Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Recherches sur le cycle évolutif des Selenidiidae, Grégarines parasites d'Annélides polychètes.

I. La schizogonie et la croissance des gamétocytes chez Selenidium caulleryi n. sp.

Par
Louis Brasil (Caen).

(Avec la Planche XV.)

J'appelle *Selenidium caulleryi* un *Selenidium* parasite de *Protula tubularia* (Mont) si abondant parfois, qu'il n'est pas d'individu du Serpulien de la côte du Calvados dont le tube digestif n'en contienne nn grand nombre.

Dans cette note consacrée surtout à l'étude de la reproduction agame de ce *Selenidium*, les sporocystes ne seront pas décrits. Et l'on me reprochera peut-être alors de m'être affranchi de cette règle, de cette tradition plutôt, qui veut que ne soient déterminées specifiquement que seules les Grégarines dont le sporocyste est connu. Mais cette règle, je la trouve moi-même fort recommandable, en lui apportant toutefois les tempéraments nécessaires.. Je reconnais très volontiers que les caractères des sporocystes, en général plus tranchés que ceux des formes végétatives, fournissent le plus souvent pour la systématique les seules bases vraiment solides. Le plus souvent, car il y a des exceptions. Les *Monocystis* des Lumbriciens sont là pour le démontrer. D'une façon moins exclusive, une Grégarine peut être déterminée spécifiquement quand elle présente en un point *quelconque* de son cycle évolutif des caractères structuraux qui la différencient nettement des espèces déjà décrites. Ainsi, pour nous en tenir aux Grégarines qui sont étudiées dans cette note, voici nn

Digitized by Google

Selenidium que nous ont fait connaître Caullery et Mesnil, qui doit à la présence d'un gros myonème unique d'avoir des sections transversales en forme de T. Ce caractère qu'il est jusqu'ici seul à présenter ne suffit-il pas pour le distinguer de ses congénères? Et cet autre que les mêmes auteurs désignent par l'expression maintenant passée dans la littérature protistologique de *Selenidium* „en point et virgule", ne mérite-t-il pas un nom plus régulier? D'ailleurs, remarquons-le, ces expressions de *Selenidium* à un seul myonème, de *Selenidium* „en point et virgule", constituent de véritables déterminations présentant le double inconvénient grave, d'abord de n'être pas conformes aux règles de la nomenclature zoologique, puis de compliquer singulièrement le langage. Qu'on en juge: je vais avoir à mentionner souvent ces deux *Selenidium*, le premier en particulier, et comme l'hôte qui l'héberge, *Scolelepis fuliginosa* donne asile à un autre *Selenidium*, le nom de cet hôte ne suffirait pas à lui seul pour le désigner; il me faudra pour être précis employer chaque fois toute une phrase, le *Selenidium* à un seul gros myonème de *Scolelepis fuliginosa*! Un nom spécifique, on en conviendra serait plus avantageux. Donc, tout en rendant un juste hommage aux scrupules des auteurs qui ne donnent d'état-civil aux Grégarines que sur le vu de leurs sporocystes, je ne crois pas devoir imiter une telle discrétion. Et si les raisons que j'ai données ne suffisent pas, j'ajouterai pour ma défense que je ne suis pas seul à agir ainsi et que je ne fais que suivre l'exemple de protistologues autrement compétents.

On trouvera dans Caullery et Mesnil (1899a) l'analyse des travaux parus avant cette date sur les Grégarines qui doivent être rassemblées dans le genre *Selenidium*. Dans ce paragraphe consacré à l'historique, je ne m'occuperai que des travaux ultérieurs.

Après avoir donné l'amplitude qu'il convient au genre *Selenidium* créé par Giard dès 1884 et montré que *Polyrhabdina* Mingazzini, *Esarhabdina* Mingazzini, *Platycystis* Léger doivent être considérés comme synonymes, Caullery et Mesnil décrivent les premiers stades („céphalins") de deux espèces parasites de *Cirratulus cirratus* (O. F. Müll.), énumèrent divers nouveaux hôtes où des formes libres ont été observées, puis font connaître le kyste et le sporocyste de *Selenidium echinatum* n. sp., forme découverte dans le tube digestif de *Dodecaceria concharum* (Erst.).

Le mémoire de Caullery et Mesnil est le premier travail de quelque importance publié sur le genre *Selenidium*, je l'analyserai

Digitized by Google

d'assez près, ayant constamment besoin dans la suite de m'y reporter. Une note préliminaire (1899) avait fait connaître les principales observations des auteurs.

Les premiers stades sont décrits chez deux *Selenidium* qu'à cause de leur forme générale les auteurs désignent par les expressions de *Selenidium* „en virgule" et de *Selenidium* „en point et virgule".

Pour le *Selenidium* „en virgule", il n'a pas été observé de stade intracellulaire. Les petits individus longs de 15 μ sont „déjà" extracellulaires et ne sont en relation avec l'épithélium intestinal de l'hôte que par la fine pointe d'une extrémité, elle-même en forme de cône aigu. Plus tard, la taille ayant dépassé 40 à 50 μ, le parasite est libre, „la pointe du cône qui le mettait en contact avec la cellule-hôte a disparu: elle est donc un véritable épimérite". La partie antérieure est de ce fait tronquée et présente souvent des cannelures. Comme conclusion générale: „le *Selenidium* en virgule est une Grégarine dicystidée à épimérite rudimentaire et caduc".

Le *Selenidium* „en point et virgule" présenterait des stades intracellulaires. Ce sont des corps ronds de 4 à 5 μ de diamètre avec noyau massif, sphérique, compact, de 2 μ de diamètre et fortement colorable. Dans la cellule le parasite s'allonge, le noyau devient vacuolaire, transversal, avec un nucléole à chaque extrémité; puis il fait hernie dans la lumière du tube digestif en prenant une forme de comète ou de cerf-volant; la partie proximale n'est plus alors dans une cellule épithéliale, elle est enclavée entre plusieurs cellules, elle est intercellulaire. Plus tard Caullery et Mesnil (1901) reviendront sur ce dernier point en disant: „Contrairement à ce que nous pensions alors, l'épimérite reste intracellulaire."

La région inter- ou intracellulaire se différencie de la région libre; elle constitue le „point", l'autre formant la „virgule". A l'état définitif, le „point" est une sphère de 30 μ de diamètre présentant en avant une dépression où s'observe parfois un petit bouton de cytoplasme plus colorable. La „virgule", qu'aucune membrane ne sépare du point mais dont le cytoplasme demeure cependant indépendant, contient le noyau.

Le parasite libre ne diffère pas du parasite fixé sur l'epithélium; „l'état de céphalin est donc définitif" et les auteurs pensent, avec quelques réserves toutefois, que le „point" constituent un épimérite et insistent alors sur sa grosseur et sa non-caducité.

Suivent des observations plus générales sur l'enkystement des *Selenidium*: chez un même hôte les *Selenidium* s'enkystent, ou tous solitairement, ou tous par couples; pour une même espèce de para-

Digitized by Google

site, on a tantôt enkystement solitaire, tantôt enkystement par deux. Caullery et Mesnil donnent alors quelques indications sur les phénomènes nucléaires qui précèdent la sporulation; ils y reviendront d'ailleurs d'une façon plus étendue dans un mémoire ultérieur (1900a).

Dans la plupart des cas la sporulation doit s'achever en dehors du tube digestif de l'hôte. Là est sans doute la raison de la rareté des kystes mûrs. Cependant chez *Dodecaceria concharum* (Erst.), Caullery et Mesnil ont pu l'observer. Rappelons seulement — les faits étant étrangers à l'objet de la présente note — que les sporocystes sont sphériques, qu'ils sont recouverts de fines pointes, d'où le nom de *Selenidium echinatum* donné au parasite de *Dodecaceria*, que chaque sporocyste contient quatre sporozoïtes. J'insisterai par contre sur les passages suivants que je cite textuellement: *Selenidium echinatum* „habite le tube digestif de *Dodecaceria concharum*. Malgré le grand nombre d'individus (quelques centaines) que nous avons eu l'occasion de dilacérer, nous n'avons observé la Grégarine que chez trois ..... Les trois *Dodecaceria* contaminés étaient des formes jeunes d'une vingtaine de sétigères. Les parasites mobiles ou en sporulation étaient toujours en nombre considérable; et même, dans deux cas, les parois du tube digestif étaient extrêmement distendues par eux. Il semble donc que ce *Selenidium* détermine, dans les rares cas où on l'observe, une sorte de maladie aiguë. Il nous a été impossible de rechercher les stades intracellulaires du parasite dans les parois du tube digestif."

Signalons sans nous arrêter — elle ne contient aucun fait nouveau pour les *Selenidium* — une note des mêmes auteurs (1900) sur les parasites des Annélides polychètes, de la Manche en particulier, pour arriver de suite à leur importante publication (1900a) sur la division nucléaire qui précède la sporulation et qui chez *Selenidium* prend des caractères très spéciaux. J'étudierai cette division dans une note qui suivra celle-ci, je la laisserai donc maintenant de côté, je m'occuperai seulement du noyau tel qu'il est avant toute manifestation d'activité reproductrice. Chez le *Selenidium* étudié par Caullery et Mesnil, parasite cette fois de *Spio martinensis* Mesn., c'est une vacuole claire contenant „une sorte d'ellipsoïde concentrique, à contours assez nets, formé de fins granules chromatiques, se colorant d'une façon relativement pâle. L'extrémité dirigée vers la partie antérieure de la Grégarine porte une encoche, en forme de croissant, où est logé un karyosome de 3 μ de diamètre environ, se colorant d'une façon très intense et décomposable en boules ou bâtonnets chromatiques, souvent disposés en couronne. Une zône

claire existe entre le contour nucléaire et le complexe interne que nous venons de décrire. La vacuole nucléaire ne paraît limitée par aucune membrane. S'il en existe une, comme d'ailleurs l'examen à l'état frais semble l'indiquer, elle doit être extrêmement mince". Ce qui précède s'applique aux formes jeunes. „Dans une Grégarine arrivée à la fin de sa période de croissance, les diverses parties que nous venons de décrire existent encore avec les mêmes dispositions, mais elles apparaissent moins nettement. Les limites de la vacuole nucléaire sont parfois très difficiles à voir; cela tient à ce que la partie granuleuse interne occupe maintenant tout le noyau, sauf une zône, à sa partie antérieure, qui reste incolore et au milieu de laquelle apparaît le karyosome bien isolé. Un fait à noter, à cause de son extrême constance, est la présence d'un granule chromatique (ou quelquefois deux) un peu plus gros que les autres, vers le milieu de la partie granuleuse. Quant au karyosome, il est resté semblable à lui-même; il a peut-être un peu grossi (4 μ de diamètre); à ce stade sa structure interne se reconnaît très nettement."

A l'occasion de l'exposition de leurs idées sur les rapports des Grégarines et de l'épithélium intestinal des hôtes qui les hébergent, Caullery et Mesnil (1901) citent successivement: 1° „un *Selenidium* de *Scolelepis fuliginosa* qui croît presque jusqu'à l'état adulte dans les cellules épithéliales de l'intestin, où on le reconnaît facilement par la structure de son noyau et de son protoplasme et ses myonèmes nombreux, puis tombe dans la lumière du tube digestif. Une espèce très voisine, le *Selenidium* de *Spio martinensis*, se comporte de la même façon." 2° „Un *Selenidium* aplati et à un seul gros myonème [1]) (parasite également de *Scolelepis fuliginosa*). Le parasite intracellulaire, d'abord en forme de croissant, prend peu à peu le forme sphérique; en même temps son noyau se multiplie; la sphère se résout en un barillet schématique de 7 à 8 μ de hauteur et composé d'une douzaine d'éléments avec un petit reliquat polaire. Les mérozoïtes ainsi formés se séparent, tombent dans la lumière de l'intestin, s'accolent par leur pointe aux cellules intestinales et croissent en restant extracellulaires .... Cette observation confirme l'existence de la schizogonie intracellulaire dans le groupe des Grégarines."

Caullery et Mesnil terminent en montrant combien est variée l'action du parasite sur la cellule qui le contient ou le supporte. Le *Selenidium* à gros épimérite sphérique de *Cirratulus cirratus* pro-

[1]) D'après les auteurs ce gros myonème s'arrête chez les adultes au milieu de la longueur et donne à la section transversale une forme légèrement en T.

Digitized by Google

voque l'hypertrophie du corps cellulaire et du noyau. Les deux *Selenidium* de *Scolelepis fuliginosa* sont sans action dans leurs stades intracellulaires; extracellulaires, l'un semble déterminer toujours l'hypertrophie de la cellule à laquelle il s'accole, l'autre d'une façon seulement exceptionnelle.

Siedlecki (1903) observe dans l'intestin de *Polymnia nebulosa*, un *Selenidium* qui „se trouve très rarement aussi dans le cœlome de l'Annélide" où il échappe à la voracité des phagocytes grâce à ses mouvements vigoureux et rapides. La surface en est creusée de sillons longitudinaux profonds qui donnent à la coupe transversale de la Grégarine la forme d'une étoile à 7 branches. L'espèce qui est nouvelle est nommée *Selenidium costatum*.

Minchin (1903) place *Selenidium* dans les *Cephalina*, mais dans une position incertaine. A l'exemple de Léger (1900), Minchin divise l'ensemble des Grégarines en Schizo- et Eugrégarines, les *Cephalina* font naturellement partie de ces dernières.

Caullery et Mesnil (1905) retrouve chez un *Selenidium* habitant l'intestin de *Salmacina dysteri*, la division nucléaire multiple qu'ils ont précédemment décrite et qui paraît être caractéristique du groupe.

Dans ses belles études sur les Annélides des côtes de France, de Saint-Joseph ne manque pas de signaler les parasites rencontrés. Chez plusieurs Annélides, il mentionne (1906) la présence de *Selenidium*.

Comme je l'ai dit au début de cette note, *Selenidium caulleryi* se rencontre dans le tube digestif d'un Serpulien, *Protula tubularia* (Mont.) où il se localise à différents niveaux suivant l'état de son développement. La forme libre, celle que nous considérerons uniquement maintenant, est extrêmement abondante; on la trouve dans les deux tiers postérieurs de la région du tube digestif correspondant au thorax de l'Annélide et aussi au début de l'intestin abdominal. Chez certains individus, ces régions du tube digestif sont à ce point envahies par le parasite qu'il est possible d'en compter plus d'une centaine dans une seule section transversale.

Arrivé au terme de sa croissance, *Selenidium caulleryi* est une forme d'aspect variable, mais toujours plutôt trapue. Les dimensions les plus courantes s'éloignent peu des chiffres suivants (Pl. XV fig. 11):

Longueur . . . . . 75 μ
Largeur . . . . . 25 μ.

Mais il est des individus plus effilés qui pour une longueur de 80 à 85 μ n'ont en largeur que 16 à 20 μ (Pl. XV fig. 12).

Les sections transversales sont très sensiblement circulaires. La

Digitized by Google

Grégarine n'est donc nullement aplatie. Cependant la symétrie du corps ne paraît pas se faire par rapport à un axe, mais par rapport à un plan. *Selenidium caullerysi* est normalement un peu incurvé. La courbure s'effectue parallèlement à un plan, d'où existence pour la Grégarine d'un plan de symétrie bilatérale.

L'extrémité antérieure se termine par une sorte de trompe massive qui peut en partie s'invaginer, s'étirer ou se renfler. Cette trompe est particulièrement volumineuse chez les individus qui viennent de rompre la connexion avec l'épithélium; une sorte de col la sépare du corps et l'on peut voir fréquemment saillir de son sommet une sorte de petit appendice hyalin de forme conique, assez mobile latéralement et très facilement invaginable (Pl. XV fig. 13). Cette sorte de digitation rappelle à la fois le petit bouton de l'épimérite du *Selenidium* „en point et virgule" de Caullery et Mesnil et le corpuscule antérieur amœboïde si bien décrit par Siedlecki (1899, 1901) chez *Lankesteria ascidiae* (Lank).

La région postérieure s'amincit progressivement, mais elle reste souvent assez large. C'est par l'accolement des extrémités postérieures que débute l'accouplement chez *Selenidium caullerysi*, comme d'ailleurs chez les autres espèces du genre où la formation des couples a été observée.

La surface de la Grégarine est parcourue par une vingtaine de sillons longitudinaux qui ne cessent que sur la petite digitation antérieure. Les sillons sont peu profonds, mais présentent sur toute l'étendue de leur parcours une grande netteté. Ils sont également espacés les uns des autres. Leur présence détermine un même nombre de zônes longitudinales saillantes, un peu aplaties, toutes semblables entre elles.

On compte, ai-je dit, une vingtaine de sillons. Dans la presque totalité des cas, il y en a exactement vingt; j'ai cependant rencontré mais très exceptionnellement des individus qui n'en présentaient que dix-neuf, ou bien vingt-et-un ou vingt-deux; mais encore ce sont là des raretés. Ces numérations sont très faciles à faire sur les sections transversales du parasite. C'est d'ailleurs uniquement là qu'elles présentent une certitude suffisante.

Le cytoplasme est granuleux, plus transparent dans la trompe, tout-à-fait hyalin dans l'appendice antérieur.

Le noyau est un gros ovoïde transverse, situé environ à la moitié de la longueur du corps, rejeté plus souvent un peu en arrière qu'en avant. Il est limité par une membrane peu visible,

Digitized by Google

exactement remplie par la substance nucléaire transparente, légèrement granuleuse et dans laquelle baigne un gros karyosome latéral.

Selenidium caulleryi présente la même sorte de mobilité que ses congénères, seulement ses mouvements sont lents et d'une amplitude relativement faible. Ils consistent principalement en des flexions rythmées de peu d'étendue, exécutées dans le plan de symétrie dont j'ai parlé et seulement, m'a-t-il semblé, du côté du bord le plus court. La Grégarine étant en ce que l'on peut appeler sa position initiale ou d'équilibre, se courbe avec lenteur du côté de ce bord le plus court, la moitié antérieure du corps effectuant à elle seule la presque totalité du déplacement, puis dans le même temps la Grégarine se redresse pour reprendre sa position première et recommencer immédiatement le même mouvement, toujours dans le même sens. A ces mouvements de flexion il faut ajouter de légères déformations affectant sans règle apparente toute l'étendue du corps. La région antérieure, celle que j'ai désignée sous le nom de trompe est la plus mobile. Elle participe aux mouvements de flexion générale, mais en même temps peut s'incliner dans tous les sens, s'étendre, se gonfler, s'invaginer, mais tout cela avec une vitesse bien moins grande que celle que manifeste dans ses mouvements la petite digitation terminale.

L'invagination d'une partie de la trompe tronque l'extrémité antérieure de la Grégarine; le point de convergence des sillons longitudinaux transporté à l'intérieur du corps devient invisible, les cannelures viennent alors découper le bord de la troncature antérieure et on a sous les yeux l'aspect que Caullery et Mesnil représentent (1899 a, Pl. XV fig. 5) chez leur *Selenidium* „en virgule" de *Cirratulus cirratus* et où ils voient une conséquence de la chûte de l'épimérite.

La forme libre de *Selenidium caulleryi*, la plus facile à observer, étant maintenant suffisamment connue, il me reste à examiner avant de passer à la description d'autres stades, si elle n'appartient pas à l'une des espèces antérieurement décrites. Si l'on doit identifier *Selenidium caulleryi* à l'une de ces dernières, ce ne peut être qu'à un *Selenidium* parasite de *Serpula contortuplicata* décrit autrefois par Ray Lankester (1863) sous le nom de *Gregarina serpulae*. La description très sommaire convient assez bien, précisement peut-être à cause même de sa concision. Les figures d'un dessin un peu rudimentaire, rappellent suffisamment la forme générale de *Selenidium caulleryi*, mais on compte respectivement sur les trois individus adultes représentés seize, dix-neuf et onze stries longitudinales pour une seule face du corps. C'est un nombre très supérieur, sauf pour

Digitized by Google

l'un, à ce que montre la Grégarine de la Protule. On ne doit sans doute pas, il est vrai, attacher trop d'importance à ce caractère, le dessinateur ayant bien pu lui-même n'en tenir qu'un compte très relatif. Il serait donc suffisamment justifié, ne semble-t-il pas, de rapporter à *Selenidium serpulae* le parasite de la Protule. Et cependant, on le voit, j'ai pris une détermination toute opposée. C'est que concurremment avec celui de la Protule, j'ai suivi d'assez près chez d'autres Serpuliens plusieurs *Selenidium* et j'ai pu constater qu'à des formes mobiles présentant entre elles des ressemblances troublantes correspondent suivant l'hôte des stades souvent très différents. Comparez par exemple entre elles les formes libres des deux *Selenidium* parasitant respectivement *Protula tubularia* (MONT.) et *Pomatoceros triqueter* (L.). Les différences sont à peine sensibles. Elles sont de l'ordre de celles qui séparent les dessins de LANKESTER des miens. Mais suivez parallèlement l'évolution des deux Grégarines, vous observerez des divergences telles que la distinction des deux parasites s'imposera tout naturellement à vous. Il était donc important de retrouver le *Selenidium* de la Serpule, non seulement pour le comparer dans sa forme adulte avec celui de la Protule, mais aussi pour élucider son évolution. A mon grand regret les nombreuses Serpules examinées dans ce but le furent sans succès. Aucune ne contenait le parasite. MINGAZZINI (1893) avait été plus heureux, mais il note la rareté de la Grégarine dont il donne d'ailleurs une figure qui s'éloigne singulièrement des représentations originales. Dans ces conditions et jusqu'à plus ample informé, il m'a paru prudent de distinguer les deux formes, convaincu que je suis d'autre part de la spécialisation des parasites d'un hôte déterminé. Et puis il sera toujours bien simple de rayer *Selenidium caulleryi* de la nomenclature le jour où son identité avec *Selenidium serpulae* serait établie d'une façon indubitable.

Lorsqu'on examine un grand nombre de sections transversales intéressant l'intestin thoracique de la Protule, on finit par découvrir çà et là, logées dans la partie profonde de l'épithélium, tout contre la basale, de grosses masses uninucléées, sans forme bien nettement définie et que l'œil exercé distingue de suite des divers éléments épithéliaux dégénérés souvent comparables, pour leur attribuer une nature parasitaire incontestable. Ces masses font partie du cycle évolutif du *Selenidium* dont les formes libres que je viens de décrire grouillent dans la cavité intestinale.

Les plus petits de ces corps qu'il m'a été donné de rencontrer

Digitized by Google

sont ovoïdes ou presque sphériques (Pl. XV fig. 1). Leur plus grand diamètre n'excède pas 20 μ. Sur les préparations fixées, le cytoplasme est densément et grossièrement granuleux. Il entoure un noyau volumineux, limité par une membrane bien nette et qui contient baignant dans une masse homogène, un gros karyosome sphérique. Entre cette masse homogène et la membrane s'intercale presque constamment une zone claire et transparente dont on constatera la présence à tous les stades du parasite. J'en parle ici une fois pour toutes, pour dire que je n'attache aucune importance structurale à cette zône, déjà signalée dans d'autres travaux par différents auteurs. Elle ne s'observe que sur les préparations ayant subi le contact des diverses substances utilisées en histologie et n'est due qu'à la diminution du volume du contenu nucléaire sous l'action des mélanges fixateurs. J'en ferai donc abstraction dans les descriptions qui vont suivre et je considèrerai toujours comme ramené à ses connexions véritables, le contenu nucléaire. Cela a de l'importance pour l'étude des relations de la chromatine avec la membrane du noyau.

Au stade qui nous occupe en ce moment, le parasite est logé isolément dans une cellule épithéliale sur laquelle du reste sa présence retentit singulièrement. Cette cellule s'élargit dans des proportions considérables, elle perd en même temps le contact de la lumière du tube digestif: elle devient une cellule strictement basale. Son cytoplasme beaucoup plus clair que celui des éléments voisins affecte l'apparence d'un réseau à très larges mailles remplaçant la structure fibrillaire que l'on observe aux alentours. Le noyau subit un commencement d'hypertrophie; on le trouve toujours appliqué contre le parasite sur lequel il se moule. A son intérieur une ou deux petites masses sphériques representent la totalité de la substance chromatique; le reste est occupé par un suc hyalin que divise quelques rares travées granuleuses.

L'évolution d'un parasite tel que celui que je viens de décrire est naturellement déjà quelque peu avancée. Quelles transformations nous ont échappé? Je l'ignore, mais il est facile de les imaginer en se reportant aux exemples connus: le sporocyste mûr absorbé par l'Annélide s'ouvre dans la région antérieure du tube digestif; les sporozoïtes mis en liberté pénètrent immédiatement dans l'épithélium, se logent dans les parties profondes des cellules intestinales et là grossissent peu à peu pour atteindre le volume auquel j'ai observé le parasite. Celui-ci continue à s'accroître, causant de plus en plus la distension de la cellule qui le contient. Son propre cytoplasme

Digitized by Google

devient moins homogène, il s'y dessine un large réseau de granulations plus chromatiques. Inversement le cytoplasme progressivement plus réduit de la cellule-hôte, augmente en transparence. Quant au noyau de cette cellule, comprimé entre la membrane cellulaire et le parasite, il se dispose en une mince calotte coiffant ce dernier (Pl. XV fig. 2).

A la fin de leur croissance les masses uninucléées atteignent 50 μ dans leur plus grande dimension. Leur forme ovoïde s'est plus ou moins profondément modifiée sous l'action des pressions et de la résistance de l'entourage. C'est quelquefois un gros boudin replié sur lui-même à ses deux extrémités, mais le plus souvent c'est une masse compacte à contours irréguliers.

Parfois aussi l'accroissement excessif de son contenu fait éclater la cellule-hôte. Le parasite s'installe alors contre la basale dans une sorte de lacune creusée entre les pieds des éléments épithéliaux: il est devenu intercellulaire.

Le parasite uninucléé ayant atteint son complet développement, survient une multiplication intense du noyau. Cette multiplication nucléaire marque le début pour la Grégarine d'une multiplication schizogonique. Le noyau primitif unique est remplacé par un grand nombre de petits noyaux, deux ou trois cents et même davantage (Pl. XV fig. 3). Comment se fait cette transformation? J'ai vu des formes à deux noyaux. J'ai constaté que pour plusieurs individus les dimensions des petits noyaux et leur nombre ne sont pas identiques d'un individu à l'autre. Ces deux remarques donnent à penser que la multiplication nucléaire ne se fait pas en un temps. Dans certains cas aussi, l'aspect des petits noyaux permettait de supposer qu'ils étaient au voisinage d'une division de nature indirecte, mais cela, je me hâte de l'ajouter est bien vague.

Examinons le stade le plus fréquent (Pl. XV fig. 3), celui qui précède la formation des mérozoïtes. La forme générale du schizonte est la même que celle de l'individu uninucléé; elle a souvent la même irrégularité. L'aspect du cytoplasme ne semble pas avoir varié. Les petits noyaux sont tous égaux et sont uniformément répartis dans toute l'étendue de la masse parasitaire: ils ne sont pas seulement localisés à sa surface. Chacun d'eux est une petite sphère claire limitée par une membrane incrustée de grains de chromatine. A diverses reprises, j'ai vu comme annexé à chaque noyau un gros grain chromatique extérieur parfaitement sphérique et de taille uniforme (Pl. XV fig. 5). Sur la nature ou le rôle de

Digitized by Google

ce grain des hypothèses différentes sont permises; rien dans les faits ne donne à l'heure actuelle plus de vraisemblance à l'une qu'aux autres. Je m'abstiendrai d'en formuler.

Les petits noyaux arrivés à leur minimum de taille manifestent une tendance marquée à abandonner la forme sphérique pour s'allonger en ovoïdes. En même temps des lacunes se développent dans le cytoplasme qui se condense autour de chacun des noyaux (Pl. XV fig. 6). Les mérozoïtes s'individualisent. Ils sont naturellement très nombreux. On les voit, souvent en faisceaux, rangés sous la mince membrane du schizonte (Pl. XV fig. 4). Ce sont de petits corpuscules légèrement arqués, longs de 10 à 12 μ avec un noyau ovoïde situé à des distances sensiblement égales des deux extrêmités.

En liberté, les mérozoïtes se mettent de suite en mouvement. Suivons l'un deux. Au repos c'est un arc faiblement bandé dont les deux pointes paraissent semblables. Tout-à-l'heure lorsque le corpuscule manifestera sa mobilité, l'une des extrêmités s'acuminera au profit de l'autre alors renflée. Ce sera l'extrêmité antérieure, celle par l'intermédiaire de laquelle le mérozoïte se piquera plus tard sur l'épithélium. Les mouvements en général sont lents. Nous verrons d'abord le mérozoïte se tendre au point d'amener jusqu'au contact ses deux extrêmités, puis revenir avec une vitesse plus grande à la position initiale. Cette seconde partie du mouvement est comme une détente qui déplace le corpuscule tout d'une pièce. L'opération recommence sans arrêt, mais en sens inverse. Vient ensuite un instant de repos, puis les torsions reprennent et cela continue ainsi très longtemps avec régularité. On observe des mouvements très analogues chez des mérozoïtes coccidiens.

Les mouvements des mérozoïtes ont pour premier but d'amener ces derniers dans la lumière du tube digestif. Ils n'y conservent pas longtemps leur liberté. Grâce à leur mobilité ils entrent immédiatement en contact avec l'épithélium et de suite se piquent à sa surface, côte à côte. La lenteur de leurs mouvements, le peu d'amplitude de leurs déplacements ne les éloignent pas les uns des autres et les conservent dans le voisinage du lieu dont ils sont issus. Aussi les trouve-t-on en essaims considérables et condensés, contaminant des régions peu étendues et bien délimitées de l'épithélium intestinal (Pl. XV fig. 5).

D'abord pressés les uns contre les autres, ils se gênent mutuellement: beaucoup doivent périr, car, en fin de compte, il n'en reste plus qu'un seul sur chaque cellule épithéliale. Les autres sont entraînés par le courant intestinal. Cependant quelques-uns ré-

Digitized by Google

chappent qui parviennent à se piquer de nouveau sur l'épithélium. Ce sont ces derniers qu'on trouve çà et là évoluant isolément dans la paroi de l'intestin.

Le mérozoïte débarrassé des voisins qui entraveraient son libre développement, prend presque aussitôt une forme en lancette. Son noyau redevient sphérique. La chromatine d'abord disséminée tout le long de la membrane nucléaire tend à se condenser en un petit nombre de plus gros grains, d'ailleurs toujours de situation périphérique. Le petit parasite pénètre dans la cellule sur laquelle il s'était fixé. Il pénètre, mais son extrêmité postérieure reste en relation avec le monde extérieur: elle affleure le plateau cellulaire qui jamais ne se referme sur elle. Morphologiquement la Grégarine est extracellulaire (Pl. XV fig. 7—10).

Plongé dans le cytoplasme de la cellule parasitée, le petit *Selenidium* grandit en conservant sa situation et sa forme en lancette. Son extrêmité postérieure restant au même niveau, grandissant il s'enfonce de plus en plus profondément dans la cellule épithéliale. Pendant ce temps son noyau subit les modifications qui l'amèneront peu à peu à prendre les caractères de celui de la forme adulte libre dans la lumière intestinale. La chromatine que nous avons vu tendre à se grouper en quelques gros grumeaux collés sous la membrane nucléaire, se condense de plus en plus par suite de la diminution du nombre des grains qui se fusionnent progressivement. Bientôt le noyau du *Selenidium* ne contient plus qu'un très gros karyosome qu'accompagnent quelques derniers grains, englobés, eux-mêmes à la fin (Pl. XV fig. 7—10). Le noyau définitif est constitué.

Le karyosome unique de ce noyau définitif représente naturellement autre chose que la chromatine du petit mérozoïte. La quantité de cette substance s'est d'abord accrue et il n'est pas sans utilité de faire remarquer qu'il n'en est pas apparu autre part qu'au contact de la membrane nucléaire. Mais ce n'est pas tout. Le karyosome ne semble pas devoir être considéré comme un simple bloc de chromatine pure. En effet, colorons suivant la méthode de Heidenhain un noyau dont le karyosome n'a pas encore absorbé la totalité des grains chromatiques élaborés au contact — aux dépens? — de la membrane nucléaire, puis faisons agir longtemps la solution décolorante d'Alun de fer. Il arrive un moment où le karyosome pâlit, alors que les grains conservent encore leur teinte noir pur (Pl. XV fig. 8). Que conclure de là, sinon que la chromatine du karyosome s'annexe une autre substance qui lui sert de substratum, ou bien alors qu'elle revêt dans ce corps des propriétés de colorabilité spéciales.

Digitized by Google

Ayant dépassé une certaine taille, vers 40 μ, nos *Selenidium* commencent à montrer les stries superficielles caractéristiques du genre. Mais auparavant il est déjà possible de mettre en évidence quelques lignes éminemment sidérophiles issues de la pointe antérieure de la Grégarine et étroitement localisées sur cette extrémité (Pl. XV fig. 9). A partir du moment où l'on observe ces lignes pour la première fois on peut les retrouver chez tous les individus et cela jusqu'au début de l'enkystement. Pour les voir, il suffit d'arrêter à temps l'action du décolorant, c'est-à-dire beaucoup trop tôt pour le reste de la préparation. Ces lignes qui apparaissent alors en noir intense ne peuvent pas être confondues avec les extrémités antérieures des stries de l'épicyte. La plupart du temps elles ne suivent pas le même parcours. Alors que les stries superficielles s'écartent également en s'éloignant de leur extrémité antérieure commune et se distribuent régulièrement sur toute la surface de la Grégarine pour converger ensuite directement vers le pôle postérieur de celle-ci, les lignes sidérophiles décrivent souvent des courbes irrégulières et se disposent les unes par rapport aux autres souvent aussi sans ordre apparent. Les deux systèmes ne se superposent pas. Dans leur *Selenidium* „en virgule", Caullery et Mesnil (1899a) ont aperçu ces lignes sidérophiles; ils disent: „La région qui suit cette partie intracellulaire est toujours colorée en noir intense par la méthode de Heidenhain, et même, on observe deux ou plusieurs génératrices de cette sorte de tronc de cône, tranchant par leur teinte noire."

Les stries longitudinales apparues et l'extrémité antérieure du *Selenidium* ayant acquis sa forme définitive (Pl. XV fig. 10), la Grégarine sort de la cellule. Elle se hisse peu à peu en son intérieur, faisant de plus en plus saillir dans la cavité digestive son extrémité postérieure d'abord, la presque totalité de son corps ensuite. Mais parfois le plateau cellulaire trop résistant refuse de céder aux efforts du parasite et s'oppose à sa libre sortie. Ce dernier doit alors passer par l'orifice seulement un peu élargi qui lui servit d'accès dans la cellule. Il s'amincit alors pour franchir l'obstacle, sa plasticité le lui permet. De là une foule d'aspects différents et quelquefois remarquables. Tantôt la Grégarine, s'étranglent dans le détroit, prend la forme d'un biscuit, d'une haltère. Tantôt c'est une grosse masse arrondie encore intracellulaire, surmontée à l'extérieur d'une longue flamme étroite dans laquelle est passé le noyau. Evidemment l'expression de „point et virgule" convient à cette dernière disposition. Mais ici c'est une disposition accidentelle, toute passagère. Enfin

Digitized by Google

le *Selenidium* peut acquérir beaucoup plus simplement sa liberté, par la destruction partielle de sa prison. Il arrive en effet très fréquemment que toute la région de la cellule occupée par le parasite se flétrit peu à peu, puis disparaît totalement; seule la partie basale subsiste avec le noyau: ainsi, dans ce cas, sans efforts de sa part, la Grégarine se trouve hors de l'épithélium.

Mais, que sa situation extérieure soit acquise par son propre déplacement ou par la disparition d'une partie de la cellule-hôte, le *Selenidium* n'est pas encore en liberté complète; il demeure longtemps fixé à l'épithélium intestinal par son extrémité antérieure renflée. Il achève ainsi son développement et ne se détache qu'après avoir atteint ses dimensions définitives. Sa libération ne semble pas du reste se faire aisément. Pour quitter l'épithélium, le *Selenidium* paraît exercer sur le tissu des tractions prolongées. Son col en effet plus étiré à ce moment, de suite raccourci la rupture effectuée; le cytoplasme qui dans la cellule-support s'élève en un cône dont le sommet est le point d'attache du parasite, tout cela donne l'impression d'une tension continue et assez forte. Parasite et épithélium paraissent intimement soudés, la séparation ne pouvant être obtenue que par la traction de l'un, la résistance de l'autre. J'ai déjà eu l'occasion de noter des faits causant la même sensation (1904, p. 233, fig. XXI).

Enfin voici notre *Selenidium* ayant rompu toute relation avec l'épithélium, absolument libre dans la cavité intestinale, que va-t-il faire, se fixera-t-il de nouveau, d'une façon au moins momentanée? Je ne le crois pas. Sa libération est le prélude immédiat de nouveaux phénomènes dans l'évolution de la Grégarine, l'accouplement. Cependant, il faut bien le faire remarquer, le *Selenidium* n'a rien perdu en quittant l'épithélium. Qu'on le comprime légèrement, on verra saillir au dehors toute son extrémité antérieure renflée et la petite digitation terminale. Ici pas d'épimérite caduc. Caullery et Mesnil (1899a), on se le rappelle, attribuent à leur *Selenidium* „en virgule" un épimérite caduc, à leur *Selenidium* „en point et virgule", un épimérite permanent. Une telle variabilité pour des formes qui, d'autre part, présentent des caractères si voisins ne satisfait pas notre penchant pour une discipline plus sévère; c'est là une raison qui m'a fait rechercher si la vérité n'est pas ailleurs et je me suis demandé s'il n'y avait pas lieu d'examiner la question de savoir si les *Selenidium* ont un épimérite, avant d'attribuer à cet organe des caractères de caducité ou de permanence. Considérons seulement *Selenidium caulleryi*, que peut-on définir comme épimérite?

Digitized by Google

— Toute la région antérieure renflée? pourquoi, elle ne présente pas une structure cytoplasmique spéciale qui la différencie du reste de la Grégarine, elle n'est pas plus particulièrement plongée dans la cellule parasitée et ne constitue pas un appareil de fixation bien défini. Alors la petite digitation hyaline terminale? mais, je l'ai déjà fait observer, cette petite digitation terminale ressemble fort au bourgeon amœboïde semblablement placé chez *Lankesteria ascidiae* qui est une Monocystidée; on ne peut qu'homologuer ces deux corpuscules en les considérant comme des organes tactiles. Il me faut cependant dire qu'à l'encontre de ce qui se passe chez *Lankesteria*, le petit appendice de *Selenidium caulleryi* ne joue aucun rôle dans l'accouplement. Je suis donc amené à considérer le *Selenidium* de la Protule comme dépourvu d'épimérite et disposé à étendre ce caractère négatif à tous les autres *Selenidium*. On a déjà vu que j'attribue à une invagination de la pointe antérieure l'aspect tronqué que Caullery et Mesnil considère chez leur *Selenidium* „en virgule" comme une conséquence de la chûte de l'épimérite. Puis avec sa multiplication agame, *Selenidium caulleryi* prend rang dans les Schizogrégarines, la question ne se pose donc pas de savoir s'il rentre dans les *Cephalina* ou les *Acephalina*, s'il appartient aux Monocystidées vraies ou aux Pseudomonocystidées.

Aussitôt après avoir quitté l'épithélium, *Selenidium caulleryi* invagine en partie son extrêmité antérieure; en même temps son corps se raccourcit et se renfle. Les mouvements qui étaient relativement vifs lorsque le *Selenidium* était fixé devennent plus lents. Les individus s'accouplent deux à deux, les phénomènes préparatoires à la sporulation commencent à se manifester.

Ainsi donc, la schizogonie aboutit sans exceptions pour *Selenidium caulleryi* au développement d'individus qui vont se conjuguer deux à deux pour sporuler suivant un processus qui dans ses très-grandes lignes suivra le schéma convenant à la majorité des Grégarines et dont la découverte revient à Siedlecki. Ces individus issus de la multiplication schizogonique sont des gamétocytes. Je ne les suivrai pas cette fois-ci dans leur évolution ultérieure. Mais il est un point qui mérite d'être mis en lumière. Il n'y a pas ici de multiplications schizogoniques successives, une seule s'intercale entre deux multiplications sexuées. Le nombre considérable des mérozoïtes d'un schizonte compense cette pénurie et assure une infection suffisante. La transformation inéluctable des mérozoïtes en gamétocytes est démontrée par l'observation directe de leur destinée. On en trouve encore la preuve dans la grande rareté des stades intraépithéliaux.

Digitized by Google

S'il y avait au contraire plusieurs générations successives de formes agames, ces dernières seraient extrêmement abondantes dans l'épithélium, étant donné le nombre d'éléments issus d'un seul schizonte.

Du reste l'intestin ne résisterait pas à une infection multipliée. Les mérozoïtes évoluant presque sur place, on trouve les formes adultes localisées en agglomérations très considérables dans des régions bien circonscrites et peu étendues de l'intestin. La présence de ces amas parasitaires a pour effet d'anéantir parfois presque complètement l'epithélium intestinal des points attaqués (Pl. XV fig. 14). La mutilation commence de bonne heure par la disparition des cils et de la brosse; elle continue par l'appauvrissement du cytoplasme qui devient de plus en plus transparent et vacuolaire dans la région occupée par le parasite. Enfin tout le corps cellulaire situé au dessus du noyau disparaît entièrement. Le noyau par contre, semble peu atteint: à peine observe-t-on parfois quelques traces d'hypertrophie et de karyolyse.

En résumé, le cycle évolutif de *Selenidium caulleryi* s'établit comme il suit:

Le sporozoïte pénètre dans une cellule intestinale de *Protula tubulata* (Mont.), s'y établit et s'accroît tout en restant uninnclée. Au terme de sa croissance, le parasite uninnclée intraépithélial donne naissance par multiplication schizogonique à un nombre considérable de mérozoïtes mobiles qui vont se piquer sur l'intestin de l'hôte, s'enfoncent dans les cellules épithéliales sans toutefois perdre toute relation avec la cavité digestive. Les mérozoïtes s'accroissent à leur tour, se transforment sans exception en gamétocytes, formes libres, intestinales, mobiles, à stries longitudinales, qui s'accouplent et s'enkystent deux à deux pour sporuler.

Les Amœbosporidies n'ayant été formellement introduites que plus tard dans l'ordre des Grégarines (Léger, 1900), le premier exemple de multiplication schizogonique attribué à une Grégarine fut celui que publièrent Caullery et Mesnil (1898) pour *Gonospora longissima* C. et M., parasite de *Dodecaceria concharum* (Erst.). La Grégarine adulte et les kystes se rencontrent dans le cœlome de l'Annélide, mais des coupes de l'intestin montrent inclus dans les cellules épithéliales, entre le noyau et le plateau: „1° de petits corps mesurant de 3 μ à 10 μ de diamètre composés d'un noyau .... et d'une couche périphérique de protoplasme; 2° des masses analogues

aux plus gros de ces corps, mais avec 2 ou 4 noyaux groupés vers un des pôles; 3° des barillets formés par 6—8 croissants ....; ces croissants ont 8 à 9 μ de long; 4° des croissants isolés en des points divers des cellules épithéliales." Les auteurs interprètent ces diverses productions „comme les diverses phases intracellulaires de l'évolution d'un Sporozoaire", et, de l'absence constatée chez les très nombreux *Dodecaceria* examinés „d'aucun autre stade de Coccidie", ils déduisent qu'on ne peut rapporter ces productions qu'à la Grégarine qu'ils viennent de décrire, c'est-à-dire à *Gonospora longissima*. Les éléments provenant de la „multiplication asporulée ou endogène" intra-épithéliale passeraient dans la cavité générale de l'Annélide.

L'année suivante, après avoir décrit les corps qu'ils considèrent comme des stades intracellulaires de leur *Selenidium* „en point et virgule" — sphérules colorables avec noyau massif —, Caullery et Mesnil (1899a) ajoutent en note: „A côté de ces formes on en trouve d'autres assez semblables, mais qui, au lieu d'une boule chromatique, en offrent un nombre variant de 2 à 6 ou 8. Ces boules ont alors 1 μ de diamètre. — Ces formes appartiennent-elles aussi à l'évolution de notre parasite? Y aurait-il là un stade de multiplication endogène comparable à celui que nous avons fait connaître pour la *Gonospora longissime?* Les figures que nous avons observées ne sont pas assez nettes pour que nous l'affirmions."

La multiplication agame pressentie pour *Ophryocystis bütschlii* Schn., entrevue chez *O. francisci* Schn. par A. Schneider (1884, 1885), démontrée pour *O. schneideri* Lég. et Hagenm. par Léger et Hagenmüller (1900), retrouvée chez plusieurs autres espèces par Léger (1900a), prend une importance plus grande par le fait de l'incorporation justifiée proposée par Léger (1900) des Amœbosporidies de Schneider aux Grégarines, sous le vocable expressif de Schizogrégarines opposé au terme Engrégarines réservé aux Grégarines dépourvues du stade de multiplication endogène. A côté d'*Ophryocystis*, dans ce même groupe des Schizogrégarines, Léger place une forme nouvelle, *Schizocystis gregarinoides*, parasite des larves d'un *Ceratopogon*, dont l'évolution se résume ainsi: Le sporozoïte se fixe à l'épithélium de l'hôte, grossit et, par des multiplications nucléaires successives devient un gros schizonte extracellulaire qui, en se fragmentant, donne autant de mérozoïtes qu'il contenait de noyaux. Les mérozoïtes grossissent à leur tour, s'accolent deux à deux pour s'enkyster et sporuler à la façon des Eugrégarines. De cette évolution je retiendrai ce caractère, propre aussi aux *Ophryocystis*, de l'augmentation parallèle des dimensions du schizonte et du nombre de ses noyaux.

Digitized by Google

Dans une note déjà analysée (p. 374), Caullery et Mesnil (1901) signalent une nouvelle Grégarine présentant dans son cycle évolutif une multiplication agame. Il s'agit du *Selenidium* à un seul myonème de *Scolelepis fuliginosa*. Les auteurs se demandent en outre si les parasites intestinaux des Annélides qu'ils ont désignés dans des communications antérieures sous le nom de Coccidies et où ils n'ont jamais observé que des stades uninucléés et des stades à mérozoïtes „ne sont pas des types intermédiaires entre les Coccidies et les Grégarines; Coccidies par leur croissance complètement intracellulaire, Grégarines par l'absence de microgamètes et probablement, par suite, par une conjugaison isogamique".

Minchin (1903) qui adopte la classification de Léger, Schizo- et Eugrégarines, ne place dans le premier groupe que les deux genres *Ophryocystis* et *Schizocystis*. Léger avait indiqué la possibilité d'y faire figurer *Gonospora longissima*. Tous les *Selenidium* restent dans les Eugrégarines.

Provisoirement, j'ai fait (1906) une Schizogrégarine de mon *Eleutheroschizon duboscqi* encore bien mal connu.

Enfin, à la suite des découvertes récentes de Léger et Duboscq (1906), les *Aggregata* des Crustacés et par cela même les *Eucoccidium* des Céphalopodes s'introduisent parmi les Schizogrégarines. Les *Aggregata* ne sont en effet que des formes à multiplication agame de Grégarines digénétiques dont les formes sexuées vivent chez les Céphalopodes où elles constituent les *Eucoccidium*, prétendues Coccidies dont Moroff (1906) vient de faire connaître la nature grégarinienne.

La présence de stades à mérozoïtes est très fréquente dans l'épithélium intestinal des Annélides polychètes. En général, ils sont peu nombreux dans chaque individu contaminé, mais ils se montrent dans beaucoup d'espèces; j'en connais un grand nombre où leur présence n'a pas encore été signalée. On trouve ces stades à mérozoïtes associés à des stades uninucléés et la plupart du temps, c'est tout ce qu'on voit. Caullery et Mesnil qui les décrivirent d'abord comme Coccidies émettent maintenant l'hypothèse que l'on sait. A vrai dire, rien ne prouve à l'heure actuelle que tous ces parasites soient équivalents. Il faudra suivre chacun d'eux jusqu'à la sporulation pour s'assurer s'il ne fait pas partie du cycle d'une Grégarine intestinale ou cœlomique achevant son développement peut-être dans un autre hôte, d'une Coccidie ou d'une être intermédiaire.

Dans mon travail de 1904, j'eus l'occasion de signaler la présence de tels stades à mérozoïtes dans l'épithélium intestinal de la Pecti-

Digitized by Google

naire. *Lagis koreni* (Mgr.), et je ne crus pas être en droit de rattacher ces stades et les mérozoïtes isolés, petits corpuscules claviformes, à la Grégarine cœlomique *Urospora lagidis* Saint-Jos., si fréquente dans l'Annélide, à l'état de kystes. A ce sujet, Mesnil (1904) écrit: „Il nous semble qu'il y aurait en lieu de songer à leurs rapports avec l'*Urospora* dont ils représenteraient la phase schizogonique analogue à celle signalée chez la Grégarine cœlomique d'une autre Annélide" (*Gonospora longissima* C. et M.). Ayant à figurer dans le même travail un lambeau intestinal d'*Audouinia tentaculata* (Mont.), je choisis volontairement, bien que ce fut étranger au but visé alors, un point où se trouvait un barillet de mérozoïtes (1904, p. 177, fig. 16). Et Mesnil d'ajouter: „Page 177, dans une coupe d'intestin d'une autre Annélide (*Audouinia*), B. dessine aussi un barillet; or l'Annélide en question est encore une des rares à avoir une Grégarine cœlomique: le rapprochement est au moins suggestif."

Mais ces rapprochement, je les avais envisagés; ils me semblaient alors si hypothétiques que vraiment il me parut plus sage de figurer les faits et de laisser chacun les interpréter à sa guise. Rien, en effet, ne permettait, au point de vue observation directe de rattacher les stades schizogoniques rencontrés, à l'*Urospora* chez la Pectinaire, à la *Gonospora* pour l'*Audouinia*. Et cela d'autant plus que pour cette dernière, je connaissais déjà quelques-unes des formes de la véritable Coccidie que je décrivis plus tard (1904a) et qu'il se pouvait très-bien que les stades à mérozoïtes intestinaux fissent partie de son évolution. Puis, d'un autre côté, Caullery et Mesnil (1901) venaient de signaler un *Selenidium* se multipliant par voie agame; pour quelle raison aurais-je attribué les barillets de l'*Audouinia* plutôt à la *Gonospora* cœlomique, qu'à l'un des divers *Selenidium* intestinaux qu'héberge cette Annélide? Et, il faut bien le dire encore, cette découverte même d'un stade schizogonique possible chez *Selenidium* rend singulièrement plus ténu le lien déjà fragile qui chez *Dodecaceria* réunit barillets intraépithéliaux et *Gonospora* cœlomique. On l'a vu plus haut, Caullery et Mesnil ne rapportent à *Gonospora longissima*, les stades schizogoniques de l'intestin que parce qu'ils n'ont jamais trouvé chez les très nombreux *Dodecaceria* examinés „aucun autre stade de Coccidie". Il n'ont pas vu d'autres stades coccidiens, mais ils ont vu un *Selenidium* et quel *Selenidium*! Rappelons en quelques mots une des observations des auteurs: Les *Dodecaceria* contenant le *Selenidium* sont très rares, trois sur plusieurs centaines, mais par contre les individus contaminés renferment en nombre considérable le parasite, au point que les

Digitized by Google

parois du tube digestif en sont distendues. Cela n'est-il pas significatif? Même sans connaître ce que je décris pour *Selenidium caulleryi*, ne vient-il pas de suite à l'esprit que le *Selenidium* de *Dodecaceria* doit se multiplier d'une façon intensive par schizogonie. Et alors devant l'exemple du *Selenidium* schizogonique de *Scolelepis*, devant les considérations que je viens de développer, que deviennent les barillets de *Dodecaceria*; pourquoi, en l'absence de toute observation précise en faire plutôt un stade de *Gonospora longissima*, qu'un stade de *Selenidium echinatum*. Evidemment il y a là place à l'hésitation.

Cependant il est des arguments en faveur de la thèse de CAULLERY et MESNIL. J'en ferai connaître.

D'abord les barillets de *Dodecaceria* avec leurs 6 à 8 éléments sont bien différents de nos schizontes se démembrant chacun en plusieurs centaines de mérozoïtes. Et si les infections intensives s'expliquent facilement avec ces derniers, on doit reconnaître que pour *Selenidium echinatum* elles demanderaient plusieurs générations schizogoniques successives. Rien, il est vrai, n'indique qu'il n'en est pas ainsi. On peut encore dire pour expliquer la grégarinose aiguë de *Dodecaceria*, sans faire intervenir les barillets ou toute autre forme de multiplication endogène, que les sporocystes se développant totalement par exception dans l'hôte, ils peuvent servir à l'extension sur place du parasite. Je donne cette explication pour ce qu'elle vaut.

Mais examinons de près le cas de la Pectinaire. Là, malgré le nombre très considérable d'individus examinés, aucun *Selenidium* n'a été rencontré, seulement, dans l'intestin, le petit sporozoaire claviforme et les barillets et, remarque importante, on les trouve indifféremment à toutes les époques de l'année. (De cette nomenclature, j'excepte *Joyeuxella* qui paraît toute autre chose.) Cherchons maintenant l'*Urospora*: les stades végétatifs, les accouplements, les kystes libres immatures ou mûrs ne s'observent que pendant un temps relativement court de fin avril à la mi-Juin. Passé cette date on ne voit plus dans le cœlome que des kystes dont le développement est achevé ou presque achevé et adhérant à l'endothélium péritonéal. La dissémination des sporocystes de tels kystes ne saurait s'effectuer que par la mort de l'hôte et la mise en pièces de son cadavre. D'ailleurs ces kystes ne doivent pas être utilisés; la plupart — tous peut-être — finissent tôt ou tard par devenir la proie des amœbocytes qui les assiègent et leur font un épais manteau. Comment s'opèrent donc la conservation de la Grégarine et l'infection de nouvelles Pectinaires — et cette infection ne peut être que facile, toutes les Pectinaires contenant presque sans exception le

Digitized by Google

parasite? Voici. La maturatiou sexuelle est concomitante chez le parasite et chez l'hôte: pendant que la Grégarine grandit, s'accouple et sporule dans le cœlome, spermatozoïdes et ovules se développent, puis par les mêmes voies, simultanément, produits génitaux et kystes mûrs sont rejetés à l'extérieur, à l'exception de ceux de ces derniers qui, appréhendés par les phagocytes, demeurent incarcérés le long de la paroi cœlomique. Cette coïncidence de la sporulatiou de la Grégarine avec la maturité des produits génitaux de l'Annélide a été également notée pour *Gonospora longissima* et *Dodecaceria concharum* par Caullery et Mesnil (1898 a) qui mettent justement en relief le profit que le parasite retire de cette circonstance assurant l'expulsion et la dissémination de ses sporocystes. Le problème se pose alors ainsi: Les formes végétatives de l'*Urospora* et ses kystes utilisables se rencontrent chez la Pectinaire uniquement pendant les trois mois de la durée du printemps, la dissémination des sporocystes s'effectue à la même saison, surtout vers la fin, mais se termine avec elle; que devient donc le parasite pendant le reste de l'année? J'écarte de suite l'hypothèse d'un deuxième hôte. La Pectinaire ne se nourrit que des particules organiques, des protophytes, des foraminifères enfouies dans le sable qu'elle habite où elle se dispose l'extrémité antérieure en bas, enfoncée relativement profondément. Dans ces conditions le passage du parasite d'un autre hôte dans la Pectinaire semble bien difficile. Il est aussi difficile d'admettre que les kystes peuvent rester dans le milieu extérieur pendant les trois-quarts de l'année pour être absorbés par l'Annélide à la fin de l'hiver et donner naissance à une nouvelle génération de Grégarines. Une autre hypothèse est plus vraisemblable: les kystes sont avalés par les Pectinaires peu après leur émission, les sporocystes s'ouvrent dans l'intestin, les sporozoïtes revêtent une forme d'attente qui leur permet d'atteindre le printemps où se manifestera de nouveau pour la Grégarine, l'activité reproductrice. Mais cette forme d'attente, quelle est-elle? La *Joyeuxella*? Peu croyable: j'ai décrit pour ce Sporozoaire des phénomènes de sexualité qui tendent à l'éliminer. Il ne reste que les barillets et le petit corpuscule claviforme que j'en fais dériver. Mais alors c'est la schizogonie dont Caullery et Mesnil dotent leur *Gonospora longissima*, à laquelle Mesnil songe pour *Urospora lagidis*. Et pourquoi pas? Si rien ne démontre formellement l'existence d'un stade de multiplication endogène pour *Urospora*, il faut reconnaître aussi que rien ne s'y oppose. Admettons donc pour un instant que barillets, petit sporozoaire claviforme, *Urospora* ne soient que les différents aspects d'une même unité spécifique et

Digitized by Google

examinons si, à la faveur de cette hypothèse, un peu de lumière est jetée sur l'évolution de la Grégarine, en particulier si une explication vraisemblable de l'apparition si courte de celle-ci dans le cœlome est possible. Pourquoi les mérozoïtes restent-ils dans l'épaisseur de la tunique intestinale au lieu de gagner tout de suite la cavité cœlomique? On a décrit les modifications profondes que le tube digestif subit chez plusieurs Annélides polychètes au moment du développement des produits génitaux. Le phénomène est plus général. On le retrouve, quoique atténué, chez un très grand nombre de formes. Je compte revenir sur cette question dans un avenir prochain. En tous cas, le phénomène atteint en particulier l'intestin de la Pectinaire et c'est la résistance moindre d'un épithélium en hystolyse plus ou moins complète qui rendrait la migration vers le cœlome plus facile à un moment déterminé de l'année, au moment de la genèse et de la maturation des éléments reproducteurs. Nous voudrions que CAULLERY et MESNIL revissent leurs coupes de *Dodecaceria* et qu'ils disent si dans la forme B, le parasite est présent dans le cœlome, libre ou phagocyté, peu importe, avant toute modification de la tunique intestinale, avant toute apparition de réserves dans les amœbocytes du liquide cavitaire. Il semble bien qu'il n'y ait pas encore pénétré. Les auteurs nous apprennent en effet que la pénétration et la croissance du parasite à l'intérieur du cœlome coïncident avec l'accumulation des réserves dans les amœbocytes, c'est-à-dire avec la modification épithéliale de l'intestin. Mais comme d'autre part, CAULLERY et MESNIL attribuent aux amœbocytes vides de réserves un intense pouvoir phagocytaire, il est indispensable de préciser les raisons de l'absence du parasite dans le cœlome des formes B jeunes: ne l'y trouve-t-on pas parce qu'il n'y passe pas encore, ou bien par ce qu'il est détruit par phagocytose à mesure qu'il se présente.

C'est dans la forme B seule, c'est-à-dire dans la forme épitoque nageuse, que se développe *Gonospora longissima*, et c'est aussi dans cette forme seule que le tube digestif s'atrophie de bonne heure. Dans la forme C, forme épitoque sédentaire, l'intestin se modifie beaucoup plus tardivement. Il serait vraiment intéressant de constater que l'absence du parasite dans cette forme C est précisément due à la résistance plus grande de l'intestin au moment où devrait s'effectuer la migration.

Je rappelle maintenant l'action du petit Sporozoaire claviforme de la Pectinaire sur la cellule intestinale qu'il parasite. Le noyau s'hypertrophie, puis le corps cellulaire qui perd en même temps le

Digitized by Google

contact de la surface cuticulaire. La cellule-hôte devient une cellule basale intercalée entre les pieds des cellules normales contiguës et fait de plus en plus hernie dans la cavité générale: pour peu que l'intestin se disloque, il y a grande chance qu'elle y soit précipitée, elle ou simplement son contenu.

Un mot encore. Ce que je viens de dire sur la présence momentanée des formes végétatives et des kystes libres d'*Urospora* dans le cœlome de la Pectinaire, peut se répéter pour la *Gonospora* de l'*Audouinia* avec cette particularité, qui est une aggravation, que là aucun kyste ne reste dans la cavité générale; les amœbocytes se désintéressent totalement de la Grégarine, quel que soit l'état de son développement et tous les kystes sans exception sont expulsés avec les produits génitaux. Mais, dira-t-on, chez l'*Audouinia*, il y a des *Selenidium* et il n'est plus permis de disposer des schizontes de l'intestin sans tenir compte de ce que peuvent exiger à ce sujet ces derniers. Cela est vrai. Seulement, il est bon qu'on le remarque, chez l'*Audouinia* déjà si bien dotée en parasites, je connais au moins deux stades à mérozoïtes intraépithéliaux: l'un, celui que j'ai représenté (1904, p. 177, fig. 21) est logé dans la région profonde de l'épithélium; les mérozoïtes peuvent être au nombre d'une trentaine, ils sont relativement de grande taille, leur longueur atteignant 20 μ; l'autre est plus superficiel, il se tient dans la cellule parasitée entre le noyau et le plateau cuticulaire; les mérozoïtes sont moins nombreux et plus petits, ils ne dépassent pas 12 μ. Enfin il y a les enkystements solitaires des *Selenidium* si souvent cités et dont on ignore totalement l'évolution et le résultat. Ces enkystements solitaires ne sont-ils pas des schizontes libres? C'est une pure hypothèse, car pour mon compte, je n'ai jamais rencontré ces enkystements solitaires dans des conditions de garantie suffisante, pour être absolument persuadé qu'ils sont aussi fréquents qu'on le croit. Ainsi que le font remarquer très justement Caullery et Mesnil (1900 a), l'adhérence des deux *Selenidium* associés est assez faible et je suis tout disposé à penser que nos préparations provoquent beaucoup de divorces et que bien des *Selenidium* isolés le sont par notre faute.

De cette exposition impartiale de la question de la multiplication schizogonique des Grégarines cœlomiques des Annélides polychètes, une conclusion se dégage: c'est que si beaucoup d'observations tendent à faire considérer comme probable pour ces parasites l'existence d'une telle multiplication, cette existence n'est pas aujourd'hui formellement démontrée. De nouvelles recherches s'imposent.

Digitized by Google

On peut grouper ainsi qu'il suit en trois familles, les Schizogrégarines actuellement connues:

Fam. ***Amœbosporidiidae*** A. Schneider. Schizonte extracellulaire accroissant simultanément son volume et le nombre de ses noyaux.

Ophryocystis A. Schneider. Plusieurs espèces parasites des tubes de Malpighi et de l'intestin de divers Coléoptères. Un seul sporocyste.

? *Eleutheroschizon* Brasil. Une espèce parasite de l'intestin d'une Annélide polychète, *Aricia mülleri.*[1]) La reproduction sexuée n'est pas connue. Rappelle *Ophryocystis* par sa forme générale et son mode de station sur l'épithélium intestinal.

Schizocystis Léger. Une espèce parasite des larves d'un *Ceratopogon.* Sporocystes nombreux.

Fam. ***Selenidiidae*** nov. Fam. Schizonte intracellulaire uninucléé pendant sa croissance, devenant multinucléé seulement au terme de son développement. Gamétocytes libres, mobiles, pourvus de myonèmes longitudinaux. Parasites d'Annélides polychètes.

Selenidium Giard [*pro parte?*]. Des coupures ne pourront être faites que lorsque seront connus les caractères de l'espèce-type. *S. pendula* Giard qui a un droit de préemption sur le nom générique. Créer dès maintenant de nouveaux genres pour les formes sur lesquelles nous sommes mieux renseignés, c'est s'exposer à introduire, sans intérêt pressant, des noms dont l'un pourrait dans la suite faire double-emploi avec *Selenidium.*

Les *Selenidium* chez lesquels un stade schizogonique a été observé sont au nombre de deux: le *Selenidium* à un seul myonème de *Scolelepis fuliginosa,*[2]) et *Selenidium caulleryi.* Nous avons vu que la présence d'une schizogonie est probable chez *S. echinatum* C. et M. de *Dodecaceria.* Je pense qu'elle existe également chez les divers *Selenidium* possédant des stades intraépithéliaux, tel le deuxième

[1]) Je restitue à l'hôte d'*Eleutheroschizon* son véritable nom. De Saint-Joseph a démontré que l'Annélide des côtes de France souvent déterminée *Scoloplos armiger* Erst. doit être appelée *Aricia mülleri* Rathke (Annélides polychètes des côtes de France. Ann. Sci. nat. Zool. Série 8 v. 5 p. 356.

[2]) Je manifesterai le regret que Caullery et Mesnil qui ont contribué d'une façon si efficace à la connaissance des Sporozoaires des Annélides, ne se soient pas acquis un nouveau droit à la gratitude des protistologues en décrivant plus longuement et en figurant une multiplication schizogonique que de leur propre aveu ils ont suivi „en détail et sans lacunes" et qui constitue une de leurs plus intéressantes découvertes.

Digitized by Google

Selenidium de *Scolelepis fuliginosa* signalé par Caullery et Mesnil (1901), etc.[1]).

Fam. ***Aggregatidae*** Labbé. Schizontes sous-épithéliaux (cœlomiques) dans lesquels la multiplication nucléaire ne commence qu'au terme de la croissance. Mérozoites en rosace autour de reliquats sphériques. Parasites de Crustacés. Gamétocytes et sporulation dans la paroi intestinale de Céphalopodes.

Aggregata Frenzel [= *Eucoccidium* Lühe]. Plusieurs espèces parasites de Crustacés décapodes et de Céphalopodes.

Index bibliographique.

1904 Brasil, L.: Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. in: Arch. Zool. expér. Série 4 v. 2 p. 91.

1904a —: Sur une Coccidie nouvelle, parasite d'un Cirratulien. in: C. R. Ac. Sci. Paris v. 139 Nr. 17 p. 645.

1906 —: *Eleutheroschizon duboscqi*, Sporozoaire nouveau parasite de *Scoloplos armiger* O. F. Müller. in: Arch. Zool. expér. Série 4 v. 4 N. et R. Nr. 1 p. XVII.

1898 Caullery, M. et F. Mesnil: Sur une Grégarine cœlomique présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 50 p. 65.

1898a —: Les formes épitoques et l'évolution des Cirratuliens. in: Ann. Univ. Lyon fasc. XXXIX.

1899 —: Sur l'évolution d'un groupe de Grégarines à aspect nématoïde, parasites des Annélides marines. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 51 p. 7.

1899a —: Sur quelques parasites internes des Annélides. in: Trav. Stat. zool. Wimereux v. 7 p. 80.

1900 —: Sur les parasites internes des Annélides polychètes, en particulier de celles de la Manche. in: C. R. Assoc. franç. Avanc. Sci. Boulogne-sur-mer 1899 p. 491.

1900a —: Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. in: Arch. Anat. microsc. v. 3 p. 146.

1901 —: Le parasitisme intracellulaire et la multiplication asexuée des Grégarines. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 53 p. 84.

1905 —: Recherches sur les Haplosporidies. in: Arch. Zool. expér. Série 4 v. 4 Nr. 3 p. 101.

[1]) Je ne m'explique que par l'existence de stades intraépithéliaux la présence simultanée de *Selenidium costatum* Siedl. dans l'intestin et le cœlome de *Polymnia* (Siedlecki, 1903). Les individus cœlomiques me paraissent être des égarés, soit que des sporozoïtes devant faire un stage dans l'épithélium intestinal en aient accidentellement dépassé la limite inférieure, soit que des mérozoïtes développés dans cet épithélium et destinés à évoluer dans la cavité digestive soient tombés par erreur dans le cœlome de l'hôte.

Digitized by Google

1884 Giard, A.: Note sur un nouveau groupe de Protozoaires parasites des Annelides et sur quelques points de l'histoire des Grégarines. in: Assoc. franç. Avanc. Sci. Blois 1884 p. 192.

1863 Lankester, E. Ray: On our present knowledge of the Gregarinidae, with descriptions of three new species belonging to that class. in: Quart. Journ. microsc. Sci. n. ser. v. 3 p. 83.

1900 Léger, L.: Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 52 p. 868.

1900a —: La reproduction sexuée chez les *Ophryocystis*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 52 p. 927.

1906 Léger, L. et O. Duboscq: Sur l'évolution des Grégarines gymnosporées des Crustacés. in: C. R. Ac. Sci. Paris v. 142 p. 1225.

1900 Léger, L. et P. Hagenmüller: Sur la morphologie et l'évolution de l'*Ophryocystis schneideri* n. sp. in: Arch. Zool. expér. Série 3 v. 8 N. et R. Nr. 3 p. XL.

1904 Mesnil, F.: Analyse de Brasil (1904). in: Bull. Inst. Pasteur Paris v. 2 p. 573.

1903 Minchin, E. A.: The Sporozoa. in: Treat. on Zool. ed. by E. Ray Lankester part 1 fasc. 2 p. 150.

1893 Mingazzini, P.: Contributo alla Conoscenza degli Sporozoi. in: Ric. Labor. Anat. norm. Univ. Roma v. 3 fasc. 1 p. 31.

1906 Moroff, T.: Sur l'évolution des prétendues Coccidies des Céphalopodes. in: C. R. Ac. Sci. Paris v. 142 p. 652.

1906 Saint-Joseph, de: Les Annélides polychètes des côtes de France (Océan et côtes de Provence). in: Ann. Sci. nat. Zool. Série 9 v. 3 p. 145.

1884 Schneider, A.: *Ophryocystis bütschlii*, Sporozoaire d'un nouveau type. in: Arch. Zool. exp. Série 2 v. 2 p. III.

1885 —: *Ophryocystis francisci*. in: Tabl. zool. v. 1 p. 1.

1899 Siedlecki, M.: Über die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidiae* R. Lank. in: Bull. intern. Ac. Sci. Cracovie 1899 p. 515.

1901 —: Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les Grégarines. in: Arch. Anat. microsc. v. 4 p. 87.

1903 —: Quelques observations sur le rôle des amibocytes dans le cœlome d'une Annélide. in: Ann. Inst. Pasteur Paris v. 17 p. 449.

Explication des Figures.

Le matériel a été fixé par le Formol-Alcool picro-acétique. Les préparations ont été colorées suivant la méthode de Heidenhain, Hématoxyline-Alun de fer.

Planche XV.

Selenidium caullery i n. sp.

Fig. 1. Jeune stade intracellulaire. × 850.

Fig. 2. Stade intracellulaire uninucléé parvenu au terme de sa croissance. × 850.

Fig. 3. Schizonte intraépithélial. Les noyaux ne sont pas encore parvenus à leur plus petite dimension; comparer avec la fig. 5. × 1200.

Fig. 4. Fragment d'un schizonte intraépithélial. Le globule sidérophile annexé à chaque noyau. × 1200.

Fig. 5. Schizonte intraépithélial. Les mérozoïtes. × 1000.

Digitized by Google

Fig. 6. Fragment d'épithélium intestinal de *Protula tubularia* (Mont.) montrant, × 850:

Un schizonte intraépithélial dans lequel débute l'individualisation des mérozoïtes.

Un essaim de mérozoïtes fixés sur la paroi libre de l'intestin et ayant déjà subi quelques modifications de forme.

Fig. 7. Jeunes gamétocytes. La chromatine nucléaire s'accroît au contact de la membrane et s'agglomère en grumeaux. × 900.

Fig. 8. Gamétocytes plus âgés. La décoloration plus grande atteint le karyosome, mais respecte les grains chromatiques encore libres. × 900.

Fig. 9. Gamétocyte plus âgé. Les stries sidérophiles de l'extrémité antérieure dans une préparation peu décolorée. × 700.

Fig. 10. Gamétocyte presque adulte commençant à sortir de la cellule intestinale. × 700.

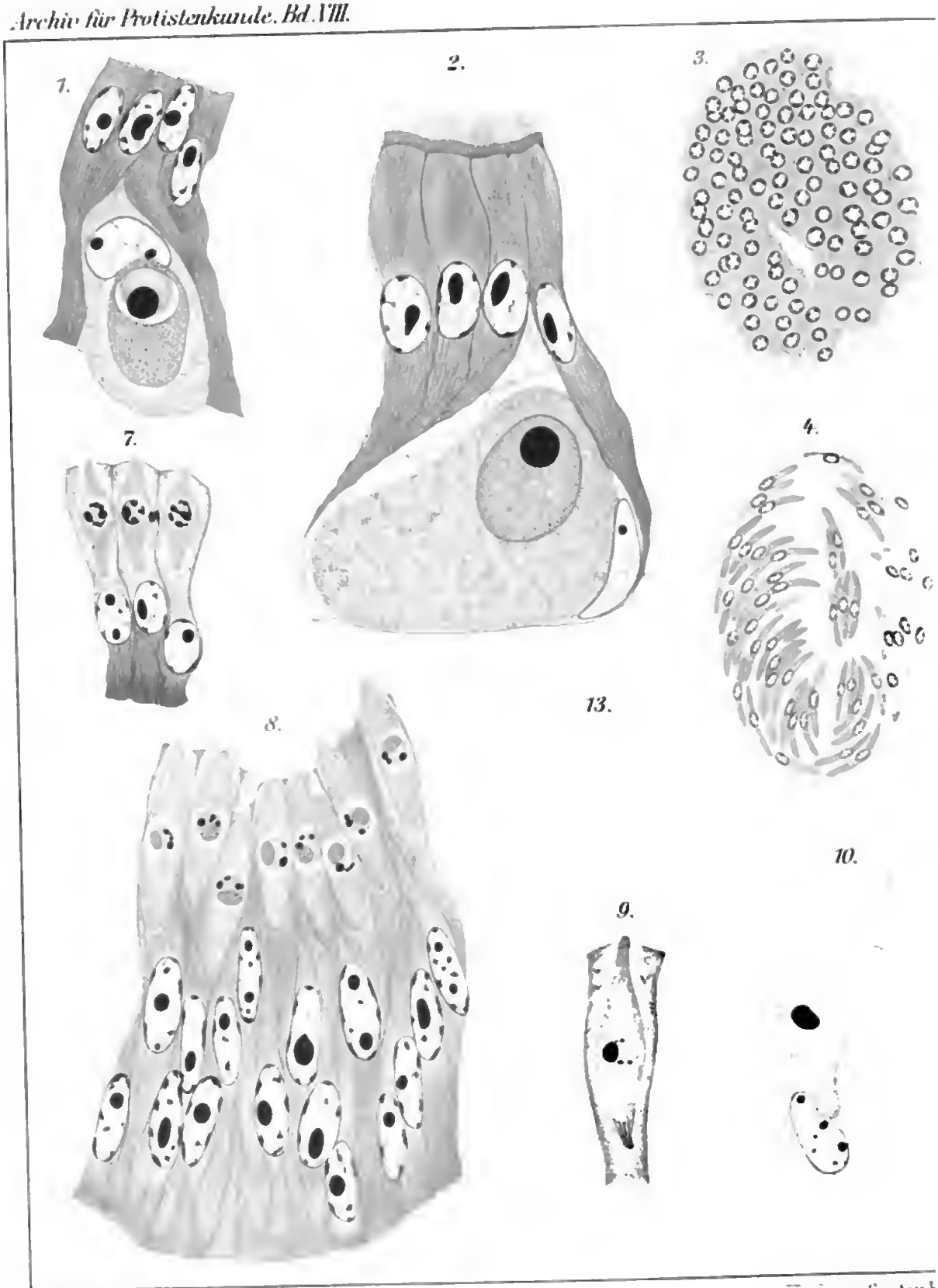
Fig. 11—12. Gamétocytes adultes libres. × 700.

Fig. 12. Individu venant de quitter l'épithélium.

Fig. 13. Extrémité antérieure d'un gamétocyte adulte libre avec le petit appendice hyalin terminal dévaginé. × 700.

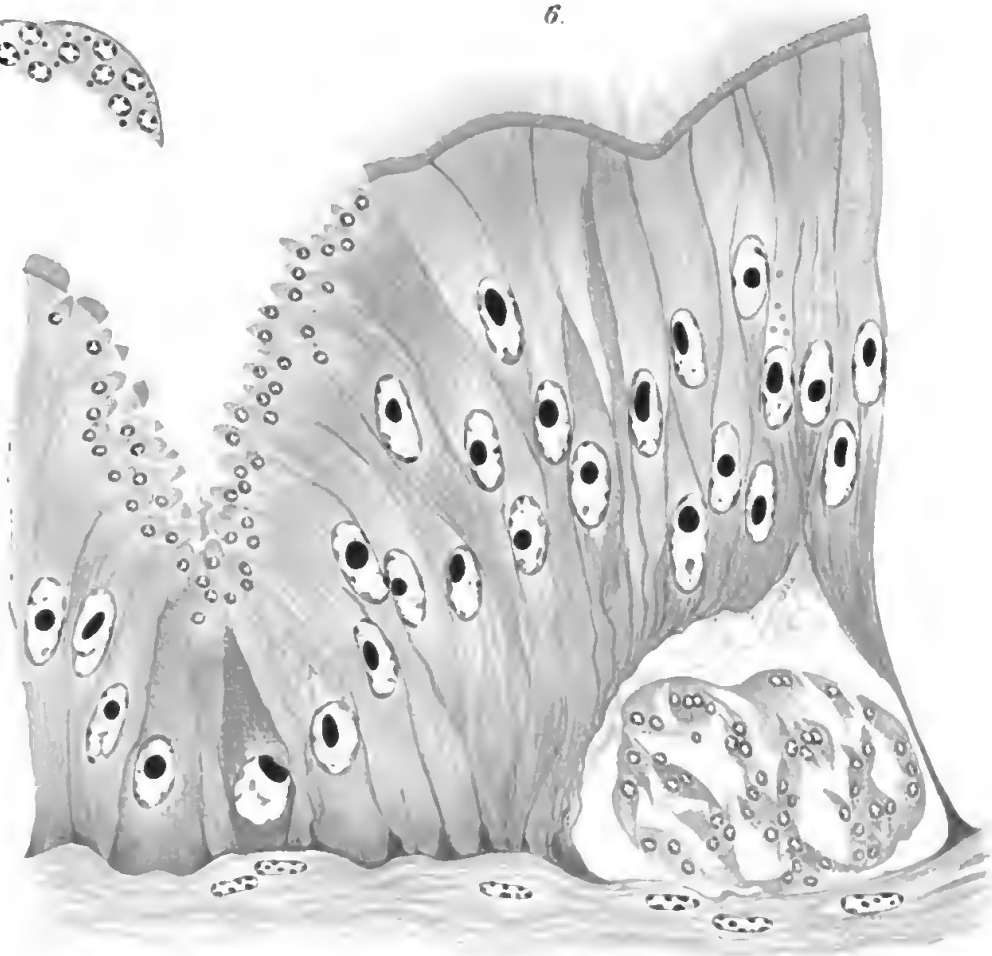
Fig. 14. Fragment d'épithélium intestinal de *Protula tubularia* (Mont.). Un amas de *Selenidium caullieryi* et les lésions qu'ils causent. × 200.

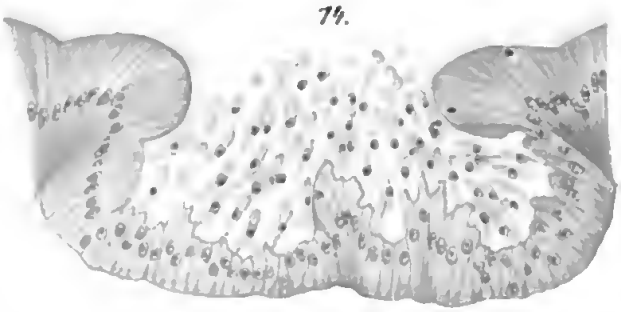
Digitized by Google



Verlag v. Gustav F

Digitized by Google





cher, Jena

Digitized by Google

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): Brasil Louis Lucien

Artikel/Article: Recherches sur le cycle évolutif des Selenidiidae.

Grégarines parasites d’Annélides polychètes 370-397