant peut-être de la transformation d'une bodonispore. × 2000.
 FIG. 170. Flagellispores (bodonispores) telles qu'elles sortent de la gonosphère. *n.*, noyau; *b.*, bec antérieur; *sil. h.*, sillon hélicoïdal rudimentaire, et son flagelle (*fl. h.*). La bodonispore est vue par le sommet. × 1300.

PLANCHE XVI

Genres *Atelodinium* et *Paradinium* (In vivo)

- FIG. 171-176. *Atelodinium parasiticum*
 FIG. 171. Jeune *Paracalanus parvus* à trois pléonites montrant la végétation du plasmode (*At.*) au début. *gland.* région glandulaire du tube digestif; *nerc.*, système nerveux; *cœ.*, cœur; *ao.*, aorte. × 140.
 FIG. 172. *Paracalanus parvus* envahi montrant la différenciation du parasite en plasmode quiescent (*At.*) et blastodes (*blast.*). On y voit aussi le manchon plasmodial périnerveux. × 140.
 FIG. 173. *Paracalanus parvus* dont le plasmode est entièrement quiescent. × 140.
 FIG. 174. Lobe de jeune plasmode accolé à l'épithélium glandulaire du tube digestif (comparer avec un *Syndinium* au même stade, fig. 136). *n.*, noyau; *nucl.*, nucléole. × 1300.
 FIG. 175. Fragment d'un plasmode comme celui que représente la fig. 172. A gauche un blastode (*blast.*), à droite le plasmode quiescent. × 1300.
 FIG. 176. Fragment d'un plasmode entièrement quiescent comme celui que représente la fig. 173 *n.*, noyau. × 1300.
 FIG. 177. *Atelodinium microsporium*. Fragments de plasmode expulsés par écrasement du *Paracalanus*, et arrondis au contact de l'eau de mer. Pas de sécrétion gélatinée comme chez *Paradinium Poucheti*. × 1300.
 FIG. 178. Spores d'*Atelodinium microsporium*. × 1300.
 FIG. 179. Spores à rostre d'identité incertaine. × 1300.
 FIG. 180. Masse de deux spores non encore individualisées simulant une copulation. × 1300.
 FIG. 181-183. *Paradinium* d'identité incertaine. × 1300.
 FIG. 181. Sac sporifère accolé à la furca d'*Oithona plumifera*, correspondant à la gonosphère de *P. Poucheti* au stade de filoplasmode de présporal. *am.*, élément amoéboïde. × 280.
 FIG. 182. Masses plasmodiales expulsées par l'anus d'un jeune *Clausocalanus arcuicornis*. × 200.
 FIG. 183. Une des deux masses plus grosse montrant les petits pseudopodes dactyloïdes superficiels, qui témoignent de l'activité amoéboïde du plasmode. × 450.

PLANCHE XVII

Genres *Paradinium* et *Atelodinium*. Cytologie. $\times 1300$ sauf 184 $\times 180$.

Fixation Bouin-Duboseq. Coloration à l'hématoxyline ferrique

FIG. 184-186. *Paradinium Poucheti*. Cytologie.

FIG. 184. Coupe oblique, subfrontale d'*Acartia Clausi* dont la cavité générale est encombrée par le plasmode parasite. *œs.*, œsophage; *int.*, intestin; *nerr.*, système nerveux (ganglion cérébroïde); *muscl. l.*, muscles coupés longitudinalement; *muscl. t.* muscles coupés transversalement; *ao.*, aorte; *lac.*, lacune circulatoire ventrale; *bl.*, blastode; *pl. q. 1*; plasmode quiescent au premier stade; *pl. q. 2*, plasmode quiescent au second stade.

FIG. 185. Fragment du plasmode montrant des blastodes (*bl.*), le plasmode quiescent au premier stade. *pl. q. 1* et au second stade, *pl. q. 2*, à noyaux auréolés.

FIG. 186. Gonosphère colorée en masse et dessinée en coupe optique. *n.*, noyau; *pycn.*, noyau en pycnose ?

FIG. 187-188. *Atelodinium microsporum*.

FIG. 187. Fragment du plasmode développé au contact du tube digestif (région glandulaire, *gland.*).

FIG. 188. Fragment d'un plasmode à chromatine très basophile.

FIG. 189-190. *Atelodinium parasiticum*.

FIG. 189. Jeune plasmode en voie de prolifération autour du système nerveux, *nerr.*; *bl.*, blastodes dont un montre tous ses noyaux en mitose; *pl. q.*, plasmode quiescent.

FIG. 190. Plasmode sénescant, et blastode, *bl.*, enclavé.

FIG. 191-193. *Spores à rostre*.

FIG. 191-192. Stade en bouquet et formation du blépharoplaste (*bph.*).

FIG. 193. Deux spores montrant le blépharoplaste aciculé (*blph.*); *n.*, noyau.

PLANCHE XVIII

Genres *Trypanodinium* et *Neresheimeria*

FIG. 193-194. *Trypanodinium ovicola*. $\times 2000$.

FIG. 193. Dinospore mûre.

FIG. 194. Sac ovigère d'*Oithona minuta* montrant un œuf non segmenté, *œ*, un œuf segmenté, *œ. seg.*, et deux œufs (*œ. par.*) dont le cytoplasme a été remplacé par une masse plasmodiale. Les autres œufs sont réduits à leur coque vide. $\times 500$.

FIG. 195-200. *Fritillaria pellucida* et *Neresheimeria catenata*.

FIG. 195. Plaque syncytiale d'un testicule non mûr (*test.*); *n. sync.*, un noyau de l'organe syncytial. La plaque est encore éloignée de la marge postérieure du corps, qui n'est pas représentée. $\times 670$.

FIG. 196. Plaque syncytiale d'un testicule presque mûr, déjà rapprochée de la marge postérieure du corps (*b.*). $\times 670$.

FIG. 197. Plaque syncytiale d'un testicule mûr, écrasée entre celui-ci et la paroi postérieure du corps (*b.*). $\times 670$.

FIG. 198. Parasite jeune montrant la différence de structure entre ses noyaux (*n.*) et ceux appartenant à la plaque syncytiale (*n. sync.*) dans laquelle il est logé et dont il a produit l'hypertrophie. Les rhizoïdes antérieurs (*rh. ant.*) et postérieurs (*rh. post.*), l'étui (*et.*) appartiennent à la plaque syncytiale. $\times 500$.

FIG. 199-200. Sporosphères de *Neresheimeria* en bipartition, à l'état libre. $\times 390$.

Les dix-huit planches de ce mémoire
seront envoyées aux Abonnés
ultérieurement.