

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Les Schizogrégarines des Trachéates.

I. Le genre *Ophryocystis*.

Par

Louis Léger,

Professeur de Zoologie à l'Université de Grenoble.

(Avec les Planches V—VIII et 13 figures dans le texte.)

Table des matières.

Avant propos	160
Historique	161
Méthodes de recherche	162
Habitat et siège	163
Action sur l'hôte	164
Schéma de l'évolution de l' <i>Ophryocystis</i>	166
Sporocyste et Sporozoïtes	168
Les Schizontes et leur développement	170
Schizontes multinucléés ou mycétoides	171
Schizontes pancinnclés ou grégarioïdes	174
Gamontes	183
Accouplement et gamétogénèse	184
Copulation et développement de la copula en sporocyste	188
Parthénogénèse	189
Mise en liberté du sporocyste	191
Résumé comparatif	191
Partie systématique. Description des espèces	193
Index bibliographique	198
Explication des Planches	200

Avant-Propos.

A la suite d'une note sur *Schizocystis gregarinoïdes* LÉGER, Grégarine schizogonique parasite des larves de *Ceratopogon* (Dipt.) (1900) j'ai proposé de diviser les Grégarines en deux sous-ordres:

Les Schizogrégariines présentant une multiplication schizogonique dans l'hôte, et les Eugrégariines qui en sont dépourvues.

Chez ces dernières, qui comprennent, comme on le sait, la plupart des Grégarines actuellement connues, le développement est donc monogénétique c. à d. que le sporozoïte primitif ne donne naissance qu'à un seul gamonte, la Grégarine adulte, ainsi que l'ont montré de nombreuses recherches expérimentales précises [CÉNON (1897), LÉGER et DUBOSCQ (1901, 1902, 1904)] etc.; tandis que chez les premières ou Schizogrégariines, le développement est polygénétique, le sporozoïte primitif donnant naissance, à la suite de schizogonies successives, à un grand nombre de gamontes. Il en résulte une pullulation rapide du parasite dans l'hôte quand bien même celui-ci n'aurait absorbé qu'un seul sporocyste c. à d. un petit nombre de sporozoïtes. On sait qu'il en est de même chez les Coccidies, de sorte que Schizogrégariines et Coccidies sont des Télésporidies produisant toujours des infections intenses. C'est ainsi que dans la plupart des larves de *Ceratopogon* infestées par *Schizocystis* l'intestin est bondé de parasites au point qu'il en est parfois complètement obstrué. Le même phénomène s'observe aussi dans les tubes de Malpighi des Coléoptères infestés par les *Ophryocystis*. Toutefois, il est à remarquer dès maintenant, que dans ces deux cas et contrairement à ce qui s'observe pour les infections coccidiennes, l'épithélium des cavités atteintes ne paraît pas présenter d'altérations notables, ce qui est dû au mode de vie extracellulaire de ces parasites.

Les seules Schizogrégariines actuellement bien connues, au moins en ce qui concerne les grandes lignes de leur évolution, sont parasites des Insectes. Elles se rangent sous deux genres: 1° Le genre *Ophryocystis* des tubes de Malpighi des Coléoptères; 2° le genre *Schizocystis* de l'intestin d'une larve de Diptère (*Ceratopogon*).

Les Trachéates cependant ne sont sans doute pas les seuls hôtes hébergeant ces intéressants organismes. Les observations de CAULLERY et MESNIL sur *Gonospora* (1898) et *Siedleckia* (1899) celles de J. NUSBAUM sur *Schaudinella* (1903) et surtout celles de BRASIL sur *Joyeuxella* (1902) et sur *Eleutheroschizon* (1906) laissent en effet suffisamment pressentir que chez les Annélides, d'ailleurs si riches en sporozoaires de toutes sortes, il existe aussi des formes grégariiniennes schizogoniques.

Malheureusement, l'évolution de ces divers parasites n'a pas encore été suivie d'une façon assez complète ou avec suffisamment de précision pour qu'il soit permis de les classer avec certitude dans le groupe qui nous occupe. En conséquence, je ne m'occuperai dans ce travail que des Schizogrégarines des Insectes, les seules dont l'interprétation ne laisse, à l'heure actuelle, aucune place au doute et sur l'histoire desquelles nous ne possédons cependant encore que des documents fragmentaires et fort incomplets.¹⁾

C'est cette lacune que je me suis efforcé de combler dans le présent mémoire lequel est consacré spécialement au genre *Ophryocystis*. Le genre *Schizocystis* fera l'objet d'un travail ultérieur.

Le genre *Ophryocystis*.

I.

Historique.

Les *Ophryocystis* ont été découverts par A. SCHNEIDER. Dans trois courtes notes sparées à peu de distance, A. SCHNEIDER nous fit d'abord connaître l'*Oph. bütschlii* d'un *Blaps* indigène (1883, 1884) puis l'*Oph. Francisci* des *Akis* d'Algérie (1885). Malgré le peu de matériel dont il avait pu disposer, car les *Ophryocystis* sont des parasites rares, et au milieu du chaos des formes multiples et déconcertantes que présentaient ces organismes en l'état de nos connaissances à l'époque où il les trouvait, A. SCHNEIDER sut pressentir, avec une admirable perspicacité, les traits les plus essentiels de leur évolution c'est à dire la schizogonie et la gamogonie.

Toutefois, certains des caractères morphologiques les plus remarquables des *Ophryocystis*, comme l'existence de nombreux prolongements fixateurs et la forme en apparence irrégulière du corps qui donnent à celui-ci tout à fait l'aspect d'un amibe, l'empêchèrent de reconnaître la véritable nature de ces organismes. Bien qu'il ne put réussir à observer chez ces êtres de véritables mouvements amiboïdes, il considéra que leur forme amœbienne devait les éloigner suffisamment des Grégarines et des Coccidies et il songea tout d'abord à les rapprocher des Myxosporidies; mais le caractère grégarinien de

¹⁾ Depuis la rédaction de ces lignes, de récentes expériences de LEGER et DEBOSQ (1906a, 1906b) ont montré que les *Klossia* des Céphalopodes et les *Aggregata* des Crustacés représentaient deux stades différents d'un même Sporozoaire digénétique, Sporozoaire qui, d'après les recherches de TH. MONOFF (1903) doit rentrer également dans le groupe des Schizogrégarines.

leurs spores ne permettait pas de les placer dans ce dernier groupe tandis qu'il les rapprochait au contraire des premiers. Aussi bien, A. SCHNEIDER jugea-t-il plus prudent de créer, pour eux, un nouveau groupe, participant à la fois des premiers par la forme des spores et du second par celle des stades végétatifs, groupe auquel il donna, en raison de ces particularités le nom d'Amœbosporidies. C'est sous cette appellation que l'on trouve encore aujourd'hui les *Ophryocystis* décrits dans un certain nombre de traités.

Quinze années plus tard, j'eus l'occasion de rencontrer, dans les *Blaps magica* (ERICHSEN) de Bône, un nouvel *Ophryocystis* dont j'étudiai la morphologie avec mon regretté collaborateur HAGENMÜLLER (1900). Nous pûmes alors nous assurer que les *Ophryocystis* ne sont pas des êtres amiboïdes, mais présentent au contraire une forme et une orientation bien définies comme les autres Grégarines dont elles se distinguent seulement par leur très petite taille et leur pouvoir de multiplication schizogonique. La présence de nombreux filaments fixateurs n'est pas en effet un caractère spécial à ces parasites car j'ai montré (1899) que chez les *Pterocephalus* qui sont des Eugrégarines il existe un appareil fixateur tout à fait comparable à celui des *Ophryocystis*.

La découverte de 3 nouvelles espèces d'*Ophryocystis*, *O. hagenmülleri*, *O. caulleryi*, *O. mesnili* (1900), que je fis par la suite, vint confirmer notre interprétation morphologique de ces organismes et en même temps me donna l'occasion d'étudier d'une façon plus approfondie, les phénomènes sexués entrevus par SCHNEIDER.

Depuis ces recherches, j'ai rencontré, dans divers Coléoptères, plusieurs autres espèces d'*Ophryocystis* que je vais décrire dans ce travail et dont l'étude m'a permis de suivre avec plus de précision que je n'avais pu le faire jusque là, l'évolution de ces êtres. Le présent travail qui est en même temps une monographie du genre *Ophryocystis* résume l'ensemble de mes recherches sur ce sujet.

Méthodes de recherche.

Les parasites ont été étudiés soit sur des coupes soit sur des frottis obtenus par de fines dilacérations des tubes infestés. La méthode des frottis est particulièrement recommandable pour l'étude du processus sexué mais il importe de veiller à ce que la fixation et la coloration soient parfaites; si non, il est impossible d'étudier convenablement les phénomènes nucléaires car les noyaux ont une grande tendance à s'empâter et donnent alors des images grossières ne laissant soupçonner aucun détail.

En ce qui concerne la fixation, on plongera de suite les organes infestés dans le liquide fixateur sans les laisser séjourner même un instant dans le liquide physiologique qui altère rapidement les parasites.

Pour les coupes j'ai employé la fixation au FLEMMING avec coloration à la Safranine ou au Magenta-Lichtgrün-picrique, et la fixation au sublimé acétique avec coloration à l'Hématoxyline-orange. Par ce dernier procédé les schizontes et les gamontes prennent une belle couleur jaune qui les fait ressortir vivement sur le fond gris bleu des tissus de l'hôte (fig. 43).

Les frottis ont été fixés au sublimé-alcool de SCHAUDINN et colorés soit à l'Hématoxyline de BOEHMER soit à l'Hématoxyline ferrique suivie d'une coloration cytoplasmique à l'éosine ou à l'orange aqueux.

Habitat et Siège.

A la suite des recherches de SCHNEIDER (1884) et des miennes (1900), j'ai cru longtemps que les *Ophryocystis* se rencontraient uniquement chez les Coléoptères ténébrionides. En effet A. SCHNEIDER avait découvert les siens chez les *Blaps* et les *Akis* et ceux que j'ai rencontrés par la suite vivaient chez une autre espèce de *Blaps*, chez les *Scaurus*, chez les *Tenebrio* et chez les *Olocrates*, tous Coléoptères de la famille des Ténébrionides.¹⁾ Mais depuis ces recherches, ayant eu l'occasion d'examiner un grand nombre d'insectes et principalement de Coléoptères à ce point de vue, j'ai pu me convaincre que les Ténébrionides n'étaient pas les hôtes exclusifs de ces parasites car j'en ai rencontré aussi chez les *Omophlus* qui sont des Cistélides et chez les *Otiorhynchus* qui sont des Curculionides. La répartition des *Ophryocystis* est donc en réalité beaucoup plus vaste qu'on pouvait pu le croire tout d'abord. Néanmoins, il importe de souligner que, jusqu'à présent, ils paraissent localisés à l'ordre des Coléoptères et, en somme, limités seulement à quelques groupes: Ténébrionides, Cistélides, et Curculionides. Il est à penser d'ailleurs que de nouvelles recherches augmenteront encore cette aire de répartition car je suis loin d'avoir examiné tous les groupes de Coléoptères, à ce point de vue.

Dans tous ces hôtes, les *Ophryocystis* paraissent constamment et à peu près exclusivement localisés dans les tubes de Malpighi. Je dis à peu près exclusivement, car j'ai observé une fois, un *Blaps magica* qui en montrait également dans l'intestin moyen; mais cet

¹⁾ Dans cette même famille j'ai examiné mais toujours sans succès, un certain nombre de *Pimelia*, *Asida*, *Opatrum* et *Helops* qui hébergent pourtant si fréquemment de nombreuses Grégarines Styloxyhynchides.

hôte avait eu même temps les tubes malpighiens tellement bondés et distendus par les parasites qu'il est fort possible que ceux-ci aient été refoulés mécaniquement dans l'intestin où ils ont continué leur développement. C'est assurément là un cas exceptionnel, car chez tous les autres Coléoptères infestés que j'ai rencontrés, je n'ai pas retrouvé d'*Ophryocystis* dans l'intestin. On peut donc dire que les *Ophryocystis* sont, avant tout, des parasites des tubes de Malpighi.

Dans ces tubes, ils forment d'abord par places, des colonies de plus en plus nombreuses dérivant d'un ou de plusieurs schizontes primitifs, et dont le développement progressif amène la distension du canal. Celui-ci présente alors un aspect moniliforme et une couleur blanc laiteux très caractéristique, facilement reconnaissable même à la loupe, ainsi que l'avait déjà observé SCHNEIDER chez les *Blaps* (1884). Le tube est ainsi progressivement envahi sur presque toute sa longueur et les colonies devenant confluentes, finissent par remplir tout l'organe. Mais c'est surtout dans sa région proximale, c. à d. vers son point d'abouchement que les parasites s'accumulent, sans doute chassés par les mouvements de contraction du tube. Ils forment là des amas renfermant un nombre énorme de stades libres, gamontes et kystes, qui distendent l'organe en l'obstruant et s'échappent au dehors à la moindre perforation.

On conçoit ainsi que les kystes avec leur unique sporocyste qui mûrit toujours dans l'intérieur du tube malpighien, gagnent ensuite facilement l'intestin postérieur d'où ils sont expulsés à l'extérieur avec les excréments, prêts à infester à nouveau l'hôte approprié qui les absorbera.

C'est ainsi que, dans une même station infestée, tous les *Blaps* sont généralement très fortement atteints. Par contre, les stationnaires à *Blaps* infestés sont très rares. C'est que les *Blaps* sont des animaux très sédentaires et comme ils sont privés d'ailes, ils ne peuvent disséminer au loin leurs parasites. Il en est de même pour quelques autres Ténébrionides: *Akis*, *Scaurus*, hôtes de prédilection des *Ophryocystis*, et c'est sans doute là la raison pour laquelle ces parasites se rencontrent si rarement.

ACTION DU PARASITE SUR L'HÔTE.

Les *Ophryocystis*, malgré leur nombre souvent considérable, ne paraissent pas causer une action bien fâcheuse sur l'organe qu'ils envahissent non plus que sur l'organisme infesté en général.

N'ayant à aucun moment de stade intracellulaire, ils ne peuvent en effet produire d'altération mécanique appréciable dans les

cellules. Et bien que, d'autre part, leurs nombreuses radicules fixatrices jouent vraisemblablement le rôle d'organes absorbants, ils doivent se nourrir surtout par osmose aux dépens du liquide qui les baigne, de sorte que leur action sur les énormes cellules qui constituent l'épithélium malpighien n'est que peu ou point discernable. Elle paraît du reste variable selon les espèces. Ainsi tandis que chez les *Scaurus* infestés par *O. caulleryi*, l'épithélium malpighien très épais ne montre aucune altération sensible (fig. 43), chez les *Omophilus* les cellules paraissent tuméfiées, leur cytoplasme hypertrophié faisant saillie dans la lumière, en même temps que le noyau présente des phénomènes d'hyperchromatose; et enfin chez les *Olocrates*, le cytoplasme des cellules épithéliales des tubes fortement infestés, est, au contraire, si réduit en certains points, que les parasites paraissent reposer sur la basale.

Un fait qui paraît assez constant dans les épithéliums infestés, est l'apparition de nombreux grains de pigment dans le cytoplasme des cellules malpighiennes au point où les parasites sont fixés en grand nombre (fig. 24, 26 et 53), mais je ne saurais dire si c'est là le résultat de l'action directe du parasite, ou d'une particularité dans le fonctionnement physiologique normal de la cellule.

Au résumé, l'action du parasite sur les cellules de l'hôte est faible; tantôt elle se traduit par une hypertrophie du cytoplasme (*Omophilus*), tantôt par une atrophie (*Olocrates*) qui est peut-être consécutive à la première. Souvent en outre, le cytoplasme se charge de grains de pigment au niveau des zones parasitées.

Au point de vue purement mécanique, par contre, il est permis de se demander si le parasite n'apporte pas quelque trouble dans le fonctionnement des organes excréteurs qu'il a envahis. On sait que ces organes éliminent normalement leur contenu par le moyen de contractions péristaltiques dues à des fibres musculaires mises pour la première en évidence par LÉGER et DUBOSCQ chez les Gryllides (1899) et qu'on retrouve facilement chez les Coléoptères *m* (fig. 43). Or, lorsque les colonies d'*Ophryocystis* sont très nombreuses, elles provoquent de véritables obstructions du canal excréteur à leur niveau. En amont d'elles s'accumulent les produits excrétés par le tube et qui devraient normalement être chassés vers le rectum. Le tube se distend alors énormément par places et l'organe tout entier devient boursoufflé et d'un blanc laiteux. Les excréta solubles doivent sans doute se répandre à nouveau dans le sang et il est fort probable qu'il en résulte quelques troubles pathologiques peut-être graves, bien qu'il ne soit guère possible de les reconnaître.

Schéma de l'évolution d'un Ophryocystis.

Afin de faciliter la compréhension des chapitres suivants, j'exposerai tout d'abord les grandes lignes de l'évolution des *Ophryocystis* laquelle s'effectue d'une façon à peu près identique chez toutes les espèces. On la suivra facilement avec le schéma ci-joint.

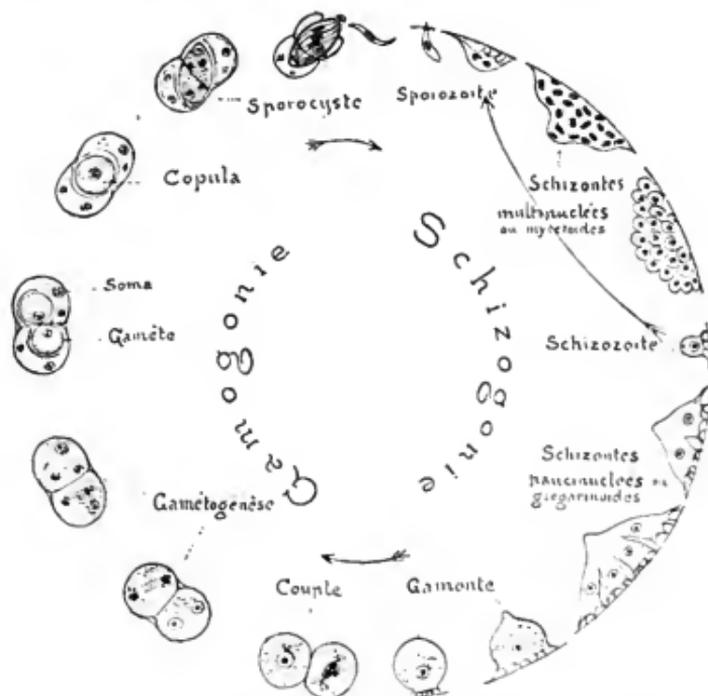


Fig. A texte. Schéma de l'évolution des *Ophryocystis* (type *O. hesseli*).

Les sporocystes des *Ophryocystis*, de forme fondamentale biconique, renferment 8 sporozoïtes à leur maturité. Ils mûrissent dans la lumière des tubes de Malpighi puis gagnent l'intestin postérieur d'où ils sont expulsés au dehors avec les excréments.

Autant que je puis le supposer, en me basant sur le fait que chez *O. schneideri* le suc intestinal de l'hôte détermine la déhiscence du sporocyste, l'infection est directe. Les sporocystes mûrs, avalés par l'hôte approprié, s'ouvrent dans l'intestin, livrant passage aux

8 sporozoïtes qui gagnent les points d'aboutement des tubes de Malpighi et se fixent à l'épithélium de ces tubes entre les cils de la bordure en brosse.

Là, le sporozoïte grossit, devient piriforme et se couche sur la surface épithéliale en même temps qu'il émet des prolongements fixateurs ou radicelles du côté tourné vers l'épithélium. Le parasite prend alors une forme conique plus ou moins régulière et continue à grandir en même temps que son noyau primitif se multiplie activement.

Il se forme ainsi un schizonte multinucléé à noyaux nombreux (schizonte mycétolide) qui se dissocie en autant d'individus ou schizozoïtes qu'il possède de noyaux. Ces schizozoïtes se multiplient soit de la même façon que l'individu mère, soit par division binaire selon les espèces, et le tube de Malpighi est ainsi envahi par de nombreuses colonies parasitaires.

Vers la fin de cette période active de multiplication végétative, les noyaux des schizozoïtes ne se multiplient plus avec autant d'activité et les schizontes grossissent en montrant seulement, 2 ou 4 noyaux au maximum. Ce sont les schizontes grégarioïdes ou paucinucléés qui se multiplient comme les premiers et qui par une dernière division vont enfin donner les gamontes ou individus sexués.

Les gamontes ont un noyau unique. Ils grossissent sans se diviser et, au terme de leur croissance ils prennent une forme globuleuse et se détachent de l'épithélium.

La reproduction sexuée débute par l'accouplement des gamontes qui s'accolent deux à deux et s'entourent d'une frêle paroi kystique commune.

Dans chaque gamonte accouplé le noyau se divise d'abord une fois. L'un des deux noyaux-filles, représentant le noyau somatique, gagne la périphérie et dégénère par la suite, tandis que l'autre va subir une division réductrice donnant deux noyaux dont l'un reste inutilisé et dégénère. Le noyau restant ou noyau sexuel condense alors autour de lui une certaine quantité de cytoplasme pur sexuel et ainsi se forme un gamète dans chaque individu du couple.

Puis la cloison d'accolement qui sépare les deux gamètes se résorbe et ceux-ci se fusionnent pour donner une copula d'abord sphérique et devenant rapidement ovoïde biconique en même temps qu'elle se revêt d'une paroi résistante. La copula est devenue un sporocyste à l'intérieur duquel se forment, après trois divisions successives du noyau de copulation, 8 sporozoïtes allongés disposés suivant des méridiens.

Le sporocyste unique formé aux dépens des 2 gamontes est alors mûr. Les restes inutilisés ou soma des gamontes qui le protégeaient pendant son développement se flétrissent et disparaissent. Finalement, sporocystes et débris d'enveloppe sont entraînés avec les produits d'excrétion vers l'intestin d'où ils gagnent l'extérieur. Nous sommes ainsi revenus au point de départ.

Sporocystes et sporozoïtes.

Les sporocystes représentant la forme de résistance des *Ophryocystis* dans le milieu extérieur et par conséquent le point de départ de l'infection, je commencerai mon étude morphologique par leur description.

On sait qu'il ne se forme normalement dans chaque kyste qu'un seul sporocyste résultant de la copulation de deux gamètes. Lorsque celui-ci gagne le milieu extérieur, il est presque toujours débarrassé de son enveloppe kystique. Celle-ci, très frêle, est le plus souvent disloquée et même liquéfiée de bonne heure dans la lumière même des tubes malpighiens, comme chez *O. mesnili* et *O. caulleryi*, par exemple. Dans certaines espèces toutefois, la paroi kystique constitue pour le sporocyste une enveloppe protectrice qui s'ouvre suivant un mode particulier étudié plus loin (*O. hagenmülleri*, fig. 10), ou bien encore donne naissance successivement à une série d'enveloppes concentriques, comme A. SCHNEIDER l'a observé chez *O. bütschlii* (fig. E texte); parfois enfin ce sont les débris flétris des gamontes qui forment à chaque pôle du sporocyste un épais capuchon protecteur assez longtemps persistant (*O. duboseqi*, fig. 12).

Mais, de toute façon, on peut dire que là, comme chez les Grégarines, c'est la paroi propre du sporocyste qui constitue essentiellement l'appareil protecteur du germe, la paroi kystique ayant avant tout pour but de protéger l'acte sexuel et l'évolution de la copula.

La forme fondamentale des sporocystes d'*Ophryocystis* est biconique ou, plus exactement, ovoïde, acuminée aux pôles. Leur projection équatoriale est un cercle (fig. 37b) et les deux pôles sont semblables. Les sporocystes des *Ophryocystis* sont donc morphologiquement identiques à ceux des Engrégarines de la famille des Actinocéphalides.

Selon la prédominance d'un axe sur l'autre, le sporocyste est ventru (*O. perezi*, *O. hagenmülleri*, fig. 8), ou ovoïde allongé (*O. schneideri*, fig. 37a), ou même fusiforme (*O. duboseqi*, fig. 12 et 36).

La taille moyenne de ces sporocystes, variable suivant les espèces, est, en moyenne, de 10 à 12 μ c'est dire que les sporocystes des

Ophryocystis sont à peu près de même grandeur que ceux des Eugrégarines et notamment des Actinocéphalides.

Ils possèdent une paroi épaisse et très résistante, ordinairement épaissie aux pôles en forme de bouton réfringent (*O. hagenmülleri*, *O. duboscqi*, *O. hessei*). Chez toutes les espèces, cette paroi paraît constituée par une double enveloppe: la plus externe ou épispore est très mince et étroitement appliquée sur l'endospore. Mais, dans la plupart des cas, on ne peut distinguer nettement ces deux enveloppes l'une de l'autre, et ce n'est que chez certaines espèces qu'on peut s'assurer de cette disposition. Ainsi le sporocyste de *O. schneideri* montre à chaque extrémité une calotte épaisse et colorable qui semble bien être une zone épaissie d'une épispore très frêle sur tout le reste de la surface (fig. 37 a). Au moment de la déhiscence, ces deux calottes se détachent, mettant à nu les deux pôles du sporocyste au niveau desquels la paroi très amincie se perce d'un orifice circulaire pour livrer passage aux sporozoïtes (fig. 11).

C'est là le seul mode de déhiscence que j'ai observé chez les sporocystes des *Ophryocystis*. Eu égard à la forme fondamentale de la spore, il est à penser que, chez les autres espèces, la déhiscence est également du type bipolaire, comme du reste chez les espèces d'Eugrégarines à spores biconiques (Actinocéphalides) où elle a été observée.

Le sporocyste mûr des *Ophryocystis* renferme comme celui des Eugrégarines typiques 8 sporozoïtes disposés assez régulièrement suivant des méridiens (*O. mesnili*, fig. 75), on légèrement tordus en spires entrecroisées (*O. schneideri*, fig. 37 a), tandis qu'au centre du sporocyste se voient fréquemment quelques granulations claires résiduelles parfois réduites à un seul grain brillant (*O. hessei*).

Je n'ai pu étudier les sporozoïtes que sur des coupes on des frottis et à l'intérieur du sporocyste, ce qui ne m'a pas permis de préciser leurs caractères morphologiques. Tout ce que je puis dire c'est qu'ils ont la forme d'un fuseau allongé, et semblent plus effilés à une extrémité qu'à l'autre. Leur taille varie naturellement avec les espèces, c'est chez *O. caulleryi* (fig. 44), qu'ils sont les plus gros. Chez *O. duboscqi* (fig. 36), ils sont par contre très petits et très difficiles à mettre en évidence.

Ces sporozoïtes sont formés d'un plasma clair homogène, assez fortement colorable et montrent vers le milieu, un noyau ovale allongé, presque aussi large que le corps (fig. 44). Chez *O. schneideri*, certaines colorations heureuses montrent ce noyau formé de grains de chromatine très densément disposés, avec un karyosome plus

fortement teinté et situé à une extrémité (fig. 37 a). Dans leur structure générale, les sporocystes et les sporozoïtes des *Ophryocystis* ne diffèrent donc en rien de ceux des Eugrègarines.

Les schizontes et leur développement.

Le sporozoïte mis en liberté dans l'intestin de l'hôte après la déhiscence du sporocyste, doit gagner de suite les tubes de Malpighi où il se fixe sur la surface épithéliale entre les cils rigides qui la recouvrent. Puis il grossit en même temps qu'il s'incline et se couche sur la bordure ciliaire. C'est alors qu'en divers points de sa surface en contact avec les cils, naissent des radicules fixatrices dont le nombre augmente avec la taille du parasite. Celui-ci acquiert ainsi une large base de fixation reliée à la surface épithéliale par les radicules qui en émanent (fig. 53). Pendant ces premiers phénomènes de développement le parasite a multiplié ses noyaux et arrive bientôt au stade de schizonte.

Il faut distinguer selon les espèces ou les stades considérés, deux sortes de schizontes :

Les schizontes mycétoides ou multinucléés, de forme souvent irrégulière et à noyaux nombreux densément disposés (type: *O. hessei*, fig. 13), et les schizontes grégarinoïdes de forme et d'orientation bien définies possédant seulement un petit nombre de noyaux (ordinairement 2 ou 4, rarement 6) grands et largement espacés (types: *O. hessei*, fig. 15, et *O. caulleryi*, fig. 47).

Tandis que j'ai observé les schizontes grégarinoïdes ou paucinucléés chez toutes les espèces d'*Ophryocystis*, je n'ai rencontré par contre les formes mycétoides que chez 3 espèces: *O. hessei* (fig. 13 à 18); *O. hagenmülleri* (fig. 19 à 28) et *O. dubosqi* (fig. 29); auxquelles il faut sans doute ajouter *O. bütschlii* et *O. francisci* dont certains stades végétatifs possèdent, d'après SCHNEIDER, jusqu'à 10 noyaux et même davantage.

Dans les espèces à schizontes mycétoides que j'ai étudiées, ce stade marque toujours le début de l'évolution du parasite, représentant la phase aiguë de l'infection pendant laquelle celui-ci se multiplie intensément. Puis cette phase fait place à une ou plusieurs générations de schizontes grégarinoïdes paucinucléés desquels dériveront finalement les gamontes. Les espèces à schizontes mycétoides comportent donc aussi et forcément une phase à schizontes grégarinoïdes.

Au contraire, certaines espèces, comme *O. caulleryi* (fig. 43 à 47), *O. mesnili* (fig. 53), *O. schneideri* (fig. 39, 40 et 42), ne m'ont jamais montré que des schizontes paucinucléés ayant au plus 4 noyaux (très

rarement 6, par exception). Je ne pense pas que, dans ces espèces, les stades multinucléés m'aient échappé, car j'ai examiné un très grand nombre d'individus ce qui est relativement facile étant donnée l'énorme quantité de parasites que l'on peut observer dans un espace restreint. J'en conclus que chez elles, la multiplication endogène s'effectue exclusivement à l'aide de schizontes grégariñoïdes à 2 ou 4 noyaux et, en conséquence, atteint probablement un degré d'intensité moindre que dans les cas précédents. De plus, il est à remarquer que chez les espèces à multiplication intensive par schizontes mycétoides multinucléés, les stades végétatifs terminaux ou gamontes sont notablement de taille plus petite que chez celles qui présentent exclusivement des schizontes grégariñoïdes paucinucléés; comme si, à l'instar de ce que l'on trouve chez certains Plathelminthes, il y avait une sorte de balancement entre l'intensité de la multiplication agame et la taille du parasite. Il suffit pour s'en convaincre de comparer les stades, d'*O. caulleryi*, (fig. 46), ou d'*O. schneideri* (fig. 42) (espèces à schizontes paucinucléés) avec ceux d'*O. hagenmülleri* (fig. 20) ou d'*O. duboscqi* (fig. 31) (espèces à schizontes multinucléés) qui sont représentés à un même grossissement.

Schizontes mycétoides ou multinucléés. — Tandis que les schizontes grégariñoïdes ont toujours une forme bien définie en cône plus ou moins surbaissé, et une orientation constante, les schizontes mycétoides ont une forme beaucoup plus irrégulière dans laquelle il est souvent impossible de définir l'orientation.

Au début, la forme fondamentale conique est encore aisément reconnaissable (fig. 22 et 24*d*), mais avec la croissance et la multiplication des noyaux, ils deviennent massifs (fig. 29*a*), globuleux (fig. 29*c*), amœbiformes (fig. 27), irrégulièrement mamelonnés (fig. 13), fongoides et souvent même rameux (fig. 24*a* et 30). Sous ces formes mycétoidiennes qui rappellent en certains cas plutôt un Mycétozoaire qu'une Grégariine, les schizontes multinucléés peuvent atteindre une taille relativement grande. Ainsi, chez *O. hessci* (fig. 13), ils deviennent près de dix fois plus gros que les gamontes et j'ai pu y compter jusqu'à 80 noyaux. A l'état jeune, par contre (fig. 22), ils n'ont que quelques μ de hauteur malgré un nombre déjà considérable de noyaux et il serait assurément impossible de reconnaître leur véritable nature si l'on ne trouvait côte à côte tous les stades de transition entre ces microformes mycétoidiennes et les *Ophryocystis* adultes.

Chez *O. hagenmülleri*, ces schizontes sont fixés à l'épithélium par de nombreuses radicelles, comme les formes grégariñoïdes; chez

O. dubosqi (fig. 29 a et c), ils semblent plus étroitement accolés à l'épithélium par une sorte de ventouse située vers le milieu de leur face basale, tandis que chez *O. hessei* (fig. 13), ils paraissent simplement appliqués sur la surface des cellules épithéliales. Comme les schizontes grégarinoïdes, ils m'ont toujours paru immobiles.

Les schizontes multinucléés se multiplient de deux manières: par plasmotomie et par schizogonie.

La plasmotomie s'observe plus spécialement chez les schizontes rameux, par exemple chez *O. hagenmülleri* (fig. 24 a). Le schizonte, sans doute massif au début, commence à se lobier par des incisures qui partent de sa face basale d'insertion et gagnent peu à peu la face opposée, le découpant progressivement en lobes multinucléés qui, finalement, se séparent tout en restant fixés par leurs radicules à l'épithélium (fig. 24 et 30). Dans la suite, les produits de cette division peuvent continuer à se diviser par étirement pour donner des produits uninucléés (fig. 24 b), ce qui conduit à la schizogonie typique dont je vais maintenant parler.

Dans la schizogonie qui s'observe également chez les schizontes paucinucléés, le corps se découpe en autant d'individus qu'il y a de noyaux comme chez les Coccidies et chez *Schizocystis*.

Les schizontes multinucléés qui vont subir la schizogonie sont généralement de forme très surbaissée et massifs. Les noyaux gagnent la couche superficielle, et, autour de chacun d'eux, le protoplasma se soulève en légères éminences secondaires qui se décomposent et s'isolent progressivement de la masse commune (*O. hagenmülleri*, fig. 19 a); ainsi se forment de nombreux petits schizontes filles uninucléés qui restent ordinairement reliés à l'épithélium par quelques radicules augmentant rapidement de nombre. Puis ceux-ci grandissent (fig. 19 b), et deviennent soit de nouveaux schizontes multinucléés (fig. 24 d), soit des schizontes paucinucléés préparant la génération des gamontes (fig. 23, 25 et 24 e).

Dans certains cas les schizontes multinucléés quittent l'épithélium en prenant une forme massive, ovoïde, avant de subir la division (fig. 27). Ce phénomène favorise la dissémination du parasite le long du tube à ce stade de multiplication active, les schizontes libérés étant alors charriés par les mouvements de contraction de l'organe excréteur.

Cytologie. — In vivo, les schizontes mycetoïdes diffèrent notablement des schizontes grégarinoïdes non-seulement par leur forme mais par leur aspect. Ils constituent des masses hyalines ou légèrement réfringentes à contours moins accentués et à contenu beaucoup moins

grossièrement granuleux que celui des schizontes paucinucléés. Les noyaux ne sont que peu ou point visibles à leur intérieur.

Sur des préparations colorées, ils montrent une frêle cuticule à peine différenciée et leur cytoplasma est toujours assez fortement colorable par les colorants de la chromatine. C'est là un caractère très remarquable et constant des premiers stades végétatifs de toutes les Schizogrégarines que j'ai étudiées. De plus, ils ne montrent pas cette affinité spéciale pour l'orange qui caractérise si bien les gamontes, de sorte que sur des préparations à l'hématoxyline orange leur cytoplasma reste coloré en gris violet (fig. 13, 19, 29), tandis que celui des schizontes grégarinoïdes et des gamontes, montre une belle couleur orange. Leur cytoplasme est très finement granuleux, à structure alvéolaire peu accusée, et dépourvu ordinairement de corpuscules chromatiques extra-nucléaires (chromidies).

Les schizontes mycétoïdes renferment de nombreux noyaux dont la taille et la structure, surtout dans les formes de début d'évolution, sont notablement différentes de celles des noyaux des schizontes multinucléés. Ces noyaux sont en effet de petite taille, à paroi si peu visible que, dans certains cas il est permis de se demander, si elle existe réellement. Le plus souvent leur forme n'est pas sphérique mais ovoïde et un gros nucléole chromatique ou karyosome¹⁾ occupe une extrémité tandis que le réseau de chromatine en forme de calotte se trouve à l'extrémité opposée [*O. hessei* (fig. 13), *O. hagenmülleri* (fig. 24 d)]. C'est là un type de noyau que j'ai observé chez des êtres bien différents des Grégarines, notamment chez des Protistes parasites dont les affinités sont manifestement avec les Myxomycètes, comme le *Mycetosporidium talpa* (LÉGER et HESSE), de l'intestin des Otiiorhynques où LÉGER et HESSE (1905) l'ont désigné sous le nom de noyau fongiforme. A la limite du noyau, sur la paroi à peine visible, se voit un petit grain faiblement colorable, représentant sans doute le centrosome. Dans d'autres stades mycétoïdes, la chromatine des

¹⁾ Pour éviter toute confusion je désigne ici ce nucléole chromatique sous le nom de karyosome comme c'est l'usage aujourd'hui pour la même formation chez les Eugrègarines. A la vérité, c'est plutôt un nucléolo-karyosome et le terme de karyosome s'appliquerait peut-être plus exactement (ainsi que je l'ai fait dans mon mémoire sur „la Reproduction sexuée chez les Stylorhynchus“ in Arch. Protistenk. 1904) à un important et assez constant grain de chromatine qu'on observe également dans le noyau des *Ophryocystis* (fig. 48, 49, 53 f) et dont j'aurai à reparler par la suite (v. p. 180). Au reste, je ne puis insister davantage, sans sortir des limites que je me suis tracées pour ce travail, sur ces points de terminologie cytologique concernant des éléments dont la nature et la fonction sont encore insuffisamment précisées.

noyaux se condense presque en totalité sur le karyosome central de sorte que le noyau paraît formé par un unique gros karyosome baignant dans un suc nucléaire clair (fig. 29 et 30).

Enfin, chez certains schizontes multinucléés les noyaux présentent un aspect qui rappelle davantage celui des noyaux typiques des formes grégarioïdes et des gamontes. Il est à présumer que ce sont les schizontes de transition qui marquent le passage des stades mycétoïdes aux formes grégarioïdes paucinucléées et gamontogènes. Là, les noyaux sont plus grands et plus espacés, leur contour devient circulaire, le suc cellulaire est plus abondant et la chromatine présente une tendance manifeste à se répartir plus régulièrement dans le suc nucléaire autour du karyosome (fig. 19a et 27).

Division des noyaux. — Dans tous ces schizontes multinucléés la multiplication des noyaux est rapide et souvent synchrone. Leur petite taille empêche de suivre en détail le processus de division nucléaire, mais on peut affirmer qu'il s'agit d'une mitose simplifiée sans figure achromatique distincte. Le karyosome abandonne d'abord une grande partie de sa chromatine périphérique au suc nucléaire qui devient fortement colorable; en même temps le noyau prend une forme étirée et les grains de chromatine du réseau se répartissent en deux amas qui gagnent les pôles. Puis le noyau étiré s'étrangle en biscuit et il se forme deux noyaux-filles qui s'écartent peu à peu l'un de l'autre. Chacun de ces noyaux montre alors sa chromatine localisée en une calotte conservant ainsi la position et la forme prise au début de la mitose, et un karyosome à l'extrémité opposée (noyau fongiforme). Je ne saurais dire si le nouveau karyosome dérive de celui du noyau maternel; il m'a semblé qu'il en était ainsi dans certaines mitoses tandis que dans d'autres il paraît disparaître après avoir abandonné sa chromatine au noyau, au début du processus. Il est aussi difficile de suivre le rôle du centrosome à cause de la petitesse des images mais il est rationnel d'admettre qu'il s'est comporté ici suivant la règle générale et que sa division a précédé celle de l'appareil chromatique.

Dans les schizontes à gros noyaux, le processus de division du noyau, plus facile à suivre, se rapproche du reste davantage des mitoses typiques et ne diffère pas sensiblement de celui que je décrirai plus loin chez les schizontes paucinucléés.

Schizontes grégarioïdes. — Les schizontes grégarioïdes ou paucinucléés, les seuls connus jusqu'à aujourd'hui, sont ceux qui s'observent le plus souvent chez les *Ophryocystis*. Ils existent en effet chez toutes les espèces tandis que les précédents ou schizontes

mycétoides ne semblent se rencontrer que chez certaines (voir plus haut). En tout cas ce sont eux qui terminent la multiplication schizogonique de l'hôte et par conséquent donnent naissance aux gamontes.

Les schizontes grégarioïdes présentent toujours une forme et une orientation bien définies.

Leur forme fondamentale est un cône plus ou moins surbaissé à base fixée à l'épithélium par de nombreuses radicelles et à sommet tourné vers la lumière du tube. Le sommet est donc l'extrémité distale du parasite et la base de fixation l'extrémité proximale.

Par la définition constante de leur forme et de leur orientation, les schizontes paucinucléés représentent la vraie forme grégarienne de *Ophryocystis*, et à ce point de vue il est intéressant de faire remarquer l'analogie étonnante de ce stade des *Ophryocystis* avec celui des jeunes stades de *Pterocephalus* (Comparer à cet effet la fig. B texte avec la fig. 42 Pl. VII).

Pour bien se rendre compte de la morphologie des *Ophryocystis*, il importe essentiellement d'étudier ces organismes sur des coupes perpendiculaires à la surface épithéliale sur laquelle ils sont fixés (fig. 43). Lorsqu'on les examine de face en effet ou par leur pôle distal leur aspect est complètement différent. Ils se montrent alors comme de véritables amibes (fig. 1 et fig. 52), et si ce n'était leur immobilité complète, on aurait peine à se défendre de les considérer comme tels surtout si on ne les étudiait que sur le vivant par compression du tube ou seulement sur des frottis, ainsi que l'a fait SCHNEIDER qui les regarda comme des êtres amiboïdes et, en conséquence, ne put reconnaître leur véritable nature.

Non-seulement les schizontes grégarioïdes sont bien définis par leur forme et leur orientation générales, mais encore on peut dire que chaque espèce d'*Ophryocystis* est caractérisée par la forme et la taille de ceux-ci lorsqu'ils sont arrivés au terme de leur croissance.

C'est ainsi que chez *O. schneideri* les schizontes grégarioïdes à 4 noyaux sont en cône surbaissé avec une pointe distale légèrement mucronée (fig. 40), tandis que ceux qui sont mononucléés et par conséquent destinés à devenir des gamontes ont une forme

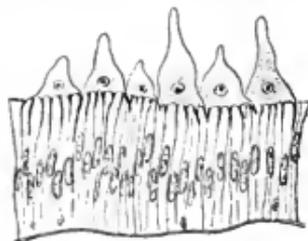


Fig. B texte.

Jeunes *Pterocephalus* fixés à l'épithélium intestinal de la *Scolopendra* (d'après LÉGER et DÉROSCQ).

extrêmement allongée atteignant 35μ de longueur (fig. 42). De tels gamontes donnent alors des couples ovoïdes allongés (fig. 41).

Chez *O. caulleryi*, par contre, leur forme est beaucoup plus ramassée, en cloche ou en casque, en même temps que leur extrémité distale se prolonge le plus souvent en une sorte de queue ou de pointe mousse (fig. 45, 46 et 47). La taille de ces schizontes est considérable, 15 à 20μ et ils comptent parmi les formes les plus grosses d'*Ophryocystis*. Il est intéressant de remarquer combien ces schizontes ressemblent à ceux des curieux sporozoaires récemment décrits par BRASIL (1906) dans l'intestin d'une Polychète, le *Scoloplos armiger* et nommés par cet auteur *Eleutheroschizon duboscqi*. Ainsi que je l'ai fait remarquer au début de ce travail, il est fort possible que ces parasites soient très proches parents des *Ophryocystis*, et pour ma part je crois, en l'absence de plus amples détails, que c'est là leur véritable affinité plutôt qu'avec le *Schizocystis* comme le pense BRASIL, qui les regarde d'ailleurs, avec les meilleures raisons, comme des Schizogregarines.

Chez *O. mesnili* la forme des Schizontes grégariñoïdes est déjà beaucoup plus surbaissée, mais toujours légèrement acuminée au pôle distal (fig. 53f, g et fig. 54); de même chez *O. hagenmülleri*, fig. 26.

C'est aussi à peu près la même forme qui se retrouve chez *O. duboscqi*, avec une taille beaucoup plus petite et une localisation particulière des radicules à l'extrémité des prolongements qui servent de support commun à un certain nombre d'entre elles, ce qui donne à ces schizontes un aspect très particulier (fig. 32).

Enfin chez *O. hessei* ils prennent de bonne heure une forme en dôme, sans trace de mucron distal (fig. 14, 15 et 16).

Quelle que soit leur forme particulière, les Schizontes grégariñoïdes paucinucléés sont toujours fixés de la même manière à l'épithélium malpighien, au moyen de radicules qui traversent la bordure constituée par les cils rigides parfois très longs (surtout chez les *Blaps* et les *Scaurus*, fig. 40 et 45), pour s'implanter dans le cytoplasme des cellules épithéliales. Mais la portion libre de ces radicules fixatrices, c'est-à-dire la partie non enfoncée dans la cellule, est plus ou moins longue suivant les espèces.

Ainsi chez *O. schneideri* et *O. caulleryi* les radicules sont très longues, de sorte que le corps du parasite se trouve à une certaine distance de la surface épithéliale (fig. 1, 2, 42, 43, 45, 46); chez *O. mesnili* elles sont déjà plus courtes (fig. 53, 54, 55); et enfin très courtes chez *O. hagenmülleri* et presque nulles chez *O. hessei* (fig. 14, 15, 16) où les schizontes paraissent reposer directement sur l'épithélium.

Il semble du reste que ces variations soient tout à fait en rapport avec la hauteur des cils de la bordure en brosse de l'épithélium, comme si ces derniers opposaient un obstacle au parasite et l'empêchaient de reposer plus étroitement sur la surface épithéliale.

Les radiculées sont constituées par des prolongements cytoplasmiques grêles, dépourvus de granulations et revêtus par la frêle cuticule qui protège tout l'organisme.

Tout le corps du schizonte est en effet recouvert par une cuticule bien visible par le vert lumière, très mince, molle, dépressible et dépourvue de côtes ou stries méridiennes comme on en observe chez toutes les Grégarines. Il n'existe pas de couche ectoplasmique distincte sous la cuticule et on n'y voit pas de myonèmes. Il en résulte que l'appareil protecteur des *Ophryocystis* est très faiblement développé, ce qui rend ces organismes facilement altérables et difficiles à fixer dans leur forme exacte.

L'altérabilité de la forme est facile à constater lorsqu'on étudie les parasites in vivo dans le liquide physiologique, qui d'ordinaire permet d'observer vivantes les Grégarines proprement dites pendant plusieurs heures. Les *Ophryocystis* s'altèrent au contraire très rapidement dans ce liquide en devenant vacuolaires et certaines espèces notamment *O. caulleryi*, montrent en divers points de leur surface correspondant sans doute au lieu d'origine des radiculées, des productions singulières débutant par une petite saillie protoplasmique d'abord conique, puis s'allongeant et devenant rapidement filiforme (fig. 6). On dirait un flagelle, d'autant mieux que cet élément se montre parfois animé de mouvements d'oscillation et d'ondulation d'ordre purement physique mais qu'on pourrait croire volontaires. Puis, ces pseudo-flagelles se détachent du corps et persistent dans la préparation (fig. 6), où ils peuvent induire en erreur un observateur non prévenu. En même temps, le reste du corps se gonfle considérablement et prend une forme globulense qui le rend méconnaissable.

Les meilleurs fixateurs pour l'étude cytologique et morphologique de ces stades sont le liquide de FLEMMING ou le sublimé-alcool. A l'aide de ces réactifs, on peut voir que le cytoplasma présente une structure nettement alvéolaire, à mailles régulières.

Chez les très jeunes individus le cytoplasme est clair avec quelques rares granulations; mais, de bonne heure, il renferme de nombreux grains de réserve sphériques, de taille assez grosse, qui donnent au parasite, sur le vivant, un aspect granuleux très caractéristique, la place du noyau étant visible comme une tache claire (fig. 1 à 5). Ces grains de réserve sont comparables à ceux

qui s'observent chez toutes les Grégarines et présentent les mêmes réactions caractéristiques, c. à. d. qu'ils prennent une couleur brun acajou par l'iode et bleuissent par addition d'acide sulfurique; on peut donc les regarder avec BÜTSCHLI, comme formés de paraglycogène.

Le cytoplasme des *Ophryocystis* renferme aussi assez souvent de la graisse sous forme de grains sphériques de taille variée, notamment chez *O. mesnili* et chez *O. caulleryi*. Enfin il importe de signaler la présence fréquente dans le cytoplasme des schizontes grégarinoïdes et des gamontes, de corpuscules chromatiques de forme et d'importance variables et qu'on peut regarder comme des chromidies. Ces chromidies s'observent d'une façon pour ainsi dire constante et sous forme de grains nombreux à peu près sphériques mais de taille variée, chez *O. duboseqi*, *O. mesnili* et *O. caulleryi* (fig. 31, 45 et 50). Chez *O. hessei* ils ont une forme allongée (fig. 17) parfois renflée à une extrémité. Chez *O. hagenmülleri* ces chromidies ne sont plus sous forme de grains, mais de corps en boudin ou fuseau diversement contournés et de taille parfois considérable (fig. 20 et 26).

Toutes ces chromidies prennent naissance aux dépens du noyau ainsi que cela paraît particulièrement net chez *O. hagenmülleri*, où l'on voit, chez certains individus, le noyau surchargé de chromatine et très gros, et chez d'autres, la substance chromatique éliminée dans le cytoplasme sous forme de cordons qui restent quelque temps en relation avec le noyau (fig. 20 et 26). Dans les espèces où les chromidies sont en forme de grains, on remarque aussi que leur apparition coïncide toujours avec une notable diminution de la colorabilité du noyau (fig. 17).

Du reste, les chromidies n'apparaissent nombreuses qu'à un moment bien défini de l'évolution. C'est dans les derniers termes de la série des schizontes paucinucléés (fig. 23 et 25), et surtout dans les gamontes qui en dérivent directement (fig. 20 et 26), qu'elles deviennent tout à fait caractéristiques. On les retrouve ensuite encore plus nombreuses, dans les gamontes adultes et dans les couples, notamment chez *O. caulleryi* (fig. 50) et *O. hessei* (fig. 18). Toutefois, pour une même espèce, leur nombre est variable suivant les exemplaires considérés. Certains en sont encombrés au point qu'il est impossible de suivre les phénomènes nucléaires tandis que d'autres n'en possèdent que très peu.

Si maintenant on cherche à suivre la destinée de ces chromidies au cours du processus sexué, on voit d'abord qu'elles ne prennent aucune part à la constitution des noyaux sexuels et, par conséquent, ne jouent aucun rôle important dans le phénomène de la reproduction.

La plupart se retrouvent du reste dans le cytoplasme somatique où elles diminuent peu à peu de taille et de nombre à mesure que s'avance la sporogénèse; ce sont donc des trophochromidies (MESSIL, 1905), et on peut se demander si leur expulsion dans le cytoplasme ne constituerait pas un phénomène d'épuration nucléaire précédant la formation des noyaux sexuels. Peut-être aussi, la chromatine qui les constitue joue-t-elle un rôle pour l'utilisation des substances de réserve accumulées dans les gamontes et préside-t-elle ainsi à la formation et au triage du cytoplasme qui doit entrer dans la constitution des gamètes.

Nous avons vu que dans les schizontes mycétoides, le cytoplasme manifeste une certaine affinité pour les colorants nucléaires; de ce fait, ces schizontes se colorent en gris-bleu par l'hématoxyline. Au contraire, le cytoplasme des schizontes grégariñoïdes, riche en réserves, présente, à mesure que la multiplication asexuée marche vers sa fin, de moins en moins d'affinité pour les colorants chromatiques et montre une préférence de plus en plus accusée pour les couleurs acides, notamment l'orange, qui, à ce point de vue, est un des colorants des plus intéressants à employer. Le maximum d'affinité pour l'orange est atteint par les gamontes qui sont accouplés ou sur le point de s'accoupler. De sorte que dans une préparation, coupe ou frottis, il est facile de distinguer l'âge évolutif des parasites d'après le caractère de leur coloration; les schizontes mycétoides ayant leur cytoplasme gris-bleu (fig. 13 et 29), tandis que les schizontes grégariñoïdes, les gamontes et les couples ont un cytoplasme d'une belle couleur jaune (fig. 14 à 18). Cette affinité pour l'orange du cytoplasme des gamontes existe aussi comme on le sait chez les Grégarines notamment les *Monocystis* et je l'ai également signalée chez les *Schizocystis*.

Noyau. Le noyau des schizontes grégariñoïdes ne présente sans doute, dans ses éléments constitutifs, rien de plus que celui des schizontes mycétoides, mais on peut dire que, par sa taille plus grande, sa forme et la disposition de ses éléments, il se rapproche beaucoup plus du noyau typique des Métazoaires.

Si l'on prend comme type celui des schizontes *d'O. caulleryi* ou *d'O. hessei*, où il atteint une taille assez grande pour permettre une étude de détail, on constate que chez ces espèces, il est sphérique, pourvu d'une membrane épaisse peu ou point chromatique, et renferme un suc nucléaire incolore dans lequel baignent un gros karyosome à périphérie basophile et à centre acidophile, et de la chromatine disposée en grains sur un réseau très net (fig. 16, 21 et 46). En outre,

on voit d'une façon à peu près constante, un grain chromatique toujours beaucoup plus petit que le karyosome, situé dans le suc nucléaire, au milieu du réseau chromatique et parfois tout près de la paroi (fig. 26, 48 et 49). Un tel grain s'observe aussi chez *Stylorhynchus* où je l'ai désigné sous le nom de karyosome.¹⁾ Dans cette Grégarine il m'a paru qu'il jouait un rôle important dans les phénomènes sexuels car on le retrouve dans le noyau des gamètes et on constate que dans la karyogamie, les deux karyosomes de chaque noyau semblent se fusionner pour former un karyosome unique de copulation. Ici, je crois qu'il joue un rôle identique mais il n'est pas possible de le démontrer en raison de la petite taille de cet élément.

Les différents éléments constitutifs du noyau varient d'importance et de position suivant le moment considéré et on peut dire que, chez les *Ophryocystis* comme dans la plupart des cellules de Protozoaires, le noyau n'est jamais semblable à lui-même en deux instants différents.

Prenons comme type le noyau des grands schizontes de *O. caulleryi*. Au stade dit de repos, le noyau sphérique on légèrement étrié parallèlement à la face basale montre la structure typique (fig. 46), avec nucléole central, chromatine disposée en grains sur un réseau dans lequel se voit le petit grain karyosomien, membrane nucléaire très nette mais à peine teintée, centrosome ordinairement visible sur la membrane.

Au moment de la mitose, les grains de chromatine se rassemblent autour du karyosome en même temps qu'il se constitue à l'intérieur du noyau, une figure achromatique en fuseau (fig. 49e et fig. 14 et 47). Les centrosomes occupent alors vraisemblablement chaque pôle du fuseau, mais il est difficile de les distinguer et en tous les cas ils ne sont pas entourés d'un aster cytoplasmique (fig. 14 et 47). Le karyosome est devenu très pâle, ayant cédé sa chromatine périphérique au suc nucléaire ou à l'amas central de grains chromatiques homologue de la plaque équatoriale.

Le noyau s'allonge alors dans le sens du fuseau et sa membrane est encore bien visible. Puis la chromatine se divise en deux groupes de chromosomes mal définis qui s'écartent l'un de l'autre en marchant vers les pôles. Le karyosome reste parfois comme emprisonné dans le fuseau (fig. 49f, 45 et 24c), mais le plus souvent il tombe dans le suc nucléaire; de toute façon il disparaît peu à peu.

¹⁾ Je préfère le désigner aujourd'hui sous le nom de grain karyosomien pour éviter toute confusion avec le nucléole chromatique que j'ai appelé ici karyosome, en accord avec les auteurs récents.

Quant au grain karyosomien, on peut voir, dans beaucoup de noyaux, qu'il s'est divisé en deux, comme s'il s'agissait d'un chromosome spécial, chaque grain fille se joignant au groupe de chromosomes correspondant. Souvent même sa division précède celle de la chromatine (fig. 49 *c* et *d*).

Le noyau s'étire de plus en plus en même temps que sa membrane devenue à peine visible, s'étrangle en son milieu (fig. 49 *g*). Puis les deux noyaux-filles se reconstituent et restent quelque temps côte à côte (fig. 49 *h*). Dans chacun d'eux apparaît un petit karyosome.

Après la reconstitution, le réseau chromatique des noyaux-filles conserve pendant longtemps la position latérale qu'il avait à la fin de la mitose de sorte que l'on trouve fréquemment des noyaux à réseau chromatique en forme de croissant et à karyosome excentrique (fig. 49 *a* et *b*). C'est une telle disposition qui est réalisée dans les types de noyaux que j'ai appelés fongiformes et qui sont caractéristiques des schizontes mycétoïdes au début (fig. 19 *a* et 24 *d*).

A côté de ces stades à réseau chromatique en croissant, on trouve fréquemment des noyaux dont presque toute la chromatine s'est condensée sur le karyosome. A peine en voit-on quelques petits grains en dehors dans un suc nucléaire très clair (fig. 48), tandis qu'au contraire, le karyosome est devenu beaucoup plus fortement colorable. Chez *O. caulleryi*, ce stade est de faible durée car on le trouve assez rarement, tandis que chez d'autres espèces notamment *O. mesnili*, il est fréquent (fig. 52 et 53). Le noyau se présente alors sous le simple aspect d'un gros karyosome sphérique baignant dans un suc nucléaire clair avec le petit grain karyosomien simple ou dédoublé, et un centrosome visible et situé sur la membrane.

De tels noyaux à chromatine condensée sur le karyosome s'observent aussi chez *O. duboscqi*, dans certains schizontes mycétoïdes (fig. 29 *a*). On les retrouve aussi chez les gamontes accouplés au cours de la formation des noyaux sexuels et même dans le sporocyste au cours de la formation des sporozoïtes; de sorte qu'il est permis de supposer qu'ils représentent un stade constant dans l'évolution du noyau entre deux mitoses, chez les *Ophryocystis*.

A la suite de ce stade, la chromatine réapparaît sur le réseau de linine dans le suc nucléaire, et souvent en quantité considérable. C'est peut-être à ce moment que se produisent les expulsions de chromatine qui donnent naissance aux chromidies (fig. 20 et 26).

Au résumé, la division du noyau des *Ophryocystis* s'effectue suivant un processus mitotique plus simple que chez les Métazoaires car il ne montre ni stade spirème ni mouaster.

Dans les premières générations de schizontes grégariuoides, on observe parfois, notamment chez *O. hagenmülleri*, un mode de division nucléaire qui paraît extrêmement simplifié. Il semble que, dans ce cas, toute la chromatine d'abord condensée à la surface du karyosome, se divise en deux calottes qui se placent chacune aux extrémités d'un même diamètre de celui-ci. Puis le karyosome qui a perdu ainsi toute colorabilité dans sa région équatoriale, s'étrangle en deux, et il se forme deux noyaux filles pourvus chacun d'une moitié du karyosome primitif avec la calotte de chromatine qui la recouvre. On aurait là une sorte de mitose dans laquelle la figure chromatique serait en quelque sorte constituée par le karyosome ou directement dérivée de lui (fig. 23 et 25); mais il s'agit peut-être d'un processus dont la simplicité n'est qu'apparente, en raison de la petite taille des éléments.

Les caractères morphologiques et évolutifs du noyau que nous venons d'étudier chez *O. caulleryi* se retrouvent également chez toutes les autres espèces à quelques variantes près, dues surtout à la taille et à la forme de l'élément considéré, mais de si peu d'importance qu'il serait superflu d'y insister.

Le noyau des schizontes paucinucléés peut se diviser ainsi une ou deux fois sans que le cytoplasme se décompose ce qui donne les schizontes typiques à 2 et 4 noyaux (fig. 14, 15, 39, 40 et 47). Après quoi le cytoplasme se décompose à son tour, par des incisures qui débent à la face de fixation et s'étendent ensuite jusqu'au sommet.



Fig. C texte.
Division binaire de *Vampyrella* (d'après Zorv).

Il arrive aussi assez souvent que la division du cytoplasme suit celle du noyau et que le parasite se multiplie suivant le mode binaire (fig. 25 et 51). Dans tous les cas ces divisions semblent s'effectuer sans que le parasite quitte l'épithélium, et les produits se partagent les radicules fixatrices. Vus de face, ces stades de division binaire rappellent étonnamment ceux des Amœbiens et particulièrement certains stades de division des *Vampyrella*. J'ai représenté (fig. C texte), un de ceux-ci pour montrer cette curieuse convergence de forme chez des êtres pourtant fort éloignés (comparer ce stade de *Vampyrella* avec celui d'*O. mesnili* (fig. 51).

Gamontes.

Lorsque le parasite est arrivé au terme de la vie végétative, les derniers schizozoïtes mononucléés issus de la division des schizontes gégarinoïdes, ne multiplient plus leur noyau. Ils grossissent en accumulant des réserves et prennent peu à peu une forme massive (fig. 20, 26, 31, 46), en même temps que leur cytoplasme se charge de chromidies.

Bientôt les radicules s'atrophient, la surface de fixation se rétracte et le parasite se détache (fig. 3). Ainsi se forment les gamontes destinés à s'accoupler deux à deux, dès leur mise en liberté dans la lumière du tube malpighien.

Lorsqu'ils quittent l'épithélium pour s'accoupler, les gamontes ont toujours une forme massive et voisine de la sphère; ainsi *O. mesnili* (fig. 56), *O. hessei* (fig. 17), *O. duboseqi* (fig. 31), ont des gamontes sphériques tandisqu'ils sont d'abord piriformes chez *O. caulleryi* (fig. 3), ou ovoïdes chez *O. schneideri* (fig. 41). Les plus petits gamontes s'observent chez *O. duboseqi* (fig. 31), où ils mesurent 5μ de diamètre; parmi les plus grands sont ceux de *O. caulleryi* qui atteignent 14μ .

Le cytoplasme des gamontes, dont j'ai signalé précédemment l'affinité pour l'orange est toujours fortement granuleux, chargé de grains de paraglycogène et souvent de graisse (*O. caulleryi*, *O. mesnili*). En outre il est souvent riche en chromidies, notamment chez *O. hessei* (fig. 17), *O. caulleryi* (fig. 50). Toutefois il importe de rappeler que la présence de ces formations n'est pas constante et varie en outre dans de grandes proportions pour une seule et même espèce. Ainsi, tandisque chez *O. hessei*, certains gamontes au début de l'accomplissement montrent de rares chromidies et un noyau assez riche en chromatine (fig. 18), d'autres ont un cytoplasme tellement criblé de formations chromidiales que leur noyau est devenu invisible (fig. D texte). De tels couples, du reste peu fréquents, paraissent pathologiques et je ne pense pas qu'ils continuent leur évolution car leur protoplasme semble manifestement altéré. Cette sorte de maladie chromidienne ne s'observe pas du reste chez d'autres espèces, comme *O. mesnili* par exemple, où les chromidies sont pourtant souvent nombreuses dans les gamontes accouplés.

On les voit alors disparaître peu à peu au cours de la gamétogénèse ou bien, ce qui en reste vient se localiser aux deux pôles du kyste et dégénérer avec les reliquats somatiques.



Fig. D texte.
Couple d'*O. hessei*
encombré par les
chromidies. $\times 1300$.

À la moment de l'accouplement, chaque gamonte possède un noyau unique à contour circulaire et situé environ dans le centre de figure.

Ce noyau est semblable à celui des schizontes grégarinoïdes de dernière génération c. à d. qu'il comprend une membrane nucléaire achromatique, de la chromatine sur un réseau et un karyosome (fig. 41). Toutefois, chez *O. hessei* ce karyosome est le plus souvent disparu au moment de l'accouplement, après avoir abandonné sa chromatine au réseau nucléaire qui se montre alors fortement colorable (fig. 18).

Accouplement et Gamétogénèse.

L'accouplement doit résulter de la rencontre fortuite de deux gamontes libérés dans la lumière du tube, ou bien développés côte à côte sur l'épithélium. Les gamontes ne montrent pas en effet de mobilité propre, et ne peuvent par conséquent se rechercher d'une façon active comme chez la plupart des Grégarines.

Pour la formation d'un couple, deux gamontes s'accrochent par leur face de fixation dont les radicelles se sont préalablement rétractées et atrophiées (fig. 3 et 4). Puis ils se pressent étroitement l'un contre l'autre jusqu'à former par leur ensemble une figure ovoïde dont la zone équatoriale correspond au plan d'accrolement (fig. 58 et 59). Cette zone ou plan d'accrolement reste longtemps visible sur le couple comme une ligne épaisse retenant assez fortement la couleur.

On observe parfois des accouplements comprenant 3 gamontes disposés côte à côte, en feuille de trèfle (*O. mesnili*, fig. 57), ou bien l'un derrière l'autre en chaîne (*O. duboscqi*, fig. 33).

On sait que de tels accouplements anormaux ont été signalés assez souvent chez les Grégarines et récemment H. PRANDTL (1906) a rappelé un fait analogue chez l'Infusoire *Didinium nasutum*. Je n'ai pas suivi en détail l'évolution de ces ménages à trois car ils sont rares, mais il ne me paraît pas douteux qu'ils ne soient fertiles, et que chaque gamonte n'y remplisse effectivement son rôle, car ils donnent naissance à un sporocyste de taille plus grande que le sporocyste normal et de forme triquètre, ce qui semble démontrer que trois gamètes ont participé à sa constitution. J'ai observé de tels sporocystes triquètres chez *O. schneideri*, où ils m'ont paru renfermer 12 (?) sporozoïtes, chez *O. caulleryi* et chez *O. duboscqi* (fig. 7).

À mesure que les deux gamontes se pressent plus étroitement l'un contre l'autre, ils sécrètent une paroi commune très frêle et souvent difficile à distinguer. Le couple protégé par cette mince enveloppe doit alors être considéré comme l'homologue d'un kyste grégarinien normal.

Avant de suivre la gamétogénèse et la copulation, remarquons que dans chaque couple d'*Ophryocystis* les deux gamontes ne se distinguent en rien l'un de l'autre, ni par la taille, ni par la forme, ni par aucune particularité chromatique. Je signalerai seulement que parfois, chez *O. duboscqi* surtout, l'un des gamontes semble émettre, vers le centre de sa face d'accolement, une légère saillie conique qui s'enfonce dans une dépression correspondante du conjoint; mais ce fait est loin d'être constant et caractéristique.

Gamétogénèse. — Ainsique je l'ai dit au début de ce travail les phénomènes de sexualité chez les *Ophryocystis* ont déjà été entrevus par A. SCHNEIDER (1885) qui pensait à juste raison, que le noyau primitif du sporocyste devait résulter de la fusion de deux noyaux respectivement fournis par chaque individu du couple. Et puisque les *Ophryocystis* sont des Grégarines, on peut dire que c'est A. SCHNEIDER qui a entrevu le premier le phénomène sexuel présidant à la formation du sporocyste grégarinien. Toutefois, le processus sexué chez les *Ophryocystis* est notablement plus compliqué que ne le pensait cet auteur car il n'y a pas seulement fusion de noyaux sexuels, mais aussi formation et fusion de deux gamètes distincts et différenciation d'une portion somatique dans chaque individu du couple.

On sait en effet, à la suite de mes recherches (1900), que dans chaque gamète accompli, va se constituer, aux dépens d'une partie du cytoplasme et d'un noyau réduit, un gamète unique; puis, que les deux gamètes vont ensuite copuler pour donner l'unique sporocyste du kyste des *Ophryocystis*.

La gamétogénèse, la copulation et le développement de la copula en sporocyste s'effectuent, chez toutes les espèces avec une uniformité assez grande pour qu'il suffise ici d'étudier l'ensemble du processus sexué chez une espèce prise comme type, tout en indiquant chemin faisant, les particularités qu'on rencontre chez les autres.

Je prendrai comme type *O. mesnili* dont la taille est grande et chez laquelle les formations chromidiales n'apportent pas d'obstacle à l'observation des phénomènes nucléaires.

Disons d'abord que, dans chacun des gamontes du couple, les phénomènes de gamétogénèse se déroulent exactement de la même façon, de sorte qu'il suffit d'étudier le phénomène dans l'un d'eux; faisons en outre remarquer, que, presque toujours, les divisions nucléaires ne s'effectuent pas d'une façon absolument synchrone dans les deux conjoints, l'un présentant une légère avance sur l'autre au moins au début du phénomène (fig. 41, 59, 60).

Au début de l'accouplement, le noyau du gamonte montre la plus grande partie de sa chromatine condensée à la surface du karyosome, et dans le suc nucléaire clair se voit le grain karyosomien, avec quelques granulations chromatiques (fig. 58).

Au moment de la première mitose qui survient lorsque les deux gamontes sont intimement accolés, le karyosome abandonne une partie de sa chromatine périphérique au suc nucléaire qui devient colorable, tandis que le reste va renforcer les grains de chromatine du réseau. Ceux-ci ne sont pas alors épars dans le suc nucléaire, mais ordinairement localisés en un espace en croissant, d'un même côté du karyosome. En même temps, la membrane nucléaire s'amincit jusqu'à disparaître dans la région occupée par la chromatine et le suc nucléaire irradie quelque peu dans le cytoplasme (noyau en flammes des auteurs). Pendant ce temps, le centrosome s'est dédoublé et les deux centrosomes-filles, entourés d'une sphère archoplasmique s'écartent et viennent occuper les extrémités d'un fuseau intranucléaire à l'équateur duquel sont rassemblés les grains de chromatine (fig. 59). Le fuseau continue à s'allonger par écartement progressif des centrosomes, en même temps que les grains de chromatine se séparent en deux groupes (fig. 60), qui gagnent peu à peu leur centrosome respectif. A ce stade, il semble parfois que les grains de chromatine affectent une disposition en tétrade. Puis la figure achromatique s'étire d'avantage jusqu'à ce que les centrosomes et leur groupe de grains de chromatine viennent atteindre la surface du corps (fig. 60 et 61), et les noyaux-filles se reconstituent.

Dans cette première mitose, le karyosome ou plutôt ce qui en reste après qu'il a perdu sa chromatine, est expulsé dans le cytoplasme et disparaît rapidement. Mais il s'en reconstitue un autre non moins vite dans les deux noyaux-filles. Quant au petit grain karyosomien, il est difficile de le suivre. Dans certains cas je l'ai vu se diviser de bonne heure et chaque moitié se joindre à un des noyaux-filles. Sa division est même souvent si précoce qu'on pourrait le prendre pour le centrosome.

Chez *O. hessci*, la première mitose rappelle encore davantage une mitose normale. Au début de l'accouplement, le noyau est riche en chromatine disposée en grains sur un réseau et le karyosome est le plus souvent disparu. Un centrosome très net et entouré d'une sphère archoplasmique avec aster, apparaît sur la membrane nucléaire. Il se forme ensuite un fuseau achromatique avec fibres fusoriales bien différenciées, et la mitose se déroule normalement avec disparition tardive de la membrane nucléaire, sans être précédée par

un stade de noyau en flammes (fig. 18). Les mêmes phénomènes s'observent également chez *O. schneideri* (fig. 41).

En résumé, on voit que la première mitose des gamontes d'*Ophryocystis* rappelle dans ses grandes lignes celle des *Monocystis* étudiée par CUÉNOT (1899 et 1901), SIEDLECKI (1899), et plus récemment avec beaucoup de soin par BRASIL (1905).

Après la première mitose, on constate que les deux noyaux-filles sont semblables et normalement constitués avec membrane, karyosome chromatine en réseau etc. (fig. 62). A ce stade succède bientôt un stade à chromatine presque entièrement condensée sur le nucléole, avec seulement quelques rares grains à peine visibles dans le suc nucléaire (fig. 63).

De ces 2 noyaux semblables que possède chaque gamonte, un seul, le noyau germinatif, va maintenant se diviser encore une fois pour donner le noyau réduit du gamète, tandis que l'autre, qu'on peut appeler noyau somatique va rester longtemps sans changements puis dégénérer. Suivons d'abord ce dernier; à cet effet, il gagne la surface du gamonte, le plus souvent vers le pôle où on peut le voir longtemps sous forme d'une vacuole claire allongée avec un gros grain chromatique escorté d'un certain nombre de grains plus petits (ns fig. 64 et 65). Tantôt il persiste ainsi jusqu'à la sporulation, tantôt il se fragmente ou bien semble se diviser incomplètement par une sorte d'amirose inégale. De toute façon il ne joue désormais aucun rôle dans l'acte sexué et disparaît avec le reliquat somatique à la maturité du sporocyste.

Suivons maintenant le noyau germinatif. On voit bientôt apparaître en un point de sa surface, une petite saillie sous forme de baguette conique fortement colorable; c'est le centrosome qui va se dédoubler rapidement et diriger la mitose d'où proviendra le noyau sexuel définitif. Celle-ci s'effectue comme la précédente, et, dans certaines préparations très propices, on peut remarquer que le nombre des grains chromatiques qui était de 8 dans les noyaux issus de la première mitose s'est réduit de moitié dans chacun des noyaux-filles (fig. 65). Cette seconde division nucléaire doit donc être considérée comme réductrice.

Des deux noyaux réduits ainsi formés et naturellement plus petits que les deux premiers, l'un désormais inutile, le noyau de réduction (nr fig. 66), va gagner la partie périphérique du gamonte et dégénérer comme le noyau somatique dont il se distingue toujours par sa taille plus petite, tandis que l'autre resté dans le voisinage du plan d'accolement, va devenir le noyau sexuel proprement dit

(*ng* fig. 66). A cet effet, autour de lui se condense une sphère de cytoplasme clair, réfringent, libre de tout produit d'excrétion, et légèrement chromophile. C'est le cytoplasme sexuel qui, avec le noyau sexuel, constitue le gamète (fig. 67).

Le gamète, une fois formé, se sépare progressivement du reste du corps du gamonte qui lui a donné naissance; celui-ci conserve les noyaux inutilisés (*ns* et *nr* fig. 66 à 75), des chromidies et divers produits d'excrétion; on peut alors le désigner comme partie somatique ou soma du gamonte.

Ce soma présente la forme d'une calotte ou d'une cloche à paroi d'inégale épaisseur suivant la position du gamète et recouvrant celui-ci sans du côté du plan d'accolement (fig. 67). Son cytoplasme conserve longtemps l'affinité caractéristique pour l'orange; mais il se liquéfie peu à peu et finit par disparaître en même temps que le soma se flétrit, après la maturation du sporocyste.

Copulation et développement de la copula en sporocyste.

Chaque gamète ainsi formé est une cellule une à peu près sphérique de 5μ de diamètre, à cytoplasme alvéolaire basophile, avec un noyau à contour circulaire muni d'un karyosome et de corpuscules chromatiques (chromosomes) qui semblent au nombre de 4, dans les rares circonstances où on peut les compter.

La taille des gamètes varie naturellement avec les espèces, mais leur forme est partout globuleuse; à signaler cependant ceux de *O. duboscqi* qui sont plutôt ovoïdes, de petite taille, et donnent une copula d'abord piriforme (fig. 35).

Je n'ai pas réussi à reconnaître de différence quelconque entre les deux gamètes qui sont destinés à copuler dans chaque kyste d'*Ophryocystis*. De même taille et de même forme ils sont, d'après leur mode même de formation, situés si près l'un de l'autre, qu'ils n'ont pour ainsi dire aucun trajet à effectuer pour venir en contact. Il suffit pour cela que la paroi des gamontes se résorbe au niveau du plan d'accolement, ce qui se produit normalement au cours de la gamétogénèse, de sorte que les deux gamètes, déjà contigus aussitôt après leur formation (fig. 67) ne tardent pas à se fusionner (fig. 68). Le stade de kyste à gamètes distincts est, par cela même, de très courte durée, et, en conséquence, s'observe peu fréquemment.

La fusion des deux gamètes donne une copula d'abord ovoïde puis bientôt sphérique qui se place dans la zone moyenne du kyste (fig. 69 et fig. 34). A son intérieur, les deux noyaux se rapprochent et finalement se fusionnent en un synkarion dans lequel on voit quelque

temps deux karyosomes encore distincts (fig. 70); finalement ceux-ci se réunissent, et la copulation est accomplie. La copula prend alors une forme ovoïde biconique et montre déjà une mince paroi (fig. 71).

La copula devenue sporocyste va maintenant donner naissance à 8 sporozoïtes comme chez les Eugregarines. A cet effet une première mitose (fig. 72), donne deux noyaux (fig. 73), qui passent par un stade à chromatine condensée sur le karyosome comme dans les autres phases de l'évolution des *Ophryocystis*, puis se divisent à leur tour pour donner 4 noyaux qui gagnent la périphérie (fig. 74). A ce moment une double paroi résistante se voit à la surface du sporocyste. Finalement, une dernière division des noyaux donne les 8 noyaux définitifs, et le cytoplasme se divise en autant de sporozoïtes qui se disposent en méridiens autour de quelques granulations résiduelles centrales (fig. 75).

A part quelques variantes morphologiques sans importance, la copulation et la sporulation s'effectuent de la même façon chez les autres espèces d'*Ophryocystis*. Ainsi chez *O. duboscqi*, la copula d'abord piriforme (fig. 35), devient ensuite sphérique (fig. 34), pour s'étirer de nouveau en un long sporocyste en fuseau (fig. 36). Chez *O. schneideri*, en raison de la forme très allongée du couple, le sporocyste présente également une forme ovoïde allongée (fig. 37a). On peut donc dire que le processus sexué se déroule chez tous les *Ophryocystis* avec une remarquable uniformité.

Parthénogénèse.

Dans toutes les espèces d'*Ophryocystis*, on observe parfois comme l'avait déjà vu SCHNEIDER chez *O. bütschlii* des couples chez lesquels il se forme un sporocyste dans chacun des gamètes (fig. 28), ou bien un seul sporocyste dans l'un des gamètes, l'autre restant stérile ou n'ayant pas encore développé son produit (fig. 50 et 76).

Il s'agit là d'un développement parthénogénétique des gamètes qui, ne trouvant pas les conditions voulues pour copuler, évoluent individuellement en donnant chacun un sporocyste de taille naturellement plus petite que celui qui dérive d'une copula.

Ces sporocystes parthénogénétiques paraissent être fertiles au moins dans la plupart des cas; j'en ai observé un au stade de 4 noyaux chez *O. caulleryi* (Fig. 50, et SCHNEIDER (1885) dit que lorsqu'un kyste renferme 2 de ces sporocystes, l'un des deux au moins arrive à maturité.

La cause de cette évolution parthénogénétique des gamètes me paraît devoir être recherchée, avant tout, dans le fait que l'un des

gamontes du couple, sans doute trop jeune, effectue trop tardivement sa gamétogénèse; de sorte que le premier gamète mûr, ne trouvant pas de partenaire, continue son évolution en sporocyste. Lorsque le second gamète arrive à son tour à maturité, il se trouve dans les mêmes conditions d'isolement que le premier et donne également un sporocyste parthénogénétique. Il en résulte que les deux sporocystes ainsi formés dans un même couple, sont toujours et forcément d'âge différent; ce qui est facile à constater, tout au moins tant que les deux sporocystes n'ont pas atteint leur maturité. On en voit toujours un plus avancé que l'autre; par exemple chez *O. hazenmülleri* (fig. 28) où le gamonte inférieur a déjà donné un sporocyste à paroi résistante, tandis que le supérieur est encore au stade de gamète sphérique nu.

Ceci explique pourquoi A. SCHNEIDER croyait que, dans les cas où chaque gamonte donne un sporocyste, un seul de ceux-ci pouvait mûrir; car il considérait l'autre, encore au stade de gamète globuleux et nu, comme une forme de dégénérescence. Pour la même raison, on trouve parfois des couples dont l'un des gamontes a déjà formé un gamète ou même un sporocyste parthénogénétique immature, tandis que l'autre est encore au stade à 3 noyaux (fig. 76).

Enfin, la formation d'un sporocyste parthénogénétique dans l'un des gamontes seulement, peut avoir pour cause la mort de l'autre gamonte, pendant l'accouplement.

Or, nous savons (LÉGER, 1904), que chez les *Stylorhynchus*, les gamètes ne possèdent pas, dans les mêmes circonstances, de pouvoir parthénogénétique, ce qui est sans doute le résultat de leur différenciation sexuelle. Au contraire, le fait que chez les *Ophryocystis*, les deux gamètes d'un seul et même kyste peuvent donner indifféremment un sporocyste parthénogénétique semblable, montre bien que chacun des éléments sexuels qui entrent en jeu dans la copulation, a potentiellement la même valeur génétique, ce qui est un caractère nécessaire de l'isogamie.

Un fait assez remarquable, c'est qu'on ne voit pas de gamonte isolé donner naissance à un sporocyste parthénogénétique, de telle sorte qu'il est rationnel d'admettre que la formation des gamètes nécessite tout au moins l'accouplement, c'est à dire qu'une certaine excitation ou réaction mutuelle est nécessaire de la part de chaque gamonte accouplé pour le développement de ses éléments sexuels. On sait du reste que chez les Monocystidées (voir à ce sujet BRASIL, 1905), les enkystements solitaires sont stériles; de même chez plusieurs espèces de *Gregarina* j'ai toujours vu les individus enkystés solitairement mourir sans donner d'éléments sexuels.

Mise en liberté du sporocyste.

Chez toutes les espèces d'*Ophryocystis*, les sporocystes mûrissent dans la lumière même des tubes de Malpighi. Après leur maturité la paroi kystique et les reliquats somatiques dégénèrent et se liquéfient, de sorte que, la plupart du temps, ils arrivent dans le rectum puis dans le milieu extérieur, libres de toute enveloppe accessoire.

Dans la plupart des espèces, la paroi kystique commune, simple est si frêle qu'aucune action intrinsèque ou extrinsèque n'est nécessaire pour mettre le sporocyste en liberté car elle disparaît d'elle-même à la maturité (*O. mesnili*, *O. caulleryi*, *O. schneideri*, etc.). Chez *O. duboscqi*, la paroi n'est pas non plus bien résistante, mais les débris somatiques forment à chaque extrémité du sporocyste une espèce de capuchon protecteur qui reste longtemps adhérent (fig. 12).

Chez *O. hagenmülleri*, la paroi kystique est notablement plus épaisse que dans les espèces précédentes, ainsi que cela se voit très bien sur les préparations. Le sporocyste est alors mis en liberté par une sorte de déhiscence du kyste lequel présente, en réalité, deux enveloppes à la maturité (fig. 8). L'enveloppe la plus externe se sépare d'abord par une ligne circulaire équatoriale en deux calottes qui se flétrissent et tombent (fig. 9 et 10), puis l'enveloppe interne se perce d'une large ouverture aux deux pôles; les bords de cette ouverture se rétractent ensuite et s'enroulent en dedans, d'abord à l'une puis à l'autre extrémité, ce qui chasse le sporocyste au dehors (fig. 10).

D'après les observations de SCHNEIDER, chez *O. bütschlii*, il se constitue un appareil protecteur du sporocyste encore plus complexe, en ce sens que les gamontes accouplés sécrètent successivement une série d'enveloppes au cours de la sporulation. Celles-ci se trouvent finalement emboîtées les unes dans les autres, comme une pile de chapeaux de clown et les plus extérieures qui sont aussi les premières formées, tombent à mesure qu'il s'en reforme de nouvelles.

Résumé comparatif.

En terminant cette première partie de mon travail concernant la morphologie et l'évolution des *Ophryocystis*, je résumerai simplement l'ensemble des caractères que j'ai étudiés pour montrer quelles relations étroites unissent ces organismes aux Grégariens proprement dites et justifier ainsi ma manière de voir concernant leur position systématique.

Comme les Grégarines, les *Ophryocystis* ont une forme de résistance, le sporocyste, résultant de la copulation de deux gamètes et renfermant à maturité, 8 germes ou sporozoïtes.

Le sporozoïte arrivé chez l'hôte approprié se développe en état végétatif sans passer par un stade intracellulaire, comme les *Pteroccephalus* [type 1 de LÉGER et DUBOSCQ (1901)]. Ces états végétatifs sont ici des schizontes qui, chez certaines espèces, revêtent un caractère mycétôïde c. à. d. sans forme constante et définie, mais dont la série se termine toujours par des stades de forme et d'orientation constantes (schizontes grégariñoïdes). Le seul caractère évolutif qui les distingue des Eugrégarines est précisément ce pouvoir de multiplication schizogonique au terme de laquelle chaque individu se comporte comme une Grégarine adulte pour assurer la formation des spores de résistance ou sporocystes. A savoir: accouplement deux à deux; différenciation dans chaque conjoint ou gamonte d'une partie somatique et d'une partie sexuelle, le gamète; copulation des gamètes pour donner le sporocyste et mort de la partie somatique.

A part la schizogonie qui est le caractère essentiel du sous-groupe des Schizogrégarines, on voit que deux particularités seulement, semblent éloigner quelque peu les *Ophryocystis* des Grégarines proprement dites. Ce sont, la présence de stades végétatifs mycétôïdes chez certaines espèces et la formation d'un unique sporocyste dans le kyste de toutes les espèces.

Or, le schizonte mycétôïde est une déformation du type conique normal, due à la grande activité proliférative du parasite qui se développe rapidement dans un espace restreint et doit subir de ce fait des altérations morphologiques comparables à celles que présentent les stades asexués de certains eutozoaires polygénétiques à reproduction active. (Cf. les sporocystes rameux de certains Trématodes.)

Ces schizontes mycétôïdes perdent ainsi leur caractère morphologique normal vers la fin de leur croissance, mais leurs produits ou schizozoïtes le reprennent et finalement les schizontes grégariñoïdes sont toujours de forme et d'orientation définies. Il ne faut donc pas voir dans ces stades mycétôïdes, un rappel d'une forme ancestrale amœbienne mais simplement un phénomène de convergence résultant d'une vie étroitement parasitaire et d'une grande activité de développement.

Quant à la formation d'un seul gamète dans chaque individu du couple et, par suite, d'un seul sporocyste par kyste, elle n'est, en somme, que la conséquence de la multiplication schizogonique des stades végétatifs qui, répétée un grand nombre de fois, dissocie en quelque sorte le trophozoïte primitif. Cette dissociation ou mieux

cette division de la masse végétative est ici poussée jusqu'à la limite puisque chacun des derniers termes de la série agame ne donne plus qu'un seul élément sexuel. Ainsi que je le faisais remarquer plus haut, il y a là un phénomène comparable à celui qui s'observe chez les Cestodes polymériques où nous voyons ceux qui ont un grand pouvoir de multiplication agame (*Echinococcus*), être de petite taille et ne donner qu'un nombre très restreint d'œufs, tandis que ceux qui sont monogénétiques (*Teniarhynchus saginata* p. ex.) atteignent une grande taille et donnent un nombre immense d'œufs. De même, chez les Eugrégarines où le trophozoïte ne subit pas de dissociation schizogonique, la taille des gamontes est toujours considérable et les sporocystes produits en grand nombre, tandis que chez les Schizogrégarines et les Coccidies qui montrent une active reproduction agame, les individus sexués et les kystes sont toujours de petite taille et ces derniers ne renferment jamais qu'un nombre très restreint de sporocystes.

Des considérations d'ordre plus général suscitées par l'étude des Schizogrégarines trouveront mieux leur place à la suite de mon travail sur *Schizocystis* qui doit compléter prochainement celui-ci.

Pour le moment je considérerai comme suffisamment démontré que, au point de vue morphologique comme au point de vue de leur évolution, les *Ophryocystis* doivent, sans conteste, rentrer dans le grand groupe des Grégarines. Ce sont des Schizogrégarines à gamonte monogamétique et à copulation isogame.

Partie Systématique.

Cette partie systématique comprend la description de toutes les espèces d'*Ophryocystis* actuellement connues.

Genre *Ophryocystis* A. SCHNEIDER.

Schizogrégarines monocystidées à développement extracellulaire. Schizontes de forme conique fixés à l'épithélium par de nombreuses radicelles. Gamontes monogamétiques. Isogamie. Un seul sporocyste octozoïque par copularium.

Habitat: Jusqu'ici observé seulement dans les tubes de Malpighi des Coléoptères. 9 espèces actuellement connues: ¹⁾

¹⁾ Toutes les figures de texte se rapportant à la partie systématique ont été dessinées à la même échelle ($\times 1500$ d.) pour faciliter la comparaison entre les différentes espèces.

1. *Ophryocystis bütschlii* [A. SCHNEIDER] (1883).

(Fig. E texte.)

Schizontes coniques à sommet largement arrondi et montrant de 1 à 10 noyaux.

Gamontes sphériques de 12 à 14 μ .



Fig. E texte.
O. bütschlii kyste et
sporocyste mûr
d'après A. SCHNEIDER.
 $\times 1500$ d.

Couple largement ovoïde de 16 à 20 μ (grand axe) sur 13 à 14 μ (petit axe). Le kyste est protégé par de nombreuses enveloppes ou coiffes concentriques qui se forment et se détachent successivement.

Sporocyste biconique ventru de 12 à 14 μ sur 7 à 8 μ .

Habitat: Tubes de Malpighi de *Blaps* sp. à Poitiers.

Nota: J'ai donné les caractères de cette espèce d'après la description d'A. SCHNEIDER (1884). Le nom spécifique de l'hôte n'est pas indiqué car A. SCHNEIDER ne le donne pas. Il est probable qu'il s'agit d'une espèce fréquente dans le centre de la France, vraisemblablement *B. mucronata* (LATR.).

2. *Ophryocystis francisci* [A. SCHNEIDER] (1885).

(Fig. F texte.)

Schizontes grégarioïdes ou paucinucléés de forme conique très allongée.

Schizontes mycétoïdes (?) multinucléés massifs montrant jusqu'à 12 noyaux (dans un des dessins d'A. SCHNEIDER).

Gamontes ovoïdes.

Couple ovoïde allongé de 20 μ \times 11 μ (dimensions incertaines) à paroi kystique simple.

Sporocyste biconique à contour vaguement polyédrique de 10 à 11 μ sur 7 μ à 7 μ 50.

Habitat: Tubes de Malpighi de *Akis algeriana* à Oran et de *A. acuminata* à Malaga.

Fig. F texte.
O. francisci
d'après A. SCHNEIDER.



Nota: Cette espèce est décrite ici d'après la note de SCHNEIDER (1885). Les dimensions données sont incertaines car A. SCHNEIDER ne les donne pas. Je les ai prises sur les dessins de l'auteur en les rapportant à l'échelle qu'il donne pour *O. bütschlii* lequel, selon les plus grandes probabilités, a été dessiné au même grossissement.

3. *Ophryocystis schneideri* [LÉGER et HAGENMÜLLER] (1900).

(Fig. 37 à 42 et fig. G texte.)

Schizontes grégarinoïdes avec 1 à 4 noyaux; de forme conique d'abord surbaissée (générations de début) (fig. 39 et 40), puis très allongée (fig. 42). Pas de schizontes mycetoïdes.

Gamontes ovoïdes de $10 \text{ à } 11 \mu \times 8 \mu$.

Couple ovoïde allongé (fig. 37 et 41) de 16μ à $18 \mu \times 7 \mu$ avec une très mince enveloppe kystique.

Sporocyste biconique de 11μ sur 5μ avec un épaississement de la paroi en forme de calotte à chaque pôle. Chacune de ces calottes recouvre ainsi un orifice polaire de déhiscence (fig. 11 et 37a). Parfois sporocystes triquètres résultant de la copulation de 3 gamètes.

Habitat: Tubes de Malpighi de *Blaps magica* (ERICHS.) à Bône (Algérie).

Nota: J'ai aussi observé une seule fois le parasite dans l'intestin, chez un *Blaps* dont les tubes de Malpighi étaient bondés d'*Ophryocystis* à tous les stades de développement. Les formes végétatives intestinales étaient massives et montraient jusqu'à 8 noyaux. Je crois que ce siège du parasite dans l'intestin est tout à fait exceptionnel.



Fig. G texte.
O. schneideri.

4. *Ophryocystis hagenmülleri* [LÉGER] (1900).

(Fig. 8 à 10 et 19 à 28 et fig. H. texte.)

Schizontes mycetoïdes, rameux ou massifs (fig. 19, 24 et 27) comportant souvent 28 à 30 noyaux et même davantage.

Schizontes grégarinoïdes en cône surbaissé ou en cloche (fig. 20, 24e et 26).

Gamontes à peu près sphériques de 10μ de diamètre en moyenne; à cytoplasme souvent chargé de chromidies sous forme de bâtonnets.

Couple ovoïde court de 15μ sur 10μ . Une double enveloppe kystique. La première, mince, se détache en 2 calottes à la maturité. La seconde plus épaisse se perce ensuite aux deux pôles et se recroqueville pour chasser le sporocyste (fig. 9 et 10).



Fig. H texte.
O. hagenmülleri.

Sporocyste biconique ventru de 10μ sur 8μ ; à paroi épaissie en une sorte de bouton brillant aux deux pôles.

Habitat: Tubes de Malpighi de *Olocrates gibbus* (FABR.) dans les dunes qui avoisinent le Laboratoire de Wimereux. 1 individu d'infesté sur 10 environ.

5. *Ophryocystis caulleryi* [LÉGER] (1900).

(Fig. 2 à 5 et 43 à 50 et fig. I texte.)

Schizontes grégarioïdes de grande taille; coniques ou en cloche avec un prolongement caudal au pôle distal (fig. 45, 46 et 47), à cytoplasme fréquemment chargé de grains chromatiques et de graisse. Prolongement fixateurs souvent fort longs et larges à la base (fig. 2 et 5). Pas de schizontes mycétoides multinucléés.



Fig. I texte.
O. caulleryi.

Gamontes de 13 à 14 μ de diamètre; d'abord piriformes (fig. 3 et 4) puis hémisphériques après l'accouplement.

Couple ovoïde de 18 à 20 μ sur 11 à 12 μ , à enveloppe commune à peine visible.

Sporocyste ovoïde biconique de 15 à 16 μ sur 9 μ avec un léger épaississement de la paroi aux deux pôles. Nombreux grains chromatiques dans le reliquat somatique.

Habitat: Tubes de Malpighi de *Scaurus tristis* (OL.) à Oran et à Banyuls-sur-mer.

Nota: Dans les tubes de Malpighi des *Scaurus* d'Oran, j'ai trouvé plusieurs fois, avec les *Ophryocystis*, des Nématodes ordinairement cantonnés vers l'extrémité distale.

6. *Ophryocystis mesnili* [LÉGER] (1900).

(Fig. 51 à 76 et fig. K texte.)

Schizontes grégarioïdes avec 1 à 4 noyaux rarement plus, en forme de cône surbaissé ou de cloche. Cytoplasme souvent chargé de grains chromatoides. Pas de schizontes mycétoides.



Fig. K. texte.
O. mesnili.

Gamontes sphériques, de 11 μ environ de diamètre.

Couple largement ovoïde de 16 à 17 μ sur 11 μ , à paroi commune indistincte.

Sporocyste biconique ventru de 11 μ sur 7 μ 40.

Habitat: Tubes de Malpighi de *Tenebrio molitor* (L.) aux environs de Grenoble.

7. *Ophryocystis perezii* n. sp.

(Fig. L texte.)

Schizontes grégarioïdes en forme de cône surbaissé puis de dôme.

Gamontes sphériques de $9\ \mu$ environ.

Couple largement ovoïde de $14\ \mu\ 50$.

Sporocyste ovoïde biconique très renflé de $11\ \mu$
 $\times 8\ \mu$.

Habitat: Tubes de Malpighi du *Dendarus tristis* (Ross.) à Cavalière.

Cette espèce que je dédie à mon collègue le Professeur CH. PÉREZ de Bordeaux, est encore insuffisamment inconnue surtout en ce qui concerne les stades végétatifs et la schizogonie. J'ignore si elle possède des schizontes multinucléés et je n'ai pas suivi chez elle le processus sexué. A ces divers points de vue elle mériterait d'être étudiée à nouveau. Elle est malheureusement peu fréquente au moins à Cavalière on je n'ai trouvé que deux individus d'infestés sur un grand nombre d'examinés.



Fig. L texte.
O. perezii.

8. *Ophryocystis hessei* n. sp.

(Fig. 13 à 18 et fig. M texte.)

Schizontes mycétoïdes massifs ou mamelonnés à noyaux très denses et très nombreux (fig. 13) étroitement appliqués sur l'épithélium.

Schizontes grégarioïdes en dôme ou en cône surbaissé (fig. 14 à 15 et 16).

Gamontes sphériques de 9 à $10\ \mu$ de diamètre; à cytoplasme souvent chargé de corps chromatoïdes en forme de clous (fig. D texte).

Couple largement ovoïde de $13\ \mu$ sur $9\ \mu\ 60$, Fig. M texte.
à paroi kystique commune indistincte.



Fig. M texte.
O. hessei.

Sporocyste biconique avec un épaissement pariétal à chaque pôle, sous forme d'un petit bouton réfringent légèrement aplati. Sporozoïtes étroitement tassés et disposés suivant des lignes méridiennes avec ordinairement un seul grain brillant central comme reliquat. Assez souvent, microsporocystes parthénogénétiques.

Habitat: Tubes de Malpighi de *Omophlus brevicollis* (MULS.) Mont-Rachais aux environs de Grenoble. 2 individus infestés sur 10 ♀ recueillis au printemps.

L'espèce est dédiée à ED. HESSE, préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Grenoble qui m'a aidé à rechercher ces rares parasites.

9. *Ophryocystis duboscqi* n. sp.

(Fig. 12 et 29 à 36 et fig. N texte.)

Schizontes mycétoides massifs ou rameux (fig. 29 et 30) paraissant étroitement appliqués sur l'épithélium et fixés par une sorte de ventouse (fig. 29a et c).

Schizontes grégarioïdes de très petite taille, en forme de dôme ou de cloche, à radicules souvent portées sur de courts prolongements de la base du corps (fig. 32).

Gamontes globuleux, de $5\ \mu$ à peine de diamètre, avec nombreux petits grains chromatoïdes.

Couple ovoïde de $8\ \mu$ sur $5\ \mu$ en moyenne, à paroi kystique commune assez mince.

Sporocyste fusiforme allongé, d'aspect très réfringent in vivo; presque aussi long que le grand diamètre du couple (fig. 12 et 36) et mesurant de $8\ \mu \times 2\ \mu$ 50 à $8\ \mu$ 80 $\times 3\ \mu$. Sporocystes triquètres assez fréquents, de $9\ \mu \times 4\ \mu$ 50 (fig. 7).

Habitat: Tubes de Malpighi de *Otiiorhynchus meridionalis* (GYLL.) à Cavalière; de *Otiiorhynchus ligustici* (L.) de la forêt d'Uriage; et de *Otiiorhynchus fuscipes* (OL.) de la Chartreuse.

Cette espèce que je dédie à mon collaborateur et ami le Professeur DUBOSCQ de Montpellier, s'éloigne nettement, par sa taille et la forme de ses sporocystes, des *Ophryocystis* des Ténébrionides lesquels présentent tous au contraire une si remarquable uniformité. La forme qui se rencontre dans les *Otiiorhynchus ligustici* a souvent son sporocyste un peu plus gros que celle des *O. meridionalis* mais je ne pense pas que ce caractère soit suffisant pour en faire une nouvelle espèce.

Index bibliographique.

- 1902 BRASIL, L.: Joyeuxella toxoïdes sporozoaire parasite de . . . *Lagis koreni* (MALM.). Arch. zool. expér. et gén., Notes et revue No. 1.
 1905 —: Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. Arch. zool. expér. T. IV No. 2 4^e série.
 1906 —: Elentheroschizon duboscqi spor. nouv. parasite de *Scoloplos armiger*. Arch. Zool. expér., Notes et revue Vol. IV No. 2 p. XVII—XXII.



Fig. N texte.
O. duboscqi.

- 1898 CAULLERY, M. et MESNIL, F.: Sur une Grégarine . . . présentant . . . une phase de multiplication asporulée. C. R. Ac. d. Sc. Paris CXXVI p. 262.
- 1899 —: Sur quelques parasites internes des Annélides. Miscellanées biol. dédiées au Prof. A. GIARD. Trav. Stat. zool. Wimereux p. 80—89 Pl. IX.
- 1897 CIÉNOT, L.: Evolution des Grégarines coelomiques du Grillon domestique. C. R. Ac. d. Sc. Paris CXXV p. 52.
- 1899 —: Sur la prétendue conjugaison des Grégarines. Bibliog. anat. T. VII.
- 1901 —: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol. T. XVII.
- 1899 LÉGER, L.: Quelques types nouveaux de Dactylophorides de la région méditerranéenne. Miscellanées biol. dédiées au Prof. GIARD. Trav. Stat. zool. Wimereux p. 390—395 Pl. XXIV.
- 1900 —: Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères (Schizocystis). C. R. Ac. d. Sc. Paris CXXXI p. 722.
- 1900 —: La reproduction sexuée chez les Ophryocystis. C. R. Soc. de Biol. Paris p. 927—930.
- 1901 —: La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Bd. III 1904.
- 1899 LÉGER, L. et DUBOSCQ, O.: Sur les tubes de Malpighi des Grillons. C. R. Soc. de Biol. Paris 11^e série T. 1.
- 1901 —: Sur les premiers stades du développement de quelques Polycystidées. C. R. Ac. d. Sc. Paris CXXXIII p. 499.
- 1902 —: Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasitologie T. VI No. 3.
- 1904 —: Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal. Arch. f. Protistenk. Bd. IV.
- 1906 a —: Sur l'évolution des Grégarines gymnosporées des Crustacés. C. R. Ac. d. Sc. Paris CXLII p. 1225.
- 1906 b —: L'évolution d'une *Aggregata* de la Seiche chez le *Portunus deurator*. C. R. Soc. d. Biol. Paris p. 1001.
- 1900 LÉGER, L. et HAGENMULLER, P.: Sur la morphologie . . . de l'Ophryocystis schneideri n. sp. Arch. zool. expér. et gén., Notes et revue (3) p. XL—XLV.
- 1905 LÉGER, L. et HESSE, E.: Sur un nouveau protiste parasite des Otorhynques. C. R. Soc. d. Biol. Paris p. 92.
- 1905 MESNIL, F.: Chromidies et questions connexes. Bull. Inst. Pasteur T. III No. 8.
- 1906 MOROFF, TH.: Sur l'évolution des prétendues Coccidies des Céphalopodes. C. R. Ac. d. Sc. Paris CXLII p. 652.
- 1904 NUSBAUM, J.: Über die geschlechtliche heterogame Fortpflanzung . . . Gregarine *Schaudinella henleae*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV Heft 2 1903.
- 1906 PRASNYL, H.: Die Konjugation von *Didinium nasutum* (O. F. M.). Arch. f. Protistenk. Bd. VII Heft 2.
- 1883 SCHNEIDER, A.: Ophryocystis hütschlii n. sp. C. R. Ac. de Sc. Paris XCVI p. 1378. Aussi dans Journ. de Micrographie VII. année p. 324.
- 1884 —: Ophryocystis hütschlii, sporozoaire d'un nouveau type. Arch. zool. expér. et gén. 2^e série T. II.
- 1885 —: Ophryocystis francisci. Tahl. Zool. Poitiers T. 1.
- 1899 SIEDLECKI, M.: Über die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidae*. Bull. intern. Ac. d. Sc. Cracovie, Déc. 1899.

Explication des Planches.

Planche V.

Dessins in vivo. $\times 2000$.

Fig. 1. Portion d'une colonie d'*Ophryocystis schneideri* (LÉGER et HAGENM.) vue de face après une légère compression, entre lame et lamelle, d'un tube de Malpighi de *Blaps magica* (ERICUS.) infesté. Les parasites sont encore en nombreux ce qui permet de voir leur agencement et les différentes phases de leur division. *a* individu uninucléé; *b* jeune individu fusiforme; *c*, *d*, *e* différents stades de la division binaire.

Fig. 2. Un individu uninucléé d'*Ophryocystis caulleryi* (LÉGER) pour montrer son aspect in vivo immédiatement après son détachement de l'épithélium (liquide physiologique).

Fig. 3. Gamonte d'*O. caulleryi* venant de quitter l'épithélium et sur le point de s'accomplir. Les radicelles se flétrissent et s'atrophient.

Fig. 4. Accomplissement chez *O. caulleryi*.

Fig. 5. Stade végétatif ou schizonte grégarioïde d'*O. caulleryi* vers la fin de la division nucléaire.

Fig. 6. Altération pseudo-flagellaire du corps de l'*O. caulleryi* sous l'action prolongée de l'eau salée.

Fig. 7. Kyste et sporocyste triquètre de *O. duboscqi* (LÉGER).

Fig. 8-10. Kyste mûr et mise en liberté du sporocyste chez *O. hagenmülleri* (LÉGER).

Fig. 11. Déhiscence du sporocyste de *O. schneideri*.

Fig. 12. Kyste et sporocyste mûr de *O. duboscqi*.

Planche VI.

Fig. 13 à 18. *Ophryocystis hessci* (LÉGER) de *Omophlus brevicollis* (MULS.).

Fig. 19 à 28. *Ophryocystis hagenmülleri* (LÉGER) de *Olocrates gibbus* (FABR.).

Fig. 29 à 36. *Ophryocystis duboscqi* (LÉGER) de *Otiorynchus meridionalis* (GYLL.).

(Dessins d'après des coupes ou des frottis.) $\times 2000$.

(Fixation subl. alc., Color. Hémat. orange.)

Fig. 13. *O. hessci*, schizonte mycétôïde en place sur l'épithélium.

Fig. 14. id., schizonte grégarioïde à 2 noyaux en division.

Fig. 15. id., schizonte grégarioïde à 4 noyaux.

Fig. 16. id., gamonte en voie de croissance, fixé à l'épithélium.

Fig. 17. id., gamonte mûr avec chromidies.

Fig. 18. id., couple au début des phénomènes sexnés.

Fig. 19. *O. hagenmülleri*, *a* schizonte mycétôïde à gros noyaux au moment de la schizogonie (vu de profil sur une coupe), *b* schizozöite déjà gros.

Fig. 20. id., gamonte fixé à l'épithélium avec chromidies sortant du noyau.

Fig. 21. id., jeune gamonte.

Fig. 22. id., jeune schizonte mycétôïde à noyaux nombreux et petits.

Fig. 23. id., jennes schizontes grégarioïdes.

Fig. 24. id., coupe d'une portion de tube de Malpighi d'*Olocrates gibbus* en une région fortement infestée montrant divers stades d'évolution du parasite. *a*, *b*, *c*, *d* divers schizontes mycétôïdes, *e* schizonte grégarioïde.

- Fig. 25. id., jeune schizonte grégarinoïde en voie de division binaire.
 Fig. 26. id., gamonte encore fixé à l'épithélium.
 Fig. 27. id., schizonte mycétolde massif, libre, vu de face.
 Fig. 28. id., couple avec sporulation parthénogénétique.
 Fig. 29. *O. duboscqi*, *a* et *c* schizontes mycétoldes en place sur l'épithélium des tubes de Malpighi de *Otiiorhynchus meridionalis*, *b* stades de début.
 Fig. 30. id., schizonte mycétolde raméux vu de face.
 Fig. 31. id., gamonte adulte détaché de l'épithélium et prêt à s'accoupler.
 Fig. 32. id., schizonte grégarinoïde fraîchement arraché de l'épithélium.
 Fig. 33. *O. duboscqi*, chaîne de 3 gamontes.
 Fig. 34. id., kyste et copula après la fusion des noyaux.
 Fig. 35. id., stade à copula piriforme.
 Fig. 36. id., kyste avec sporocyste mûr.

PLANCHE VII.

Fig. 37 à 42. *Ophryocystis schneideri* (LÉGER et HAGENMULLER) du *Blaps magica* (EMERSON).

Fig. 43 à 50. *Ophryocystis caulleryi* (LÉGER) du *Scaurus tristis* (OL.).

(Dessins d'après des coupes ou des frottis. — Fixat. et color. comme pour la Pl. précédente.) $\times 2000$ sauf pour la fig. 43.

Fig. 37. *O. schneideri*, *a* kyste avec sporocyste mûr, *b* coupe transversale d'un sporocyste mûr.

Fig. 38. id., jeune schizonte au début.

Fig. 39. id., schizonte grégarinoïde à la fin de la première division nucléaire.

Fig. 40. id., schizonte grégarinoïde à 4 noyaux, *c* cils de la bordure en brosse de l'épithélium malpighien.

Fig. 41. id., couple au début. Première mitose dans l'un des conjoints.

Fig. 42. id., gamontes grégarinoïdes encore au stade végétatif et fixés à l'épithélium.

Fig. 43. *O. caulleryi*, coupe d'un tube de Malpighi de *Scaurus tristis* (OL.) infesté par *O. caulleryi* et montrant divers stades de l'évolution du parasite. (Hématox. ferr. — Orange G.) $\times 750$. Les parasites colorés pour la plupart en jaune orange, tranchent nettement sur le cytoplasme foncé de l'hôte. *N* noyan d'une cellule épithéliale du tube de Malpighi. *m* coupe transversale d'une bandelette musculaire.

Fig. 44. id., sporocyste observé sur une coupe pour montrer les sporozoïtes; il en resté seulement 4 mais leur nombre total est de 8.

Fig. 45. id., schizonte grégarinoïde montrant le prolongement caudal caractéristique de cette espèce. Chromidies dans le cytoplasma.

Fig. 46. id., schizonte grégarinoïde uninucléé.

Fig. 47. id., schizonte grégarinoïde à 2 noyaux dont l'un est en division.

Fig. 48. id., noyan au stade de chromatine condensée en grande partie sur le karyosome. Dans le suc nucléaire se voit le petit grain karyosomien.

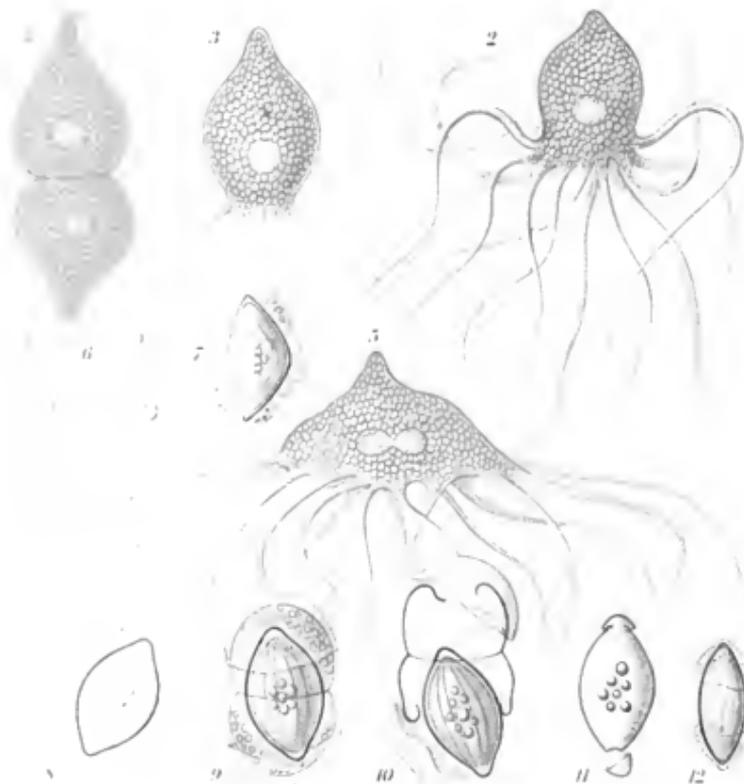
Fig. 49. id., *a* à *h* divers stades de la division du noyan des schizontes.

Fig. 50. id., couple à sporulation parthénogénétique. Le sporocyste est formé seulement chez l'un des conjoints; chez l'autre, stade de réduction. Nombreuses chromidies dans le cytoplasma.

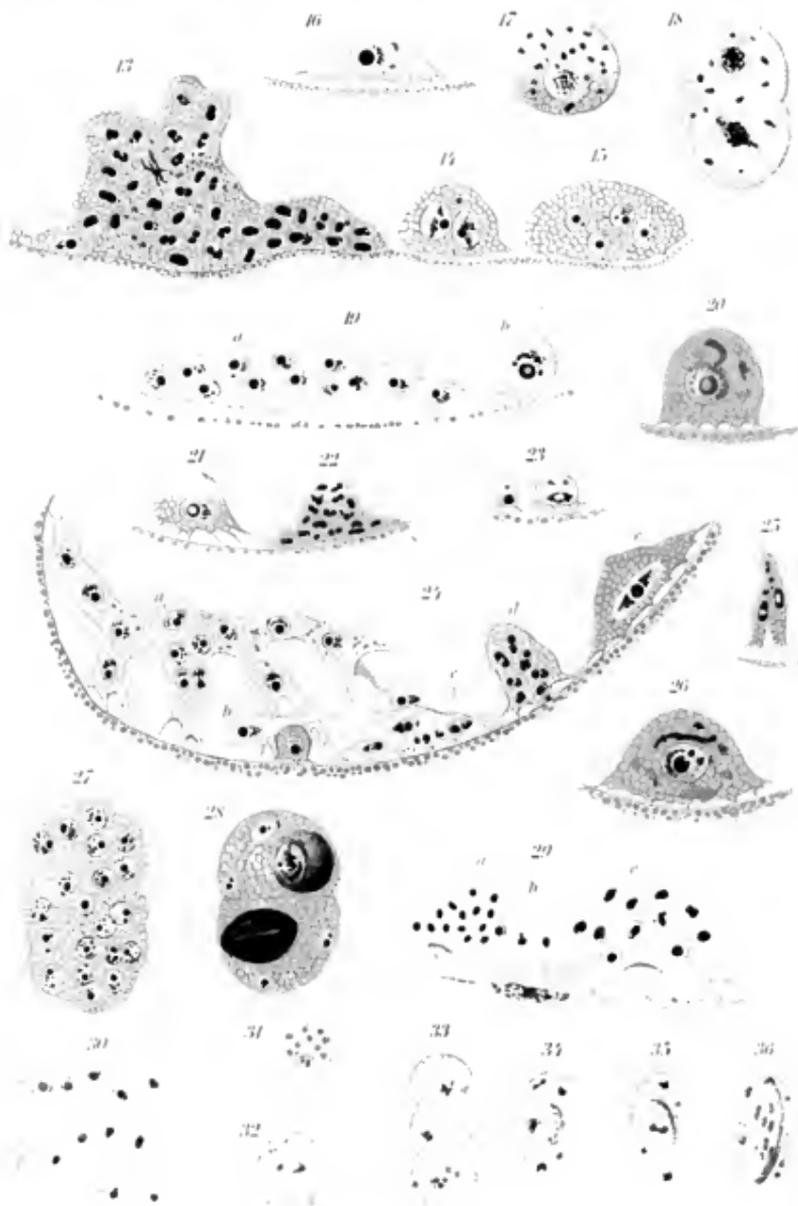
Plaque VIII.

Toutes les figures se rapportent à *Ophryocystis mesnili* (LEGER)
du *Tenebrio molitor* (L.) (même technique que pour la Pl. précédente). $\times 2000$.

- Fig. 51. *Ophryocystis mesnili*, schizonte en voie de division binaire (frottis).
Fig. 52. id., schizonte à 4 noyaux.
Fig. 53. id., coupe d'une portion de tube de Malpighi de *Tenebrio* infesté, montrant en *a, b, c, d, e, f, g* les divers stades de développement du parasite. *m* coupe de la paroi du tube de Malpighi.
Fig. 54. *Ophryocystis mesnili*, génération gamétogène; schizonte grégarinoïde à 2 noyaux. *c* cils de la bordure en brosse. *m* paroi du tube de Malpighi.
Fig. 55. id., schizonte à un noyau en division.
Fig. 56. id., gamonte prêt à se détacher de l'épithélium pour s'accoupler.
Fig. 57. id., accouplement anormal de 3 gamontes.
Fig. 58. id., accouplement normal.
Fig. 59. id., couple au début de la division du noyau.
Fig. 60. id., première mitose.
Fig. 61. id., fin de la première mitose.
Fig. 62. id., stade à 2 noyaux en voie de reconstitution.
Fig. 63. id., stade à 2 noyaux à gros karyosome.
Fig. 64. id., mitose de réduction du noyau sexuel. *ns* noyau somatique.
Fig. 65. id., stade à 3 noyaux. *ns* noyau somatique.
Fig. 66. id., condensation du cytoplasme sexuel autour du noyau sexuel réduit. *ng* pour la formation des gamètes. *ng* noyau sexuel réduit. *ns* noyau somatique *nr* noyau de réduction.
Fig. 67. id., un gamète *g* est formé dans chaque conjoint. (*nr, ns* comme pour la fig. précédente.)
Fig. 68. id., copulation des 2 gamètes. (*nr, ns* comme pour la fig. 66.)
Fig. 69. id., copula à pronucleus encore distincts.
Fig. 70. id., copula au stade sphérique après fusion des noyaux.
Fig. 71. id., copula devenue biconique (sporocyste) avec une mince paroi.
Fig. 72. id., première division du noyau du sporocyste.
Fig. 73. id., sporocyste au début du stade à 2 noyaux.
Fig. 74. id., sporocyste au stade à 4 noyaux. La double paroi commence à se distinguer.
Fig. 75. id., sporocyste mûr avec ses 8 sporozoïtes et encore enveloppé par les débris somatiques des gamontes.
Fig. 76. id., couple à sporulation parthénogénétique. Le gamonte inférieur, en retard sur le supérieur, n'a pas encore formé son sporocyste.



W. B. Smith



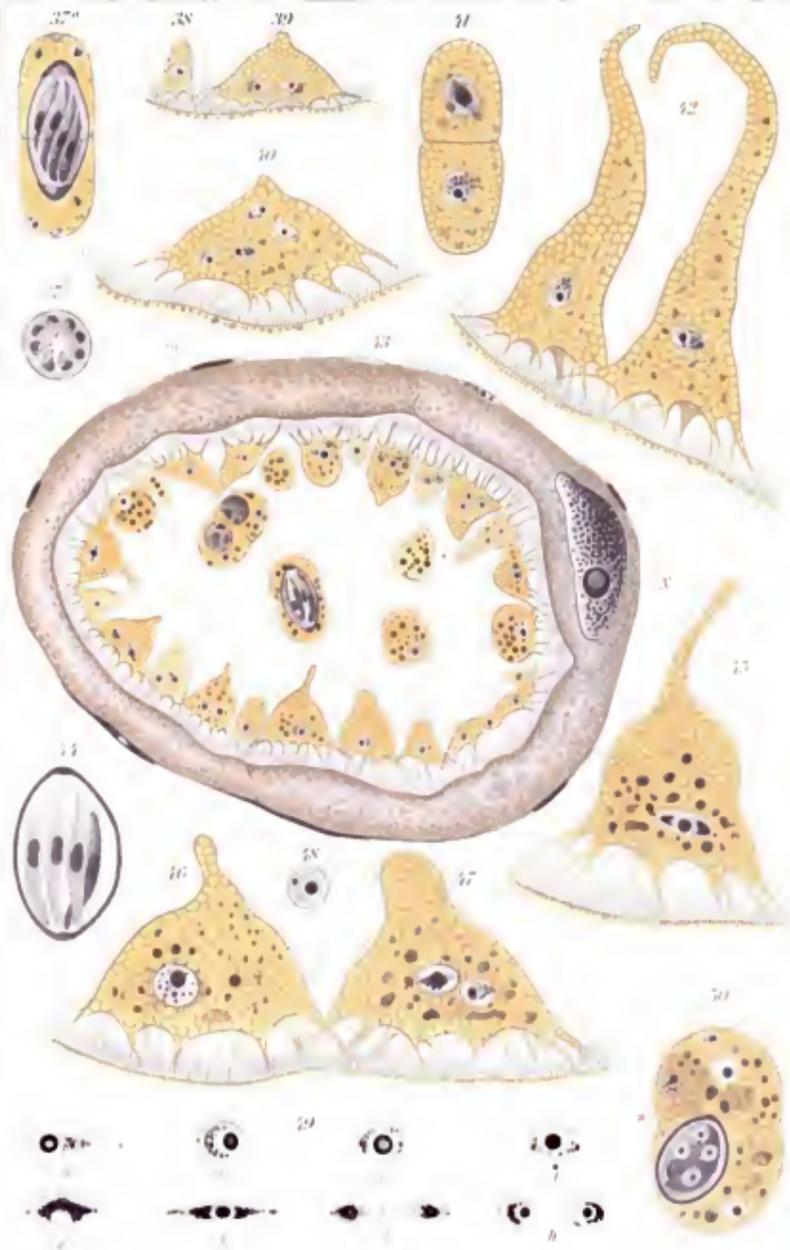


Figure 11.10: Embryonic Development



22

23



24

25

26

27



28



29

30

31

32



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [8 1907](#)

Autor(en)/Author(s): Léger Louis

Artikel/Article: [Les Schizogrégarines des Trachéates. I. Le genre](#)

[Ophryocystis. 159-202](#)