

L'évolution schizogonique de l'Aggregata (Eucoccidium) eberthi (LABBÉ).

Par

L. Léger et O. Duboscq.

(Avec planche V—VII et 9 figures dans le texte.)

Table des Matières.

| | page |
|--|------|
| I. Historique | 45 |
| II. Matériel et méthodes de recherche. Technique. | 49 |
| Infections artificielles et naturelles | 49 |
| Histologie des tissus infestés | 53 |
| III. Evolution schizogonique de l'Aggregata eberthi chez les Portunus | 57 |
| Le sporocyste et le sporozoïte | 57 |
| Migration du sporozoïte et croissance de la Grégarine | 59 |
| Le cytoplasme pendant la croissance | 61 |
| Le noyau pendant la croissance et la première mitose | 64 |
| IV. L'évolution nucléaire du schizonte comparée à celle du sporonte et sa signification | 71 |
| V. La multiplication des noyaux et la formation des schizontes | 82 |
| Historique | 82 |
| Multiplication des noyaux | 83 |
| Formation des schizontes | 86 |
| Les deux sortes de schizontes. Les Grégarines à membrane mince | 89 |
| VI. Evolution abortive des Aggregata de la Seiche chez certains Portunus et autres Crustacés décapodes | 90 |
| VII. Considérations générales sur le genre Aggregata | 98 |
| A. Les Aggregata et les Grégarines intestinales des Crustacés | 98 |
| B. Aggregata, Schizogrégarines et Plasmodium de la Malaria | 100 |
| Index bibliographique | 103 |
| Explication des Planches | 106 |

I. Historique.

Les Grégarines des Crustacés sont les Grégarines les plus anciennement connues puisqu'il est certain que CAVOLINI (1787) et RUDOLPHI (1819) les observèrent.¹⁾ DIESING (1851) les signale parmi les *Gregarina* dans son *Systema Helminthum*. Mais c'est seulement E. VAN BENEDEN (1869—1871) qui, le premier, fit une étude approfondie d'une Grégarine de Crustacé, la *Porospora (Gregarina) gigantea* qu'il avait découverte dans le Homard. Chacun sait que cette belle Grégarine fut longtemps le type classique du groupe, même après que SCHNEIDER eût montré que ses spores n'avaient pas la structure commune et manquaient d'enveloppe résistante.

FRENZEL (1885 a) retrouva les Grégarines signalées dans les Crustacés par les anciens auteurs et fit connaître un certain nombre d'espèces nouvelles. D'abord, dans le *Portunus arcuatus* [LEACH] existait une Monocystidée, *Gregarina* (sic) *Portuni*. Chez d'autres Malacostracés se rencontrent des Dicystidées qu'il appelle encore *Gregarina*. Ainsi *Gregarina conformis* [DIES.] — la Grégarine vue par CAVOLINI — chez *Pachygrapsus marmoratus* F.; *G. dromia* [FRENZ.] chez *Dromia dromia* [OLIVI]; *Gr. niceæ* [FRENZ.] chez *Hyale pontica* [RATHKE]; *G. caprellæ* [FRENZ.] chez une *Caprella*; *Gr. clausi* [FRENZ.] chez *Phronima* et *Phronimella*. La plupart de ces Dicystidées se montraient dans l'intestin soit isolées, soit conjuguées et leur enkystement ne put être suivi, sauf chez *Gr. clausi* où il serait solitaire. Cependant, chez *Portunus arcuatus*, à côté de la Monocystidée, FRENZEL observa une Dicystidée qui lui parut très particulière. Les sporadins associés en file de 3 à 4 individus s'enkystaient tous ensemble. Or, dans l'intestin²⁾ des *Portunus* contenant ces sporadins, il trouvait simultanément des kystes mûrs, remplis de nombreux germes falciformes groupés autour de reliquats et sans enveloppe sporale. FRENZEL n'hésita pas à considérer ces kystes à sporozoïtes nus comme un stade avancé des kystes des sporadins intestinaux

¹⁾ La courte description et les images que Redi (*De animalculis vivis qui in Corporibus Animalium vivorum reperiuntur, observationes*; Amstelodami 1708) donne des vers du *Cancer pagurus* ne peuvent s'appliquer aux Grégarines des Crustacés, dont la découverte revient à Cavolini, quoiqu'en aient pensé DIESING (1851) et LABBÉ (1899).

²⁾ FRENZEL ne précise pas du tout la situation des kystes dans la paroi intestinale. Il a dû croire cependant que ces kystes étaient contenus dans l'épithélium, puisqu'il suppose qu'ils peuvent être expulsés avec la mue.

et, pour ces Grégarines ainsi comprises, qu'il retrouvait aussi chez *Carcinus maenas*, il créa le genre *Aggregata* qu'il définit :

Grégarines conjuguées en file et enkystées à plus de deux individus. Germes falciformes naissant directement dans le kyste sans formation de spores.

Sur le développement des sporozoïtes nus et sur l'infection des *Portunus*, FRENZEL n'apporta que des hypothèses. Mais elles sont à citer textuellement: „Ou bien, dit-il les germes falciformes deviennent libres à l'intérieur de l'intestin du premier hôte et émigrent au dehors pour se développer à un autre endroit, ou bien — et ceci me paraît plus acceptable — les kystes eux-mêmes sont rejetés au moment de la mue de l'intestin et poursuivent ailleurs leur développement. Où cela se passe-t-il, où cela peut-il se passer, on ne le sait pas du tout, mais on peut encore présumer que le développement ultérieur a lieu dans les animaux auxquels les *Portunus* servent de nourriture, ainsi peut-être dans les Céphalopodes.“

Dans ses *Sporozoa* du Tierreich, LABBÉ (1899) accepta le genre *Aggregata* de FRENZEL tel qu'il était défini. Mais, remarquant sans doute que l'enkystement à plus de deux individus n'est pas un caractère générique puisqu'on le retrouve un peu partout chez les Grégarines, il lui sembla que la plupart des *Gregarina* vnes par FRENZEL chez les autres Crustacés devaient rentrer dans le genre *Aggregata*. Et comme les kystes des *Aggregata* paraissaient se rapprocher des kystes de la *Porospora* du Homard, il réunit les deux familles des *Aggregatidae* et des *Porosporidae* dans la Tribu des Gymnosporées, créée par l'un de nous (1892) pour la seule *Porospora gigantea*. Ainsi, par le caractère de leur sporulation, les Grégarines des Crustacés (Gymnosporées) se trouvaient opposées à toutes les autres Grégarines (Angiosporées).

Cette conception des *Aggregata* fut d'abord admise par les auteurs qui suivirent, c'est à dire par nous et par G. SMITH.

L'un de nous (1901) décrivit dans *Pinnotheres pisum* [PENNANT] des Grégarines intestinales, isolées ou réunies par couples, et des kystes cœlomiques à sporozoïtes disposés radiairement autour des reliquats et appelant les kystes des *Plasmodium* de la Malaria. Mais ils étaient également comparables aux gymnosporées de la *Porospora* du Homard. Il n'y avait donc pas lieu d'écarter l'interprétation de FRENZEL et Grégarines intestinales et kystes cœlomiques du *Pinnothère* furent attribués à une même *Aggregata cœlomica* [LÉGER]. Un peu plus tard (1903) nous admettons encore les mêmes relations

entre les Grégarines intestinales et les kystes cœlomiques de l'*Aggregata vagans* [LÉG. et DUB.] des Pagures (*Eupagurus Prideauxi* et *sculptimanus*).

Enfin, G. SMITH (1905) se range, comme nous, à la conception de FRENZEL en décrivant *Aggregata inachi* [G. SMITH] et bien qu'il n'ait pas observé chez les *Inachus* (*I. dorsettensis* et *I. scorpio*) de formes intestinales, et qu'il souligne l'absence de conjugaison, il écrit cependant: „Il ne paraît pas douteux que les observateurs aient raison d'associer les Grégarines dicystidées trouvées dans l'intestin des Crustacés avec les kystes cœlomiques situés à la surface externe de l'intestin dans la cavité du corps.“

C'est alors que nous (1906 a) avons montré qu'on avait fait fausse route. Les kystes cœlomiques d'*Aggregata* n'ont rien à voir avec les Grégarines qu'on trouve dans l'intestin des Crustacés, mais représentent l'évolution schizogonique de ces soi-disant Coccidies des Céphalopodes, qui, successivement, reçurent tant de noms.

Sans insister sur ce côté de la bibliographie des *Aggregata* exposé d'abord par LABBÉ (1897) et par SIEDLECKI (1898 b), puis, pour la bibliographie moderne, dans les traités récents (voir en particulier LÜHE (1903) et MINCHIN (1903)), nous rappellerons que c'est LIEBERKÜHN qui le premier (1854—1855) vit, dans la Seiche, une psorospermie. SCHNEIDER (1875 a) en découvrit une autre, très voisine, chez le Poulpe, et l'appela *Benedenia octopiana*. Il retrouva ensuite (1883) dans la Seiche, la Coccidie signalée par LIEBERKÜHN et par EBERTH (1862). Bien que celle-ci n'eût que 3 sporozoïtes par sporocyste, tandis que celle du Poulpe en avait de 8 à 15, il considéra l'une et l'autre comme appartenant à une seule espèce. Et comme ces Coccidies des Céphalopodes ressemblaient beaucoup aux Coccidies des *Helix*, pour lesquelles il avait créé le genre *Klossia* (1875 a), il abandonna le nom de *Benedenia* qu'il avait proposé, et appela *Klossia octopiana* les Coccidies de la Seiche et du Poulpe.

MINGAZZINI au contraire (1892 a et b) retrouvant dans la Seiche et le Poulpe la même Coccidie conserva le nom de *Benedenia*.

LABBÉ (1896) dans ses recherches d'ensemble sur les Coccidies consacre de longues pages à la description de la Coccidie de la Seiche. Il la distingue avec raison de celle du Poulpe, et propose pour elle le nom de *Klossia eberthi*.

SIEDLECKI (1898) ne voulant pas „se montrer plus rigoriste que SCHNEIDER“ revient au contraire au nom de *Klossia octopiana* dans son „Etude de la Coccidie de la Seiche“. Mais justement, le travail de SIEDLECKI était à peine terminé que LAVERAN (1898) décrivait

pour la *Klossia* de l'*Helix* une évolution toute différente de celle de la *Klossia* des Céphalopodes en montrant que *Klossia helicina* évolue sexuellement comme une *Adelea* et non comme un *Coccidium*. Force était donc de distinguer par des noms génériques les Sporozoaires des Céphalopodes et des Gastéropodes, et SIEDLECKI lui-même, dans une note additionnelle à son travail, propose de revenir au nom de *Benedenia octopiana*.

Ce n'était pas pour longtemps. R. BLANCHARD (1900) fit bientôt remarquer que DIESING (1858) avait déjà donné à un Trématode le nom de *Benedenia* et proposa pour nos parasites le nom générique de *Légeria*.

Mais le nom de *Légeria*, étant déjà donné par LABBÉ à une Grégarine, ne pouvait être accepté pour les Coccidies des Céphalopodes, ainsi que le montrèrent successivement LÜHE (1902) et JACQUEMET (1903). LÜHE proposait de le remplacer par *Eucoccidium*, tandis que JACQUEMET, ignorant l'article de LÜHE, transformait le nom de *Légeria* en *Légerina*.

Son état civil ainsi remanié, la Coccidie de la Seiche devait s'appeler *Eucoccidium eberthi*.

Alors parut la note de TH. MOROFF (1906 a) annonçant que cet *Eucoccidium* était une Grégarine. La fécondation n'existe pas là où la place SIEDLECKI. Les microgamètes fécondent directement les sporoblastes, et chaque sporocyste représente comme chez les Grégarines la transformation et l'évolution première d'une copula.

Ce nom d'*Eucoccidium*, bien mal choisi pour une Grégarine, eût dû néanmoins être conservé, si nous n'avions montré que ces Coccidies des Céphalopodes représentent seulement l'évolution finale des Grégarines colomiques gymnosporées des Crustacés, désignées depuis FRENZEL sous le nom d'*Aggregata*. *Eucoccidium eberthi* [LABBÉ] effectue sa sporogonie dans la Seiche et sa schizogonie dans les *Portunus*. C'est une Grégarine à migrations, qui doit s'appeler *Aggregata eberthi* [LABBÉ].

Nous avons annoncé brièvement dans plusieurs notes (1906 a et b, 1907 a), l'évolution schizogonique de ce Sporozoaire hétéroïque. Nous la décrivons aujourd'hui en détail sans toucher à la sporogonie que notre ami TH. MOROFF ¹⁾ a récemment étudié.

¹⁾ Voir le Post-Scriptum.

II. Matériel et Méthodes de Recherche.

Infections artificielles et naturelles.

Persnadés à la suite de nos recherches sur diverses *Aggregata* que les kystes cœlomiques de ces parasites ne représentaient qu'une schizogonie et que le cycle évolutif admis jusqu'ici pour ces organismes était contestable ou incomplet, nous entreprîmes de rechercher la sporogonie ailleurs que dans les Crustacés, chez lesquels on n'observe jamais de spores résistantes. Il était naturel de s'adresser aux Céphalopodes, animaux grands mangeurs de Crustacés et infestés eux-mêmes de parasites analogues. Car, qui connaît *Aggregata* et *Eucoccidium* doit être frappé par la ressemblance de leurs stades de croissance et de multiplication nucléaire; et, l'on est vite convaincu de l'identité des deux genres si l'on remarque que chez les Crustacés le Sporozoaire est purement schizogonique, tandis que chez les Céphalopodes il est exclusivement sporogonique. Restait à fournir la démonstration expérimentale d'une hypothèse déjà fortement appuyée par le raisonnement.

Nos premiers essais furent peu encourageants. Nous avons d'abord tenté de provoquer in vitro la déhiscence des spores d'*Eucoccidium* dans le suc gastrique de divers Crustacés décapodes, et toujours sans résultat. Nous avons beau changer les conditions de l'expérience, avoir recours aux Crustacés les plus variés, aucun sporozoïte ne se montrait en liberté. Nous reprîmes alors le problème à rebours et nous tentâmes, toujours in vitro, de provoquer la déhiscence des kystes d'*Aggregata* dans le suc gastrique des Céphalopodes. L'enveloppe n'était même pas digérée et nous ne pouvions que suivre au microscope la dégénérescence des sporozoïtes. Cependant nous observâmes par cette même expérience, que les sporocystes d'*Eucoccidium* ne s'ouvraient pas dans le suc gastrique du Céphalopode, malgré ce qu'avait pu en dire SIEDLECKI (1898 b). Nous avons noté la chose bien souvent, car les Seiches ou les Poulpes sont des animaux souvent infestés par les *Aggregata* à un point tel qu'il est difficile de recueillir du suc gastrique privé de spores, soit qu'elles s'y mêlent artificiellement à la suite de l'incision de l'estomac, soit qu'elles y aient été amenées par le processus naturel décrit par SIEDLECKI.

Ces premières tentatives, bien qu'infructueuses, ne pouvaient nous décourager. Les expériences de déhiscence in vitro sont loin de réussir toujours et nous avons raconté ailleurs (1902 b) comment chez

les Grillons, il est nécessaire, pour faire ouvrir les sporocystes du *Diplocystis*, de les mélanger à la nourriture et d'attendre les résultats d'une digestion naturelle. Et puis, les sporocystes d'*Eucoccidium* que nous utilisons étaient-ils mûrs? Et surtout ne fallait-il pas le suc gastrique d'un animal bien déterminé? Les *Plasmodium* de la Malaria n'évoluent pas dans tous les Moustiques. Nous savions aussi que les espèces d'*Aggregata* et d'*Eucoccidium* sont nombreuses et que si elles peuvent se donner rendez-vous dans un même Céphalopode, chacune d'elles est peut-être attachée à un Crustacé différent. Ces réflexions nous amenèrent à dresser un programme d'expériences plus précis.

D'abord, prendre un *Eucoccidium* bien défini, tel que l'*Eucoccidium eberthi* de *Sepia officinalis*, et faire avaler ses sporocystes à tous les Crustacés qui vivent aux mêmes endroits que ce Céphalopode bon nageur; donc, avant tout, aux *Portunus* qu'on rencontre dans les mêmes régions que les Seiches et qui peuvent être pélagiques.

Le succès ne se fit pas attendre. Les *Portunus* qui avaient mangé les estomacs de Seiche infestés montraient au bout de 15 heures leur intestin rempli de spores ouvertes et de sporozoïtes en liberté. L'expérience réussit aussi bien avec des *Inachus* et des *Stenorhynchus*, ainsi que nous l'avons rapporté dans notre première note (1906 a); la suite des recherches devait toutefois nous montrer que les *Portunus* restaient le matériel de choix pour le développement de l'*Aggregata eberthi* et que dans les autres genres de Crustacés et même dans certains *Portunus* (*P. puber*), si les sporocystes s'ouvraient toujours, les sporozoïtes ne pouvaient poursuivre loin leur développement.

Notre technique se trouvait ainsi précisée. Veut-on étudier seulement le sporocyste d'*Aggregata eberthi* et son contenu, on peut faire avaler les kystes provenant de la Seiche par un Crustacé Décapode quelconque (*Carcinus*, *Cancer*, *Portunus*, *Inachus*, *Stenorhynchus*, *Homarus*, *Pagurus*, *Eupagurus*). Rien n'est plus facile. Ces animaux sont tous très voraces pour peu qu'ils soient affamés; à peine leur a-t-on jeté un fragment d'estomac de Seiche parasité qu'ils s'en repaissent. Il suffit alors de disséquer l'animal une heure et demie au moins et 36 heures au plus après l'ingestion pour trouver les sporocystes ouverts avec un grand nombre de sporozoïtes en liberté. Le minimum d'une heure et demie n'est exact que pour les Crabes affamés. Si leur intestin se trouve chargé d'aliments au moment de l'expérience, la digestion se fait moins vite et les kystes restent quelques heures dans l'estomac où les sporocystes ne s'ouvrent

pas. D'autre part, il n'est pas bon d'attendre plus de 24 heures, car au bout de ce temps une grande partie des résidus de la digestion sont rejetés au dehors et, avec eux, de nombreuses coques vides, ainsi que quelques sporozoïtes sortis sans doute trop tardivement des sporocystes.

Quand on étudie les sporozoïtes vivants, il faut éviter de mêler de l'eau de mer au suc intestinal. Si l'addition d'une très petite goutte d'eau salée paraît les exciter et provoquer leurs mouvements, l'addition d'une quantité notable les immobilise et les tue. Pour n'avoir pas fait ces remarques assez tôt, nous avons annoncé dans notre première note que les sporozoïtes d'*Aggregata eberthi* ne montraient aucune mobilité dans l'intestin du *Portunus*, ce qui est inexact.

Les frottis fixés au sublimé-alcool et colorés à l'hématoxyline au fer et à l'éosine-orange donnent de bonnes images des spores et des sporozoïtes.

La suite du développement d'*Aggregata eberthi* ne peut être étudiée complètement que dans les *Portunus* et par la méthode des coupes. (À cette fin, nous infestons des *Portunus depurator* [LEACH]; à Roscoff, des *Portunus arcuatus* [LEACH]). L'examen sur le vivant donne cependant quelques renseignements sur la forme des parasites, et sur quelques inclusions cytoplasmiques. La coloration par l'iode met en relief le paramylon.

Après divers essais de fixation et de coloration, nous n'avons retenu que deux méthodes pour les coupes. L'intestin moyen du *Portunus* infesté étant fendu sur la ligne médiane avant fixation, est plongé pendant 24 heures soit dans le liquide de FLEMMING fort, soit dans le liquide de BOUIN. Après le FLEMMING, nous colorons à l'hématoxyline au fer; après le BOUIN, par la méthode de MANN (bleu de méthyle — éosine). Ces deux méthodes fournissent des résultats différents et se complètent en se contrôlant.

Voici maintenant quelques précisions relatives à la durée de l'infection. Pendant les 10 premiers jours, la jeune Grégarine augmente de volume en changeant de forme, mais sans accroître sa longueur. On n'a donc guère de stades supérieurs à 15 ou 18 μ durant cette première période. Puis l'accroissement progresse assez vite et peut être terminé au bout de 30 jours. Alors s'effectue la première mitose, et dès qu'elle est apparue, l'évolution se précipite et s'achève en une dizaine de jours. Ce chiffre de 40 jours est un minimum et s'applique seulement à l'évolution schizogonique de petites Grégarines à membrane épaisse — qui représentent peut-

être les individus mâles. Les grandes Grégariines à membrane mince — peut-être Grégariines femelles — ont à peine terminé leur accroissement au 40^e jour et la formation des schizozoïtes demande au moins 2 mois. Si l'interprétation de Grégariines mâle et femelle était exacte, ce que nous ne voulons aucunement affirmer, nous voyons qu'il y aurait protéraudrie dans la schizogonie. Tout porte à croire qu'il en est de même dans la sporogonie (rassemblement des microgamètes autour du macrogamétocyte). Mais il faut remarquer que la durée du développement n'est pas rigoureusement constante et que sans doute, les conditions de nutrition doivent jouer un rôle pour la modifier. D'abord les chiffres que nous donnons s'appliquent à des animaux infestés en captivité pendant la belle saison, de mai à octobre, et toujours bien nourris. En hiver, les crabes se nourrissant mal, l'évolution est retardée et peut durer plus de trois mois. Assez souvent même, les Grégariines dégénèrent, de sorte que, pendant la mauvaise saison, la moitié des *Portunus* au moins ont une certaine immunité contre les *Aggregata eberthi*, tandis qu'en été, l'infection réussit neuf fois sur dix.

Il est assez remarquable que les *Portunus* continuent de se bien porter malgré de très fortes infections expérimentales. Cependant, nous n'avons jamais rencontré dans la nature d'infestations comparables à celles qu'on obtient artificiellement et on pourrait l'expliquer par la mort rapide des individus atteints de grégariinose intense. Mais pour nous, cette rareté des parasites dans la nature relève d'un mode différent d'infection, car c'est surtout en mangeant des excréments de Seiche que les *Portunus* doivent prendre le parasite. SIEDLECKI (1898 b) écrit en effet: „Dans le voisinage de la couche épithéliale (de l'intestin de la Seiche) on peut apercevoir des groupes de sporocystes qui semblent chercher à s'insinuer (!) entre les cellules épithéliales. Dès qu'un espace libre se forme entre elles, les sporocystes probablement par suite de la pression du liquide qui les entoure, se placent entre les éléments épithéliaux. Une rupture de la couche, souvent produite par une dégénérescence des cellules, permet aux sporocystes d'arriver dans la lumière de l'intestin.“ La même observation avait été faite par MINGAZZINI (1892 b) et elle explique le rejet des spores à l'extérieur et par là même l'infection naturelle des *Portunus* qui ingèrent des excréments de Céphalopodes.

Dans certains cas, cependant, les *Portunus* doivent s'infester intensément en mangeant des estomacs de Seiche farcis de kystes. Le gardien du laboratoire de Roscoff, Marty, qui connaissait si bien les mœurs des animaux marins, nous a affirmé qu'aux environs de

l'île de Ré, quand les marsouins circulent nombreux, on est sûr de voir flotter à la surface de la mer un grand nombre de Seiches décapitées que les pêcheurs s'empressent de recueillir. Il est bien connu que certains Cétacés font la chasse aux Céphalopodes et nous avons de bonnes raisons de croire au récit de Marty qui ne racontait rien à la légère. Si les marsouins ne mangent que la tête des Seiches, sans doute par dégoût du noir, les restes flottants de leur repas doivent attirer les *Portunus* qui, très friands de la chair de Céphalopode, peuvent ainsi absorber des estomacs et intestins bourrés de kystes d'*Aggregata*, comme dans nos infections artificielles. D'ailleurs, les pêcheurs eux-mêmes contribuent aussi à l'infestation des Crabes lorsqu'ils jettent à la mer, comme déchets, les viscères des Seiches ou des Poulpes qui leur servent d'amorces. En certains points des côtes méditerranéennes, ce mode de propagation est certainement très actif.

Histologie des tissus infestés.

Avant d'étudier l'évolution schizogonique de l'*Aggregata eberthi*, il n'est pas inutile de décrire rapidement le milieu où se développe ce parasite, c'est à dire l'intestin moyen du *Portunus*.

L'anatomie de l'intestin moyen des Crustacés décapodes est aujourd'hui bien précisée depuis les recherches de COSTES (1890), CUÉNOT (1893), VAULLEGEARD (1895), WALLENGREN (1901) et nous-mêmes (1902) et l'on sait que, sauf quelques cas particuliers, (*Astacus*, *Paguristes*, *Palinurus*) cet intestin moyen est toujours, indépendamment des œcnms hépatiques, formé d'une portion tubulaire de longueur notable dont la limite postérieure est marquée par le cœcum impair. Par conséquent, chez les Brachyures, il est presque aussi long que le rectum; ainsi il mesure plus d'un centimètre chez un *Portunus depurator* de taille moyenne.

La structure histologique est moins bien connue. Bien que nous possédions par les travaux de FRENZEL (1885 b) de CUÉNOT (1893) et de E. DE ROUVILLE (1900) de bons renseignements sur l'intestin moyen des Décapodes, quelques détails qui ne sont pas sans importance paraissent avoir échappé à ces observateurs.

La cavité intestinale est occupée par des débris cellulaires nombreux, formant là un véritable „corps jaune“ qui doit être une réserve de ferments comme la tige cristalline des Lamellibranches. Ce corps jaune a pour origine ces mues partielles que nous avons déjà signalées (1902) et dans lesquelles des lambeaux d'épithélium

en dégénérescence se plissent et se détachent en laissant parfois la basale à nu. Sans doute celle-ci suffit alors à protéger les tissus sous-jacents du contact des sucs digestifs et des matières alimentaires, car normalement elle ne paraît pas présenter de perforations. Nous avons cependant observé qu'à certaines époques elle dégénère. On la voit se gonfler et en se désagrégant émettre des sphérules (s. fig. 1 texte) qui tombent dans le tissu lymphoïde sous-jacent. A de tels moments, les sporozoïtes doivent gagner bien facilement le tissu conjonctif périintestinal. Rappelons d'ailleurs que malgré sa structure dense, la basale est de nature conjonctive et non chitineuse et qu'elle n'est peut-être jamais capable d'arrêter un organisme actif, comme un sporozoïte de Grégarine.

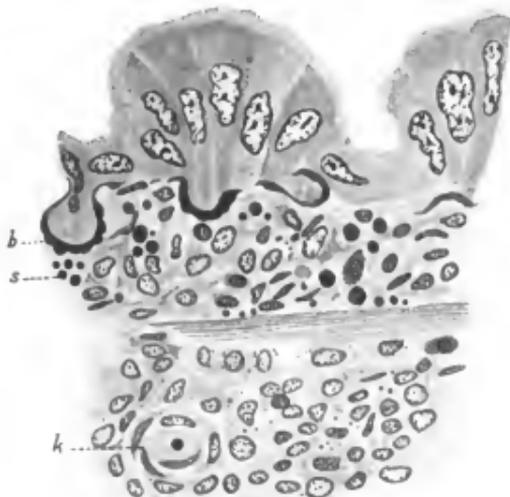


Fig. 1.

Fragment de coupe de l'intestin moyen de *Portunus depurator* (LÉACQ) au moment de la dégénérescence de la basale. $\times 850$.

b basale; s sphérules de dissolution de la basale; k début de kyste phagocytaire.

Nous n'insisterons pas sur l'épithélium lui-même. Ses cellules adultes sont de hauteur variable, avec plateau en brosse, kittleisten, etc. Ça et là, sur la basale, incluses dans le pied des grandes cellules, se rencontrent les petites cellules de remplacement.

FRENZEL a décrit longuement le tissu conjonctif périintestinal de l'intestin des Décapodes, mais il n'a eu en vue que le tissu massif

qui entoure l'intestin postérieur. Or, dans l'intestin moyen des Crustacés, nous retrouvons ce que l'un de nous (1899) a décrit chez les Chilopodes: un sinus périintestinal dans lequel il faut distinguer la paroi splanchnique appliquée contre l'intestin et la paroi plus extérieure ou paroi somatique. Ces deux parois constituent deux

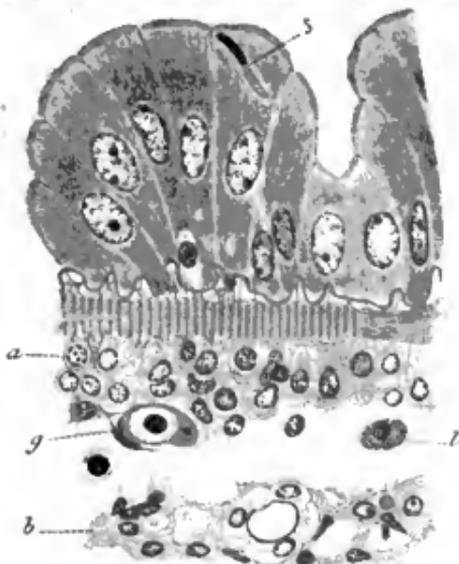


Fig. 2.

Portion d'une coupe transversale de l'intestin moyen de *Portunus arcuatus* (LEACH). $\times 960$. a paroi splanchnique; b paroi somatique du sinus périintestinal; l amœbocyte à granulations acidophiles dans la cavité du sinus; s sporozoïte pénétré récemment dans l'épithélium; g jeune Grégarine.

manchons séparés l'un de l'autre par la cavité sinusaire, et qui, au niveau de l'estomac comme au niveau du rectum, s'unissent et se confondent. C'est dire qu'en ces régions la cavité cesse d'exister et que le sinus périintestinal est limité strictement à l'intestin moyen. Cette cavité est très irrégulière, rétrécie par la saillie de certains éléments, obturée même et divisée çà et là par des tractus de cellules conjonctives, reliant les deux parois. Quoiqu'il en soit, elle est très apparente, et contient toujours des globules sanguins (l fig. 2 texte).

La paroi splanchnique est facile à limiter (a fig. 2 texte). Sous l'épithélium, nous trouvons la couche de muscles circulaires

reliés à la basale par un réseau conjonctif lamelleux qui semble le prolongement des membranes z, tandis que la lumière du sinus est bordée par une sorte d'épithélium irrégulier à cellules souvent piriformes, tassées parfois en plusieurs couches. La paroi splanchnique se trouve ainsi constituée par un endothélium et une couche musculaire. Nous ne considérons pas cependant les deux couches comme distinctes.

Les fibres musculaires se développent dans le syncytium basal de l'endothélium sans avoir de noyaux propres. Ça et là sous la basale on rencontre quelques noyaux qui, pour nous, dépendent du réseau conjonctif. En somme, c'est la structure de la paroi des gros vaisseaux des Arthropodes (voir à ce sujet BERGH. 1902).

La paroi somatique (b fig. 2 texte) a une autre structure. Elle est lacuneuse, étant composée principalement d'un tissu réticulé où se développent des fibres musculaires longitudinales (tissu fibrillaire de FRENZEL). Elle se comporte comme un péritoine et enveloppe les vaisseaux et capillaires et les nerfs. Par endroits, surtout au voisinage du rectum, les lacunes disparaissent et le tissu fibrillaire est remplacé par le „tissu cellulo-fibreux“ à grosses cellules claires. En se rapprochant de l'estomac comme au niveau du rectum, on rencontre parmi le tissu réticulé des amas de cellules denses souvent syncytiales qui représentent un tissu formateur de globules sanguins. CURÉNOT (1893) a d'ailleurs signalé depuis longtemps le tissu globuligène de la paroi stomacale. Nous ne serions pas surpris qu'il faille attribuer le même rôle à beaucoup de points des parois du sinus, pour peu surtout qu'il s'y manifeste un état inflammatoire. Or, justement, les *Aggregata* sont capables de produire cette réaction inflammatoire. Leur développement et leur accroissement provoquent l'arrivée de phagocytes qui transforment le sinus et ses parois en un tissu massif de structure lymphoïde, ne présentant d'autres cavités que celles qu'occupent les parasites.

Mais nous reviendrons plus loin sur ces réactions réciproques des *Aggregata* et des tissus où elles s'installent. Dès maintenant, nous connaissons suffisamment l'intestin des *Portunus* pour aborder immédiatement l'étude de la Grégarine qui l'envahit.

III. Evolution schizogonique de l'*Aggregata eberthi* chez les Portunus.

Le sporocyste et le sporozoïte.

C'est à EBERTH (1862) que l'on doit la première étude des sporocystes des *Aggregata*. Il les trouvait de plusieurs sortes décrivant, sans en comprendre la signification, les divers stades évolutifs soit d'une même spore, soit de spores appartenant à diverses espèces (sans doute, entre autres, la spore d'*A. spinosa* MOROFF). Mais déjà il reconnut l'épispore externe mince et l'endospore épaisse, signala les sporozoïtes qu'il appelle filaments enroulés et le reliquat qu'il prend pour un noyau.

A. SCHNEIDER (1875 a, 1883) tout en confondant les diverses espèces d'*Aggregata*, décrit avec précision les spores d'*A. eberthi* (= *A. octopiana* SCHNEID. pro p.). Elles ont à l'état jeune une épispore mince qui disparaîtrait de bonne heure et une endospore épaisse, seule persistante. Elles mesurent en moyenne 9 μ de diamètre, mais leur taille est très variable puisque de très petites n'ont que 4 μ et de très grandes dépassent 25 μ . Elles contiennent normalement 3 sporozoïtes, rarement quatre, et un reliquat granuleux. „Quand le nombre est de 3, les 3 noyaux sont presque toujours ainsi disposés que deux s'écartant l'un à droite, l'autre à gauche, figurent un V dont le sommet est voisin de la paroi de la spore, dont les branches ne se rejoignent pas complètement à ce sommet, ce qui se comprend puisque les noyaux appartiennent à des sporozoïtes différents, et dont le troisième, contenu dans l'ouverture du V est dans un plan perpendiculaire aux deux autres, ce qui fait qu'an lieu de le voir suivant sa longueur, on ne l'aperçoit que par un bout.“ SCHNEIDER nous apprend encore que par la compression de la spore, les sporozoïtes s'échappent facilement. Ils sont notablement plus longs que le diamètre de la spore. Cylindriques et transparents, ils montrent parfois une extrémité plus claire que le reste du corps. Immobiles dans l'eau, ils donnent dans le sang du Poulpe des signes manifestes de contractilité.

SIEDLECKI (1898) ajoute peu à nos connaissances sur le sporocyste et le sporozoïte. Il figure un noyau rond au milieu du corps d'un sporozoïte assez court, et, à lire son texte, on croirait qu'il a observé la déhiscence des spores dans l'intestin de la Seiche, ainsi que la pénétration des sporozoïtes dans les cellules épithéliales. Son récit de la lutte des sporozoïtes contre les cils est foncièrement

inexact. Les observations de LABBÉ (1899) sont également insuffisantes. Il représente encore des sporozoïtes trop courts avec le noyau au milieu du corps.

Le sporocyste. — Sur l'enveloppe du sporocyste, nous serons brefs. Nous n'avons pas revu les stades jeunes avec épispore et les stades adultes n'ont bien, comme le dit SCHNEIDER, qu'une paroi unique incolore, assez épaisse et sans ornementation. Toutefois, après coloration à l'hématoxyline au fer, toute spore fermée reste incolore, tandis que toute spore ouverte montre sa face interne colorée en gris foncé. D'où l'on doit conclure, sinon à l'existence de deux enveloppes superposées, du moins à la différence de nature des deux faces d'une enveloppe unique.

Les sporocystes sphériques (pl. V fig. 1) mesurent normalement de 8 à 9 μ , et nous n'avons pas trouvé les variations considérables indiquées par SCHNEIDER qui n'admettait qu'une seule espèce, et qui n'a pas reconnu que les grosses spores contenaient toujours plus de trois sporozoïtes.

Ainsi que nous l'avons déjà dit, la déhiscence ne se produit que dans l'intestin des Crustacés décapodes et les Brachyures sont les animaux de choix pour la provoquer. Les sporocystes s'ouvrent assez rapidement, au bout d'une heure et demie environ chez les Crabes infestés après jeûne. Sous l'action du suc intestinal, en un point de la spore, se produit une fente qui s'étend selon un plan méridien et décompe deux valves égales comme dans une coque de noix. Les deux valves restent quelque temps reliées en s'écartant de plus en plus (pl. V fig. 2 et 3) puis finissent par se séparer complètement. Après séparation, les valves sont plus longues que le diamètre de la spore primitive et beaucoup moins larges, étant recroquevillées selon leurs bords. Il y a donc là l'indice d'une structure anisotrope et l'élasticité qui en résulte doit jouer un rôle dans l'expulsion du sporozoïte — telle la déhiscence de certaines graines végétales. Dans une des valves reste ordinairement le reliquat sphérique formé d'un amas de fines granulations dont quelques-unes sont chromatiques.

Le sporozoïte. — Le sporozoïte qui vient de sortir de la spore, est d'abord contourné en spirale, selon l'enroulement qu'il avait dans la coque (pl. V fig. 2 et 3) sa longueur étant de 16 à 18 μ c'est à dire de deux fois le diamètre de la spore. Puis il s'allonge avec des mouvements lents, sans jamais se redresser complètement. Au repos, il reste courbé et tordu, c'est à dire que son axe est hélicoïdal. Pour progresser, il s'étend, se redresse et il avance en reprenant

sa position de repos. Parfois il fait un plus grand effort d'extension qui est alors suivi d'une détente plus brusque, causant un déplacement plus notable. En général ses mouvements sont si lents qu'il faut une attention soutenue pour les reconnaître et les définir.

Dans son ensemble, le sporozoïte, à un examen superficiel, apparaît comme un vermicule allongé à peu près cylindrique, de structure homogène; mais déjà, sur le vivant, il est facile de distinguer la partie antérieure plus renflée, plus mobile, et pourvue d'un très court mucron, de la partie postérieure qui est plus étroite et plus claire. Les deux tiers antérieurs du corps sont fortement réfringents, d'un gris jaunâtre, avec quelques fins alvéoles et des granulations plus ou moins visibles. La région postérieure plus transparente correspond au noyau. Immédiatement en avant de ce dernier est une petite zone sombre avec un centre clair.

Les préparations fixées et colorées précisent les structures. Le noyau allongé et mesurant au moins 5μ de longueur est contourné comme la partie postérieure du corps qu'il remplit d'ailleurs entièrement (pl. V fig. 2 et 3). Le réseau chromatique qui le forme est à mailles serrées, surtout à la surface qui représente la membrane nucléaire. Dans certains cas très rares, nous avons pu distinguer un petit nucléole ou karyosome mais généralement cet élément n'est pas visible en raison de la densité du réseau chromatique et de l'accumulation assez fréquente d'une certaine quantité de chromatine vers l'extrémité postérieure du noyau sous forme d'une calotte plus colorable.

Le cytoplasme est hyalin et réfringent dans la région antérieure du sporozoïte où l'on remarque une zone dense avec un ou deux grains chromatiques, sans doute le centrosome (fig. 3 texte et fig. 2 et 3 pl. V). Vers le milieu du corps, on observe quelques alvéoles et parfois des grains ou mottes sidérophiles. Une membrane externe enveloppant le corps est à peine différenciée, mais, au moins dans la région antérieure, un léger décollement qu'on observe dans les frottis de fixation insuffisante est l'indice d'une différenciation cuticulaire certaine.



Fig. 3.

Sporozoïtes d'*Aggregata eberthi*, $\times 1300$, montrant les centrosomes. Le Karyosome est visible dans le sporozoïte médian.

Migration du sporozoïte et croissance de la Grégarine.

Sur la migration du sporozoïte et la croissance de la Grégarine, on ne sait pas autre chose que ce que nous en avons dit nous-même,

dans des notes préliminaires (1906, 1907 a) que nous précisons ici en les complétant. Ce qu'en a écrit G. SMITH (1905) se borne en effet à ces quelques lignes: „Je n'ai, dit-il, étudié que les stades enkystés et le sporozoïte. Au commencement du développement, chaque kyste, quelle que soit sa taille, ne contient qu'un seul noyau dont la chromatine est agrégée en une masse centrale réticulaire. Avant de se diviser, il se débarrasse de la plus grande partie de sa substance chromatique et le noyau perd son affinité colorante pour l'hémalum. Alors il entre en division et forme un anneau de noyaux occupant la périphérie du kyste.“

Comme chez toutes les Grégarines célomiques dont l'évolution est connue, les sporozoïtes de l'*Aggregata eberthi*, dès qu'ils sont sortis de la spore, traversent l'épithélium intestinal du *Portunus* sans y séjourner. Vingt-quatre heures après l'absorption des kystes par le Crabe, on trouve un certain nombre de ces sporozoïtes dans le tissu conjonctif périintestinal où ils s'arrêtent. Leur migration doit demander un temps notable, au moins plusieurs heures, étant données la lenteur de leurs mouvements et l'irrégularité de leur progression. Ils cheminent indifféremment dans les cellules ou entre les cellules épithéliales, traversant obliquement plusieurs cellules ou suivant le bord d'une seule.

Sur les pièces fixées, on en rencontre dans toutes les orientations, la partie antérieure dirigée tantôt vers la basale, tantôt vers le plateau en brosse, preuve qu'ils doivent tourner et rouler sur eux-mêmes, peut-être à cause de leur forme en croissant. Finalement ils franchissent la basale sans avoir subi d'autre modification qu'un léger raccourcissement qui les rend un peu plus trapus.

Leur migration est terminée dès qu'ils sont installés dans la tunique conjonctive de l'intestin. Ils ne vont pas au-delà et ne pénètrent jamais dans d'autres cavités hémocœliques que le sinus périintestinal. Désormais ils croîtront immobiles.

Pendant une première période, le sporozoïte ne grossit qu'en largeur et même durant ces premiers stades de croissance il devient plus court, mesurant 13 à 14 μ de longueur pour 3 μ 5 de large. Le noyau qui était terminal s'est placé vers le milieu du corps (Pl. V fig. 4 et 5).

L'accroissement en largeur continuant, le parasite devient réuiforme (Pl. V fig. 5 à 8) ayant successivement 3, 4, 6, 8 μ de large sans que sa longueur augmente. Loïn de là, elle peut diminuer encore et on observe de petites Grégarines qui, au bout de 10 jours

ont une forme d'olive et ne mesurent que 12μ dans leur plus grand diamètre. Cependant les Grégarines ne deviennent jamais absolument sphériques, mais plutôt largement ellipsoïdales et nous verrons plus loin que les pressions qu'elles subissent modifient leur forme et peuvent accroître leur longueur. A partir du 15^e jour, elles ont acquis leur forme définitive ovoïde et elles s'accroîtront régulièrement par toute leur surface. Il est difficile de donner des mesures précises de cet accroissement qui est fonction non-seulement de l'espèce ou du sexe, mais de la nutrition de l'hôte et du moment de l'année. Si nous considérons nos infections d'été du *Portunus arcuatus*, faites à Roscoff dans de bonnes conditions, nous trouvons qu'il faut d'abord distinguer la croissance des petites Grégarines à membrane épaisse qui sont peut-être les mâles, de celle des grandes Grégarines à membrane mince (schizontes femelles?). Une Grégarine à membrane épaisse ou Grégarine mâle croît environ de 1μ par jour en diamètre. Au bout de 10 jours, elle a 15μ . Au bout de 20 jours, elle a 25μ . Au bout de 30 jours, de 35 à 40μ . Au bout de 40 jours, elle a 50μ . Mais alors elle a souvent terminé sa croissance. Nous avons même observé une Grégarine qui, n'ayant que 34μ était au stade de premier fuseau. Celle-là avait terminé sa croissance en moins de 30 jours.

Les Grégarines à membrane mince ou Grégarines femelles croissent beaucoup plus vite. Nous en avons mesuré qui en 45 jours atteignaient 200μ de diamètre, ce qui donne une moyenne de plus de 4μ par jour.

En somme, plus une Grégarine est grande à l'état adulte, plus vite elle grossit, mais jamais assez pour atteindre son complet développement dans le même temps qu'une Grégarine de petite taille.

La nutrition de l'hôte et l'époque de l'année ont peu d'influence sur la taille de la Grégarine, mais peuvent considérablement modifier la durée du développement.

. Le cytoplasme pendant la croissance.

Nous venons de dire que les deux sortes de Grégarines qu'on rencontre dans une infection diffèrent entre elles par leur taille, la durée de leur accroissement et l'épaisseur de leur membrane. On peut encore les distinguer par leur cytoplasme, mais seulement si elles sont âgées de plus de dix jours, les différenciations cytoplasmiques étant sans doute à peu près les mêmes pendant les premiers stades.

Sur les coupes, on n'observe d'abord aucune différenciation dans le cytoplasme d'un sporozoïte qui vient de traverser la basale. Un peu plus tard, quand le noyau occupe le centre du corps, on voit dans son voisinage une ou deux vacuoles claires et, à un pôle, qui est probablement le pôle antérieur, de fins grains se colorant faiblement en rouge vineux par la méthode de MANN (Pl. VII fig. 42). A un stade un peu plus avancé, le cytoplasme est envahi tout entier par ces grains, et on s'en rend compte sur le vivant, où l'on peut distinguer ces jeunes stades à cytoplasme finement granuleux (Pl. VII fig. 43 et suivantes) des stades précédents à cytoplasme transparent. Le noyau doit jouer un rôle dans leur formation, car il s'éclaircit à mesure que ces grains se répandent et à un stade plus avancé (Pl. VII fig. 47) il ne contient presque plus de chromatine, celle-ci semblant passée, soit dans le nucléole, soit dans cette atmosphère colorable périnucléaire qui est justement chargée de ces grains, que nous appellerons grains chromidiaux.

Il est probable que dans le cytoplasme, ces grains chromidiaux subissent des transformations. En effet, à la périphérie du cytoplasme des Grégariées déjà grosses, on trouve des grains analogues, mais de réaction colorante différente. Ainsi, tandis que les premiers se coloraient en rouge par la méthode de MANN, les grains périphériques se colorent en violet (Pl. VII fig. 47 et suivantes).

Durant ces premiers stades, d'autres différenciations cytoplasmiques sont apparues. D'abord, quand la petite Grégariée a pris la forme d'olive, c'est à dire quand elle s'est déjà beaucoup accrue en largeur sans que sa longueur dépasse celle du sporozoïte, on voit apparaître dans son cytoplasme un corpuscule sidérophile qui ressemble à un nucléole rejeté (Pl. V fig. 9, 10). A un stade un peu plus avancé, un autre corps sidérophile apparaît. Quelle est la signification de ces corps, nous ne le savons pas, et nous n'avons aucune preuve de leur origine nucléolaire. Par contre, la méthode de MANN, colore en bleu d'azur des corps qui paraissent bien les mêmes (Pl. VII fig. 45, 46), ce qui porte à penser que le noyau n'est pour rien dans leur formation. Nous n'avons pas reconnu ces corpuscules sur le vivant, où nous ne voyons dans les jeunes stades, à côté des grains chromidiaux, que de petites sphérules légèrement réfringentes, se colorant vivement par l'iode, et qui semblent devoir être interprétées comme sphérules de paramylon. En effet, dans les stades de 25 à 30 μ , ce paramylon apparaît formant une couche de sphérules au-dessous de la membrane cellulaire (Pl. VII fig. 47). Dès lors, la structure alvéolaire est réalisée et les Grégariées ne feront guère

que s'accroître sans modifier beaucoup leur structure, et en se chargeant surtout de paramylon.

Dans une Grégarine dont la croissance est très avancée, le cytoplasme se compose (Pl. VII fig. 48, 49):

1° d'un réseau transparent hyalin, sans doute l'alvéoline de FRENZEL;

2° de grains colorables en gris sombre par l'hématoxyline au fer, en rouge par la méthode de MANN;

3° de grains plus petits, plus denses, exclusivement périphériques et colorables en violet par la méthode de MANN. Ces deux sortes de grains plus ou moins sidérophiles dérivent probablement des grains chromidiaux des jeunes stades;

4° de sphérules de paramylon occupant les alvéoles du réseau. Ces sphérules, faciles à reconnaître, montrent en leur centre une sorte de corpuscule très réfringent. Est-ce bien un corpuscule? Il faut noter qu'il est souvent irrégulier et qu'il donne plutôt l'impression d'une petite bulle de gaz qui remplirait une cavité centrale. Mais dans les colorations au rouge Magenta faites après une fixation prolongée au liquide de Flemming, le centre du corpuscule est coloré en rouge vif et, autour, existe une zone moyenne moins colorée tandis que la zone périphérique reste incolore. Sur le vivant, l'iode colore avec une grande énergie ces sphérules de paramylon qui deviennent d'un brun noir. Nous les avons retrouvées dans les stades analogues de la sporogonie chez le Céphalopode.¹⁾

Nous avons cru longtemps à la présence de grains d'excrétion qui sont même représentés sur nos figures (Pl. VII fig. 48, 49). Mais il s'agit là, sans doute, de précipités artificiels dans les fixateurs.

Enfin, le cytoplasme est limité par une membrane très nette, d'épaisseur variable et qu'on peut déjà reconnaître dans des stades très jeunes, surtout à l'aide de la méthode de MANN qui la colore en bleu d'azur. Nous l'avons retrouvée avec la même netteté chez le sporonte (Pl. VII fig. 51, 52, 53) où elle avait d'ailleurs été observée par LABBÉ, mais niée ensuite par SIEDLECKI.

¹⁾ Dans un travail paru après la rédaction de ces lignes, KUSCHAKEWITSCH (1907) décrit les grains de paramylon des *Gregarina* du *Tenebrio*, comme nous les décrivons ici chez *Aggregata*. Cependant il considère que le grain central apparaît d'abord dans les parois des alvéoles sous la forme d'un petit corpuscule brun d'excrétion, qu'il grossit, et qu'ensuite il devient le centre du dépôt de paraglycogène. A notre sens, l'affirmation de KUSCHAKEWITSCH n'est qu'une vue théorique. Nous n'avons jamais observé de grains d'excrétion ayant la réfringence et les réactions microchimiques du grain central des sphérules de paramylon.

Par les caractères de cette membrane et par ceux du cytoplasme on peut distinguer les deux sortes de Grégarines que nous avons considérées comme les deux sexes de l'*Aggregata eberthi*. La Grégarine mâle, toujours plus petite, diffère de la Grégarine femelle par sa membrane qui est plus épaisse, par son réseau d'alvéoline dont les mailles sont plus fines, par la plus grande abondance des grains chromidiaux surtout à la périphérie, enfin par la taille plus petite des sphérules de paramylon. Cet ensemble de caractères rend les Grégarines mâles plus colorables que les Grégarines femelles, de sorte qu'on les reconnaît à un faible grossissement.

Le noyau pendant la croissance et la première mitose.

L'évolution du noyau durant la croissance de la Grégarine présente une série de phénomènes qu'il importe, pour la clarté, d'énumérer dès maintenant. Ce sont: 1° le triage de la chromatine et la pénétration d'un karyosome sidérophile dans le nucléole de plastine; 2° la constitution d'un nucléole très complexe avec rejet dans le noyau de substances nucléolaires; 3° la désintégration de ce nucléole avec constitution d'un spirème d'abord achromatique, puis chromatique; 4° la reconstitution d'un petit noyau épuré aux dépens du spirème et l'élimination de la plus grande partie du premier noyau (chromidium); 5° la mitose du noyau de reconstitution.

1° Triage de la Chromatine. — Dès que le noyau du sporozoïte a gagné le milieu du corps, le nucléole est devenu nettement visible (pl. V fig. 5) sous forme d'une petite sphérule de plastine qui est ordinairement excentrique. Ce nucléole grossit en restant homogène. En même temps, en regard de lui, la chromatine périphérique la plus voisine se condense en une plaque ou croissant très chromatique que nous appellerons le corps karyosomien, tandis que le reste du réseau chromatique devient moins colorable (Pl. V fig. 6, 7; Pl. VII fig. 42, 43, 44). Le corps karyosomien, de mieux en mieux individualisé, prend alors la forme de courts bâtonnets tassés qui s'appliquent sur le nucléole; puis il devient un corpuscule arrondi ou irrégulier souvent en double bouton (Pl. V fig. 11, 12) qui pénètre dans la substance nucléolaire (Pl. V fig. 8, 9, 10).

Si le mécanisme de cette pénétration reste douteux, l'absorption du corps karyosomien par le nucléole de plastine est certaine. Elle détermine au point de pénétration l'apparition d'une vacole (Pl. V fig. 10, 11; Pl. VII fig. 44) qui, par la suite, ne fera que croître pendant la différenciation du nucléole.

C'est à la face interne de cette vacuole que semble se déposer la chromatine absorbée et le phénomène dure longtemps. Car en même temps que le nucléole, le corps karyosomien grossit pendant la première période d'accroissement de la Grégarine. Il semble absorber progressivement toute la basichromatine du réseau nucléaire primitif pour la transmettre au nucléole de plastine sous la forme d'un boudin étranglé, puis d'un cordon contourné (Pl. V fig. 13, 14). De toute la basichromatine ainsi absorbée, il ne reste en dehors du nucléole qu'un petit prolongement, indiquant le point primitif de pénétration ou micropyle (Pl. V fig. 14, 15).

Ce processus a des variantes. Par exemple, la basichromatine se condense quelquefois en deux corps karyosomiens au lieu d'un, et chacun de ces corps pénètre en un point différent dans le nucléole (fig. 4 texte). Nous en reparlerons plus loin à propos des nucléoles multiples.

2° Le nucléole complexe. — L'absorption de la basichromatine par le nucléole de plastine a pour résultat la constitution d'un nucléole complexe, car la chromatine absorbée ne reste pas diffuse et amorphe. Elle s'organise en un véritable noyau intranucléolaire qui constituera la couche médullaire du nucléole. Nous avons en effet à distinguer dans le nucléole une couche corticale de pyrénine et une zone médullaire à réseau de trophopyrénine. La couche corticale homogène dans les nucléoles peu différenciés (Pl. VII fig. 48) se creuse ultérieurement de vacuoles et nous n'avons jamais reconnu la structure radiaire indiquée par SCHNELDER pour le nucléole des sporontes qui nous a paru semblable à celui des schizontes (Pl. VII fig. 53). Quant à la nature de cette couche corticale, elle nous paraît être de la substance nucléolaire vraie ou pyrénine, comme le montrent les colorations à la méthode de MANN. Cependant, chez les nucléoles déjà gros, l'hématoxyline au fer démontre à la surface de cette couche corticale un réseau dense et mince de substance très sidérophile qui pourrait être de la chromatine peu modifiée, ce qui expliquerait les divergences d'interprétation des auteurs (SIEDLECKI considère toujours la couche externe des karyosomes comme formée de chromatine).

La couche médullaire est d'abord constituée par un suc clair incolorable limité par un réseau sidérophile à grosses mailles (Pl. V fig. 15—16). Mais ce réseau s'organise bientôt en un réticulum



Fig. 4.
Nucléole dans lequel
pénètrent deux corps
karyosomiens.

achromatique très délicat, bien démontré par la méthode de MANN (Pl. VII fig. 48) qui le colore en bleu d'azur comme le réseau nucléaire. Sur ce réticulum, sont fixés de nombreux grains colorés en bleu violet par la méthode de MANN, c'est à dire comme la chromatine. En revanche, à l'hématoxyline au fer, ces grains restent grisâtres, tandis que la couche corticale est très sidérophile. Ils apparaissent même alors comme de très petites vésicules dont le contenu incolore ne serait pas de même nature que l'enveloppe et par ces caractères ils s'éloignent de la chromatine, tandis que certaines de leurs réactions colorantes les en rapprochent. Pensant, pour ces raisons, qu'ils dérivent de la pyrénine, nous proposons de les appeler grains de trophopyrénine, quoique nous ne soyons pas en mesure de préciser leur rôle. Nous pouvons seulement dire qu'ils sortent du nucléole par le micropyle et beaucoup de préparations montrent clairement cette sortie (Pl. VII fig. 48, 53) ainsi que leur éparpillement dans la zone périphérique du suc nucléaire. En même temps qu'eux, le nucléole émet des grains de pyrénine, qui, issus de la couche corticale semblent tomber préalablement dans la zone médullaire, avant d'être rejetés dans le suc nucléaire. Ceux-ci cependant peuvent se détacher directement de la surface externe de la couche corticale et cela arrive certainement pour les gros nucléolites émis par le nucléole principal durant la première période de

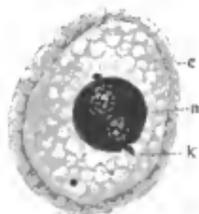


Fig. 5.

Noyau avec nucléole à double zone médullaire.
 c cytoplasme,
 k karyoplasme, n nucléole.
 X 1000.

croissance (Pl. V fig. 16, 17, Pl. VI fig. 47). Il faut ajouter cependant que ces phénomènes constants dans leur ensemble se présentent avec des variantes. La grosseur des sphérules émises est loin d'être la même dans tous les cas et le nucléole principal au lieu de bourgeonner de la pyrénine pure, se divise parfois en deux nucléoles de même valeur présentant la complexité du nucléole qui leur a donné naissance. Ce dédoublement n'aurait-il pas pour origine une double pénétration de la trophochromatine au début de l'évolution, particularité que nous avons notée plus haut.

Cette pénétration de la trophochromatine en deux points différents de la sphérule de plastine détermine en effet la formation de deux zones médullaires, qui ont probablement une tendance à s'isoler par la suite (fig. 5 texte).

A la suite de ces émissions nucléolaires, la zone périphérique du noyau se charge de grains de pyrénine et de grains de tropho-

pyrénine, colorés respectivement en rouge et en violet par la méthode de MANN, et qu'on pourrait prendre pour des grains persistants de la chromatine des jennes stades, si on n'avait pas suivi leur évolution. Sur le rôle de ces divers grains nous serons très brefs, car nous ne pouvons émettre que des hypothèses. D'abord, une partie d'entre eux paraît se dissoudre dans le noyau, ainsi que nous le verrons tout à l'heure. D'autres, par leur position périphérique, semblent destinés à tomber dans le cytoplasme où ils donneraient naissance aux grains rouges, qui seraient eux-mêmes des ferments. Peut-être provoquent-ils de manière plus ou moins complexe la formation du paramylon dont les sphérules semblent se former à la périphérie du noyau. Mais peut-être aussi ces dérivés de la pyrénine jouent-ils un rôle inverse en provoquant la dissolution des réserves et leur assimilation, puisque c'est au moment de la première mitose que la plus grande partie du nucléole se trouve émise dans le cytoplasme (Pl. V fig. 22, 23, 24, 25, Pl. VII fig. 50) et qu'à partir de ce moment le paramylon sera progressivement résorbé. Quoiqu'il en soit, c'est à des processus de nutrition que semble devoir se rapporter cette évolution nucléolaire et c'est pourquoi nous avons appliqué le nom de trophopyrénine aux grains nucléolaires les plus évolués (grains violets).

3° Désintégration nucléolaire et formation du spirème. Arrivé au terme de sa croissance, le nucléole a acquis une dimension relativement énorme. Ainsi, chez une Grégarine femelle adulte de 100 μ de diamètre et dont le noyau atteint 60 μ , le nucléole mesure 23 μ . Mais la désintégration nucléolaire a commencé avec les phénomènes d'émission que nous venons de décrire. Elle va maintenant se précipiter pour achever le triage de la chromatine destinée à reconstituer un nouveau noyau.

La zone médullaire se vide de la plupart de ses grains et il ne reste plus que quelques grosses sphérules de trophochromatine ou de pyrénine, variables d'aspect et de nombre. En général on en trouve une plus grosse que les autres et plus sidérophile (Pl. V fig. 19). D'autres fois le reliquat de trophochromatine se condense en une vésicule creuse (Pl. VII, fig. 49). Dans tous les cas, le nucléole se fragmente finalement en un certain nombre de vésicules, homogènes ou vacuolaires et de taille inégale. Communément l'une d'elles est beaucoup plus grosse que les autres (Pl. V fig. 22, 23, 24, 25, Pl. VII fig. 50) et mérite le nom de métanucléole. Ces diverses vésicules présentent toutes les réactions colorantes de la couche corticale de pyrénine, la trophopyrénine n'étant plus représentée

par aucun élément figuré. Il est certain qu'une partie de ces substances s'est dissoute dans le suc nucléaire, qui devient très colorable dès le commencement de la désintégration du nucléole.

Pendant cette désintégration nucléolaire, le noyau subit de grands changements de position, de forme et de structure. D'abord situé en plein cytoplasme, rarement au centre de la Grégarine, mais nettement éloigné de la périphérie, il se rapproche progressivement de la surface (Pl. V fig. 19, Pl. VII fig. 49) et dès qu'il est en contact avec elle, il provoque une dépression plus ou moins marquée, mais toujours nette (Pl. V fig. 20, 22, 25, 26). En même temps sa forme a changé. Tandis qu'il gagne la périphérie, son contour, d'abord ovoïde, devient irrégulier, amœboïde, et sa substance fuse entre les corpuscules de paramylon qu'elle englobe (Pl. VII fig. 49, 50). Sans doute, ces phénomènes relèvent tous de changements de structure du karyoplasme dont la cohésion est moins grande. Et cela explique l'invagination qui se produit au point de la surface où s'étale ce karyoplasme, puisque sa tension superficielle est certainement moindre que celle du cytoplasme chargé de paramylon.

Les plus importants changements sont les changements de structure et, pendant la migration du noyau vers la surface, nous assistons à la formation d'un spirème ou de chromosomes transitoires précédant l'apparition du nouveau noyau.

Dès le commencement de la désintégration nucléolaire et peut-être avant, se montre l'ébauche du spirème sous forme de filaments très délicats, difficiles à voir, composés de granulations fines et achromatiques, qui s'isolent et se différencient aux dépens du réticulum karyoplasmique. Ces filaments à sinuosités courtes ont une direction générale radiaire partant de la périphérie pour gagner le nucléole. Souvent ils forment des anses brusques et ont un trajet irrégulier d'autant plus difficile à interpréter qu'il faut l'étudier sur plusieurs coupes successives. C'est pourquoi nous ne pouvons affirmer la continuité du cordon. Mais comme elle nous paraît exister, nous désignerons ce stade sous le nom de spirème achromatique (Pl. V fig. 18).

Ce spirème se condense, ses grains deviennent plus gros et plus visibles, sans doute parce qu'ils ont absorbé une partie de la substance nucléolaire dissoute. Cependant, comme il est alors faiblement teinté par l'hématoxyline au fer, nous l'appellerons spirème pâle pour le distinguer du stade précédent. Le spirème pâle se ramasse en un peloton qui perd ses connexions avec la périphérie et qui paraît toujours s'attacher au nucléole par une de ses extrémités.

A ce moment, semble sortir du nucléole un court spirème très sidérophile qui vient se mêler au premier. Il est formé de granulations plus grossières et paraît correspondre à une figure de résolution nucléolaire, quoique nous ne puissions préciser son mode de formation (Pl. V fig. 19). Il est en effet difficile de décider s'il sort de la zone médullaire ou s'il tire directement son origine de la couche corticale. A l'appui de la première hypothèse, on peut faire valoir que certains grains ou plutôt certaines vésicules de trophopyréne se résolvent dans la zone médullaire en courts filaments qui, en se soudant, formeraient le spirème chromatique. Labbé paraît avoir observé quelque chose de pareil dans l'évolution nucléolaire du sporoute (voy. Labbé 1896 p. 575, fig. 1 texte). Quoi qu'il en soit, on assiste simultanément à la disparition du spirème chromatique et à la transformation du spirème pâle en un spirème typique beaucoup plus colorable (Pl. V fig. 20, 21).

4° Reconstitution d'un petit noyau. — Le noyau a maintenant perdu sa membrane et son contour régulier; il s'étend comme une masse amœboïde au-dessous de l'invagination superficielle qu'il a déterminée.

Au sein du karyoplasme granuleux apparaît alors une area claire dans laquelle le spirème colorable très ondulé se localise peu à peu (Pl. V fig. 22). Il semblerait qu'on doive assister à la mise au fuseau de ce spirème. Il n'en est rien. L'area claire se délimite de plus en plus et se sépare nettement du karyoplasme granuleux foncé, tandis que le spirème s'organise à nouveau en un réseau chromatique délicat à mailles faites de fins granules. Ainsi se reconstitue un nouveau noyau à surface mamelonnée rappelant par son aspect beaucoup de pronucleus. L'area claire représente son suc nucléaire dans lequel se voient en outre un ou deux petits corps nucléolaires (Pl. V fig. 23, Pl. VII fig. 50).

C'est ce nouveau noyau reconstitué qui va maintenant entrer en mitose. Quant au reste du karyoplasme primitif dans lequel les débris nucléolaires achèvent de se dissoudre, il fera désormais partie du cytoplasme auquel il fournira les éléments de la zone périphérique finement granuleuse et assez fortement colorable dans laquelle vont se succéder les mitoses. Il constituera en un mot la partie essentielle du cytoplasme germinatif.

Ce cytoplasme germinatif d'origine nucléaire nous paraît bien correspondre au „chromidium“ de Richard Hertwig, mais il ne représente ici qu'une épuration nucléaire, et on ne peut dire qu'il donne naissance au nouveau noyau dont les éléments, c'est à dire le

spirème achromatique et chromatique étaient déjà reconnaissables, alors que le noyan primitif n'avait subi aucune modification de forme et de structure (Pl. V fig. 18, 19).

5° Mitose du noyan de reconstitution. — Le petit noyan reste au repos pendant un temps difficile à apprécier, mais néanmoins assez long pour qu'on ait chance de rencontrer ce stade assez fréquemment sur les préparations représentant des infections de 40 jours. Puis commence la mitose avec l'apparition de centrosomes coniques formant un fuseau entièrement d'origine centrosomienne. Sur l'origine de ces centrosomes nous devons être très réservés. Nous avons vu dans le karyoplasme, alors que le petit noyan est encore au repos, des formations ressemblant à un centrosome soit unique, soit en division (Pl. V fig. 22 et 23), mais les images de la dissolution des karyosomes de reliquat peuvent simuler des formations archoplasmiques, et nous avons d'autant plus de raisons de nous méfier de ces centrosomes éloignés du noyan que, chez les autres Grégarines, le centrosome qui apparaît est toujours en relation étroite avec la membrane nucléaire.

Nous n'avons reconnu avec certitude le centrosome chez *A. eberthi* que lorsqu'il était déjà divisé et appliqué contre le noyan déjà modifié. La division nucléaire débute par la transformation du réseau chromatique en un certain nombre de longs chromosomes sinueux, dont la plupart paraissent doubles, soit qu'ils représentent deux filaments chromatiques parallèles complètement distincts, soit qu'ils soient repliés en une anse dont les branches sinueuses sont parallèles. Cela se passe comme si la chromatine d'un noyan diplo-tène était directement mise au fuseau en plaque équatoriale (Pl. V fig. 24 et 25). La séparation des chromosomes s'effectue avec l'écartement des centrosomes qui sont alors représentés par des cônes d'attraction, sans fuseau à fibres continues. La figure fusoriale de l'anaphase est entièrement constituée par des chromosomes déroulés, que l'attraction des centrosomes groupe en faisceaux polaires, tandis que certains segments chromatiques restent dans la zone équatoriale (Pl. V fig. 26). Cette figure fusoriale est toujours incurvée du côté de la surface et ce n'est qu'au commencement de la division qu'on peut observer un fuseau ayant un axe rectiligne (Pl. V fig. 24). Encore, dans ce cas, les chromosomes restent-ils toujours plus ou moins en dehors du fuseau et ils n'arrivent pas à se répartir régulièrement dans le plan équatorial.

Cette première mitose n'est pas achevée que déjà les centrosomes se sont dédoublés à chaque pôle où ils constituent de petits

fuseaux achromatiques (Pl. V fig. 26) orientés perpendiculairement à l'axe de la première figure de division. C'est qu'en effet entre les premières mitoses, qui se succèdent très rapidement, les chromosomes ne semblent pas reconstituer de uoyaux au repos. Dès qu'un faisceau de chromosomes a atteint l'équateur du nouveau fuseau centrosomien, il se dédouble pour se répartir aux deux pôles qui s'écartent; en sorte que là se termine l'histoire de la première division nucléaire.

IV. L'évolution nucléaire du sporonte comparée à celle du schizonte et sa signification.

Avant de continuer l'étude de la schizogonie, il nous paraît utile de comparer dès maintenant l'évolution nucléaire du sporonte à celle du schizonte. Nous n'avons nullement l'intention d'empiéter sur le travail de notre ami MOROFF, mais ce serait comprendre la bibliographie dans un sens bien étroit que de ne pas rappeler les résultats des nombreux auteurs qui ont étudié le développement des *Aggregata* chez les Céphalopodes, quand nous savons, par ce qu'ils nous ont appris, que durant sa période de croissance le sporonte se comporte comme le schizonte et présente une évolution nucléaire sinon semblable, du moins très voisine.

SCHNEIDER (1883), le premier, décrit en détail le noyau de l'*Aggregata* (*Klossia*) *eberthi*. Ce noyau est formé d'une membrane à double contour, de suc nucléaire et d'un corps nucléolaire qui comprend un ou plusieurs nucléoles. Il n'y a pas de réseau chromatique. Chez certaines formes, le nucléole est homogène et compact. Dans d'autres exemplaires plus grands, le nucléole est composé d'une partie centrale claire et d'une couche corticale plus dense, striée, et percée, en un point, d'un canal micropylaire qui fait communiquer l'espace central du nucléole avec le suc nucléaire.

Le nucléole primaire émet des nucléoles secondaires ou nucléolites, non par simple étranglement ou par un processus rappelant la division, mais par un bourgeonnement interne qui ressemble à un processus d'excrétion. Le nucléole secondaire occupe d'abord l'espace central, puis est expulsé par le micropyle. De petits nucléolites, produits de la même façon dans le nucléole, grossissent seulement après leur expulsion et, d'homogènes qu'ils étaient, peuvent à leur tour offrir les différenciations et les fonctions du nucléole primaire.

SCHNEIDER n'a pu observer le sort de tous ces nucléolites, mais comme il n'y a pas de réticulum nucléaire, il suppose qu'ils deviennent directement les premiers noyaux de la sporulation.

MINGAZZINI (1892), qui paraît avoir vu des stades de début, note d'abord que le noyau n'est pas au centre et qu'il n'y vient qu'avec les progrès de la croissance et la diminution de la courbure du jeune parasite. Il confirme une grande partie des résultats de SCHNEIDER relatifs au nucléole, qu'il considère comme un réservoir de substance chromatique qui se distribuera dnrant les phénomènes de sporulation. Cependant il décrit dans le noyau, indépendamment dn nucléole, un réseau chromatique et il observe déjà plus correctement sa division qui n'est pas une karyokinèse, et qui n'est pas davantage une division directe puisqu'il y a disparition de la membrane. C'est un mode intermédiaire entre la mitose et la division directe. Avant cette division, le nucléole s'est désintégré, une partie de sa substance s'est dissoute dans le suc nucléaire et une autre partie est représentée dans le karyoplasma par un nombre très grand de granules.

Dans sou travail sur l'origine des nucléoles complexes des Protozoaires, qu'il propose d'appeler „Binnenkörper“, RHUMBLER (1893) traite de l'*Aggregata cberthi*, sans en avoir fait d'étude personnelle. Il examine longuement les résultats de SCHNEIDER et en propose une interprétation nouvelle. RHUMBLER croit d'abord avoir montré que les „Binnenkörper“ sont formés par l'aggrégation de nucléoles simples. Contre SCHNEIDER, il soutient que ces nucléoles simples naissent comme un cristoalloïde dans une solution mère, le suc nucléaire, puis qu'ils s'aggrègent en conglomérats. Il se forme ainsi une première masse autour de laquelle s'appliquent de nouvelles gouttelettes plus fluides, et les différences de viscosité expliquent pourquoi elles ne se foudent pas en nn seul corps homogène. La couche corticale serait donc de formation plus récente que la couche médullaire. La coagulation et la solidification de la goutte que forme l'écorce avant l'englobement complet de la masse interne expliquerait la présence du canal micropylaire.

Les idées de RHUMBLER sont appuyées par des considérations physiques susceptibles d'expliquer certains phénomènes, mais, appliquées au nucléole de *Aggregata*, elles sont manifestement fausses. La zone médnllaire n'est pas du tout une formation primitive, mais bien une formation secondaire consécutive à la vacuolisation d'un nucléole d'abord homogène.

Avec LABBÉ (1896) un certain nombre de détails concernant la structure se trouvent précisés.

Il voit le cytoplasme entouré d'une membrane, et décrit dans les aréoles du réseau, des granules plastiques pâles peu apparents qu'il interprète comme granules albuminoïdes en admettant que dans certaines conditions ils fournissent du paramylon.

Dans l'évolution du noyau, beaucoup de faits sont énoncés, parmi lesquels nous ne retiendrons que ceux qui nous paraissent admissibles.

Chez les jeunes *Klossia*, il reconnaît au noyau une membrane très mince percée de pores, un fin réticulum formé de granules achromatiques et de divers granules colorables (oxychromatine et basichromatine). Quant au karyosome, c'est d'abord une sphérule de basichromatine — ce que nous n'admettons pas. Cette sphérule, en s'altérant, devient aréolaire au centre et le développement d'une vacuole la transforme en une sphère creuse d'oxychromatine pourvue d'un micropyle, et dans la cavité de laquelle s'accablent des produits de désassimilation, granules et bâtonnets.

Il trouve exact le bourgeonnement interne décrit par SCHNEIDER et MINGAZZINI et montre qu'il s'agit là souvent d'un phénomène précoce.

Enfin, pour la première fois, sont décrits par lui les phénomènes prémitotiques. Il signale d'abord la présence de petits karyosomes secondaires basophiles appliqués étroitement contre la membrane nucléaire. Ce sont certainement nos corpuscules de pyrénine et de trophopyrénine qu'il n'a pas distingués les uns des autres (voir notre Pl. VII fig. 48 et 53). Puis „dans le corps même du noyau apparaissent de très fines fibrilles de chromatine pelotonnées et formant des files de granulations d'une délicatesse extrême et par suite difficilement colorables.“ C'est bien notre spirème achromatique ou notre spirème pâle. Et il a encore le mérite de montrer que la plus grande partie des éléments nucléaires „s'infiltré dans les mailles du cytoplasme tandis qu'au centre persiste une masse ronde ou ovoïde à peine colorable, renfermant de nombreuses granulations.“ Il a peut-être ainsi entrevu, sans toutefois la comprendre, la reconstitution du noyau précédant la mitose. Malheureusement les images de la division qu'il décrit ensuite avec fuseau et plaque équatoriale sont incorrectes. Les centrosomes qu'il figure ne sont pas de vrais centrosomes. Et il représente une réduction chromatique qui n'existe sûrement pas telle qu'il l'a vue. Nous retiendrons surtout qu'avec beaucoup de justesse, il homologue cette évolution nucléaire à celle des oeufs.

SIEDLECKI compare en les précisant une partie des résultats des auteurs précédents: structure alvéolaire du cytoplasme, réticulum chromatique des jeunes stades, avec membrane nucléaire très peu différenciée, karyosome avec deux couches de colorabilité différente dont l'une corticale serait de la vraie chromatine, apparition de filaments chromatiques au moment de la multiplication nucléaire chez le microgamétocyte ou au moment de la fécondation chez le macrogamète. Il attaque un certain nombre des résultats de LABBÉ parfois avec raison (centrosomes)¹⁾ mais aussi parfois à tort (membrane cytoplasmique dont il nie l'existence). Enfin il comprend le bourgeonnement d'une façon très spéciale. Pour lui, dans le noyan, la chromatine est accumulée d'une part en une couche périphérique et, d'autre part, dans la couche corticale du karyosome. Le karyosome secondaire servirait d'intermédiaire entre ces deux couches de chromatine. Nous ne partageons pas cette manière de voir qui d'après nous est fondée à la fois sur une interprétation erronée de phénomènes réels (pénétration de la chromatine dans le nucléole homogène des jeunes stades, bourgeonnement des nucléoles secondaires) et sur des structures critiquables. (Les figures B, C, D qu'il donne du noyan (page 810 texte) où l'on voit une grande area claire autour du nucléole, correspondent à des préparations dont la fixation est défectueuse).

Les images de la mitose et de la fécondation seront mieux interprétées par MOROFF que par nous. MOROFF (1906 a) a en effet mis en doute les interprétations de SIEDLECKI sur la fécondation des *Aggregata* et ses résultats résumés dans deux notes préliminaires ont complètement modifié la conception du cycle de ces parasites qui considérés jusque là comme des Coccidies, deviennent maintenant des Grégarines.

MOROFF observe le début de l'évolution chez le Poulpe. Le mérozoïte qui pénètre dans l'épithélium intestinal du Céphalopode a la même structure que dans les kystes mûrs de l'intestin des Crustacés. Son noyau est donc d'abord allongé et postérieur, puis il gagne le milieu du jeune parasite pendant que le nucléole (karyosome) se forme aux dépens de 4 à 5 grains de chromatine soudés ensemble par une substance qui les cimente. Progressivement, toute la chromatine du noyau passe dans le nucléole qui d'abord compact se vacuolise. Les stades qui suivent varient beaucoup selon les espèces, en particulier les stades de la mitose — résultat qui confirme

¹⁾ SIEDLECKI a raison de dire que LABBÉ n'a pas vu de vrais centrosomes, mais à son tour il se trompe en niant leur existence (v. nos figures).

les observations de BRASIL (1905) relatives aux *Monocystis* du Lombric.

Chez *Aggregata eberthi*, l'évolution nucléaire est même différente chez la Grégarine mâle et chez la Grégarine femelle. Chez le mâle (microgamécyte) le noyau est très faiblement colorable à la fin de l'accroissement, et c'est du nucléole fortement vacuolisé que dérivent les filaments chromatiques. Après avoir gagné la surface, le noyau se divise par un processus de mitose multipolaire, entrevu par SIEDLECKI, mais mal compris par cet auteur, qui, n'ayant pas vu les centrosomes et les fuseaux, a cru à un phénomène de division amitotique multiple.

Chez la Grégarine femelle, qui pour MOROFF n'est qu'un macrogamécyte (macrogamète de SIEDLECKI), la division est tout autre. Le centrosome ne se divise qu'une fois pour donner lieu à un très petit fuseau et l'on croirait avoir affaire à une mitose de maturation d'un oeuf de Métazoaire.

Avec les résultats obtenus sur *Aggregata eberthi*, MOROFF nous a fait connaître les variantes du processus chez d'autres *Aggregata* — les espèces sont nombreuses et il y en a au moins une douzaine. C'est ainsi qu'à la fin de l'accroissement, la chromatine peut sortir du karyosome sous la forme de gros et petits grains qui se répandent dans le noyau et dont une partie se dissout en communiquant au suc nucléaire une grande colorabilité. Or, par la suite, tantôt le karyosome se fragmente en petits et gros corpuscules dont le sort est variable, tantôt il donne naissance à des filaments chromatiques qui passent dans le cytoplasme où ils disparaissent, tantôt il y est rejeté sous la forme d'un corps pâle, très vacuolisé.

Ces recherches de SCHNEIDER, MINGAZZINI, LABBÉ, SIEDLECKI, MOROFF, si discordantes qu'elles soient, contiennent un certain nombre de résultats en accord avec ceux que nous avons fournis dans l'étude de la schizogonie. Par contre, nous annonçons des faits qui n'ont pas été signalés dans la sporogonie. On n'a pas décrit le rassemblement de la plus grande partie de la chromatine en un karyosome de trophochromatine qui pénètre dans le nucléole de pyrénine et détermine la formation d'un véritable noyau intranucléolaire. On ne savait que peu de chose sur l'évolution du spirème; enfin la reconstitution d'un nouveau noyau aux dépens d'une partie du premier n'était pas connue.

L'évolution nucléaire des autres Grégarines et Coccidies n'a pas été l'objet d'études aussi nombreuses et aussi approfondies que celle des *Aggregata* et la pénurie de documents rend inutile toute comparaison. Pour l'évolution du noyau des Grégarines, nous nous con-

tenterons de renvoyer le lecteur à la mise au point très précise que nous devons à LÜHE (1903). Rappelons seulement que la présence de vraie chromatine dans le nucléole a été signalée par beaucoup d'auteurs, mais tandis que la plupart d'entre eux la placent dans la couche corticale du nucléole, les colorations de MONTGOMERY (1898) semblent prouver qu'elle existe dans l'area centrale. En contradiction avec tous, BERNDT (1902) trouve cette chromatine distribuée partout dans le noyau sous la forme de grains très fins. Elle existerait ainsi aussi bien dans les diverses couches du nucléole que dans le réseau nucléaire. Nous ne pouvons admettre ces résultats de BERNDT tout en lui reconnaissant le mérite d'avoir signalé avant nous la persistance d'un réseau nucléaire achromatique durant toute l'évolution.

Mentionnons encore, et d'une façon toute spéciale, l'important travail de SIEDLECKI (1905) sur l'évolution nucléaire d'une Coccidie, *Caryotropha mesnili*. La jeune Coccidie sortant de la spore possède un noyau avec karyosome et réseau nucléaire bien distincts. Par le progrès du développement, le réseau nucléaire s'éclaircit et une partie de sa chromatine passe dans le cytoplasme. Alors le karyosome se différencie en deux couches, une couche corticale de chromatine qui deviendra fibrillaire et une couche médullaire vacuolaire avec grains colorables intervacuolaires. La couche corticale du karyosome se résout en filaments et restitue ainsi au réseau nucléaire sa réserve de chromatine tandis que la zone médullaire reforme un nouveau karyosome. Dans l'évolution des macrogamètes et microgamètes, le karyosome est expulsé et dégénère.

Passant ensuite en revue les formations homologues ou analogues chez les Protistes, SIEDLECKI montre que le karyosome de *Caryotropha* représente le macronucleus des Infusoires ou les véritables chromidies de GOLDSCHMIDT, c'est à dire la réserve de chromatine spécialisée pour la vie végétative. Cependant de même que certains noyaux contiennent les deux chromatines intimement fusionnées, il y a des karyosomes où coexistent la chromatine générative et végétative (*Trypanosoma noctuae*).

Dans une note toute récente, traitant le même sujet que SIEDLECKI, MOROFF (1907) se place à un autre point de vue:

Il fait d'abord remarquer que d'après les dernières recherches sur la structure du noyau, il existe sur le réseau achromatique, de la substance nucléolaire (plastine, pyrénine, paranauléine, etc.) dans laquelle sont englobés les grains de chromatine. Or, chromatine et substance nucléolaire ne sont que deux états d'une même substance, tantôt basophile, tantôt acidophile. La différence chimique entre

ces deux états est minime si même elle existe; et l'on trouve tous les passages entre nucléoles de plastine et nucléoles de chromatine. Dans l'évolution de l'*Aggregata*, on voit même le noyan tout entier d'abord fait de chromatine évoluer complètement en noyan „nucléolaire“ c'est à dire en noyan ne se colorant que par les couleurs acides et ce noyan nucléolaire redevient basophile par la suite. Dans son activité fonctionnelle, le noyan ne s'accroît pas aux dépens du protoplasma, mais, au contraire, c'est le noyan qui fournit au cytoplasme les éléments nécessaires à son développement, et le nucléole est l'agent de cette élaboration de la chromatine qui, retournant dans le cytoplasme, s'y unit à d'autres éléments pour former les fibrilles nerveuses et musculaires, la substance du cartilage ou de l'os, aussi bien que les différentes sécrétions. De même le vitellus, le paramyon et autres réserves cytoplasmiques, toutes les formations chromatiques du cytoplasme réunies sous le nom de chromidies (Mitochondries, trophospongies, appareil réticulaire) tirent leur origine de l'activité nucléolaire. Les grains basaux des cils, les blépharoplastes et les centrioles sont eux-mêmes des condensations de chromatine, souvent même de vrais nucléoles.

Les idées de SIEDLECKI comme celles de MOROFF représentent un ensemble de vues théoriques, fondées sur l'observation des faits, mais les dépassant et par cela même difficilement critiquables. Quand on dit que les grains basaux des cils ou les centrioles sont faits de chromatine, on émet une idée intéressante sans être en mesure de la démontrer. De même, les notions de chromatine végétative ou trophochromatine et de chromatine transmissible ou générative (idiochromatine) peuvent avoir une utilité provisoire. Nous avons des raisons de penser qu'elles ne sont pas définitives, et, ce que nous retenons, c'est que le langage actuel est tout à fait insuffisant, car on appelle du même nom de chromatine des substances complexes en perpétuel changement. Nous ne savons même pas si elles ont le caractère commun qu'on leur attribue, celui de contenir l'acide nucléique qui serait la cause de leur affinité pour beaucoup de couleurs dites basiques. Le mot de chromatine, comme on l'a dit souvent, n'a qu'un sens morphologique, et c'est ainsi que nous avons reconnu chez l'*Aggregata* un spirème de chromatine achromatique, dont la suite de l'évolution montrait l'importance et justifiait notre dénomination. Faut-il appeler idiochromatine la substance de ce spirème achromatique qui serait la chromatine transmissible? Soit. Mais alors, quand le spirème récupère sa chromaticité, on devrait lui appliquer un nom nouveau. De même pour la chromatine trophique

qui s'isoleraient dans le karyosome. L'amas chromatique qui pénètre dans la sphérule de pyrénine au début de l'évolution est sans doute d'une composition très voisine de celle des grains du réseau. Mais avec l'évolution nucléaire, cette chromatine intrancléolaire se modifie certainement. Appeler trophochromatine toutes ces substances qui se succèdent et se trient dans le nucléole, ce n'est pas affirmer quelque chose de précis. C'est tout au plus dire que ces substances colorables sont des formes dégradées de la chromatine première, qu'elles peuvent jouer un rôle dans la vie végétative (production des ferments et des matières de réserve) et aussi qu'elles ne représentent plus la chromatine transmissible, l'idiochromatine. Or justement nous n'adoptons pas cette conception trop absolue, puisque nous croyons que le spirème achromatique (idiochromatine sous sa forme première) s'incorpore la trophochromatine au moment où il récupère sa colorabilité. Cette vue gênera sans doute les partisans de l'individualité des chromosomes. Elle ne devrait cependant pas être repoussée par les Weissmanniens qui ne se laissent pas enserrer dans des formules étroites. Quoi de plus caractéristique de l'espèce, et de l'individu, quoi de plus héréditaire que le chimisme cellulaire, qu'on est convenu d'attribuer à la trophochromatine? Sans doute l'on peut soutenir, en invoquant l'exemple des Ciliés, que la trophochromatine dérive de l'idiochromatine dont elle s'isole; mais, puisque comme cela se passe pour tout noyau, la chromatine d'un microncléus en division est plus colorable qu'au repos, pourquoi ne pas attribuer ce changement de chromaticité à une absorption de trophochromatine qui, par cela même, deviendrait transmissible?

Nous ne nous attarderons pas à ces points de vue théoriques. Il nous paraît plus important de montrer que l'évolution nucléaire des *Aggregata*, d'apparence si spéciale, se ramène facilement à l'évolution nucléaire des œufs des Métazoaires.

Les anciens auteurs avaient déjà été frappés de la ressemblance de beaucoup de Sporozoaires avec les œufs des Métazoaires et l'on sait qu'ils appelaient Psorospermies oviformes les Coccidies et un certain nombre de Grégarines monocystidées. RUMBLER (1893), R. HERTWIG (1896), LABBÉ (1896), CUÉNOT (1901) ont insisté sur l'homologie probable de l'appareil nucléolaire des Protozoaires avec la tache germinative des œufs. LABBÉ en particulier s'est attaché à montrer combien les figures données par BORN, BRAUER, HENKING, etc. pour les œufs des Vertébrés, Hydriaires ou Arthropodes montrent les mêmes transformations nucléaires que les noyaux des *Aggregata* (= *Klossia*). Si nos figures sont assez différentes de celles de LABBÉ,

elles n'en sont pas moins confirmatives des idées qu'il a soutenues, et les recherches modernes sur les phénomènes nucléaires de la prématuration ne peuvent qu'appuyer et préciser les homologues entrevues par les auteurs précédents.

Rappelons en effet les principaux traits de cette évolution nucléaire des *Aggregata*.

Tout d'abord, comme dans un jeune oocyte, nous avons au premier stade un noyau avec nombreux grains de chromatine et un nucléole homogène. Puis nous voyons le réseau chromatique se raréfier pendant que le nucléole absorbe de la chromatine, phénomène connu dans le développement de l'oocyte, comme l'a bien montré R. HERTWIG (1896). On peut d'ailleurs homologuer les nucléoles doubles communs dans les œufs d'Annélides ou de Mollusques à ce corps karyosomien qui s'accrole au nucléole de plastine avant de se confondre avec lui. Sans doute le nucléole de l'*Aggregata* atteint une complexité de structure inconnue jusqu'ici, mais nous ferons remarquer que LUBOSCH (1902) et M^{lle} LOYEZ (1905) décrivent et figurent des „nucléoles capsulaires“ pareils à ceux que montrent nos préparations à l'hématoxyline au fer. Les nucléoles de ces œufs, colorés par la méthode de MANN, révéleraient peut-être le réseau de loline et les deux sortes de grains (trophopyrénine et pyrénine) que nous avons reconnus dans l'aire médullaire des nucléoles d'*Aggregata*.

Les premiers stades de la formation du spirème sont conformes aux faits observés par plusieurs auteurs et entre autres par JORDAN (1907) dans une note toute récente. Chez les Echinodermes, JORDAN observe un spirème délicat, qui se contracte en un peloton dense au voisinage du nucléole (synzesis de MAC CLUNG). Ce sont exactement les stades que nous représentons (fig. 18, 19). Durant ces phénomènes, on a noté également les changements de chromatocité du spirème ou des chromosomes, et, si nous ne pouvons signaler aucune description de l'union d'un spirème chromatique d'origine nucléolaire avec un spirème achromatique provenant du réseau nucléaire, c'est peut être parce que nous connaissons mal la bibliographie étendue des phénomènes de prématuration dans l'oogenèse. En tout cas, on a sûrement observé des phénomènes comparables. On sait très bien depuis CARNOY et LEBRUN (1897—98) que les nucléoles se résolvent en filaments ressemblant étrangement à de courts spirèmes chromatiques ou chromosomes. Le fait en lui-même n'est pas discuté et seule l'interprétation qu'en ont donnée ces auteurs a été vivement attaquée. Or, si les opinions sont très partagées, il n'en reste pas moins probable comme l'a soutenu R. HERTWIG (1896—98) que le nucléole

joue un rôle important dans la formation des chromosomes et leur fournit une grande partie de la matière chromatique qu'il détenait en réserve.

Dans une note préliminaire (1907), nous avons comparé cette union des spirèmes chromatiques et achromatiques à une karyogamie sexuelle, mais sans attacher à cette idée une importance théorique. Nous avons seulement voulu rappeler que chez les Protistes, on a déjà signalé l'hyperchromaticité de la chromatine mâle et l'hypo-chromaticité de la chromatine femelle, par exemple chez *Trypanosoma noctuae* (SCHAUDINN 1904) chez les *Monocystis* du Lombric (BRASIL 1905), chez les Actinomyxidies (CAULLERY et MESNIL 1906), chez les Hémogrégarines (PROWAZEK 1907)¹⁾, et, au surplus, les pronucleus mâle et femelle des Métazoaires présentent généralement ces caractères distinctifs. Cette comparaison nous a été aussi suggérée par les résultats de SIEDLECKI (1898 b) qui note aussi l'hyperchromaticité de ce qu'il considère comme chromatine mâle. Or, d'après MOROFF, la fécondation n'existerait pas au stade où la place SIEDLECKI de sorte que ce dernier aurait eu affaire, chez le gamonte d'*Aggregata*, à des phénomènes chromatiques analogues à ceux que nous décrivons chez le schizonte.

On n'a pas non plus décrit chez les Métazoaires la reconstitution d'un petit noyau au repos aux dépens du premier noyau. Cependant, si imprévu que soit ce stade qui n'est pas douteux, des phénomènes bien connus lui sont comparables.

Et, en effet, le stade qui précède la reconstitution, c'est-à-dire la concentration des chromosomes dans une zone nucléaire centrale a été décrit nombre de fois dans les œufs à gros vitellus et nous renvoyons le lecteur aux belles images qu'en donnent Mlle LOYEZ et LUBOSCH. Le „corps central“ de ce dernier auteur, c'est à dire la condensation des chromosomes sur la partie centrale du réticulum nucléaire qui est très fin et très dense, n'est pas loin d'être un nouveau noyau au centre du premier, et nous trouvons expulsée par ce mécanisme la plus grande partie du karyoplasme avec tous les nucléoles, de la même manière que chez l'*Aggregata* (Cf. notre Pl. V fig. 22, 23 aux fig. 15a, 17a de LUBOSCH). Quand cette concentration des chromosomes n'est pas très visible durant les phénomènes de prématuration, le rejet dans le cytoplasme de la plus grande partie du noyau ne s'en effectue pas moins au moment de la première mitose de réduction.

¹⁾ BRANDT (1885) a également signalé ces différences de chromaticité chez les anisospores des Radiaires, qui sont probablement des gamètes.

L'œuf de *Cerebratulus* étudié par KOSTANECKI (1902) et celui de *Chaetopterus* (LALLIE 1906) en fournissent une belle démonstration.

Enfin là où ces phénomènes ne paraissent pas exister, par exemple chez les Mammifères, on en retrouve, semble-t-il, les équivalents dans les transformations successives de la chromatine. Les recherches de WINIWARDER (1900) nous ont appris que dans le développement de l'ovocyte du lapin, le noyau a d'abord un réseau chromatique (noyau deutobroque), puis apparaissent un spirème délicat et des chromosomes (noyaux leptotène, synaptène, pachytène, diplotène) qui s'aboutissent nullement à la constitution d'une mitose, mais à la formation d'un nouveau réseau (noyau dictyé). N'est-il pas permis de penser que ce noyau dictyé correspond au petit noyau de reconstitution des *Aggregata*?

Cet ensemble de faits montre combien l'évolution nucléaire de l'*Aggregata* durant la croissance est comparable à celle d'un œuf de Métazoaire. Sans doute les phénomènes ne sont pas entièrement superposables et c'est seulement dans l'évolution d'autres Protozoaires qu'on les trouverait identiques. CUVÉNOT (1901) semble avoir vu chez *Diplocystis* la reconstitution d'un petit noyau ou micronucléus aux dépens du premier noyau. Le phénomène reste cependant incertain par ce qu'il n'a pas été suivi sans lacunes. En revanche, SCHAUDINN (1905) nous donne de la formation des noyaux sexuels chez *Amœba coli* une description qui concorde avec ce que nous observons chez les Grégarines des Céphalopodes. Son texte, malheureusement trop bref et qu'aucune figure ne précise, peut s'appliquer entièrement à l'évolution nucléaire d'*Aggregata eberthi*. Mais pourquoi parler, comme SCHAUDINN, de chromidium karyogène? C'est la formation même du petit noyau qui détermine le rejet du chromidium et non le chromidium qui donne naissance au noyau.

Quant à la constitution de la première mitose, elle n'est pas la même qu'une mitose d'œuf de Métazoaire, et ce qui est surprenant, c'est qu'elle y ressemble autant. Nous retrouvons d'abord chez l'*Aggregata* l'émigration du noyau à la périphérie, en un point que nous pouvons appeler le pôle germinatif. Il se produit en ce point une légère invagination et KOSTANECKI en signale une pareille dans l'œuf de *Cerebratulus*. En outre, dans cette première mitose d'*Aggregata*, le fait le plus remarquable est la transformation du noyau réticulé en chromosomes doubles, formés soit de deux filaments parallèles entièrement distincts, soit de filaments recourbés en U comme dans les noyaux diplotènes. On est bien tenté dès lors de penser à une mitose de réduction et cela d'autant plus que la deuxième mitose suit la

première sans stade de reconstitution de noyan au repos. Mais alors la réduction chromatique ne pourrait plus se passer là où la place POEHLER (1904) chez les Grégarines et le gamonte dans toute son évolution n'aurait que des noyaux réduits, tel le gamétophyte d'une Cryptogame vasculaire.

Nous ne sommes pas en mesure de nous prononcer sur cette question importante. Il nous a paru qu'elle ne pouvait être traitée que par l'étude simultanée du schizonte et du gamonte, d'autant plus que SIEDLECKI, chez le gamonte, décrit et représente des chromosomes analogues à ceux que nous trouvons à la fin de la schizogonie.

V. La multiplication des noyaux et la formation des schizozoïtes.

Historique.

Sur l'évolution schizogonique du kyste des *Aggregata* à partir de la première mitose, nous n'avons que des données très incomplètes. FRENZEL (1885 a), qui, le premier, décrit les kystes mûrs, s'est complètement mépris sur leur développement. Il considère en effet les kystes gymnosporés cœlomiques comme le terme de l'évolution de kystes intestinaux renfermant plusieurs Grégarines. Il fait naître ainsi les germes du contenu granuleux de ces Grégarines eukystées dont les membranes se résorbent peu à peu et croît en outre qu'ils apparaissent, non pas simultanément, mais au fur et à mesure de la résorption du reliquat. C'est là une erreur grave puisqu'elle conduirait à rapprocher ces êtres des Sarcosporidies. En somme, il n'a vu que le stade final, le kyste rempli de schizozoïtes, et la description qu'il en donne est inexacte. Le noyau des germes n'est pas bien représenté et la destinée des reliquats est méconnue.

Dans les deux notes où nous décrivons des espèces nouvelles d'*Aggregata* (LÉGER 1901, LÉGER et DUBOSCQ 1903) nous attribuons également à une même espèce de Grégarine les kystes cœlomiques et les Grégarines intestinales et nous pensons que les kystes cœlomiques proviennent d'une conjugation. Cependant, nous représentons correctement des stades végétatifs uninucléés déjà cœlomiques avec cytoplasma chargé de paramylon et des kystes mûrs montrant la disposition radiaire des schizozoïtes autour des reliquats.

C'est à GEOFFREY SMITH (1905) que revient le mérite d'avoir indiqué les grandes lignes de l'évolution des kystes. Il montre qu'il n'y a pas trace de conjugaison, la Grégarine cœlomique ne possédant qu'un seul noyau au début de la sporulation. Ce noyau se divise et donne à la périphérie du kyste un cercle de noyaux qui, au début, ne prennent pas les colorants nucléaires, mais récupèrent peu à peu leur colorabilité au fur et à mesure de leur multiplication. Lorsque toute la surface du kyste est couverte de petits noyaux, des invaginations se produisent en divers points et conduisent à la formation d'anneaux de noyaux, disposés autour d'îlots de substance résiduelle. Les sporozoïtes se forment aux dépens de ces anneaux et l'auteur pense qu'après la rupture du kyste, ils deviennent libres dans la cavité générale du Crabe, où ils changent de forme et de structure.

Nous avons confirmé dans des notes récentes (1906^a, 1906^b) les principaux résultats de G. SMITH. Il importe maintenant de les compléter.

Multiplication des noyaux.

Nous avons admis, dans le chapitre précédent, que les deux premières mitoses se succédaient sans stade de repos en raison de l'extrême précocité du dédoublement des figures centrosomiales (Pl. V fig. 26). Nous ne pouvons toutefois donner la preuve de cette assertion qui reste hypothétique, car il est bien difficile de réunir tous les stades qui montrent sans lacunes comment se déroulent ces phénomènes fugitifs. En tout cas, on peut affirmer que ces deux premières divisions se succèdent très rapidement et que, à la suite de la deuxième, les noyaux reviennent au repos en présentant une structure très particulière. Ils sont à peu près entièrement achromatiques et d'autant plus difficiles à distinguer que le cytoplasme germinatif, chargé de grains chromiaux, est plus coloré qu'eux. Situés à la périphérie, ils sont allongés dans un plan parallèle à la surface et toujours extrêmement irréguliers, bosselés, comme amœboïdes, exagérant ainsi la forme du noyau de reconstitution. Une membrane mince les limite, et, à leur intérieur rempli d'un suc légèrement acidophile coagulé en masse homogène, on perçoit un réseau dense délicat, à peine colorable, avec des épaississements aux points d'entrecroisements des mailles, qui sont étirées dans le sens de la plus grande longueur de noyau, c. à d. parallèlement à la surface de la Grégarine. Comme corpuscules chromatiques, un certain nombre de karyosomes (de 3 à 6 en moyenne) souvent rangés en ligne selon le grand axe du noyau (Pl. VI fig. 27).

A ce stade, le cytoplasme de la Grégarine possède la structure qu'il conservera durant la plus grande partie de l'évolution du kyste. Très dense dans la mince couche périphérique, il est, dans tout le reste de la cellule, composé d'alvéoles larges déterminées par les grains de paramylou dont il est bourré. Les mailles de ces alvéoles paraissent faites d'une substance hyaline, l'alvéoliue de FRENZEL, dans laquelle sont inclus des microsomes cytoplasmiques peu colorables et des grains sidérophiles chromidiaux qui, par places, sont groupés en amas denses (Pl. VI *m* fig. 28). Ces grains chromidiaux sont généralement nombreux dans la zone périphérique, puis autour des noyaux, et enfin, çà et là, en des plages isolées qui sont tellement chromatiques qu'elles simulent des noyaux amœboïdes ou mal fixés. On ne confondra pas avec ces grains chromidiaux, des sphérules plus grosses, réfringentes, se teignant en gris par l'hématoxyline ferrique, répandues dans tout le cytoplasme et qui semblent être la trophopyréuine expulsée du noyau. Enfin, en une certaine zone superficielle, qui paraît correspondre surtout aux points où la membrane est soulevée et plissée, on aperçoit des petites élevures très sidérophiles (Pl. VI *e* fig. 27). Il est possible que ces formations existent sur toute la surface et qu'elles ne soient ainsi rendues visibles qu'aux points où leur coloration a été facilitée par le soulèvement de la membrane, mais nous ne pouvons l'affirmer. Quant à leur signification elle reste énigmatique. Peut-être représentent-elles des rejets de matière chromidiale correspondant à une sorte d'épuration nucléaire, car nous ne les voyons qu'après les premières mitoses.

Lorsque les premiers noyaux que nous venons de décrire vont entrer en division, les centrosomes, invisibles à l'état de repos, deviennent très apparents (Pl. VI fig. 29). Ils ont une forme conique ou en mamelon avec un centriole à leur sommet et, à de forts grossissements, paraissent striés. Les mitoses semblent s'effectuer comme la première. On ne voit pas d'autres fibres fusoriales que celles qui portent la chromatine et les chromosomes sont des filaments moniliformes, parfois d'aspect moussu, et de longueur inégale. Parmi ceux-ci, il y en a toujours un beaucoup plus long que les autres et qui ne se coupe que tardivement après l'écartement complet des noyaux-fils. Nous l'appelons chromosome axial et nous le verrons avec plus de netteté dans les mitoses suivantes (Pl. VI fig. 29, 34).¹⁾

¹⁾ Nous croyons que les chromosomes sont au nombre de 5 dans ces mitoses, mais nous ne pouvons l'affirmer.

Durant toute la division, le karyoplasme persiste sous la forme d'une plage homogène, légèrement acidophile, dans laquelle sont plongés les chromosomes et un certain nombre de karyosomes qui se retrouvent dans les noyaux-fils. Cette mitose primitive est donc bien intermédiaire entre la division directe et la division indirecte. Fait important, les chromosomes en se formant récupèrent une assez grande chromatocité (exagérée toutefois sur la figure). Ils ne représentent donc pas seulement les éléments du réseau nucléaire orientés et étirés. Ils possèdent en plus une certaine quantité de chromatine, récupérée à la façon des chromosomes d'une mitose de métazoaire, et on est tenté d'admettre qu'ils l'empruntent à certains karyosomes du noyau au repos. Ceux-ci se trouveraient ainsi peu à peu absorbés par les mitoses successives et leur disparition progressive vient en effet à l'appui de cette manière de voir. Notons aussi que les chromidies, très abondantes dans les premiers stades, disparaissent peu à peu au cours de l'évolution du kyste, ce qui nous porte à penser qu'elles fournissent également aux noyaux un apport de matière chromatique.

Tous les noyaux issus des premières mitoses restent d'abord périphériques (Pl. VI fig. 30) et ainsi se trouve réalisé un stade que l'on peut comparer au blastoderme d'un Arthropode, comparaison déjà faite par GRASSI (1900) pour un stade analogue du *Plasmodium* de la Malaria. Ces noyaux, nombreux, sont assez régulièrement distribués à la surface et possèdent un centrosome bien visible, car il est plus coloré que la plupart des grains nucléaires. Ce centrosome se montre comme une petite saillie placée immédiatement au-dessus du noyau au repos et au-dessous de la membrane.

Les noyaux sont déjà devenus plus colorables et contiennent, à côté d'épaississements du réseau encore très peu chromatiques, des grains de chromatine assez fortement sidérophiles et de grosseur variable. On n'en trouve plus cependant qui méritent vraiment le nom de karyosome. En raison de l'abondance des chromidies péri-nucléaires, certaines préparations démontrent mal la limite de ces noyaux, dont la membrane, très mince, ne paraît être que l'extension de l'archoplasme centrosomien autour du réseau chromatique, ainsi qu'on le verra plus nettement aux stades suivants.

C'est alors qu'en divers points de la Grégarine qu'il est difficile de préciser, apparaissent des invaginations étroites, toujours bordées de noyaux. Il en résulte que les noyaux, en se multipliant, restent toujours en contact avec la surface libre sur laquelle préexistent les cônes centrosomiers avec leurs centrioles apicaux. Comme ces

invaginations s'enfoncent dans le cytoplasme selon un trajet sinueux on ne les suit pas entièrement sur une seule coupe qui n'en montre souvent qu'une section transversale (Pl. VI fig. 31).

Dès lors, la multiplication nucléaire se poursuit activement selon le mode de mitose déjà décrit. Le noyau qui se prépare à la division semble un filament moniliforme enroulé. A cette phase de spirème (qui n'est pas certaine, car il est difficile d'affirmer la continuité du filament) succède l'écartement en deux étoiles-filles c. à d. l'anaphase dans laquelle on a deux rosettes composées de quelques chromosomes moniliformes dont la plupart sont courts, un ou deux plus longs et enfin un long chromosome axial caractéristique, unissant les deux noyaux-fils jusqu'à leur reconstitution presque complète.

Ce que nous appelons chromosome axial est, peut-être, le fuseau central de SCHAUDINN et de beaucoup de protistologues, terme équivoque pour une formation qui n'est pas d'origine centrosomienne comme le fuseau central des mitoses de Métazoaires et qui nous paraît de même nature que les autres chromosomes. Nous devons toutefois faire remarquer que l'appellation de „chromosome axial“ semble impliquer que ce chromosome d'union occupe l'axe de la figure de division alors qu'en réalité il est orienté comme les autres chromosomes. On pourrait dire plus exactement que tous les chromosomes sont les amorces d'un fuseau chromatique discontinu dont le chromosome axial est la seule fibre continue. Il est déjà d'ailleurs bien représenté comme tel par SIEBLECKI (1898 b) dans les mitoses des stades homologues de la gamogonie.¹⁾

Formation des schizozoïtes.

Le progrès du processus d'invagination a pour résultat de découper en quelques gros cordons bordés de noyaux, le cytoplasme de la Grégarine (Pl. VI fig. 32). Mais comme les invaginations se rejoignent, les cordons sont bientôt à leur tour divisés en îlots ou boudins (Pl. VI fig. 35) toujours couverts de noyaux. La multiplication nucléaire est alors terminée. Chaque noyau avec son centrosome deviendra le centre de formation d'un schizozoïte et les schizozoïtes en se développant vont rayonner autour des îlots cytoplasmiques comme les pétales d'une fleur (Pl. VI fig. 36).

An cours des divisions qui se succèdent, les noyaux ont peu à

¹⁾ Ces lignes étaient écrites avant la publication du mémoire de SCHELLACK (1907). Voir notre Post-scriptum.

pen récupéré leur chromaticité. Encore très pâles au début de invaginations, ils apparaissent en effet, après la formation des cordons serpentiformes, chargés de cette chromatine excessivement colorable qui caractérisera le schizozoïte.

L'individualisation des schizozoïtes commence dès que cesse la multiplication nucléaire c. à d. dès l'apparition des cordons serpentiformes. A ce stade tous les noyaux sont surmontés d'un petit cône de substance archoplasmique réfringente qui s'accroît peu à peu (Pl. VI fig. 35). La région apicale de ce cône centrosomien est sidérophile et correspond sans doute à une condensation plus grande de la substance archoplasmique dans laquelle on peut toujours colorer un grain simple ou géminé qui est le centriole. De ce grain part un axe faiblement colorable se perdant dans la chromatine du noyau. Celle-ci est disposée en un réseau grossier entouré plus ou moins complètement par la substance archoplasmique. Il semble que l'on ait déjà là une petite cellule dont le cytoplasme est encore si réduit qu'on ne distingue que le noyau et le centrosome, ou même qu'il n'y ait pas d'autre cytoplasme que l'archoplasme. Cependant cette petite cellule n'est pas limitée du côté du reliquat cytoplasmique dont elle peut absorber directement certaines substances sans filtration osmotique.

Les premiers stades de croissance du schizozoïte paraissent ainsi un phénomène d'accroissement du cône archoplasmique, et quand le schizozoïte est à demi-formé (Pl. VI fig. 35) toute la partie distale libre, ébanche du corps de l'élément, semble encore réduite à l'archoplasme. A ce moment on distingue plus nettement la différenciation axile, colorable. Peu à peu, pendant l'allongement qui continue, se forme du cytoplasme ordinaire et le schizozoïte atteint progressivement sa forme définitive.

Un schizozoïte dont le développement est à peu près achevé (Pl. VI fig. 37) est un corpuscule allongé, arqué, dont la partie cytoplasmique occupe une plus grande étendue que la partie nucléaire. On y distingue en avant, c'est à dire à l'extrémité de la région distale, un petit mucron clair, finement granuleux, surmontant une zone réfringente en cône surbaissé, l'archoplasme, qui est légèrement sidérophile. Ainsi cette extrémité antérieure du schizozoïte qui sera la partie la plus contractile et la plus mobile est entièrement archoplasmique, fait à rapprocher de la formation des myonèmes et du flagelle de *Trypanosoma noctuae* aux dépens d'un fuseau de division (SCHAUDINN 1904).

En arrière de l'archoplasme, vient la zone cytoplasmique pure avec un amas de granulations sidérophiles qu'une vacuole sépare du noyau. Sur certaines préparations, ces granulations simulent un

second noyau moins colorable au dessus du vrai noyau hyperchromatique. Elles sont sans doute issues du noyau et, s'il en est ainsi, le cytoplasme de cette jenne cellule tirerait son origine du complexe noyau-archoplasme. La région postérieure du schizozoïte est à peu près entièrement occupée par le noyau très allongé, composé d'un réseau de chromatine très vivement colorable et ne montrant ni membrane, ni linéine, ni nucléole de plastine. Le schizozoïte adhère au reliquat par un pédicule court, mais large, de cytoplasme dense, et il ne s'en détache qu'après la disparition du paramylon de la Grégarine mère.

Tant que les schizozoïtes restent attachés au reliquat, leur évolution ne doit pas être considérée comme terminée, bien que déjà ils soient sans doute capables de se développer dans le Céphalopode qui les absorbe. Le stade ultime est caractérisé par le détachement des schizozoïtes du reliquat et leur éparpillement dans le kyste, où ils se groupent souvent en faisceaux. Le reliquat représenté par des sphères granuleuses et alvéolaires est alors très réduit par suite de la disparition du paramylon et refonlé vers l'un des pôles du kyste (Pl. VI fig. 41).

Ces schizozoïtes libres mesurent en moyenne 11μ de long sur $1 \mu 8$ de large dans l'espèce qui nous occupe. Leur structure est la même que lorsqu'ils sont encore attachés aux reliquats, à cela près que la chromatine de leur noyau est plus condensée. Ils montrent avec netteté une différenciation axile sidérophile naissant de la zone centrosomienne pour se terminer au niveau de la vacuole qui surmonte le noyau (Pl. VI fig. 40), tandis que les grains chromidiaux sont en voie de résorption. Notons que ces détails ne sont visibles que dans quelques préparations. Il serait, en conséquence, imprudent d'en préciser l'ordre évolutif et de dire, par exemple, que les grains chromidiaux ont contribué à former l'axe sidérophile du schizozoïte mûr.

En décrivant le développement du schizozoïte, nous avons laissé de côté les transformations du cytoplasme grégarinien et de la membrane kystique. C'est qu'à la vérité elles sont minimes. Pendant toute cette évolution, le cytoplasme conserve à peu près la même structure et on décèle la présence de paramylon jusqu'à la formation complète des schizozoïtes. Seules, des sphérules sidérophiles à contour irrégulier et que nous croyons être des produits d'excrétion, paraissent plus nombreuses. Mais ce n'est peut-être là qu'une apparence due à ce que, le paramylon étant peu à peu absorbé pour la nutrition des schizozoïtes, les grains d'excrétion deviennent plus visibles et se tassent à mesure que se condense le reliquat.

Dès le début des invaginations (Pl. VI fig. 31) la membrane du kyste acquiert une certaine indépendance et, sur plusieurs points, paraît se détacher du cytoplasme qui l'enveloppe. En tout cas elle ne participe jamais aux enfoncements et déconpements de l'organisme. Dans les premiers stades, elle apparaît chez les Grégarines à membrane épaisse (Grégarines mâles?) comme une membrane homogène à double contour. Puis, sa face interne devient plus colorable, se différencie et tend à s'isoler par délamination (Pl. VI fig. 31). On a alors une paroi interne très mince qui s'applique toujours étroitement sur la Grégarine en développement et, aux stades terminaux, se détache complètement de la paroi externe, laquelle se confond avec le revêtement de phagocytes qui l'épaissit (Pl. VI fig. 35, 36).

Les deux sortes de schizontes et les Grégarines à membrane mince.

Nous avons fait remarquer dans les chapitres précédents que, dans nos infections artificielles, nous obtenions côte à côte deux types de schizontes: les uns petits à membrane épaisse (peut-être des formes mâles) que nous avons pris comme exemple dans notre étude de la schizogonie, et les autres grands, à membrane mince, qui sont peut-être les formes femelles. La multiplication nucléaire qui préside à la schizogonie paraît se passer de la même façon chez les deux sortes de schizontes et les différences entre les deux évolutions ne sont fonction que des différences de volume des parasites.

Chez les Grégarines à membrane mince qui sont beaucoup plus grosses que les Grégarines à membrane épaisse, les invaginations qui suivent le stade de pseudoblastoderme sont plus nombreuses et les cordons serpentiformes plus complexes. Ces lobulations et déconpements aboutissent à la formation de 15 à 25 gymnospores ayant chacune la taille et l'aspect de celles des Grégarines à membrane épaisse (Pl. VI fig. 39). Toutefois les schizozoïtes paraissent avoir quelques caractères spéciaux. De même longueur que les autres (10 à 11 μ) ils sont un peu plus larges, d'où leur aspect plus trapu. Leur noyau également postérieur sans être moins long est aussi plus large et, par conséquent, plus volumineux. Enfin c'est surtout chez ces schizozoïtes que nous avons vu avec une grande netteté la différenciation axile sidérophile, décrite plus haut.

VI. Evolution abortive des *Aggregata* de la Seiche chez les *Portunus* et autres Crustacés décapodes.

Comme nous l'avons vu, l'*Aggregata eberthi* se développe indifféremment dans le *Portunus arcuatus* [LEACH] et le *Portunus depurator* [PENN]. Il en est sans doute de même chez *Portunus holsatus* [FABR.], où nous avons noté la réussite complète d'infections datant de 15 jours ou moins. Cependant, parmi les nombreuses Grégarines qui poursuivent leur développement dans ces hôtes favorables, certains individus succombent, et nous devons rechercher la cause de leur mort.

De la mauvaise qualité des germes il ne peut être question; toute spore qui s'ouvre est mûre et met en liberté des sporozoïtes bien vivants, et dans nos expériences nous avons toujours vérifié le succès du début de l'infection en constatant la présence de valves des spores ouvertes parmi les excréments. Or, avec ces coques vides, on observe des sporozoïtes libres rejetés au dehors. Ainsi tous les germes mis en liberté ne pénètrent pas dans l'épithélium. Ces sporozoïtes expulsés sont-ils paralysés ou tués par l'action du suc intestinal? Non, car ils sont mobiles et nous devons penser plutôt qu'ils sont sortis de la spore trop tard, quand les résidus alimentaires ont déjà gagné le rectum, ce qui ne demande que quelques heures chez un animal affamé.

Si l'infection réussit mal, et cela arrive assez souvent pendant l'hiver, la cause n'en doit pas être attribuée à cette expulsion des sporozoïtes qui n'est jamais complète. On n'expliquerait pas non plus l'insuccès par la dégénérescence des germes dans l'épithélium où ils pénètrent. En admettant que cette dégénérescence existe chez les *Portunus*, ce qui reste possible, elle n'a pas l'importance qu'elle prendra chez certains Crustacés comme *Inachus*, dont nous parlerons tout à l'heure. Ce qu'il semble, c'est qu'il y ait deux moments critiques dans l'évolution des Grégarines chez les *Portunus*: le début de la croissance et le début de la multiplication nucléaire.

An début de la croissance, on voit des jeunes Grégarines déjà larges de 7 à 8 μ , mais n'ayant pas plus de 16 μ de longueur, qui sont englobées par des phagocytes dans le tissu périintestinal où elles se sont installées. Le parasite a son cytoplasme finement granuleux sans inclusions et le noyau est réduit à un gros karyosome vacuolisé au centre et entouré d'une auréole claire. Un phagocyte est étroitement adhérent au parasite et paraît même confondre son cytoplasme avec lui, tandis que d'autres phagocytes

appliqués les uns sur les autres en écaille d'oignon, l'enkystent à la façon ordinaire (*k* fig. 6 texte). Au bout de peu de temps, le parasite n'est plus reconnaissable et se trouve réduit à une masse hyaline, rendue très colorable par la substance du karyosome qui l'infiltré.

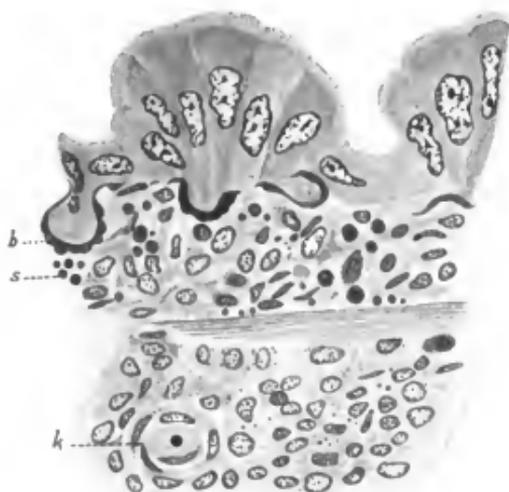


Fig. 6.

Fragment de coupe de l'intestin moyen de *Portunus depurator* (LEACH) au moment de la dégénérescence de la basale. $\times 850$.

b basale; *s* sphérules de dissolution de la basale; *k* début de kyste phagocytaire.

Vers la fin de la croissance, et surtout au début de la multiplication nucléaire, les Grégarines peuvent être atteintes d'une dégénérescence dont nous n'avons pas suivi toutes les phases. Elle semble d'abord limitée à la périphérie, qui, frappée de nécrose, devient brunâtre et finalement — sans doute après un envahissement par les leucocytes qui digèrent le paramylon et subissent eux-mêmes la nécrose —, la Grégarine est transformée en blocs et grumeaux d'une matière pigmentaire résiduelle. On ne trouve pas autour de ces Grégarines en régression l'enveloppe kystique de phagocytes qui caractérise la dégénérescence des jeunes stades.

Quelle est la cause de ces dégénérescences?

Un fait à noter d'abord, c'est que durant tout le stade de croissance, la Grégarine qui se développe normalement reste libre dans

les cavités du tissu conjonctif et n'attire pas les phagocytes. Pour devenir leur victime elle doit être déjà malade et altérée. En revanche, quand la croissance est terminée, un certain nombre de globules sanguins — globules sans granulations ou globules à granulations éosinophiles — s'appliquent sur la surface du parasite et doublent sa membrane d'une enveloppe kystique, qui reste longtemps très mince et ne s'épaissit qu'autour des vieux kystes. C'est que, durant la croissance, la Grégarine a des échanges actifs avec le milieu dont elle tire sa nourriture, et ses excréments éloignent sans doute les amœbocytes. A la fin de la croissance, sa membrane devient probablement moins perméable et le parasite reste sans action vis-à-vis des globules sanguins qui l'englobent comme ils feraient d'un corps inerte. De là un moment critique, pour peu que la venue des phagocytes détermine un trouble de nutrition.



Fig. 7.

Photogramme d'une coupe d'intestin de *Portunus depurator* L. après infestation d'*Aggregata* datant de 40 jours.

La plupart de ces remarques ont été déjà faites au sujet du développement gamogonique des Eugrégarines et en particulier par CUÉNOT (1901) et par nous (1902) pour *Diplocystis major*, la Grégarine céloémique du Grillon domestique.

Les phagocytes n'entrant en action qu'après une altération des Grégarines qu'ils n'ont pas causée, comment expliquer alors ce début

de dégénérescence de certains parasites chez l'hôte où ils peuvent normalement se développer? Peut-être faut-il l'attribuer à un certain état d'inanition, à un défaut de nutrition. En effet, durant l'hiver, époque où les *Portunus* en captivité se nourrissent très mal, les dégénérescences sont nombreuses. Et on les trouve nombreuses aussi, même durant la belle saison, quand des *Portunus* richement infestés n'ont pas l'alimentation nécessaire.

A ce propos, nous devons insister sur les curieux phénomènes de compression que subissent les Grégariques dans les infections intensives. Le succès des expériences est parfois si complet qu'autour de l'intestin s'étagent 10 à 15 couches de Grégarines du même âge (fig. 7 texte). Elles sont si tassées et si serrées, qu'au lieu d'être ovoïdes, elles deviennent polygonales, ou bien s'allongent à un pôle en pain de sucre, ou bien sont rétrécies au milieu en bissac, prenant, en un mot, les formes irrégulières que peuvent déterminer des pressions inégales et réciproques. On remarque avec surprise que le noyau de ces Grégarines comprimées, toujours situé loin de la membrane,



Fig. 8.

Conce partielle d'intestin de *Portunus depurator* L. après infestation intensive. Grégarines comprimées montrant les déformations nucléaires.

au centre de figure du parasite, supporte rigoureusement les mêmes pressions que la surface et en reproduit exactement les déformations. Seul le nucléole, à forte tension superficielle, garde sa forme sphérique (fig. 8 texte).¹⁾ GIARDINA (1903) a étudié dans les cellules des Méta-

¹⁾ Beaucoup d'autres espèces de Grégarines présentent à certains stades, des déformations nucléaires. En particulier, beaucoup de sporadins ont des noyaux

zoaires et particulièrement dans les œufs, des cas de déformation nucléaire, comparables et l'explication qu'il en donne est valable pour les Grégarines. Ici, tout comme dans les œufs chargés de vitellus, le cytoplasme se trouve bourré de sphérules de paramylon presque solides, incompressibles, et comme le noyau, corps visqueux sans membrane différenciée, n'a pas de pression interne supérieure à celle du milieu qui l'entoure, il reproduit entièrement les déformations subies par ce sac de balles résistantes qu'est la cellule grégarinienne.

Il semblerait a priori que de fortes déformations devraient gêner le développement des parasites qui les subissent et on pourrait leur attribuer les dégénérescences dont la cause reste obscure. Mais un examen attentif montre qu'il n'en est rien. Les Grégarines déformées et comprimées restent vivantes jusqu'à la fin de leur développement tandis que la plupart des Grégarines nécrosées ont conservé une forme régulière.

Si l'on ne craignait pas le paradoxe, on dirait même que les Grégarines se développent d'autant mieux qu'elles sont plus nombreuses et plus serrées. Et en effet c'est à peine si quelques phagocytes très comprimés peuvent s'insinuer entre elles. Par là même elles échappent au stade critique de la fin de la croissance. En revanche, pour que leur développement soit assuré, le *Portunus* doit absorber une nourriture très abondante. Que cette nourriture fasse défaut, le parasite sentira le désavantage de la vie en société. C'est pour cela sans doute que dans certains infections intensives — pas dans toutes — on trouve à la fin de l'évolution une proportion assez grande de Grégarines dégénérées.

Les *Aggregata* de la Seiche qui se développent indifféremment, comme nous venons de le voir, chez divers Portunidés, ne paraissent pas réussir à évoluer chez *Portunus puber* [L.] que l'on ne trouve d'ailleurs jamais infesté dans la nature.

A Roscoff, nous avons fait manger des estomacs de Seiche à plusieurs *Portunus puber*. La digestion se passe vite chez ces animaux quand ils sont affamés. Moins de 5 heures après l'absorption, ils expulsent un long tube de matières fécales contenant les spores d'*Aggregata*. Beaucoup de ces spores sont ouvertes et parmi leurs valves vides, on rencontre des sporozoïtes vivants rejetés avec les

cubiques (*Frenzelina*) ou fusiformes (*Selenidium*) résultant d'un aplatissement dans le sens du grand axe de la Grégarine. De telles déformations expriment encore le peu de résistance du noyau aux pressions qu'il supporte.

excréments. Dans l'intestin, les sporozoïtes en liberté sont peu nombreux, sûrement moins nombreux que dans les *Portunus depurator* soumis aux mêmes expériences. Le suc digestif des *Portunus puber* est-il moins actif? Ou bien le temps moins long pendant lequel les aliments sont en contact avec ce suc suffit-il à expliquer cette première cause de résistance à l'infection? Des expériences plus précises que les nôtres pourraient seules répondre à ces questions.

Quoiqu'il en soit, il y a néanmoins début d'infection, et pourvu qu'on ouvre le *Portunus* moins de 10 jours après l'absorption des kystes sporulés, on trouvera des jeunes stades d'*Aggregata* dans le tissu lymphoïde périintestinal. Mais, en même temps, on remarquera un grand nombre d'enkystements phagocytaires de défense, avec stades de début de dégénérescence des Grégarines, tels que nous en avons décrit chez le *Portunus depurator*. Nous ne croyons pas que dans le *Portunus puber*, les jeunes *Aggregata* puissent dépasser la taille de 20 μ .

Nous avons tenté de communiquer les Grégarines de la Seiche à d'autres Crustacés que les Portunidae, en particulier à *Inachus dorsettensis* [PENN.]; *Stenorhynchus phalangium* [PENN.]; *Carcinus maenas* [L.], *Cancer pagurus* [L.], *Homarus gammarus* [L.], *Palinurus vulgaris* [LATE.], *Eupagurus bernhardus* [L.], *Eupagurus prideauxi* [LEACH], *Eupagurus cuanensis* [THOMPS.], *Pagurus arrosor* [HERBST]. Dans aucun de ces animaux les infections n'ont réussi, mais dans tous sans exception les spores s'ouvraient plus ou moins. Chez la Langouste, qui paraît l'animal le moins favorable, on rencontrait encore 7 à 8 p. $\%$ de spores ouvertes.

Fait à retenir, la plupart des Crustacés sur lesquels nous avons expérimenté peuvent être infestés dans la nature. Ainsi nous avons revu des kystes celomiques d'*Aggregata* chez *Inachus dorsettensis* où G. SMITH (1905) les a décrits, chez *Carcinus maenas* où ils ont été observés par FRENZEL (1885 a). *Eupagurus prideauxi* en est atteint partout, à Banyuls, à Cette, à Roscoff et à Luc-sur-mer. On peut encore trouver infestés: à Roscoff, *Stenorhynchus phalangium* et *Homarus gammarus*; à Cette, *Pagurus arrosor*; à Banyuls, *Eupagurus cuanensis*; à Cavalière, *Pachygrapsus marmoratus*. Il est probable que les kystes trouvés dans ces animaux correspondent à des espèces d'*Aggregata* du Poulpe ou d'autres Céphalopodes. Et à ce propos, nous noterons que les spores des diverses espèces du Poulpe s'ouvrent indifféremment dans beaucoup de Crustacés décapodes, tout comme les *Aggregata* de la Seiche. MOROFF nous a appris que les spores

des *Aggregata* du Poulpe s'ouvrent dans le *Portunus corrugatus*. Dans le même animal s'ouvrent aussi les spores des *Aggregata* de la Seiche. Chez tous les Décapodes cités plus haut nous avons de même observé la déhiscence des spores des *Aggregata* du Poulpe. De cette déhiscence constante des spores il n'y a rien à conclure pour la suite du développement.

Pourquoi donc une espèce donnée d'*Aggregata* ne paraît-elle se développer que dans les Décapodes d'un même genre ou d'une même famille?

Tout d'abord les faits précédents nous montrent que les sucs digestifs ouvrant toutes les spores ne jouent aucun rôle dans l'immunité. En cela les *Aggregata* ne se comportent pas comme les Eugrégarines, chez lesquelles la déhiscence des spores n'est déterminée que par le suc de l'hôte ordinaire ou d'une espèce très voisine.

Peut-on penser que les sporozoïtes sont immobilisés ou tués par les sucs d'un Crustacé autre que l'hôte naturel? Nous ne le croyons pas et tout tend à prouver le contraire. Le sporozoïte mis en liberté est animé de mouvements lents et se montre capable de gagner les couches conjonctives intestinales si aucun obstacle ne l'arrête.

La structure même de l'intestin crée parfois cet obstacle. Certains Décapodes comme les Langoustes (*Palinurus* et *Panulirus*) ont la partie tubulaire de l'intestin moyen réduite à rien, de sorte que le sporozoïte qui ne rencontre pas les orifices de l'hépatopancréas se bute, sur toute la longueur du tube digestif, contre la chitine de l'estomac ou de l'intestin postérieur qu'il ne peut traverser, et se trouve entraîné au dehors avec le boyau excrémentiel. Heureusement pour les *Aggregata*, l'intestin des Décapodes a rarement d'un bout à l'autre cette structure ectodermique, qui s'observe chez les Langoustes. Très communément il existe, faisant suite à l'estomac, une longueur notable d'intestin moyen pourvu d'un épithélium à plateau en brosse facilement franchissable.

Nous avons constaté avec une grande netteté que chez *Inachus* et chez *Stenorynchus* les sporozoïtes pénètrent dans l'épithélium intestinal, mais qu'ils ne traversent pas la basale. Alors que chez un *Portunus* certains sporozoïtes ont gagné les couches conjonctives 24 heures après l'ingestion des spores, chez un *Inachus* nous trouvons les sporozoïtes dans l'épithélium pendant les 10 jours qui suivent l'infection et, si quelques-uns vivent encore, la plupart d'entre eux sont en régression. On observe d'abord la dégénérescence hyaline du cytoplasme avec apparition ou non d'une grande vacuole. Le noyau se condense en pycnose pendant que le jeune parasite prend un

aspect piriforme (fig. 9 texte) ou globuleux. Finalement tous sont destinés à être dissous dans l'épithélium et quelques corpuscules chromatiques en restent les seules traces.

Cette dégénérescence intra-épithéliale des germes peut être due à un arrêt par la basale. Rien ne prouve, en effet, que les sporozoïtes soient capables de la traverser tant qu'elle n'est pas altérée ou partiellement disparue, et un Crustacé pourrait bien n'être infestable qu'à la faveur des remaniements de l'épithélium qui entraînent des perforations de la basale. A l'appui de cette manière de voir, notons que les parasites sont particulièrement abondants aux limites antérieure et postérieure de l'intestin moyen où les remaniements sont profonds et fréquents. Dans certaines infections peu réussies ou ne les trouve qu'en ces régions, c'est-à-dire au niveau des cœcums antérieurs ou postérieurs.



Fig. 9.

Epithélium intestinal d'*Inachus dorsettensis*, 6 jours après une infestation avec *Aggregata eberthi*.

Ces remarques montrent le rôle important de la basale dans l'arrêt des sporozoïtes, mais elles n'expliquent pas pourquoi nous n'avons pas réussi à infester les *Inachus* avec *Aggregata eberthi* quand certaines espèces de *Portunus* prennent le parasite neuf fois sur dix. Certainement l'épithélium intestinal se renouvelle et la basale s'altère chez *Inachus* comme chez *Portunus*. Nous sommes donc amenés à penser que le cytoplasme des cellules intestinales des Crabes est un milieu toxique pour les espèces d'*Aggregata* qui n'ont pas acquis l'immunité contre lui et que c'est le cas du cytoplasme des cellules intestinales d'*Inachus* envers *Aggregata eberthi*. Il est d'ailleurs pro-

bable que, pour toutes les espèces d'*Aggregata*, l'immunité n'est jamais que partielle, et que si les sporozoïtes ne s'attardent pas dans l'épithélium de l'intestin moyen, c'est qu'ils s'y trouvent mal.

Enfin un certain nombre de Crustacés réfractaires doivent triompher normalement du parasite à la suite du processus défensif que nous avons observé chez *Portunus puber*. Les jeunes Grégarines gagnent bien la couche conjonctive périintestinale, mais trouvant là un milieu défavorable, elles tombent malades et deviennent la proie des phagocytes.

Si nous n'avons pas noté plus souvent cette phagocytose, c'est peut-être que nos expériences ont été trop rapides et trop peu nombreuses. Toute cette histoire des évolutions abortives exigerait des recherches plus approfondies, qui seront facilitées quand la systématique des *Aggregata* sera mieux établie.

VII. Considérations générales sur le genre *Aggregata*.

A. Les *Aggregata* et les Grégarines intestinales des Crustacés.

On sait maintenant que les Grégarines cœlomiques des Crustacés n'ont aucun rapport avec les Grégarines intestinales des mêmes hôtes, comme on le croyait jusqu'à ces derniers temps. Après avoir établi que les kystes cœlomiques représentent la schizogonie des Grégarines des Céphalopodes, nous avons montré récemment (1907 b) que les Grégarines intestinales sont des Angiosporées voisines des Clepsidrines, et que leur évolution se passe tout entière chez les Crabes. Nous rappellerons d'ailleurs que la coexistence des Grégarines cœlomiques et intestinales n'est pas une règle, et qu'un certain nombre de Crustacés hébergent exclusivement l'une ou l'autre de ces formes. Ainsi chez *Chthamalus*, *Phronima*, *Gammarus*, *Athanas*, il n'existe que des Grégarines intestinales, tandis que chez *Inachus dorsettensis* [PENN.], G. SMITH n'a vu que des Grégarines cœlomiques. De même, chez *Pagurus arrosor* HERBST, où les Grégarines cœlomiques sont très fréquentes, nous n'avons jamais rencontré de Grégarines intestinales. Signalons en revanche, chez *Homarus gammarus* [L.], la présence de kystes cœlomiques d'*Aggregata* que nous avons observés à Roscoff. Il n'est sûrement rien à voir avec les *Porospora* intestinales dont les gymnosporos sont bien connues depuis les recherches de E. VAN BENEDEN.

Ces distinctions étant faites, nous avons dû, suivant les règles, attribuer le nom générique „*Aggregata*“ aux Schizogrégarines qui

fournissent les kystes cœlomiques des Crustacés décapodes, et nous avons proposé le nom générique de „*Frenzelina*“ pour leurs Grégaires intestinales, la *Porospora* du Homard étant exceptée.

Reste la question du nom spécifique à attribuer aux diverses *Frenzelina* confondues jusqu'ici avec les formes cœlomiques coexistentes. En ce qui nous concerne, le nom d'espèce que nous donnions aux parasites de *Pinnotheres pisum* et de *Eupagurus Prideauxi* se rapportait, avant tout, à l'évolution cœlomique. Nous le maintenons donc pour spécifier les *Aggregata* des Céphalopodes dont elles représentent la schizogonie, s'il est démontré, comme nous le croyons, qu'elles correspondent à des *Aggregata* non décrites avant nos recherches. *Aggregata cœlomica* LÉGER du *Pinnotheres* et *Aggregata vagans* LÉG. et DUB. des *Eupagurus* se rapporteront exclusivement aux kystes cœlomiques que nous avons d'ailleurs figurés et nous proposons un nouveau nom d'espèce pour les Grégaires intestinales coexistentes, soit *Frenzelina fossor* n. sp. pour l'espèce du *Pinnotheres pisum* PENN. et *Frenzelina ocellata* n. sp. pour celle de *Eupagurus Prideauxi* LEACH.

Donc, laissant de côté les *Didymophyes* et les diverses *Gregarina* mal étudiées qu'on trouve chez les Amphipodes et Cirripèdes, nous reconnaissons chez les Crustacés décapodes 3 genres bien distincts:

1° le genre *Porospora* pour la Grégaire intestinale gymnosporée de *Homarus gammarus* [L.], la *Porospora gigantea* [E. v. BENED.]

2° le genre *Frenzelina* pour les Grégaires intestinales angiosporées des Crustacés décapodes autres que le Homard. Les espèces actuellement définies sont:

Frenzelina ocellata n. sp. parasite de *Eupagurus Prideauxi* LEACH,
Frenzelina fossor n. sp. parasite de *Pinnotheres pisum* PENN.,
Frenzelina portunidarum FRENZ. parasite de *Portunus arcuatus* LEACH,
Frenzelina conformis DIES. parasite de *Pachygrapsus marmoratus* F.,
Frenzelina proemorsa DIES. parasite de *Cancer pagurus* L.,
Frenzelina dromiæ FRENZ. parasite de *Dromia dromia* OLIVI.

3° le genre *Aggregata* pour les Schizogrégaires cœlomiques dont la sporogonie se passe chez les Céphalopodes, à savoir:

Aggregata eberthi LABBÉ. (SYB. PR. P.? *Ag. portunidarum* FRENZ.) parasite de *Portunus arcuatus* LEACH et de *Portunus depurator* L.,
Aggregata cœlomica LÉGER parasite de *Pinnotheres pisum* PENN.,
Aggregata vagans LÉG. et DUB. parasite de *Eupagurus Prideauxi* LEACH et de *Eupagurus cuanensis* THOMPS.,
Aggregata inachi G. SMITH. parasite de *Inachus dorsettensis* PENN. et de *Inachus scorpion* FABRIC.,

Quant aux *Aggregata octopiana* A. SCHNEID., *Aggregata jacquemeti* MOROFF et *Aggregata spinosa* MOROFF nous ne savons à quels kystes de Crustacés les rapporter et elles doivent être maintenues simultanément.

Nous ne faisons que signaler une autre espèce d'*Aggregata*, qu'on rencontre au stade de schizonte cœlomique chez *Pachygrapsus marmoratus* F. Il nous paraît superflu de lui donner un nom.

B. *Aggregata*, Schizogrégarines et Plasmodium de la Malaria.

Le caractère distinctif fondamental entre Grégarines et Coccidies repose sur la fécondation. Tandis que chez les Coccidies la copulation s'effectue entre un macrogamète très gros, oviforme, et un microgamète très petit, né d'un microgamétocyte homologue du macrogamète, chez les Grégarines les deux gamontes sont homologues, et les gamètes, homologues aussi, ne sont jamais de taille et de volume très différents. De plus, chez les Coccidies la copula devient un ookyste qui donne à son tour plusieurs sporocystes. Chez les Grégarines chaque copula devient un sporocyste, de sorte que le kyste grégarinien contenant de nombreux sporocystes n'est pas homologue au kyste coccidien. Les recherches de MOROFF semblent montrer que les *Aggregata* (*Eucoccidium*) ont des sporocystes dérivant directement d'une copula, par conséquent qu'elles sont des Grégarines. Nous pouvons ajouter que la forme de leurs centrosomes et fuseaux, la présence du paramylon, le décompage en boyaux serpentiformes après la multiplication nucléaire dans la schizogonie comme dans la gamogonie, l'existence d'une Grégarine gymnosporée à spores héliomorphes comme celles des *Aggregata* (*Porospora gigantea*) sont autant d'arguments pour appuyer les conclusions de MOROFF.

Or, les *Aggregata* des Céphalopodes présentent une phase de multiplication schizogonique chez les Crustacés. Elles sont par conséquent des Schizogrégarines. C'est ce qu'a bien compris BRASIL (1907) qui, déjà, à la suite de ses recherches sur les *Selenidium*, a été amené à proposer une première classification des Schizogrégarines. Il les groupe en 3 familles: les *Amorbosporidiidae*, les *Selenidiidae* et les *Aggregatidae*. Nous adopterions ce classement si BRASIL ne réunissait pas ainsi dans une même famille des êtres comme *Ophryocystis* et *Schizocystis* dont l'aspect, l'évolution et les kystes sont très différents. A notre sens même, les *Ophryocystis* s'éloignent tellement des autres Schizogrégarines que la systématique doit d'abord exprimer ces dis-

semblances. Nous diviserons donc les Schizogregarines en 2 tribus: les Monosporées et les Polysporées.

Les Monosporées ne seront autre chose que les Amœbosporidies de SCHNEIDER — mot impropre, qu'il importe peu de conserver, puisqu'il a fait croire aux protistologues que ces êtres sont amœboïdes. La tribu des Monosporées est représentée par l'unique famille des *Ophryocystidæ* avec les divers *Ophryocystis*. Notons cependant que LÉGER (1907) et BRASIL (1907) rapprochent provisoirement des *Ophryocystis*, l'*Eleutheroschison duboscqi* [BRASIL] dont on ne connaît malheureusement pas la reproduction sexuée.

Les Polysporées comprendront les *Schizocystidæ* n. f. les *Selenidiidæ* [BRASIL] et les *Aggregatidæ* [LABBÉ].

Les *Schizocystidæ* s'éloignent des autres familles de Polysporées par leur développement extracellulaire, leur mode de schizogonie avec multiplication nucléaire pendant la croissance, et leurs spores octozoïques du type eugregarinien. Cette famille n'a jusqu'ici qu'un seul représentant certain, *Schizocystis gregarinoides* LÉGER. Mais, ainsi que le suggère MINCHIN (1903), c'est sans doute tout près de *Schizocystis* qu'il convient de placer *Siedleckia nematoïdes* CAULL. et MESN. Nous avons observé *Schizocystis* et *Siedleckia* et nous pouvons dire que les stades schizogoniques de ces deux parasites se ressemblent d'une manière frappante. CAULLERY et MESNIL (1905) rapprochent *Siedleckia* des Haplosporidies parceque, en s'accroissant, le parasite des *Aricia* multiplie ses noyaux. Or, cette multiplication nucléaire pendant la croissance est justement un des caractères des *Schizocystidæ*.¹⁾

Les *Selenidiidæ*, bien définis par BRASIL, diffèrent essentiellement des *Aggregatidæ* par leur aspect vermiforme, leur mobilité à certains stades extracellulaires, l'attraction sexuelle entre gamontes et leur évolution complète dans un seul hôte. Par contre, leurs spores sphériques, tétrazoïques (CAULLERY et MESNIL 1899) les rapprochent des Sporozoaires des Céphalopodes.

Le changement d'hôte et l'absence d'accouplement entre gamontes font des *Aggregatidæ* une famille à part dont toutes les espèces sont si voisines qu'elles doivent être rapportées à un seul genre.

¹⁾ Nous ne reconnaissons pas de valeur au critérium établi sur le moment de la sporulation, pour séparer les Sporozoaires en Télésporidies et Néosporidies, car beaucoup de Microsporidies ne sporulent qu'à la fin de leur accroissement. La distinction est encore moins valable, si elle s'appuie sur la multiplication nucléaire durant la croissance du schizonte. Il faudrait ranger alors dans les Néosporidies les *Ophryocystidæ* et les *Schizocystidæ* qui justement présentent ce caractère. On y rangerait aussi, et pour la même raison, les *Plasmodium* de la Malaria.

Les 4 familles de Schizogregarines sont donc bien distinctes et représentent en réalité des coupes d'une plus grande importance systématique que les familles des Eugregarines.

| | | | |
|---|-----------------|---|---|
| Schizo- grega- rines | } Monosporées . | <i>Ophryocystidae</i> (g. <i>Ophryocystis</i> , <i>Eleutheroschizon</i>) | |
| | | } Polysporées | { <i>Schizocystidae</i> (g. <i>Schizocystis</i> , <i>Siedleckia</i>) |
| { <i>Selenidiidae</i> (g. <i>Selenidium</i>) | | | |
| { <i>Aggregatidae</i> (g. <i>Aggregata</i>) | | | |

Existe-t-il d'autres Sporozoaires dont l'évolution se déroule, comme celle des *Aggregata*, avec un changement de cycle coïncidant avec un changement d'hôte, c'est à dire qui soient à la fois digénéti-ques et hétéroïques. Evidemment, on ne peut penser qu'aux seules Hémosporidies, et, dès nos premières recherches, nous avons été frappés de la ressemblance des kystes cœlomiques des *Aggregata* avec les ookinètes mûrs des *Plasmodium* de la Malaria. Mais, manifestement les deux évolutions ne sont pas superposables. Les *Aggregata* sont certainement des Sporozoaires du groupe Coccidies-Grégarines, tandis qu'aujourd'hui, il n'est même pas possible d'affirmer que les Hématozoaires soient de véritables Sporozoaires. On ne leur a pas trouvé de spores durables et la copula présente des caractères physiologiques et morphologiques que l'on ne connaît actuellement que chez les Flagellés. Du reste, SCHAUDINN (1904), après avoir montré dans un travail célèbre qu'une Hémogregarine des la chonette n'était qu'un Trypanosome, avait suggéré que les Hémosporidies dérivent directement des Flagellés. HARTMANN (1907) vient de préciser les vues de SCHAUDINN en faisant des Hématozoaires l'ordre des *Binucleata* qu'il place dans la sous-classe des *Flagellata*. Sans souscrire complètement à la classification de HARTMANN, nous croyons avec lui qu'en l'état actuel de la science, on a plus de raisons de placer les Hémosporidies avec les Flagellés qu'avec les Sporozoaires. Les *Aggregata* restent donc les seuls Sporozoaires vrais qui soient hétéroïques.

Post-Scriptum.

Notre manuscrit était terminé et déjà remis à l'impression quand nous avons pu prendre connaissance d'un certain nombre de travaux récents touchant aux questions que nous traitons. Nous aurions bien voulu tenir compte, en particulier, des mémoires de GUIEYSSE (1907), KUSCHAKEWITSCH (1907), SIEDLECKI (1907), SCHELLACK (1907)

et surtout de celui de MOROFF (1908). Mais nous ne pouvions le faire sans remanier notre texte à un point tel que notre éditeur en eût subi un gros dommage. Nous nous contentons donc d'insérer ces travaux dans notre Index bibliographique.

Index bibliographique.

- 1869 BENEDEK, VAN E.: Sur une nouvelle espèce de Grégarine désignée sous le nom de *Gregarina gigantea*. Bull. Ac. r. Sc. Belgique (S. 2) 28.
- 1871 —: Recherches sur l'évolution des Grégarines. Bull. Ac. r. Sc. Belgique (S. 2) 31.
- 1875 BENEDEK, VAN P. J.: Les commensaux et les parasites dans le règne animal. Paris.
- 1902 BRONN, R.: Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anatom. Hefte XIX.
- 1902 BERNDT, A.: Beiträge zur Kenntnis der im Darne der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Grégarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
- 1885 BRANDT: Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. (Fanna und Flora...). Berlin.
- 1905 BRASIL, L.: Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocytidées. Arch. Zool. expér. (4) IV.
- 1907 —: Recherches sur le cycle évolutif des Selenidiidae, Grégarines parasites d'annélides polychètes. I. La schizogonie et la croissance des gamétocytes chez *Selenidium caulleryi* n. sp. Arch. f. Protistenk. VIII.
- 1898 CARNOY et LEDRUS: La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule XIV.
- 1899 CAULLERY, M. et MERNIL, F.: Sur quelques parasites internes des annélides. Trav. Stat. zool. Wimeren VII.
- 1905 —: Recherches sur les Haplosporidies. Arch. Zool. expér. (4° S.) IV.
- 1787—89 CAVOLINI, F.: Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi. Napoli.
- 1893 CUÉNOT, L.: Etudes physiologiques sur les Crustacés décapodes. Arch. Biol. XIII.
- 1901 —: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. Biol. XVII.
- 1850—51 DIEBING: Systema Helminthum. Vindobonae. 2 vol. in 8°.
- 1858 —: Revision der Myzhelminthen. Sitz-Ber. d. k. Akad. Wien.
- 1899 DUBOSCQ, O.: Recherches sur les Chilopodes. Arch. Zool. expér. (3° S.) VI.
- 1862 EBERTH, J.: Über die Psorospermenschlänche der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI.
- 1885a FRENZEL, J.: Über einige in Sctetieren lebende Grégarinen. Arch. f. mikr. Anat. XXIV.
- 1885b —: Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. XXV.
- 1903 GIARDINA, A.: Intorno ai cambiamenti di forma e di posizione del nucleo cellulare. Anat. Anz. 22.

- 1900 GRASSI, B.: Studi di uno zoologo sulla Malaria. Reale Ac. d. Lincei. Anno CCXCVI. Roma.
- 1907 GUIEYSSE, A.: Etude des organes digestifs chez les Crustacés. Arch. Anat. micr. IX.
- 1907 HARTMANN, M. D. KISSKALT: Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Jena (Fischer).
- 1896 HERTWIG, R.: Über die Entwicklung des unhefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. GEGENBAUR. Leipzig.
- 1898 —: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. hayer. Akad. Wiss. V. 19.
- 1903 JACQUEMET, M.: Sur la systématique des Coccidies des Céphalopodes. Arch. f. Protistenk. II.
- 1907 JORDAN, H.: On the relation between Nucleolus and Chromosomes in the maturing oocyte of Asterias Forbesii. Anat. Anz. No. 2 XXXI.
- 1902 KOSTANECKI: Über die Reifung und Befruchtung des Eies von Cerebratulus marginatus. Bull. Acad. Cracovie p. 270 1902.
- 1907 KUSCHAKIEWITSCH, S.: Beobachtungen über vegetative, degenerative und generative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.
- 1896 LABBE, A.: Recherches zoologiques, cytologiques et histologiques sur les Coccidies. Arch. Zool. expér. et gén. 3^e série vol. 4.
- 1899 —: Sporozoa. Das Tierreich. Berlin.
- 1898 LAVERAN: Sur les modes de reproduction de Klossia helicina SCHNEIDER. C. R. Soc. Biol. Paris L.
- 1892 LÉGER, L.: Recherches sur les Grégarines. (Thèse Doct. Paris.) Tablettes Zoolog. III. Poitiers.
- 1901 —: Sur une nouvelle Grégarine parasite des Pinnothères des Moules. C. R. Ac. d. Sc. Paris T. 132.
- 1902 a LÉGER, L. et DUBOSCQ, O.: Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. Arch. Zool. expér. et gén. N. et R. (3^e s.) X.
- 1902 b — —: Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasit. VI.
- 1903 — —: *Aggregata vagans* n. sp. Grégarine gymnosporée parasite des Pagures. Arch. Zool. expér. et gén. (4) I.
- 1906 a — —: Sur l'évolution des Grégarines gymnosporées des Crustacés. C. R. Ac. Sc. Paris T. 142.
- 1906 b — —: L'évolution d'une *Aggregata* de la Seiche chez le *Portunus depurator* LEACH. C. R. Soc. Biol. Paris 16 Juin.
- 1907 a — —: L'évolution nucléaire du Schizonte de l'*Aggregata eberthi*. C. R. Ac. Sc. Paris T. 144.
- 1907 b — —: L'évolution des *Frenzelina*, Grégarines intestinales des Crustacés décapodes. C. R. Ac. Sc. Paris T. 144.
- 1854 LIEBERKÜHN, N.: Über die Psorospermien. Muller's Archiv 21.
- 1855 —: Evolution des Grégarines. Mémoires couronnés Acad. r. Belgique 26.
- 1906 LILLIS, F.: Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryogenic development in Chaetopterns. Journ. experim. Zool. III
- 1905 LOYER, M. (Molle): Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. anat. microsc. VIII.

- 1902 LÜHSE, M.: Über Geltung und Bedeutung der Gattungsnamen *Eimeria* und *Coccidium*. *Centrabl. f. Bakt. u. Parasit. Abt. 1 XXXI*.
- 1903 —: Die Coccidienliteratur der letzten vier Jahre. *Zool. Centrabl. X*.
- 1908 MINCHIN, E.: *The Sporozoa. A treatise on zoology* edited by E. RAY-LANKERSTRA.
- 1892a MINGAZZINI, P.: Contributo alla conoscenza dei Coccidi. *Atti Ac. d. Lincei. Roma Rend. (S. 5) I p. 175*.
- 1892b —: Ciclo evolutivo della *Benedenia octopiana*. *Atti Ac. d. Lincei. Roma Rend. (S. 5) I p. 218*.
- 1898 MONTGOMERY: Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. *Journ. of Morphol.*
- 1906a MOROFF, TH.: Sur l'évolution des prétendues Coccidies des Céphalopodes. *C. R. Ac. d. Sc. Paris T. 142*.
- 1906b —: Bemerkungen über den Kern der *Aggregata frenzeli*. *Zool. Anz. XXXI*.
- 1907 —: Nucleolen, Caryosom und ihre Funktion. *Centrabl. f. Physiol. XXI No. 6*.
- 1908 —: Die bei den Cephalopoden vorkommenden *Aggregata*arten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. *Arch. f. Protistenk. XI*.
- 1904 PORHLER, F.: Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von *Gregarina ovata*. *Arch. f. Protistenk. IV*.
- 1907 PROWAZEK, S. VON: Untersuchungen über Hämogregarinen. *Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte XXVI*.
- 1893 RHUMBLER: Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Blasenkörper (Nucleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. *Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56*.
- 1900 ROUVILLE, E. DE: Du tissu conjonctif comme régénérateur des épithéliums. *Trav. Stat. zool. de Cette*.
- 1819 RUDOLPHI, C. A.: *Entozoorum synopsis*. Berolini, in 8°.
- 1903 SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden (*Amoeba coli*). *Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte 19*.
- 1904 —: Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*. *Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte 20*.
- 1875a SCHNEIDER, A.: Note sur la psorospermie oviforme du Poulpe. *Arch. Zool. expér. et gén. Notes et revue IV*.
- 1875b —: Contribution à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. *Arch. Zool. expér. et gén. (1) IV*.
- 1883 —: Nouvelles observations sur la sporulation du *Klossia octopiana*. *Arch. Zool. expér. et gén. (2) I*.
- 1907 SCHELLACK, C.: Über die Entwicklung und Fortpflanzung von *Echinomera hispida* (A. SCHN.). *Arch. f. Protistenk. IX*.
- 1898a SIEBLECKI, M.: Reproduction sexuée de la Coccidie de la Seiche. *C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 4 p. 540*.
- 1898b —: Etude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche. *Ann. Inst. Pasteur XII*.
- 1905 —: Über die Bedeutung des Caryosoms. *Bull. Ac. Sc. Cracovie. Octobre*.
- 1907 —: Über die Struktur und die Lebensgeschichte von *Caryotropha mesnili*. *Bull. Ac. Sc. Cracovie Sc. math. et nat. mai 1907*.

- 1905 SMITH, G.: Note on a Gregarine (*Aggregata inachi* n. sp.) which may cause the parasitic castration of its host (*Inachus dorsettensis*). *Mitteil. Zool. Stat. Neapel* Bd. 17.
- 1895 VAULLEGRAND, A.: Contribution à l'étude de l'anatomie comparée de l'intestin des Crustacés décapodes brachyures des Côtes du Calvados. *Bull. Soc. Linu. Norm.* (4^e S.) VIII.
- 1901 WALLENGREN, H.: Über das Vorkommen und die Verbreitung der sogenannten Intestinaldrüsen bei den Decapoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* LXX.
- 1900 WINIWARTEK, H. VON: Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme). *Arch. de Biol.* XVII.

Explication des Planches.

Planche V.

Croissance et débuts de la Schizogonie de l'*Aggregata eberthi*.

(Cette planche représente des préparations fixées au FLEMING et colorées à l'Hématoxyline au fer.)

(Grossissement 1000 diamètres.)

Fig. 1. Sporocyste des kystes stomacaux de la Seiche. On voit à l'intérieur les 3 sporozoïtes et leur noyau.

Fig. 2. Déhiscence dans l'intestin d'un *Portunus*.

Fig. 3. Fin de la déhiscence. Les 3 sporozoïtes sont mis en liberté. Dans l'une des valves se voit le reliquat.

Fig. 4. Sporozoïte au début de la croissance, après son passage à travers la paroi intestinale.

Fig. 5. Croissance du sporozoïte. Le noyau est devenu médian. A partir de ce stade le nucléole est toujours visible.

Fig. 6. Début de la condensation du réseau chromatique pour former le corps karyosomieu.

Fig. 7 et 8. Condensation du corps karyosomieu et croissance du nucléole.

Fig. 9 et 10. Début de la pénétration du corps karyosomieu dans le nucléole. Apparition des corpuscules sidérophiles dans le cytoplasma.

Fig. 11 et 12. Divers modes de pénétration du corps karyosomieu dans le nucléole. La fig. 12 représente une coupe perpendiculaire au grand axe du parasite.

Fig. 13 et 14. Croissance du nucléole et du corps karyosomieu.

Fig. 15. Disposition réticulée de la chromatine du corps karyosomieu à l'intérieur du nucléole.

Fig. 16. Emission de nucléoles secondaires.

Fig. 17. Le nucléole a atteint son plus haut degré de complexité.

Fig. 18. Apparition du spirème achromatique.

Fig. 19. Contraction du spirème pâle et apparition du spirème chromatique.

Fig. 20. Stade à spirème typique colorable. Le noyau est tout à fait superficiel.

Fig. 21. Le même stade un peu plus avancé chez un schizonte à membrane épaisse (forme mâle?).

Fig. 22. Début de la contraction du spirème pour la reconstitution du noyau épuré. L'ancienne membrane nucléaire est disparue.

Fig. 23. Noyau de reconstitution.

Fig. 24 et 25. Première mitose. Stade de plaque équatoriale ou de mise au fuseau.

Fig. 26. Première mitose. Anaphase. Dédoulement précoce des figures centrosomieuses.

Plaque VI.

Schizogonie de l'*Aggregata eberthi*.

(Cette plaque représente des préparations fixées au FLEMMING et colorées à l'hématoxyline au fer.)

Fig. 27 à 37. Grégariines à grosse membrane (Grég. mâles?). Fig. 38 à 41. Grégariines à membrane mince (Grégariines femelles?).

Fig. 27. Début de la multiplication nucléaire avec noyaux achromatiques et élevures superficielles sidérophiles rendues visibles par un soulèvement artificiel de la membrane. $\times 850$.

Fig. 28. Début de la multiplication nucléaire. *N* noyau lobé hypochromatique avec karyosomes sidérophiles; *M* métaucléole; *m* chromidies. $\times 1300$.

Fig. 29. Une mitose du début de la multiplication nucléaire. $\times 1000$.

Fig. 30. Stade du pseudohlastoderme. $\times 850$.

Fig. 31. Début des invaginations. $\times 850$.

Fig. 31 h. Noyaux en prophase. $\times 1000$.

Fig. 32. Fin de la multiplication nucléaire. $\times 850$.

Fig. 33. Fragment d'un kyste à la fin de la multiplication nucléaire. Noyaux surmontés du cône archoplasmique. $\times 1100$.

Fig. 34. Mitose vers la fin de la multiplication nucléaire. $\times 1100$.

Fig. 35. Début de la différenciation des schizozoïtes. $\times 850$.

Fig. 36. Fin de la différenciation des schizozoïtes. $\times 850$.

Fig. 37. Schizozoïtes complètement développés. $\times 1100$.

Fig. 38. Fin de la multiplication nucléaire. *i. p.* invagination principale. *i. s.* invagination secondaire. $\times 700$.

Fig. 39. Fin de la différenciation des schizozoïtes. $\times 700$.

Fig. 40. Schizozoïtes montrant l'axe sidérophile (vue totale et coupes transversales).

Fig. 41. Schizozoïtes dispersés et détachés des reliquats.

Plaque VII.

(Cette plaque représente des préparations fixées au liquide de BOVIN et colorées par la méthode de MANN.)

Fig. 42 à 48. Grégariines à membrane mince (*G.* femelles) chez *Portunus arcuatus*. — Fig. 49 et 50. Grégariines à membrane épaisse chez *Portunus arcuatus* — Fig. 51 et 53. *Aggregata eberthi* chez *Sepia officinalis*.

Fig. 42. Jeune stade avec noyau montrant déjà le nucléole de plastine et l'ébauche du corps karyosomien. $\times 1000$.

Fig. 43. Stade un peu plus avancé que le précédent. Cytoplasme envahi par les grains chromidiiaux. $\times 1000$.

Fig. 44. Stade montrant le corps karyosomien accolé au nucléole. $\times 1000$.

Fig. 45 et 46. Stades montrant les corpuscules sidérophiles du cytoplasme colorés en bleu. $\times 1000$.

Fig. 47. Début de la formation du paramylon représenté par une seule couche de spérules. Nucléole ayant bourgeonné des nucléolites. $\times 1000$.

Fig. 48. Portion d'une Grégarine à la fin de l'accroissement. Noyau avec réseau achromatique coloré en bleu, grains de trophopyrénine (violets) et de pyrénine (rouges). Nucléole avec zone médullaire remplie de grains de trophopyrénine.

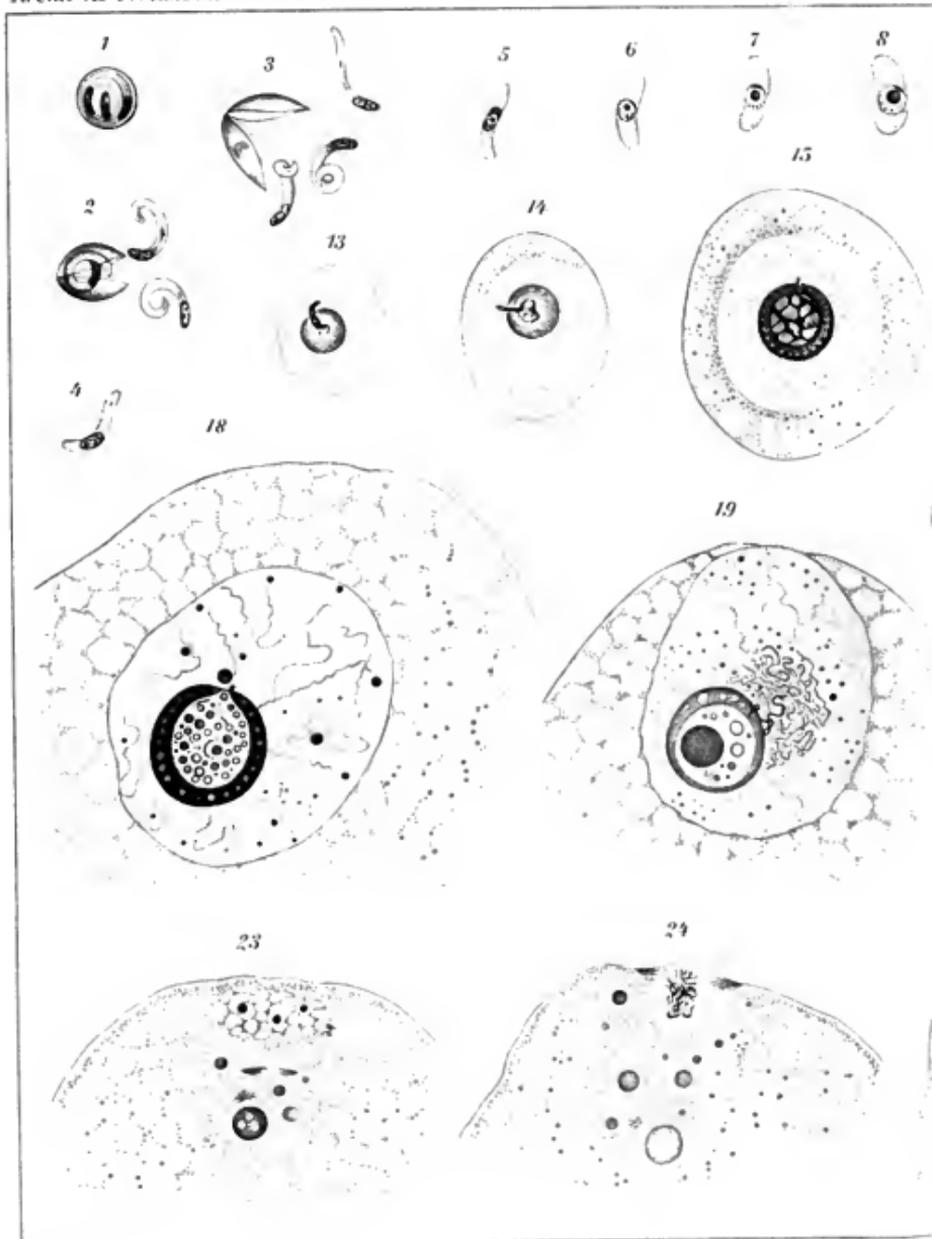
Fig. 49. Grégarine se préparant à la division. Régression nucléolaire.

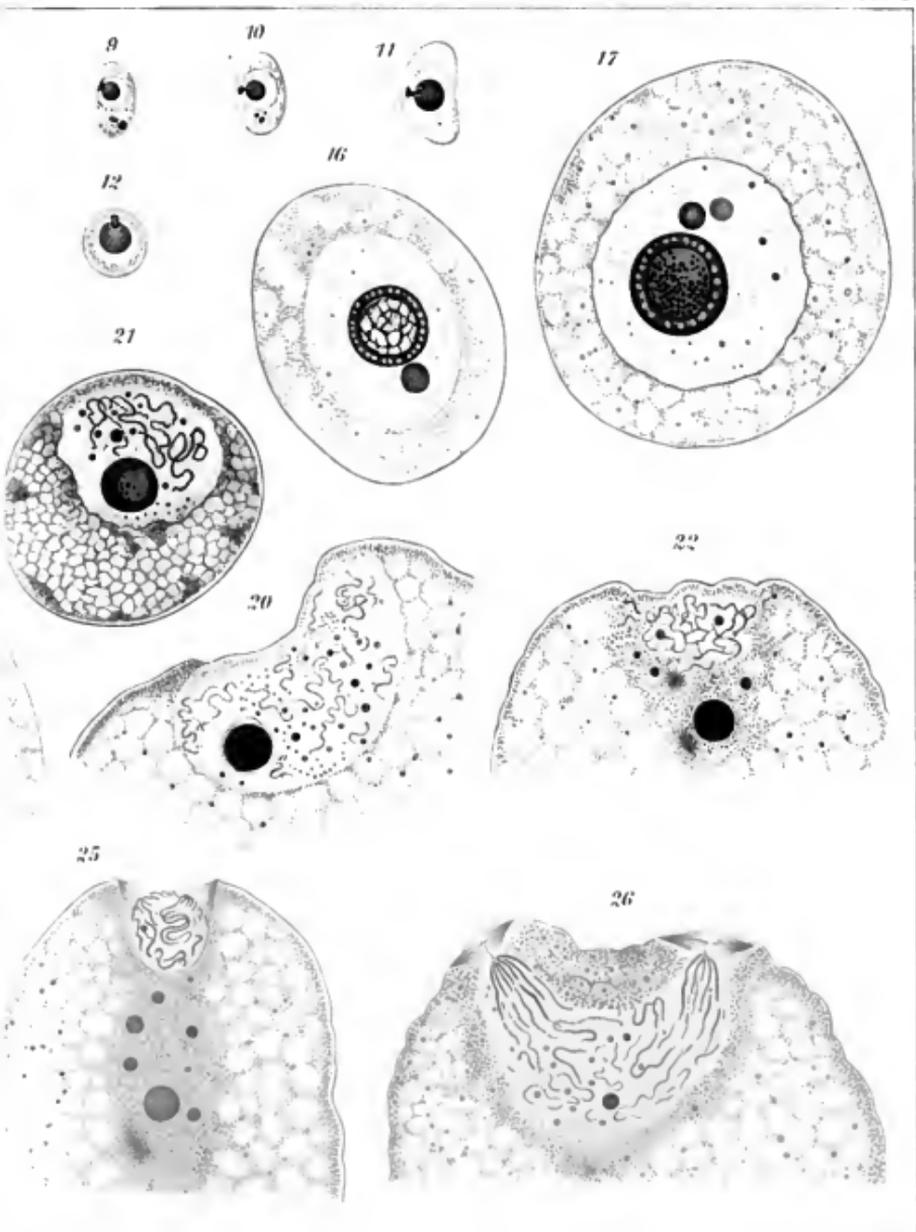
Fig. 50. Portion d'une Grégarine montrant la reconstitution d'un nouveau noyau, le chromidium, le métanucléole et les autres restes du nucléole.

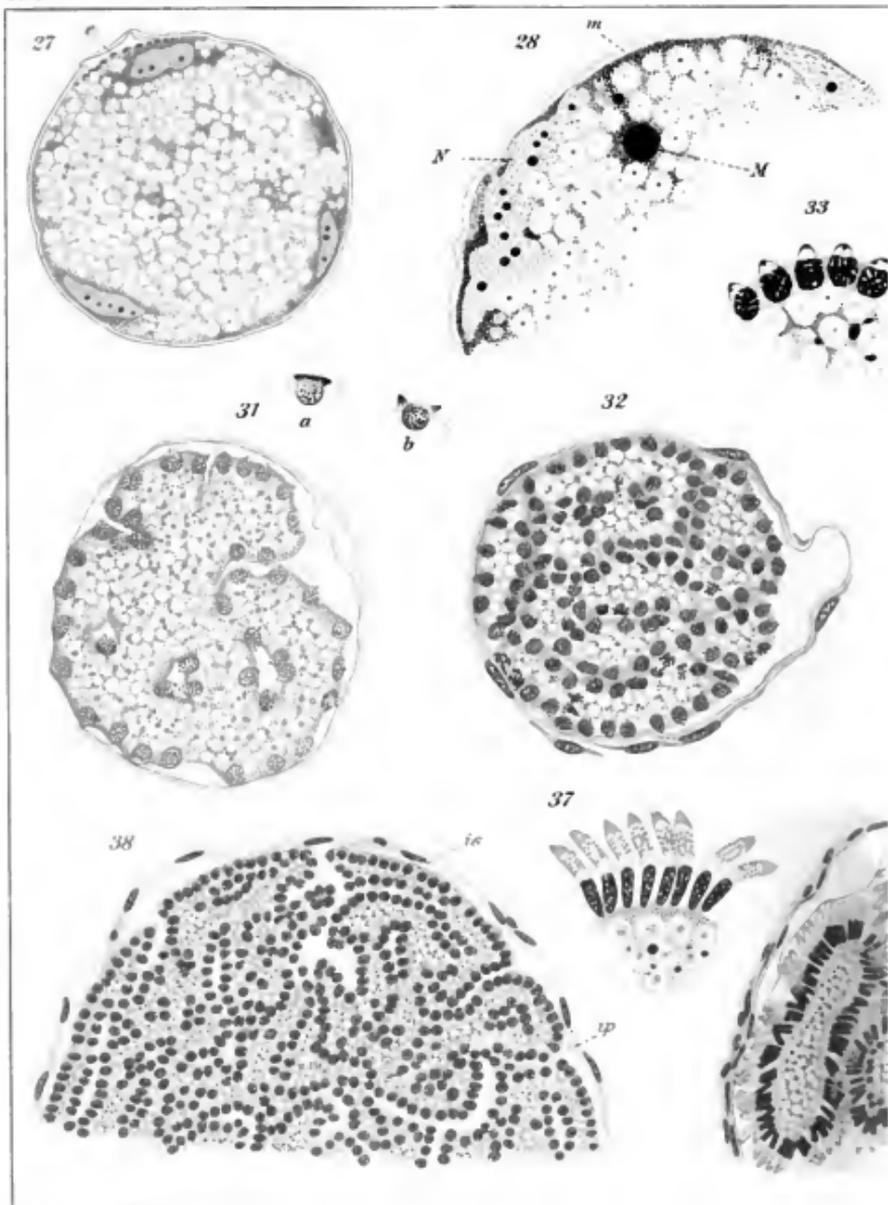
Fig. 51. Stade jeune montrant la vacuolisation du nucléole (chez *Sepia*).

Fig. 52. Stade plus avancé montrant la différenciation de la zone médullaire du nucléole (chez *Sepia*).

Fig. 53. Portion d'une Grégarine à la fin de l'accroissement (chez *Sepia*). Noyau avec réseau achromatique coloré en bleu, grains de trophopyrénine (violets) et grains de pyrénine (rouges). Nucléole avec zone médullaire contenant, sur un réseau achromatique, une sphérule de pyrénine et des grains de trophopyrénine dont quelques uns sortent par le micropyle nucléolaire.

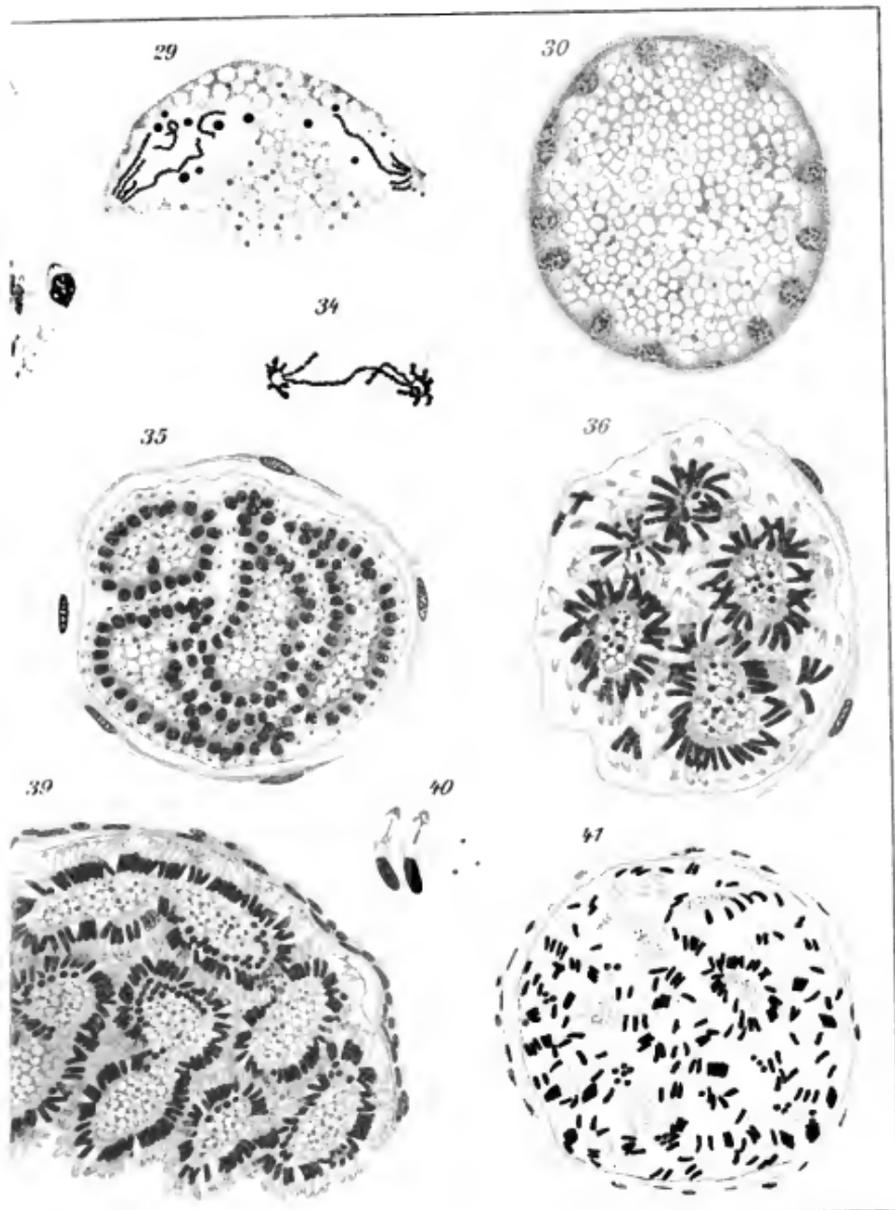


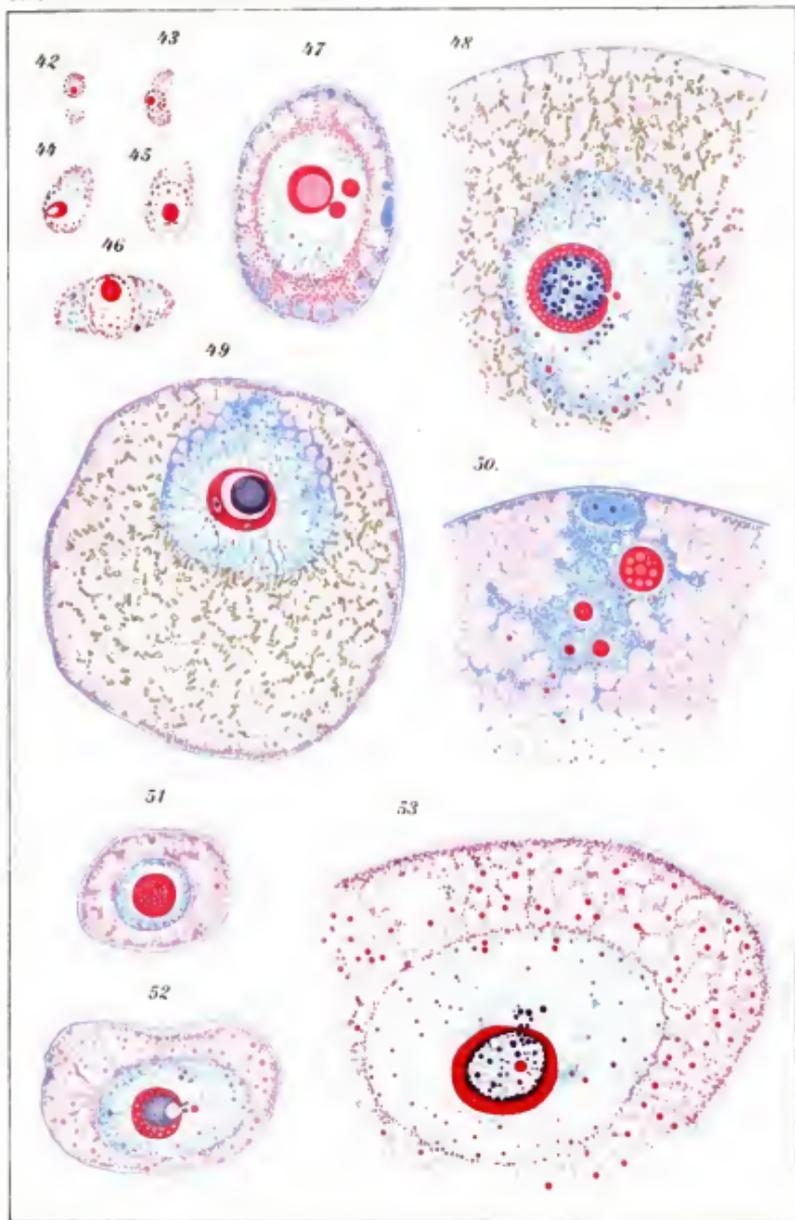




Aut. del.

Verlag: Gustav





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [12 1908](#)

Autor(en)/Author(s): Léger Louis, Duboscq O.

Artikel/Article: [L'évolution schizogonique de l'Aggregata](#)

(Eucoccidium) eberthi (Labbé). 44-106