

N° D'ORDRE ;  
58

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES  
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**Maurice GOULLIART**

ASSISTANT DE ZOOLOGIE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LILLE

1<sup>re</sup> THÈSE. — RECHERCHES SUR LES COPÉPODES PARASITES (BIOLOGIE. SPERMATOGÉNÈSE ET OVOGÉNÈSE).

2<sup>e</sup> THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 29 juin 1937 devant la Commission d'examen

MM. MAIGE . . . . . *Président.*  
MALAQUIN . . . . . } *Examineurs.*  
PRUVOST . . . . . }

PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS  
105, BOULEVARD RASPAIL  
LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE  
49, BOULEVARD SAINT-MICHEL

1937



N° D'ORDRE :  
58

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES  
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**Maurice GOULLIART**

ASSISTANT DE ZOOLOGIE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LILLE

1<sup>re</sup> THÈSE. — RECHERCHES SUR LES COPÉPODES PARASITES (BIOLOGIE. SPERMATOGÉNÈSE ET OVOGÉNÈSE).

2<sup>e</sup> THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 juin 1937 devant la Commission d'examen

MM. MAIGE . . . . . *Président.*  
MALAQUIN . . . . . } *Examineurs.*  
PRUVOST . . . . . }

PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS  
105, BOULEVARD RASPAIL  
LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE  
49, BOULEVARD SAINT-MICHEL

1937

## FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

---

	MM.	
<i>Doyen</i> .....	MAIGE.	Botanique générale et appliquée.
<i>Assesseur</i> .....	MALAUQUIN.	Zoologie générale et appliquée.
<i>Professeurs honoraires</i> }	HALLEZ.	
	CHATELET.	
	BARROIS.	
	BRUHAT.	
	FOSSE.	
	PASCAL.	
	PAUTHENIER.	
	BÉGHIN.	
	CHAZY.	
<i>Maitre de Conférences honoraire</i> }	PARISELLE	
	FLEURY.	
<i>Professeurs</i> ....	SWYNGEDAUF..	Physique et Electricité industrielles.
	GAMBIER .....	Calcul différentiel et intégral.
	BERTRAND .....	Paléobotanique.
	LERICHE.....	Géologie générale et Géographie physique.
	DEHORNE.....	Histologie et Embryologie comparées.
	PRUVOST.....	Géologie et Minéralogie.
	JOUNIAUX.....	Chimie analytique et agricole.
	CHAUDRON.....	Chimie appliquée à l'industrie et à l'agriculture.
	KAMPÉ DE FÉRIET.	Mécanique des fluides.
	CHAPFLON.....	Analyse supérieure et Calcul des probabilités.
	GALLISSOT.....	Mathématiques appliquées et Astronomie.
	CAU.....	Physique générale.
	LAMBREY.....	Radiotélégraphie.
<i>Professeurs sans chaire</i> ... }	PRÉVOST.....	Chimie générale.
	MAZET.....	Mécanique rationnelle et Mécanique expérimentale.
<i>Maitres de conférences</i> ... }	DOLLÉ .....	Hydrogéologie.
	DUPARQUE.....	Pétrographie des roches combustibles.
<i>Maitres de conférences</i> ... }	LEFEBVRE.....	Chimie de la houille.
	DECARRIÈRE....	Chimie générale.
	FRANÇOIS.....	Chimie générale.
	HOCQUETTE....	Botanique agricole.
	ROUELLE.....	Mécanique physique et Electricité industrielles.
	MARTINOT-	
LAGARDE..	Mécanique des Fluides.	
<i>Chargé de cours</i> . . . }	ESCLANGON.....	Physique.
	DUTERTRE.....	Géologie générale et Géographie physique.
<i>Chargé du Secrétariat</i> .. }	Mlle BLANCARD DE LERY.	
<i>Secrétaire honoraire</i> ..... }	LEBRUN.	

## SOMMAIRE

---

	Pages
AVANT-PROPOS . . . . .	311
INTRODUCTION . . . . .	312
CHAPITRE PREMIER. — HISTORIQUE . . . . .	316
1. Copépodes libres (p. 316) ; 2. Copépodes parasites (p. 317) ; 3. Amitose (p. 319).	
CHAPITRE II. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES . . . . .	323
CHAPITRE III. — <i>NOTODELPHYS AGILIS</i> (Thorell) . . . . .	329
a) Appareil femelle (p. 329) ; b) Etude cytologique de l'ovaire (p. 330).	
CHAPITRE IV. — <i>DOROPYGUS</i> (= <i>NOTOPTEROPHORUS</i> ) <i>GIBBER</i> (Thorell) . . . . .	336
a) Appareil femelle (p. 337) ; b) Etude cytologique de l'ovaire (p. 337).	
CHAPITRE V. — <i>CLAVELLA UNCINATA</i> (O. F. Müller) . . . . .	341
a) L'anatomie de <i>Clavella</i> concorde-t-elle avec la notion du rabatement dorsal de la région céphalique ? (p. 341) ; b) Appareil femelle (p. 343) ; c) Ovogénèse. Etude cytologique (p. 345).	
CHAPITRE VI. — <i>CONGERICOLA PALLIDA</i> (V. Beneden) . . . . .	348
a) Appareil femelle (p. 348) ; b) Mécanismes d'attache et de chute des sacs ovigères (p. 350) ; c) Etude cytologique de l'ovaire (p. 350).	
CHAPITRE VII. — LES <i>CALIGIDÆ</i> : <i>LEPEOPHTHEIRUS PECTORALIS</i> (Nordm.) . . . . .	355
1. Biologie et cycle de <i>L. pectoralis</i> (p. 355).	
2. Spermatogénèse (p. 358) : a) Anatomie de l'appareil mâle (p. 358) ; b) Etude cytologique du testicule (p. 358) ; c) Tissu interstitiel (p. 366) ; d) Spermatides et spermatozoïdes (p. 367).	
3. Les éléments en dégénérescence au cours de la spermatogénèse (p. 369) : a) Historique (p. 369) ; b) Cytologie et comportement des éléments avortés (p. 370).	
4. Ovogénèse (p. 377) : a) Jeune femelle accouplée (p. 377) ; b) Jeune femelle n'ayant pas encore pondu (p. 382) ; c) Femelle adulte (p. 386) ; d) Stade bloqué de prédiacinèse (p. 392).	
5. Etude de la ponte chez <i>L. pectoralis</i> (p. 393) : a) Pontes expérimentales (p. 393) ; b) Anatomie du carrefour génital. Mécanismes d'attache et de chute des sacs ovigères (p. 396).	
6. Reprise des phénomènes de la méiose après la ponte (p. 399) : a) Expulsion des globules polaires (p. 399) ; b) Pénétration du spermatozoïde (p. 402).	
Goulliart,	1

	Pages
CHAPITRE VIII. — Les <i>LERNÆIDÆ</i> . . . . .	404
1. Biologie et cycle (p. 404).	
2. Descente de l'ovaire (p. 411).	
3. Remarques anatomiques sur <i>Lernæa</i> (p. 413).	
4. Spermatogénèse (p. 414) : <i>a</i> ) Anatomie de l'appareil mâle; <i>b</i> ) Etude cytologique du testicule (p. 416); <i>c</i> ) Spermiogénèse chez <i>Lernæa lusci</i> (p. 419); <i>d</i> ) Eléments avortés (p. 419).	
5. Ovogénèse de <i>Lernæa branchialis</i> (p. 421) : <i>a</i> ) Ovaire des stades <i>Chatimus</i> et cyclopoïde libre (p. 421); <i>b</i> ) Ovaire du stade pennelloïde (p. 423).	
6. Ovaire de l'adulte (p. 423) : <i>a</i> ) Anatomie de l'appareil génital femelle (p. 423); <i>b</i> ) Etude cytologique (p. 426).	
CHAPITRE IX. — EXTRUSIONS NUCLÉOLAIRES CHEZ <i>CHONDRACANTHUS CORNUTUS</i> (O. F. Müller). . . . .	430
1. Ovaire de <i>Chondracanthus</i> (p. 430).	
2. Historique relatif aux extrusions nucléolaires (p. 431).	
3. Extrusions chez les ovocytes en attente de vitellogénèse (p. 434).	
4. Extrusions chez les ovocytes en voie de vitellogénèse (p. 438).	
5. Extrusions chez les cellules digestives (p. 439).	
6. Conclusions générales de ce chapitre (p. 441).	
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS . . . . .	443
1. Recherches concernant la morphologie et la biologie de quelques Copépodes parasites (p. 443).	
2. Recherches cytologiques concernant les extrusions nucléaires chez <i>Chondracanthus</i> (p. 443).	
3. Recherches concernant la spermatogénèse de <i>Lepeophtheirus</i> et de <i>Lernæa</i> (p. 444).	
4. Premiers stades goniaux dans la spermatogénèse et l'ovogénèse (p. 445).	
5. Ovogénèse et amitoses dans la lignée germinale de <i>Lepeophtheirus pectoralis</i> (p. 446).	
6. Synizésis (p. 448).	
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE . . . . .	450

## AVANT-PROPOS

---

Les recherches qui font l'objet de ce travail ont été poursuivies durant les années 1933-1937 et menées parallèlement au Laboratoire de Wimereux et à l'Institut de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lille.

Je me fais un devoir d'exprimer ici ma profonde reconnaissance à M. le Professeur CAULLERY. C'est sous son impulsion que ce travail fut amorcé, et poursuivi grâce à ses conseils et suggestions. Je ne saurais oublier que c'est à M. CAULLERY que je dois, d'avoir mené à bonne fin ce long travail, accepté par lui, dans la belle série des Travaux de la Station Zoologique de Wimereux.

Egalement, j'adresse ma plus vive reconnaissance à mon cher maître, M. le Professeur MALAQUIN. M. MALAQUIN m'a donné ma première éducation de naturaliste et fortifia mon goût inné pour les sciences naturelles. Je ne saurais jamais oublier qu'il m'appela en 1926 dans son Laboratoire en qualité d'Assistant de Zoologie et me donna ensuite une instrumentation moderne comportant les tout derniers perfectionnements de la technique. M. MALAQUIN a suivi tous mes travaux avec un intérêt bienveillant, y apportant parfois une critique serrée, point de départ de recherches nouvelles.

Je ne puis oublier, non plus, que c'est à M. le Professeur DEHORNE que je dois la majeure partie de mes connaissances zoologiques et cytologiques, grâce à son enseignement et grâce aussi à ses conseils. Qu'il reçoive ici l'hommage de ma plus vive gratitude.

Je remercie bien cordialement mes collègues et amis, qui, par leurs avis et suggestions, ont facilité mon travail. M. GALLIEN, Assistant à la Station Zoologique de Wimereux, m'a rendu les plus grands services en me facilitant la recherche d'un matériel parfois pénible à découvrir. Je l'en remercie sincèrement.

---

## INTRODUCTION

---

Je me suis attaché, dans le présent travail, à présenter certaines études concernant la spermatogénèse, et surtout l'ovogénèse chez les Copépodes parasites. Nous verrons que certaines de ces ovogénèses s'avèrent très aberrantes. J'ai précisé, en outre, chaque fois que je l'ai pu, toutes les questions se rattachant à la morphologie et à la biologie de ces intéressants Crustacés.

Pour présenter en toute sécurité de telles questions, et surtout pour débrouiller une ovogénèse aberrante, il était absolument nécessaire, au préalable, de connaître dans tous les détails, les spermatogénèses et les ovogénèses normales.

Après avoir étudié en détail les phénomènes de la méiose dans tous les classiques et dépouillé de nombreux travaux originaux, j'ai moi-même travaillé ces questions sur du matériel classique : Hémiptères, Salamandre, Triton, etc.

Voici les conclusions tirées de ces études préalables de mise au point :

D'abord, il y a parallélisme absolu entre la spermatogénèse et l'ovogénèse. Certains stades de spermatogénèse (repos strepsiténique par exemple), sautés dans de nombreuses spermatogénèses, se retrouvent intégralement si l'on s'adresse à certaines spermatogénèses non accélérées : Triton, Hémiptère, Orthoptère.

*Méiose.* — Pour la majorité des auteurs, la méiose se divise en deux parties : La première mitose hétérotypique, et la deuxième homœotypique. Il est absolument nécessaire, je crois, de scinder la première mitose en deux parties, nettement tranchées, et séparées entre elles par un stade quiescent (repos strepsiténique), stade de durée très longue dans l'ovogénèse (il enjambe toute la vitellogénèse), de longue durée également dans certaines spermatogénèses particulièrement complètes (Hémiptères, Batraciens), mais stade passé rapidement et même complètement sauté dans les nombreuses spermatogénèses accélérées.

Voici la classification proposée des différents stades de la méiose :

*Repos gonial* = *Stade quiescent gonial* (gonies de  $n^{\text{e}}$  ordre) caractérisé par une condensation *minima* de chromatine en contact intime avec un nucléole *maximum*.

*Méiose.*

- |   |   |  |
|---|---|--|
| I. <i>Synapsis</i><br>ou <i>Synizézés</i> .   | } | <p><i>Leptoténie</i> : Dégagement des <math>2n</math> filaments chromatiques.</p> <p><i>Contraction synaptique et pachyténie</i> : Formation de <math>n</math> couples (parasynédèse).<br/>Condensation maximum de la chromatine.<br/>Nucléole minimum.</p> <p><i>Décontraction pachyténique</i> : Dégagement et alvéolisation pachyténique. Diploténie.</p> <p>Séparation des <math>n</math> couples en <math>2n</math> filaments.</p>  |
| <i>Repos strepsiténique</i> : Stade diffus des auteurs.                               |   |  |
| Stade à chromosomes en goupillons.  |   |  |
| Condensation minimum de la chromatine en contact intime avec un nucléole maximum.     |   |  |
| Mitose I.   | } | <p>« <i>Prophase</i> » : Les <math>n</math> couples se condensent et se dédoublent, donnant 4 filaments chromatiques par couple. Raccourcissement des 4 filaments et formation de <math>n</math> tétrades (Tétradogénèse = Diacinèse des auteurs).</p> <p><i>Métaphase</i> : Plaque équatoriale I.<br/>Condensation maximum de chromatine, nucléole minimum.</p> <p><i>Anaphase</i> : Séparation en <math>n</math> dyades.</p> <p><i>Télophase</i> : Formation des Cytes II.</p> |
| <i>Repos intercinétique</i> = <i>Interphase</i> : Condensation minimum de chromatine. |   |  |
| Mitose II.  | } | <p><i>Prophase</i> : Dégagement des chromosomes.</p> <p><i>Métaphase</i> : Plaque équatoriale II.<br/>Condensation maximum de chromatine.</p> <p><i>Anaphase</i> : Séparation en <math>n</math> univalents.</p> <p><i>Télophase</i> : Formation des spermatides et ovotides.<br/>Condensation minimum de chromatine.</p>   |

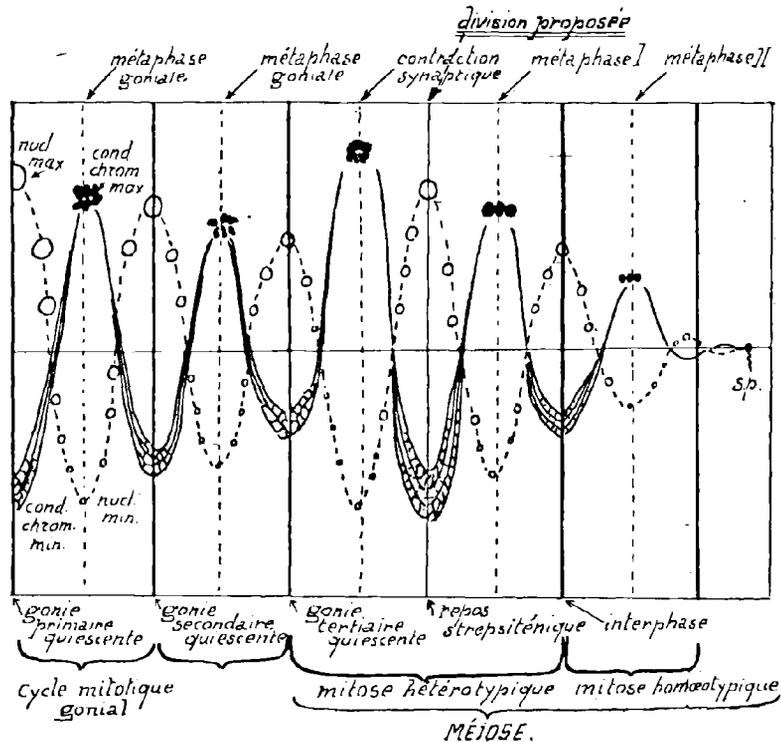
*Condensation maximum de chromatine et condensation minimum.* — On peut remarquer que, dans un cycle chromatinien, somatique et germinal, il existe une véritable succession de condensation minimum de chromatine (repos mitotique = stade quiescent = stade d'activité trophique) suivie d'une condensation maximum de cette même chromatine (métaphase). La condensation minimum s'accompagne d'une substance nucléolaire maximum et inversement. Ce balancement entre chromatine et substance nucléolaire est d'ailleurs bien connu. Me basant sur les considérations précédentes de condensation de chromatine, j'ai été amené à proposer la fragmentation de la mitose hétérotypique en deux parties. Voir schéma ci-contre (*Fig. 1*).

Notons cependant que la condensation de chromatine peut être également maximum dans les cas spéciaux de *grand repos trophique* de durée longue : cas du stade spermatozoïde, cas du stade de repos trophique prédiacinétique chez les ovocytes en attente de ponte (ce cas est analysé dans ce travail). Le stade de contraction synaptique ne peut être, à mon avis, assimilé à un de ces cas spéciaux de très long repos

trophique, car il dure peu de temps, le temps de durée normale d'un stade plaque équatoriale.

*Les premiers stades goniaux chez les Copépodes.* — Chez les Copépodes parasites, comme chez les Copépodes libres, nous trouvons, à partir de l'apex de l'ovaire ou du testicule, les stades sériés suivants :

1° Gonie chromatique d'allure pycnotique ; 2° Gonie chromatique ; 3° Stades à



*Fig. 1.* — Diagramme montrant le balancement substance chromatinienne — substance nucléolaire, au cours d'une spermatogénèse complète, non accélérée (type Hémiptère). Le stade contraction synaptique, aurait la valeur d'une plaque métaphasique spéciale.

Il y aurait par conséquent intérêt à diviser nettement la mitose hétérotypique en deux parties, et à ne pas considérer cette première partie comme une simple « prophase ».

prochromosomes doubles (stade de pseudo-diacinèse des autours) ; 4° Stade gonie primaire quiescente ; 5° Stade prophasique de la première mitose goniale ; 6° Stade métaphasique ; 7° Stade gonie secondaire, etc.

Notons qu'il existe également tous les stades de transition entre deux stades voisins précédents.

Le stade gonie chromatique existe à l'apex de toute glande et se rencontre même

chez la glande à peine ébauchée du nauplius. Mais ces gonies chromatiques n'entrent vraiment en dégénérescence que chez les individus âgés ou tout au moins adultes.

Une question importante se pose : d'où proviennent les grosses gonies primaires quiescentes ? Elles constituent une zone importante qui ne montre aucune mitose. Les gonies secondaires résultent indéniablement de la division des gonies primaires, mais le cheminement inverse est impossible. Deux hypothèses restent ainsi en présence quant à l'origine des gonies primaires : Les gonies primaires proviendraient : 1° soit de l'évolution de gonies du stade prochromosomes ; 2° soit de celle des gonies chromatiques.

---

## CHAPITRE PREMIER

### HISTORIQUE

---

#### COPÉPODES LIBRES

Les Copépodes libres ont été l'objet de nombreux travaux, particulièrement en ce qui concerne leur spermatogénèse et leur ovogénèse. Il s'agissait, pour les auteurs, de trouver la solution des questions suivantes :

- 1° Le nombre des chromosomes des gonies est-il haploïde ou diploïde ?
- 2° Quelle est la division réductionnelle ? Est-ce la première mitose de maturation ou est-ce la seconde ?
- 3° Y a-t-il de la parasyndèse ou de la métagénèse au cours de la contraction synaptique ?

Notons d'abord que les phases goniales se prêtent difficilement aux études.

Déjà en 1895 O. VON RATH écrit : « Aussi favorables sont les Copépodes pour les études de quelques phases de la maturation de l'œuf, aussi peu favorables sont ces derniers pour la période de division des ovogonies et des spermatogonies ».

MATSHECK (1910) se rallie entièrement à cette opinion et écrit à son tour qu'à la métaphase des mitoses ovogoniales, les chromosomes prennent une stratification si épaisse qu'ils paraissent, vus de face, comme une plaque homogène et vus de profil comme une bande sombre.

Les premiers, WEISMANN et ISCHIKAWA (1888-1892) étudient les phénomènes de réduction chromatique au cours de l'ovogénèse et au cours de la spermatogénèse de *Diaptomus castor*. HAECKER, dans de nombreux travaux (1890, 1892, 1893, 1895, 1908), examine également ces questions.

RUCKERT (1894-1895) étudie l'ovogénèse et les phénomènes de maturation chez *Calanus gracilis*. LERAT (1905) travaille *Cyclops strenuus*. A. et K. SCHREINER (1907) étudient *Euchaeta norvegica*, AMMA (1911) divers Copépodes libres, CHAMBERS (1912)

*Cyclops viridis*, et HEBERER (1924 et 1932) publie des travaux sur la spermatogénèse des Centropagides et sur l'ovogénèse de *Diaptomus castor*.

Ces études mettent en premier lieu en évidence la structure spéciale des chromosomes de Copépodes : chaque chromosome est divisé transversalement par une encoche transversale, le « Querkerbe » et ce fait complique beaucoup l'étude des phénomènes de la méiose. Ce qui complique encore l'étude des chromosomes, c'est que un ou plusieurs de ces derniers sont simples. Un seul est simple chez *Cyclops phaleratus*, c'est l'hétérochromosome pour MATSCHECK. Pour KORNHAUSER, le chromosome simple d'*Hersilia* n'est pas l'hétérochromosome, qui serait double.

Cependant, les études précédentes ont montré que la première mitose est la seule mitose réductionnelle, résultat normal et conforme aux données classiques. Nous n'insisterons donc pas.

Tout au sommet du testicule ou de l'ovaire, les auteurs ont démontré l'existence de cellules spéciales, « Apicalzellen » des auteurs allemands, formant une masse cellulaire appelée « Keimpolster » (HAECKER 1895, LERAT 1905, MATSCHECK 1910, KRÜGER 1911, CHAMBERS 1912, KORNHAUSER 1915, HEBERER 1924). Ainsi CHAMBERS décrit, chez les *Cyclops viridis* âgés et à l'extrémité aveugle du testicule, une dépression cupuliforme, contenant une masse désorganisée. C'est ce qu'il appelle « a degenerating mass », nettement séparée du reste du testicule par une membrane. Selon HEBERER, et toujours à l'extrémité aveugle du testicule, se trouve la gonade larvaire, en dégénérescence complète chez les individus âgés, et ce sont ces cellules très chromophiles qui constituent ce « Keimpolster ». Notons que pour MATSCHECK l'« Apicalzelle » est un élément mésodermique, cellule initiale des parois de la glande.

Notons encore, qu'au sommet du testicule, tout contre le « Keimpolster », HEBERER décrit et figure les « Tetradenzellen », cellules au stade de « pseudodiacinèse », mais l'auteur allemand ne fait pas dériver ce type de cellules, du pôle gonial.

## COPÉPODES PARASITES

Au point de vue spermatogénèse et ovogénèse, les Copépodes parasites ont été beaucoup moins étudiés que les Copépodes libres.

HEIDER (1879) publie une note sur la spermatogénèse de *Lernanthropus*.

GIESBRECHT (1882) examine et décrit l'ovaire de *Doropygus papilio*, mais n'insiste pas sur les phénomènes d'ovogénèse.

SCOTT, en 1901, publie deux monographies concernant la biologie et la morphologie de *Lepeophtheirus pectoralis* et de *Lernæa branchialis*.

En 1903, STEUER étudie *Mytilicola intestinalis*.

Ch. Br. WILSON, en 1905, décrit l'anatomie, les organes reproducteurs et l'éthologie des Caligides.

En 1915, KORNHAUSER, dans un excellent travail, fait une étude cytologique poussée d'un Copépode semi-parasite *Hersilia apodiformis* (Phil.), qui vit dans la cavité branchiale d'un Crustacé : *Callianassa subterranea*. KORNHAUSER figure : 1° A l'extrémité d'un très jeune testicule comprenant quelques éléments seulement, une seule cellule apicale chromatique. 2° A l'extrémité du testicule de l'adulte, un groupe de ces mêmes cellules : le « Keimpolster ». Aucune mitose ne se remarque dans ce pôle gonial. 3° Chez la très jeune femelle immature, dont l'ovaire contient seulement 9 ovogonies, KORNHAUSER trouve 4 cellules apicales, isolées des autres par une membrane. 4° Chez la femelle adulte, le « Keimpolster » est toujours présent.

Pour l'auteur anglais, le « Keimpolster » ne donnerait pas naissance à des cellules germinales, et il serait probablement un organe nutritif.

KORNHAUSER ne signale pas de « Tetradenzellen » dans son travail.

En ce qui concerne la spermatogénèse et l'ovogénèse des *Copépodes parasites de Poissons*, il n'existe dans la littérature qu'un seul travail : c'est celui de MAC CLENDON. En 1906-1907, il passe très rapidement en revue l'anatomie des organes reproducteurs de la femelle de *Caligus bonito*, celle du carrefour génital de *Lepeophtheirus pectoralis*, l'ovaire de *Krøyeria* et son ovogénèse. L'auteur anglais dit, à propos de l'ovaire de *Krøyeria* : « J'ai trouvé peu de mitoses ovogoniales chez ce Dichélestide, bien qu'ayant coupé plus de 100 femelles ». Insistons de suite sur ce fait important : *la rareté des mitoses goniales*. MAC CLENDON étudie ensuite rapidement : *Læmargus muricatus*, insiste sur le nucléole, sur le lécithe des œufs. Il aborde l'ovogénèse de *Pandarus*, mais néglige les stades goniaux, décrit l'expulsion du premier globule polaire, mais n'a pas vu l'expulsion du deuxième globule. L'auteur anglais, qui n'insiste d'ailleurs pas sur ces ovogénèses, en donne des dessins trop schématiques : sa figuration est, de ce fait, insuffisante.

Dans deux notes complémentaires, MAC CLENDON aborde, toujours rapidement, la spermatogénèse de *Pandarus sinuatus* ( $2n = 16$ ) et dit : « Il est impossible d'observer si la division est réductionnelle ou non ». MAC CLENDON, s'étend ensuite longuement sur les éléments qui avortent au cours de la spermatogénèse et conclut : de nombreuses spermatides dégénèrent et paraissent être absorbées comme nourriture au niveau des réservoirs séminaux.

Au sujet de la bibliographie concernant les premiers stades embryonnaires des Copépodes parasites, il faut citer :

1° Les travaux de SCHIMMKEWITCH (1896) sur les premiers stades de segmentation chez *Chondracanthus gibbosus* et surtout :

2° Les beaux travaux de PEDASCENKO (1893-98), qui, le premier, a débrouillé complètement la question de la segmentation chez *Lernæa*.

3° Grâce au guide précieux que lui offre le travail de PEDASCENKO, MAC CLENDON étudiant les premières phases du développement de *Læmargus* et de *Krøyeria*, trouve des résultats en tous points conformes à ceux de l'auteur russe.

Si nous tirons la conclusion de cet historique concernant la spermatogénèse et l'ovogénèse chez les *Copépodes parasites*, nous dirons que, seul, le travail complet de KORNHAUSER est, pour nous, un guide précieux. Malheureusement, le Copépode étudié par l'auteur anglais, HERSILIA, est un petit *semiparasite*, très proche de ce fait des Copépodes libres et dont l'ovogénèse ne présente aucun des phénomènes aberrants que nous allons trouver chez les Caligides et Lernéides.

#### AMITOSE

L'historique complet de la seule question de l'amitose formerait un très gros chapitre, tant les faits et observations y sont abondants. Je me bornerai donc à présenter ici, un court résumé de la question, en insistant spécialement sur les amitoses constatées au sein des tissus reproducteurs.

1° *L'amitose en général.* Qu'appelle-t-on amitose ?

*C'est un mode de division dans lequel n'interviennent pas de filaments ou grains chromatiques se dédoublant.*

Disons de suite que si l'on admettait cette définition par trop rigoureuse, l'amitose n'existerait jamais. A mon avis, l'amitose est un mode de division dans lequel il n'a pas été *jusqu'ici* possible de mettre en évidence des filaments ou grains chromatiques se dédoublant.

Un exemple classique d'amitose est donné par les leucocytes, chez lesquels le noyau s'allonge, prend une forme de sablier, et finalement se sépare en deux, séparation bientôt suivie de la division du cytoplasme.

Dans un deuxième type d'amitose, il se forme une *cloison transverse* ou lame nucléaire qui, par constriction progressive, coupe le noyau en deux.

On a reconnu en soignant l'observation, que, dans de nombreux cas, des phéno-

mènes signalés primitivement comme amitoses, rentraient dans le cadre de mitoses plus ou moins typiques, et on a même créé pour les désigner le terme d'haplomitose. Il y a, dans ce dernier cas, mise en jeu, visible, de filaments chromatiques : les chromospires, qui se divisent ici transversalement. Il existe également des types aberrants d'haplomitose : la dinomitose des Périidiniens par exemple. Nous laisserons de côté ce type de division, spécial d'ailleurs aux seuls Protistes, et nous n'envisagerons ici que les amitoses vraies, se formant, soit par étirement, soit par cloisonnement, soit par bourgeonnement, suivis de fragmentation.

De telles amitoses ont été signalées par de nombreux auteurs dans des tissus variés : tissu sanguin, tissu conjonctif, tissu adipeux, enveloppes embryonnaires, cellules nutritives, tissu de cicatrisation et de régénération, etc...

Pendant quelque temps, les auteurs émirent l'hypothèse que l'amitose représentait un *type primitif* de division et que c'était peut-être une survivance directe, du type simple, trouvé chez les Protistes.

2° *L'amitose : phénomène de dégénérescence.* — Le point de vue amitose type primitif fut rapidement abandonné, et, pour VON RATH et FLEMMING, *l'amitose devenait un type de mitose simplifié certes, mais type d'origine secondaire*, apanage de cellules possédant une spécialisation extrême, mais de vitalité affaiblie, et présentant des symptômes de prochaine *dégénérescence*, symptômes suivis de mort à brève échéance.

Notons à l'appui de cette hypothèse que, chez certains types de tissus transitoires, le pérblasté chez l'œuf de Poisson par exemple, les divisions cellulaires qui sont purement et totalement mitotiques au début, montrent au bout de quelque temps des modes simplifiés de mitose, suivis finalement par de nombreuses amitoses caractérisées.

Un deuxième exemple de tels faits est donné par DOGIEL (1890), qui, étudiant la paroi stratifiée de la vessie de souris, montre que les couches récentes, internes, se forment par mitoses, tandis que les couches externes plus vieilles, qui vont se desquamant, présentent des phénomènes d'amitose.

3° *L'amitose phénomène pathologique.* — PFEFFER (1899) et NATHAN SOHU (1900), par des études expérimentales, établissent que, si l'on éthérise légèrement des cellules de *Spirogyra*, le noyau *semble* se diviser par amitose, mais si on rétablit les conditions normales, la division mitotique reprend progressivement, en passant par des stades qui la résument.

WASSIELEWSKI (1902-1904) arrive au même résultat en traitant des extrémités de racines par des solutions de *chloral hydraté*. Sous cette action, il se produit de nom-

breuses amitoses, qui sont suivies par des divisions mitotiques si on rétablit les conditions normales.

HÆCKER (1900), expérimentant sur des œufs de *Copépodes (Cyclops)*, montre qu'une légère éthérisation des œufs en segmentation amène une apparence trompeuse d'amitose. Cette amitose n'est qu'un type modifié de mitose, division anarchique plutôt.

SCHILLER (1909), NEMEC (1904) retrouvent ces résultats en reprenant les études sur les racines chloralisées. Souvent d'ailleurs une mitose ratée, aboutissant à la formation de deux groupements chromosomiques inégaux, est suivie d'une fusion de tout l'ensemble, qui reconstitue le noyau primitif. Il est facile de comprendre que de telles figures puissent être prises pour de l'amitose.

CONKLIN (1912-1917), étudiant les œufs du Gastéropode *Crepidula*, après traitement par des solutions hypotoniques d'eau de mer, trouve des mitoses anarchiques avec éparpillement de chromosomes le long du fuseau.

Il est clair, d'après ceci, que le phénomène d'amitose, qu'il ne faut pas confondre avec mitose anarchique, ne doit être accepté qu'avec la plus grande prudence. Ainsi le « clivage amitotique » de l'œuf d'Hydroïde, est dû au simple fait que les karyomérites ou vésicules chromosomiques formées à la télophase ne fusionnent pas complètement pour former un noyau simple. Le même phénomène, formation de karyomérites, se rencontre dans les premières divisions de l'œuf des Copépodes (*Cyclops*). Je l'ai personnellement retrouvé chez l'embryon des Caligides.

Se basant sur l'amitose, considérée comme phénomène pathologique, certains auteurs ont accusé le mauvais état de l'animal, non fixé immédiatement au moment de sa capture, et gardé quelque temps en observation, loin de leur milieu naturel. Certains fixateurs, de pénétration lente, ne tuant pas instantanément les cellules, ont été, de même, incriminés comme facteurs faisant évoluer des mitoses normales vers des mitoses anarchiques; ce qui est mon avis, d'ailleurs.

4° *L'amitose phénomène normal de multiplication cellulaire intense : amitose dans le tissu reproducteur.*

Certaines cellules ovariennes et testiculaires se divisent par amitose, mais, pour VON RATH, ce sont uniquement des cellules exclues de la lignée germinale. C'est le cas des cellules de Sertoli chez les Vertébrés supérieurs, des cellules de soutien (tissu interstitiel); des cellules nourricières, des cellules folliculaires qui entourent l'ovocyte et sécrètent le chorion.

Les amitoses furent cependant découvertes dans la lignée germinale elle-même.

MEVES (1894) montre que, chez la Salamandre, les noyaux de spermatogonies

peuvent se diviser amitotiquement à certaines saisons de l'année et donneraient (MEVES le suppose) naissance à des spermatozoïdes normaux.

MAC GREGOR (1899) confirma ces résultats sur *Amphiuma*.

Le phénomène de division amitotique des spermatogonies du rat, signalé par BROWN (1885), fut confirmé par REGAUD (1901-1910), qui fit une étude détaillée de ces amitoses multiplicatrices de gonies véritables, et non de cellules de Sertoli, comme on pourrait le suggérer.

WIEMANN trouve des amitoses au cours de divisions des premières cellules germinales de *Leptinotarsa*.

FOOT et STROBELL (1911) étudiant les Hémiptères, admettent que les ovocytes de *Protenor* dérivent d'une division amitotique des cellules de la chambre terminale.

Mais c'est CHILD qui s'est élevé le plus violemment contre le dogme de la mitose intégrale. Chez le Cestode *Moniezia*, cet observateur affirme le phénomène d'amitose, non seulement chez les cellules de tissus variés, mais aussi dans le testicule et dans l'ovaire et CHILD conclut : l'amitose doit être regardée comme un facteur important de croissance chez de nombreux organismes, et même après toute une série d'amitoses, de nouvelles divisions par reprise du phénomène de mitose typique peuvent se produire. L'amitose n'implique donc pas forcément un caractère de dégénérescence ou de senescence des cellules.

L'apparition d'amitoses dans la lignée germinale est gros de conséquences en ce qui concerne la pérennité des chromosomes, si on admet que la division amitotique produit une réduction irrégulière du nombre de chromosomes.

Cependant, à mon avis, l'amitose n'implique pas forcément l'absence de tout phénomène de division chromosomique, et le nombre de chromosomes après amitose n'est pas forcément réduit.

Remarquons également que les observations de CHILD sont contredites par RICHARDS (1909-1911), d'après des études sur les Cestodes, et les observations de FOOT et STROBELL sont contredites par PAYNE (1912).

5° *L'amitose dans le tissu reproducteur des Copépodes.* — MOROFF (1909), ne trouvant pas de figure de caryocinèse dans la zone goniale de certains Copépodes libres, admet que la multiplication des gonies se fait par amitose, mais, d'après KORNHAUSER, ces figures sont loin d'être convaincantes et, « puisque tous les autres travailleurs qui ont étudié les Copépodes trouvent des mitoses spermatogoniales et ovogoniales, il est vraisemblable que les mitoses doivent se trouver également chez les formes du plankton de Trieste ».

## CHAPITRE II

# MATÉRIEL ET TECHNIQUES

---

*Matériel.* — A la Station zoologique de Wimereux, et au cours des années 1933-1934-1935-1936, j'ai eu l'occasion de récolter de nombreux Copépodes parasites, de Poissons ou de divers Invertébrés.

De nombreuses espèces de poissons furent capturées, qui furent obligeamment mises à ma disposition. Les poissons furent mis en observation dans de vastes aquariums à eau courante. Ces poissons furent examinés le plus tôt possible après leur capture et les parasites prélevés sous le binoculaire, avec un minimum de traumatismes et dans les meilleures conditions.

Voici la liste des Copépodes parasites recueillis à Wimereux :

### *Copépodes parasites de poissons :*

#### FAMILLE DES ERGASILIDÉS :

- Bomolochus soleæ* (Claus). Branchies de la Sole (*Solea vulgaris*).
- Bomolochus belones* branchies de l'Orphie (*Belone belone*).

#### FAMILLE DES CALIGIDÉS :

- Caligus rapax* (M. Edw.). Epiderme du Flet (*Pleuronectes flesus*).
- Caligus minutus* (Otto). Cavité buccale du Bar (*Labrax lupus*).
- Caligus pelamydis* (Kroyer). Cavité buccale du Maquereau (*Scomber scombrus*).
- Lepeophtheirus pectoralis* (Nordm). Epiderme et Nageoires du Flet (*Pleuronectes flesus*) et de la Plie (*P. platessa*).
- Lepeophtheirus salmonis* (Kr.). Epiderme de la Truite de Mer (*Trutta maritima*).
- Lepeophtheirus thompsoni* (Baird). Branchies et cavité branchiale du Turbot (*Rhombus* sp. ?).

#### FAMILLE DE DICHÉLESTIDÉS :

- Eudactylina acanthii* (Scott). Branchies de *Mustelus lævis*.
- Kroyeria lineata* (v. Beneden). Branchies de *Mustelus lævis*.
- Congericola pallida* (v. Beneden). Branchie du Congre (*Conger vulgaris*).

## FAMILLE DES LERNÉIDES :

*Lernæa branchialis* (L.). Formes jeunes sur les branchies du Flet (*P. fesus*) et de la Plie (*P. platessa*).

Formes adultes implantées dans la région cardiaque et arcs branchiaux des Gadidés (*Gadus morrhua*, *Merlangus vulgaris*, *M. pollachius*).

*Lernæa lusci* (Bass). Formes jeunes : Flet ?

Formes adultes : branchies de *Gadus luscus*.

*Lernæa minuta* (Scott). Formes jeunes ?

Formes adultes : branchies de *Gobius minutus*.

*Lernæa cyclopterina* (F.) = *Hæmabaphes cyclopterina* (Steenstr. et Lütken).

Formes jeunes et formes adultes sur le Cycloptère (*Cyclopterus lumpus*).

*Lernæa* sp. ? Formes jeunes sur la Sole (*Solea vulgaris*).

*Lernæenicus sprattæ* (Lesueur). Implanté dans l'œil et dans l'épiderme du Sprat (*Clupeus sprattæ*).

*Lernæenicus musteli* (v. Bened.) = *Tripaphylus musteli*. Implanté sur la branchie de *Mustelus laevis*.

## FAMILLE DES CHONDRACANTHIDÉS :

*Chondracanthus cornutus* (O. F. Müller). Cavité branchiale du Flet (*P. fesus*).

*Chondracanthus soleæ* (Kröy.). Cavité branchiale de la Sole (*Solea vulgaris*).

## FAMILLE DES LERNÉOPODIDÉS :

*Clavella uncinata* (O. F. Müller). Cavité buccale et arcs branchiaux de la Morue (*Gadus morrhua*) et du Merlan (*Merlangus vulgaris*).

*Clavella emarginata* (Kröyer). Arcs branchiaux de l'Alose (*Alosa finta*).

## Copépodes parasites d'Ascidies (semi-parasites) :

## GROUPE DES COPÉPODES NAGEANT ACTIVEMENT :

*Lichomolgus* sp. ? Cavité branchiale de *Ciona intestinalis*.

*Notodelphys elegans* (Thorell). Cavité branchiale de *Ciona intestinalis*.

*Notodelphys agilis* (Thorell). Cavité branchiale de diverses Ascidies : *Ascidia aspersa*, *Ciona intestinalis*.

## GROUPE DES COPÉPODES NE NAGEANT PAS :

*Doropygus gibber* (= *Notopterochorus gibber*) (Thorell). Cavité branchiale d'*Ascidia aspersa* et de Clavelines.

*Doropygus psyllus* (Thorell). Cavité branchiale d'*Ascidia aspersa*.

*Ascidicola rosea* (Thorell). Un seul exemplaire trouvé dans la cavité branchiale d'*Ascidia aspersa*. Cette espèce est nouvelle pour le Boulonnais.

## Copépodes parasites de Mollusques.

*Lichomolgus doridicola* (= *Doridicola doridicola*) : sur *Doris* aux environs de la branchie.

## Copépodes parasites de Némertes :

*Pseudanthessius nemertophilus* (Gallien) sur *Lineus longissimus*.

## Copépodes parasites d'Echinodermes :

*Pseudanthessius sauvagei* (Canu) sur *Echinocardium cordatum*.

Je ne pouvais songer à étudier tous ces Copépodes parasites, d'autant plus que l'ovogénèse s'avérait très aberrante chez certains genres, chez les Caligides et Lernéides par exemple. L'évolution de la glande génitale demandait, de plus, à être suivie au cours des différentes métamorphoses du Copépode. Il a donc fallu suivre le cycle complet de certaines espèces. Ce cycle a été suivi de bout en bout chez *Lepeophtheirus pectoralis* et chez *Lernæa branchialis*. Si certains stades, stade cyclopoïde fixé de Lernée par exemple, se trouvèrent facilement en grande abondance, d'autres, soit à cause de leur rareté (stade pennelloïde de Lernée), soit à cause de leur petitesse (stade métanauplius de *Lepeophtheirus*), furent difficiles à trouver.

L'étude suivie d'un cycle m'a permis de faire quelques observations biologiques, observations que j'ai soigneusement rapportées dans ce travail. C'est ainsi qu'en particulier, le cycle de la Lernée a été précisé. Certaines infestations expérimentales ont pu être réalisées grâce à la belle installation dont dispose la station zoologique de Wimereux. Par exemple le passage de la jeune Lernée du Flet, sur la Morue et sur divers Gadidés a pu être observé.

Grâce aussi à la réserve de matériel qui abondait dans les bassins, j'ai pu provoquer des pontes expérimentales chez *Lepeophtheirus* et étudier en détail ce phénomène.

Un nombreux matériel fut fixé à Wimereux, dans les meilleures conditions possibles en vue d'études cytologiques, faites ensuite durant l'année scolaire au Laboratoire de la Faculté des Sciences de Lille.

*Fixation.* — J'ai employé avec plus ou moins de succès comme fixateur courant le Bouin, le Bouin-Hollande et surtout, le Duboscq-Brazil et le mélange fixateur : alcool à 60°, 100 cm<sup>3</sup>; formol à 40 0/0, 10 cm<sup>3</sup>; et acide acétique 5 à 10 cm<sup>3</sup>.

C'est ce dernier fixateur qui m'a donné, avec le Duboscq-Brazil, les meilleurs résultats. Les animaux ainsi fixés peuvent séjourner assez longtemps dans ce fixateur, sans que cela nuise aux colorations ultérieures. Le fixateur cytologique de choix fut le Zenker-formol ou Helly, qui donne toujours d'excellents résultats; il faut parfois pratiquer une légère incision dans la carapace chitinoïde du Copépode, carapace peu perméable dans certains cas.

Cette fixation au Helly a toujours été suivie d'une post-chromisation, dans le bichromate à 3 0/0, à la température du Laboratoire durant 12 à 15 jours, post-chromisation à froid plus facile à réaliser en voyage qu'une post-chromisation à chaud (40°) durant 48 heures.

Les pièces fixées au préalable au Helly, peuvent être utilement post-osmiées. Le tétraoxyde d'osmium employé, à bon escient, est un réactif excellent et la post-osmiation est susceptible de donner des résultats très intéressants. J'ai dit plus loin, au chapitre des extrusions nucléolaires, chez *Chondracanthus*, ce que je pensais de l'acide osmique employé comme fixateur cytologique.

*Conservation des pièces fixées.* — Les pièces fixées sont conservées dans l'alcool à 90°. Ces pièces étiquetées sont placées dans des petits tubes; bouchés au coton hydrophile et rassemblés dans un bocal à conserve, plein d'alcool. On évite ainsi le bouchage au liège, qui, par son tannin, est déplorable et nuit rapidement à la bonne coloration des pièces fixées. On évite également par ce procédé la macération par évaporation de l'alcool.

Cependant, les pièces à travailler ont été incluses le plus rapidement possible. Nous savons tous que la conservation en alcool n'est qu'un pis-aller, même en prenant toutes les précautions indiquées plus haut.

*Inclusions et coupes.* — L'enveloppe chitineuse des Copépodes nécessite pour l'inclusion des précautions spéciales. J'ai employé avec succès la méthode mixte celloïdine-paraffine.

Voici la marche de l'opération :

1<sup>o</sup> *Coloration des pièces.* — Les pièces fixées, sortant de l'alcool à 90°, sont colorées par la fuchsine acide en solution saturée dans l'alcool à 80°. Cette coloration préalable des pièces, déjà utile si l'objet est de grandeur moyenne, devient absolument indispensable quand l'objet est petit. Au moment de l'inclusion d'abord, puis ensuite au moment de la taille du bloc qui sera fixé sur le porte-objet du microtome, il est nécessaire de voir le mieux possible l'objet inclus malgré sa petitesse. Quand on réalise enfin son ruban de paraffine, au microtome, on connaît exactement où commencent et où finissent les coupes. Cette coloration rouge des coupes, n'est qu'une coloration temporaire, qui disparaîtra totalement dans l'eau lors du déparaffinage et par conséquent ne gênera aucune coloration ultérieure.

2<sup>o</sup> *Déshydratation par l'alcool absolu.* — La durée de cette déshydratation dépend de la nature des pièces, de l'épaisseur de la chitine par exemple. Pour faciliter cette déshydratation, et l'inclusion qui suivra, il est recommandé de percer la carapace de quelques fins trous d'aiguille à pointe fine et très aiguisée.

3<sup>o</sup> *Passage par le mélange alcool-éther, aa.*

4<sup>o</sup> *Imprégnation* par la solution faible 1 à 2 0/0 de celloïdine dans le mélange alcool-éther.

5<sup>o</sup> *Chloroforme.* — Lors du passage au chloroforme qui va durcir la celloïdine, une précaution s'impose si l'on veut éviter que l'objet placé brusquement dans un liquide très dense, ne surnage et ne se détériore. Voici la marche à suivre : Placer l'objet avec un peu de celloïdine, au fond d'un tube ou au fond d'un verre de montre. Enlever l'excès de celloïdine. Coaguler ensuite par les vapeurs de chloroforme pendant 2 ou 3 secondes et verser alors avec précaution, le long de la paroi, le chloroforme liquide : la pièce adhère au fond du récipient et ne surnage pas.

6<sup>o</sup> *Paraffine à 56°-58°.* — Le passage chloroforme-paraffine doit être graduel. Une bonne méthode consiste à introduire dans le tube ou dans le verre de montre, un morceau de paraffine qui surnage sur le chloroforme, et l'on place alors le tube ou le verre de montre muni d'un couvercle sur l'étuve métallique. La paraffine fond, se dissout progressivement. On enlève le couvercle et le chloroforme se volatilise doucement, l'inclusion se fait ainsi graduellement à température peu élevée. Un bain final de très courte durée, dans la paraffine neuve, à l'intérieur de l'étuve, terminera l'opération.

*Remarque :* J'ai employé également la technique suivante au benzoate de méthyle, méthode plus rapide que la précédente :

1<sup>o</sup> Coloration à la fuchsine acide en solution saturée dans l'alcool à 80°.

2<sup>o</sup> Déshydratation très rapide.

3<sup>o</sup> Passage au benzoate de méthyle : l'objet devient transparent et tombe rapidement au fond.

4<sup>o</sup> Imprégnation par la solution faible 1 à 2 0/0 de celloïdine, en solution dans le benzoate de méthyle.

5<sup>o</sup> Toluène ou chloroforme.

6<sup>o</sup> Paraffine.

Les résultats, excellents, ne sont toutefois pas supérieurs à ceux que donne la précédente méthode.

*Objets petits.* — Pour les objets très petits, voici la méthode d'orientation et

d'inclusion employée. Le substratum que j'ai utilisé avec succès est un petit fragment du limbe d'une jeune feuille, fixée par l'alcool azotique et conservée dans le mélange alcool-éther. Dans le parenchyme des feuilles se trouvent souvent des cristaux et raphides d'oxalate de Ca, qui, au moment des coupes, abiment le rasoir, et qu'il faut par conséquent éliminer autant que possible. L'acide azotique détruit suffisamment ces cristaux. La moelle de sureau ne peut convenir comme substratum, car elle flotte sur les liquides.

Le petit objet, coloré à la fuchsine et déshydraté, est placé dans un verre de montre, contenant la solution de celloïdine dans l'alcool éther. Dans ce même verre de montre, on place également un petit fragment foliaire, découpé à ce moment dans une jeune feuille traitée par les procédés cités plus haut. La pénétration étant achevée, on place l'objet sur la feuille, on l'oriente sous le binoculaire par rapport à la feuille, on aspire doucement avec une pipette l'excès de celloïdine, on vérifie l'orientation une dernière fois et on coagule, rapidement d'abord par les vapeurs de chloroforme, puis par le chloroforme liquide. On termine l'inclusion, comme je l'ai exposé précédemment.

Cette méthode d'orientation préalable sur un substratum est intéressante, car elle facilite beaucoup les manipulations au cours des différentes phases de l'inclusion et rend particulièrement simple la confection du pain définitif par refroidissement. Point n'est besoin de manipuler l'objet avec des aiguilles chauffées, méthode peu recommandable si l'objet est particulièrement petit.

La méthode précédente, de plus, permet de placer sur le même fragment de feuille, plusieurs objets, plusieurs Copépodes par exemple tous bien orientés et alignés. Tous ces Copépodes seront coupés en même temps, sous le même angle, et l'étude ultérieure sera de ce fait facilitée.

*Colorations.* — Les coupes déparaffinées par les méthodes classiques toluène, alcool à 90°, eau, sont ensuite colorées.

Voici les colorations employées :

- 1° Coloration classique par l'hématoxyline au fer.
- 2° Coloration soit par l'hémalun seul, soit par l'hémalun suivi d'une coloration de fond par l'éosine ou par le mélange de Prenant : éosine, vert lumière.
- 3° Coloration des pièces fixées au Zenker formol et post-chromées, par la méthode de coloration de Volkonsky.
- 4° Coloration de pièces fixées à l'aide de fixateurs ordinaires, par la méthode de Volkonsky simplifiée.

Je ferai quelques remarques au sujet de ces colorations.

L'hémalun, bon colorant nucléaire, peut être avantageusement remplacé par le glychémalun, qui se conserve beaucoup plus longtemps en solution. Pour différencier mes coupes colorées à l'hémalun, j'ai utilisé avec succès une solution faible de permanganate de potassium dans l'eau additionnée de quelques gouttes d'acide acétique ou d'un cristal d'acide oxalique. Cette méthode assez délicate donne des tons bleu-noirs très purs.

La coloration de Volkonsky (Fuchsine acide, Azur et Violet de méthylène) est la plus intéressante. C'est la coloration de choix après un Zenker formol suivie d'une post-chromisation. Cette méthode est malheureusement assez compliquée et d'application délicate. Je n'insisterai pas à son sujet car elle figure dans les traités de techniques.

La méthode de Volkonsky peut cependant être simplifiée et donner de bons résultats, même après des fixations ordinaires, par exemple après un Bouin, ou encore un alcool formol-acide acétique. Voici comment on peut opérer :

- Après le déparaffinage, chromer à froid durant 24 ou 48 heures dans le bichromate à saturation.
- Laver.
- Colorer par la fuchsine acide en solution saturée dans l'eau phéniquée à 1 0/0, ou dans l'eau aniliné. On colore à la platine chauffante jusqu'à apparition de vapeurs.
- Laver à l'eau distillée.
- Colorer environ 5 minutes par le bleu de Volkonsky (azur de méthylène, violet de méthylène, carbonate de potassium).
- Le bleu doit différencier le rouge, et c'est là le temps délicat de cette méthode.
- Différencier le bleu par le tannin orange de Unna.
- Laver.
- Passer rapidement à l'alcool absolu (opérer sur lame). Xylol-baume. Les préparations sont très belles, mais malheureusement, de conservation difficile. Il faut employer des baumes spéciaux : baume séché et repris au xylol, baume salicylé.

Cette coloration met nettement en évidence ce qui est fuchsinophile et ce qui est azurophile et donne ainsi des renseignements que ne peuvent donner ni l'hémalun, ni l'hématoxyline au fer.

La coloration à l'hématoxyline au fer reste cependant la coloration de base. Elle donne des préparations à première vue peu lisibles peut-être, mais se conservant admirablement et montrant de très fins détails.

Notons, pour terminer ce chapitre consacré aux techniques, que la méthode de réaction nucléale de Feulgen m'a rendu des services dans l'étude de la chromatine des polykaryons chez *Lepeophtheirus*.

---

CHAPITRE III  
OVOGÉNÈSE CHEZ *NOTODELPHYS AGILIS*

*N. agilis* (Thorell) est un Copépode vivant en parasite dans la cavité branchiale de certaines Ascidies, en particulier *Ascidia aspersa*. Je l'ai trouvé assez souvent à Wimereux. Son ovogénèse n'a pas encore été faite. GIESBRECHT, en 1882, a bien étudié un Notodelphidé, mais du genre *Doropygus* : *D. papilio*. Nous en reparlerons un peu plus loin.

*Appareil femelle* (Fig. 2).

1° *Ovaire*. — L'ovaire de *Notodelphys agilis* comprend une zone impaire très importante, située axialement et dorsalement. Cette zone se prolonge vers l'arrière par deux lobes latéraux, puis par deux oviductes, qui cheminent d'abord parallèlement, puis se rapprochent de plus en plus et aboutissent finalement aux deux carrefours génitaux.

2° *Réceptacles séminaux*. — Ils sont très petits et difficiles à mettre en évidence. Il faut connaître leur position exacte pour les déceler, même sur coupes.

Il y a un orifice unique d'accouplement, situé ventralement au milieu du segment génital. C'est contre cet orifice que le mâle de *Notodelphys* dépose son spermatoaphore. L'orifice communique sous l'épiderme avec une petite ampoule de mise en charge. De là partent latéralement deux petits canaux très courts, qui passent en dehors des muscles ventraux et aboutissent chacun à un petit réceptacle séminal situé très latéralement, au niveau de la terminaison des deux oviductes.

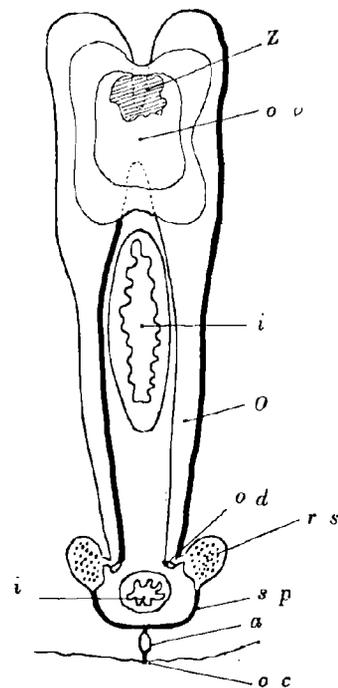


Fig. 2. — *Notodelphys agilis* (Thorell). Schéma de l'appareil génital femelle.

*a*, ampoule de mise en charge des réceptacles séminaux ; *i*, intestin ; *o*, oviducte ; *oc*, orifice copulateur ; *ov*, ovaire et ses différentes zones ; *od*, orifice dorsal de ponte ; *rs*, réceptacle séminal ; *sp*, spermiducte ; *z*, zone ovarienne en dégénérescence (« degenerating mass » de CHAMBERS) (le spermatoaphore est déjà tombé).

Dans les réceptacles se trouvent quelques spermies toutes petites, arrondies, sans queue, de diamètre 1,8 à 2  $\mu$ .

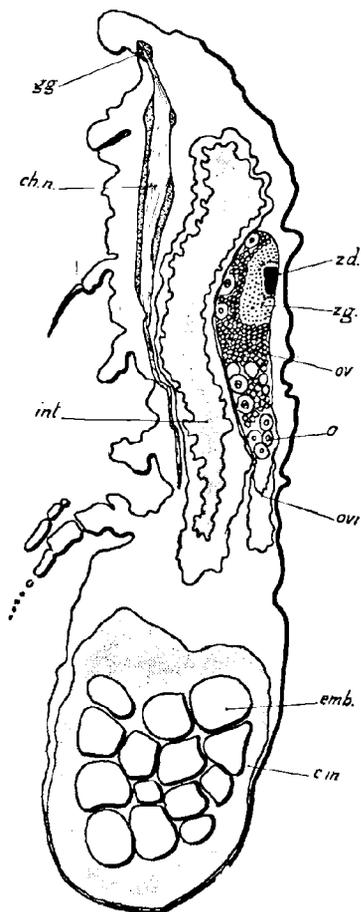


Fig. 3. — *Notodelphys agilis* (Thorell). Coupe semi-sagittale montrant la position de l'ovaire et ses différentes zones.

*zd.*, zone de dégénérescence = apex de l'ovaire; *zg.*, zone goniale; *ov.*, ovaire à ovocytes; *o.*, ovocyte, début de vitellogénèse; *ovi.*, oviducte; *ch. n.*, chaîne nerveuse; *gg.*, ganglions cérébroïdes; *int.*, intestin; *c. in.*, cavité incubatrice dorsale; *emb.*, embryons en incubation.

3° *Carrefours génitaux.* — Y aboutissent : d'une part, l'oviducte, d'autre part le réceptacle séminal. Il n'existe pas de glandes cémentaires, comme nous en trouvons chez les autres groupes de Copépodes. Il est vrai qu'il n'y a pas ici formation de sacs ovigères, les œufs étant pondus dans une poche incubatrice.

4° *Cavité incubatrice.* — Les carrefours génitaux y débouchent dorsalement, au niveau du segment génital. La cavité incubatrice n'est pas complètement fermée vers l'arrière et communique librement à l'extérieur. Les œufs baignent par conséquent directement dans l'eau de mer et c'est par cette ouverture arrière que les embryons sortiront à leur maturité.

#### *Etude cytologique de l'ovaire.*

Chez la femelle adulte (Fig. 3), nous trouvons, à l'apex de la zone impaire, et occupant la partie centrale, une portion de glande en dégénérescence, montrant des blocs goniaux et cellules goniales dont l'évolution malade a donné de grosses cellules à caractères pycnotiques très nets.

Ici, au sommet de l'ovaire, nous sommes en droit de parler de « degenerating mass » selon CHAMBERS. Cette zone centrale est, d'ailleurs, nettement isolée du reste de la glande. La dégénérescence des gonies se fait au stade de pseudo-diacinèse, ou stade à prochromosomes, stade qui ne sera pas franchi dans ce cas. La cellule se vacuolise, gonfle beaucoup et la chromatine devient fuchsino-phile.

A l'extérieur de cette zone, nous trouvons, suivant un demi-cercle, tous les stades successifs de

l'ovogénèse, se déroulant en direction radiale par rapport au centre de la glande. En s'éloignant de plus en plus de ce centre, on trouvera par conséquent les divers stades sériés. Ici, pas de cordons goniaux, comme dans le type *Doropygus*, mais une glande pleine.

Étudions les stades qui se trouvent en dehors de la zone de dégénérescence, stades qui sont tous normaux, sans exception.

1° *Ovogonies chromatiques*. — A la limite de la zone en dégénérescence, mais séparés par une membrane fine, nous trouvons de nombreux îlots formés chacun par une, deux, ou trois cellules très chromophiles (*Fig. 4 et 5*). Leur nucléoplasme est très chromatique et prend le violet par la coloration de Volkonsky. La chromatine apparaît sous forme de ponctuations noires violettes. Pas de nucléole et peu d'encroûtements périnucléaires fuchsinophiles. Leur cytoplasme, très réduit, est très transparent. Certaines de ces cellules semblent se multiplier par fragmentation et par conséquent par amitose. Il est très possible qu'un tel groupe subisse, par la suite, le phénomène de sénescence et se laisse englober par la zone de dégénérescence qui s'étendra ainsi de proche en proche.

2° *Stades goniaux intermédiaires entre le stade gonie chromatique et le stade à prochromosomes*. — Nous avons dit plus haut que les gonies chromatiques évoluent vers le stade à prochromosomes, ou, inversement, du stade à prochromosomes on passe au stade gonie chromatique. Comme le sens de l'évolution ne peut être déterminé avec certitude, je me contente ici de présenter les aspects successifs sériés qui se présentent.

Il existe tous les stades intermédiaires entre le stade gonie chromatique et le stade à prochromosomes. Un critère sûr est la chromaticité même du nucléoplasme, qui va s'atténuant de la gonie chromatique à la gonie du stade prochromosomes.

Le premier stade intermédiaire (*Fig. 6*) montre déjà un affaiblissement de la chromaticité, et des grains de chromatine qui se présentent sous forme d'une ponctuation dense.

Au stade suivant, les grains s'allongent et se différencient en filaments. De petits nucléoles apparaissent. Puis les filaments s'associent par paires très visibles (*Fig. 7*), et se condensent en pseudo-dyades (*Fig. 8 et 9*). Je n'ai pu compter le nombre de ces pseudo-dyades, nombre qui serait d'ailleurs diploïde d'après les auteurs et d'après ce que j'ai vu moi-même chez les Caligides. Ce nombre serait voisin de 12.

Cette structure en pseudo-dyades est en réalité une structure à prochromosomes, chaque prochromosome étant formé de deux parties parallèles.

On peut encore, à ce stade, dénombrer quelques petits nucléoles, 2 ou 3. Nous

assistons ensuite à la reconstitution des filaments chromatiques aux dépens des prochromosomes (Fig. 10). Les nucléoles épars, vont se rassembler et vont former

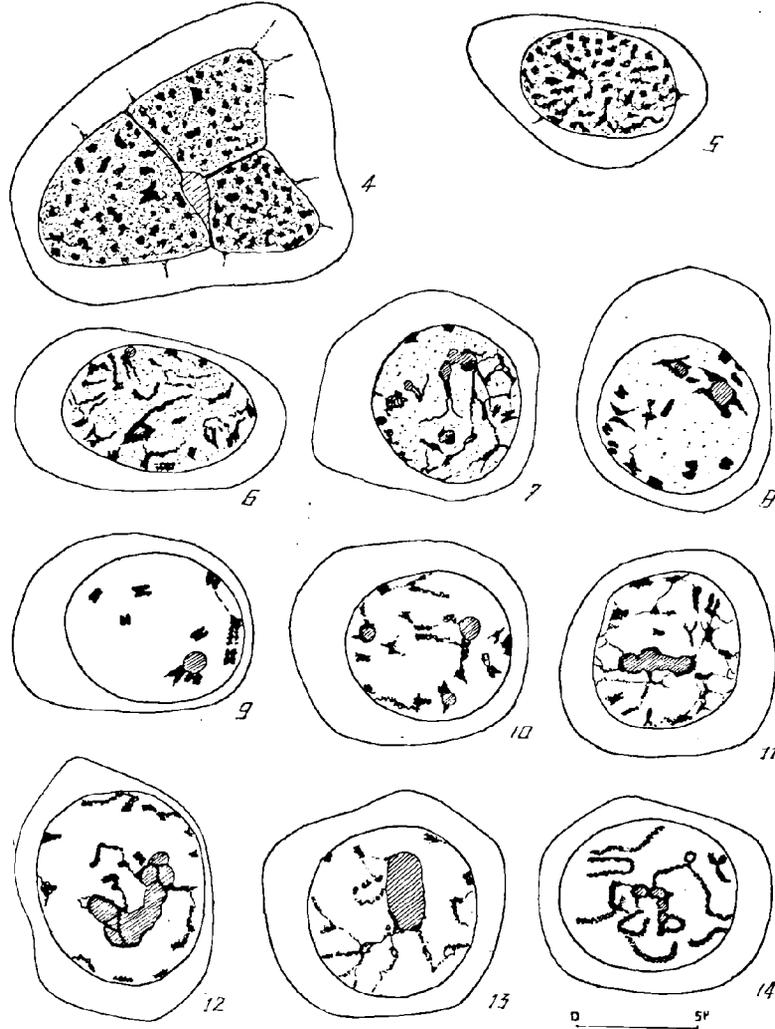


Fig. 4 à 14. — *Notodelphys agilis* (Thorell).

4, Un des blocs goniaux situés en dehors de la zone de dégénérescence formé de 3 cellules goniales primordiales chromatiques. Nucléoplasme très chromatique. — 5, Cellule goniale primordiale chromatique isolée. — 6, Cellule primordiale proche du stade à prochromosomes. Apparition de petits nucléoles. Nucléoplasme moins chromophile. — 7, Les prochromosomes doubles se devinent. Le nucléoplasme s'éclaircit encore. — 8, Le stade prochromosome est presque atteint. — 9, Stade prochromosome.  $2n$  voisin de 10. — 10, Le stade prochromosome est franchi. Evolution vers le stade quiescent. Agglomération des petits nucléoles. — 11, 12, Stade très proche du stade quiescent. — 13, Stade quiescent. — 14, Mitose d'ovogonie primaire. Stade prophasique.

un unique groupement nucléolaire, irrégulier (*Fig. 11*); ce nucléole grossira de plus en plus (*Fig. 12*) et, ainsi, l'on s'achemine vers le stade ovogonie primaire quiescente (*Fig. 13*).

3° *Ovogonie primaire*. — Elle est caractérisée à l'état quiescent par un gros nucléole presque régulier et par une chromatine en réseau. Ce stade, que l'on doit trouver en grande abondance chez la jeune femelle, si l'on s'en rapporte à ce qui se passe chez les autres Copépodes, est assez rare chez l'adulte. En effet, l'ovogonie primaire chez l'adulte, évolue immédiatement, et peut 1° donner *exceptionnellement* des ovogonies secondaires : ce qui explique la rareté des mitoses ovogoniales, ou bien 2° entrer immédiatement en méiose.

Le passage ovogonie primaire à ovogonie secondaire, exceptionnel chez l'adulte, je le répète, se fait donc par mitose. J'ai figuré un stade prophasique d'une telle mitose (*Fig. 14*). Les plaques équatoriales sont très rares et semblent peu régulières. On ne peut dénombrer les chromosomes.

4° *Méiose*. — Pour bien comprendre la méiose des Copépodes, il est nécessaire d'avoir vu celle des Caligides, méiose que j'étudie plus loin avec beaucoup de détail.

La méiose chez les Caligides (spermatogénèse et ovogénèse) ne montre pas de synapse, donc aucun appariement parasyn désique ou métasyndésique, des chromosomes. Il n'y a pas de pachyténie synaptique. Au stade de décontraction, qui correspondrait à la pachyténie, on trouve  $2n$  épais filaments : ce sont tout simplement les  $2n$  chromosomes goniaux, dont les couples voisinent, sans appariement spécial.

Comme j'insiste sur ces questions plus loin, je décrirai rapidement la méiose chez *Notodelphys*.

L'ovogonie primaire passe par le stade leptotène (*Fig. 15*), filamenteux, et la contraction « synaptique » commence (*Fig. 16*). Il y a également centrotaxie de la substance nucléaire (*Fig. 17*) et contraction de tout le noyau dont les dimensions diminuent progressivement.

Notons l'apparition d'une calotte fuchsinophile très fine au pôle libre opposé au pôle de concentration (*Fig. 18*). Cette calotte avait déjà été signalée par KORNHAUSER sous le nom de « nuclear cap ».

Les filaments leptotènes s'épaississent et se raccourcissent et donnent des chromosomes réguliers et épais. C'est le stade pachytène des auteurs (*Fig. 19 et 20*). En réalité ce n'est pas de la pachyténie, et la fissuration longitudinale (*Fig. 21*) que montre chaque filament épais, n'est que l'indice d'une fissuration précoce des  $2n$  filaments, fissuration qui prend naissance au stade de contraction.

La décontraction commence ensuite (*Fig. 22*). Les filaments épais vont s'allon-

ger. Le nucléole, qui était très petit, minimum au stade de contraction, va grossir rapidement. Ce nucléole peut former, soit une masse unique lobée (Fig. 23), soit deux formations nettement séparées, mais ces formations nucléolaires isolées finissent

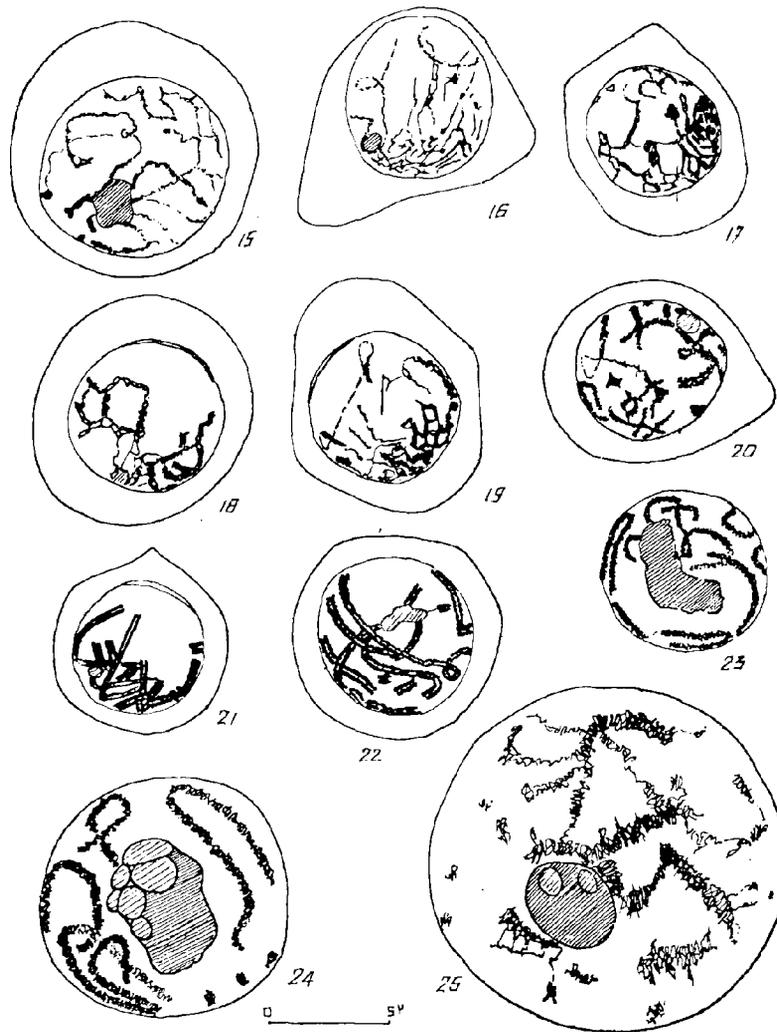


Fig. 15 à 25. — *Notodelphys agilis* (Thorell). Méiose.

15, Début de leptoténie. — 16, Leptoténie et contraction ou synizesis. — 17, 18, 19, Synizesis. c. « nuclear cap » de réaction fuchsinophile. — 20, Dégagements des  $2n$  chromosomes. — 21, Maximum de contraction : fissuration des chromosomes, nucléole minimum. — 22, Début de décontraction. Fissuration très nette. Réapparition de la substance nucléolaire. — 23, Décontraction. La fissuration n'est plus très apparente, car il y a vacuolisation de la chromatine.  $2n$  filaments. — 24, Début du stade strepsiténique. — 25, Ovocyte en vitellogénèse, « lamp brush » chromosomes.

toujours par constituer une masse unique, irrégulière. Les dimensions de la cellule, et de son noyau augmentent, et nous arrivons aux stades de pré-vitellogénèse, avec noyau au repos strepsiténique, repos qui va durer très longtemps. Il s'agit naturellement d'un repos mitotique et non d'un repos trophique, car l'ovocyte à ce stade est un lieu actif de synthèse. Le nucléole notamment travaille intensément ainsi que nous le suggère sa nature spumeuse (*Fig. 24*). Les chromosomes, à ce moment, ressemblent aux chromosomes classiques plumbeux des auteurs : « lamp brush chromosomes » de WILSON (*Fig. 25*).

Je n'ai pas étudié les stades de maturation, ou stades d'expulsion des globules polaires, qui ne se produisent qu'après la ponte.

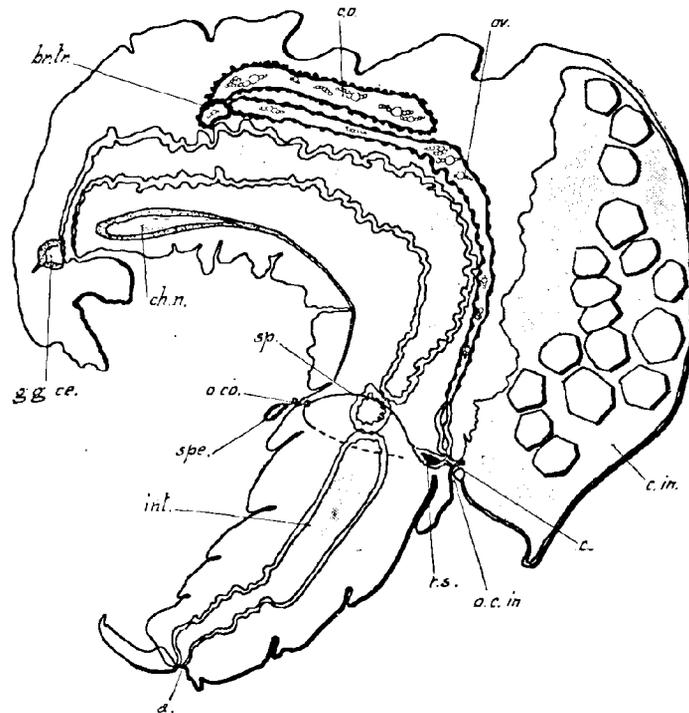
Ces stades, que je présume classiques, n'auraient que l'intérêt de nous fixer sur le nombre exact de chromosomes chez *Notodelphys agilis*.

---

#### CHAPITRE IV

### OVOGÉNÈSE DE *DOROPYGUS* (*NOTOPTEROPHORUS*) *GIBBER* (THORELL)

Ce Copépode ascidicole (*Fig. 26*), qui vit dans la cavité branchiale de diverses Ascidies, est très commun; c'est même le plus commun des Ascidicoles vivant aux environs de la station zoologique de Wimereux.



*Fig. 26.* — *Doropygus gibber* (Thorell). Coupe sagittale théorique.

*gg. ce.*, ganglions cérébroïdes; *ch. n.*, chaîne nerveuse; *c. o.*, cæcum ovarien; *br. tr.*, branche transversale ovarienne; *ov.*, oviducte; *c. in.*, cavité incubatrice; *o. c. in.*, orifice de la cavité incubatrice; *c.*, carrefour génital; *r. s.*, réceptacle séminal gauche; *a.*, anus; *int.*, intestin; *sp.*, spermiductes *spe.*, spermatophore; *o. co.*, orifice de copulation.

GIESBRECHT, dans un travail publié en 1882, a étudié la systématique et la morphologie des nombreuses espèces formant le genre *Doropygus* (une dizaine d'espèces et variétés). Il aborde également l'anatomie de l'espèce *N. papilio*, mais fait peu d'histologie. La cytologie de l'ovaire chez *Doropygus* n'a donc pas été faite. GIESBRECHT donne cependant dans un dessin d'anatomie une portion d'ovaire avec cordons ovariens.

*Appareil femelle (Fig. 27).*

1° *Ovaire*. — Selon GIESBRECHT, l'ovaire est formé par 2 tubes en U non reliés. Sa structure est en réalité un peu plus complexe. Il existe bien 2 tubes en U renversé à branches inégales, mais, de plus, les deux courbures des U sont reliées par une branche transverse et dorsale, passant donc par-dessus l'intestin; cette branche transverse constitue la partie impaire dorsale de la glande, partie impaire équivalente à celle qui existe chez de nombreux Copépodes.

Les petites branches des U, branches en position latéro-dorsales, sont en réalité 2 cæcums ovariens.

Les grandes branches des U, branches descendantes, qui peuvent être considérées comme des oviductes, débouchent aux deux carrefours génitaux, qui sont placés dorsalement, à la base de la cavité incubatrice.

*Réceptacles séminaux*. — Ils ont une disposition analogue à celle décrite chez *Notodelphys*, mais *Doropygus* étant un Crustacé comprimé latéralement, les réceptacles voisins de la cavité incubatrice ont ici une disposition vraiment dorsale.

Le spermatophore simple, mais en forme de bissac, est déposé par le mâle sur la face ventrale du segment génital. Un tube unique va du spermatophore vers l'orifice femelle unique. Je n'ai pas vu d'ampoule de mise en charge des réceptacles; immédiatement sous l'épiderme, une bifurcation se produit et donne ainsi deux « spermiductes », ou plutôt, canaux de copulation qui, passant latéralement de chaque côté de l'intestin, gagnent les réceptacles séminaux. Ces deux canaux contiennent une substance très sidérophile et sont par suite très visibles sur coupes colorés à l'hématoxyline au fer.

On trouve, dans les réceptacles, des petites spermies piriformes, sans flagelle, très analogues aux spermies de *Notodelphys*.

## Étude cytologique de l'ovaire.

*Ovogenèse.* — Ce qui frappe d'abord, quand on examine une coupe de *Doropygus*, c'est la faible compacité des tissus. Ces derniers sont réduits partout au minimum et tout semble vacuolisé. Cet aspect s'applique également à l'ovaire, et les cellules ova-

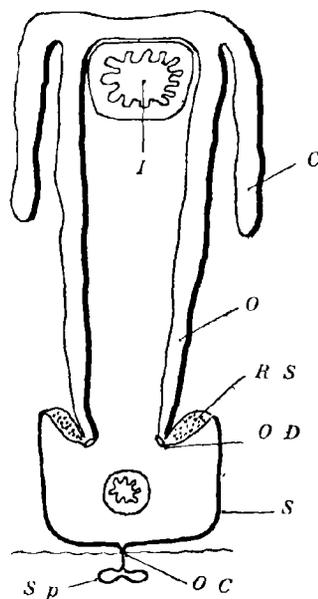


Fig. 27. — *Doropygus gibber* (Thorell). Schéma de l'appareil génital femelle.

c, cœcum ovarien ; i, intestin ; oc, orifice de copulation ; od, orifice dorsal de ponte ; o, oviducte ; rs, réceptacle séminal ; s, spermiducte ; sp, spermatophore.

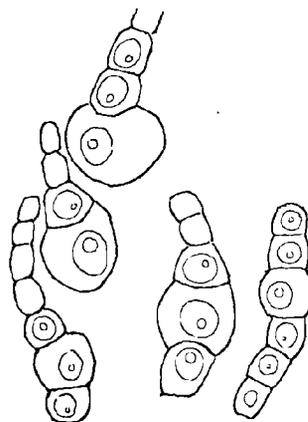


Fig. 28. — *Doropygus gibber* (Thorell). Quelques files d'ovocytes dans l'oviducte.

riennes forment de petits cordons isolés (Fig. 28), flottant çà et là dans la longue cavité tubulaire qui forme l'oviducte. Ces cordons se disséminent au hasard, ce qui fait que la glande a même structure dans toute son étendue, et l'on peut étudier aussi bien tous les stades de l'ovogenèse en examinant la région terminale de l'oviducte, près des réceptacles séminaux, qu'en examinant la région transverse ou même l'extrémité des cœcums ovariens.

Donc, un peu partout, dans l'oviducte, il existe des nids goniaux, ou petits blocs

goniaux. De ces derniers sortent de petits cordons filiformes, constitués par une seule file de cellules. A l'extrémité d'une file, ou même en plein milieu d'un tel cor-

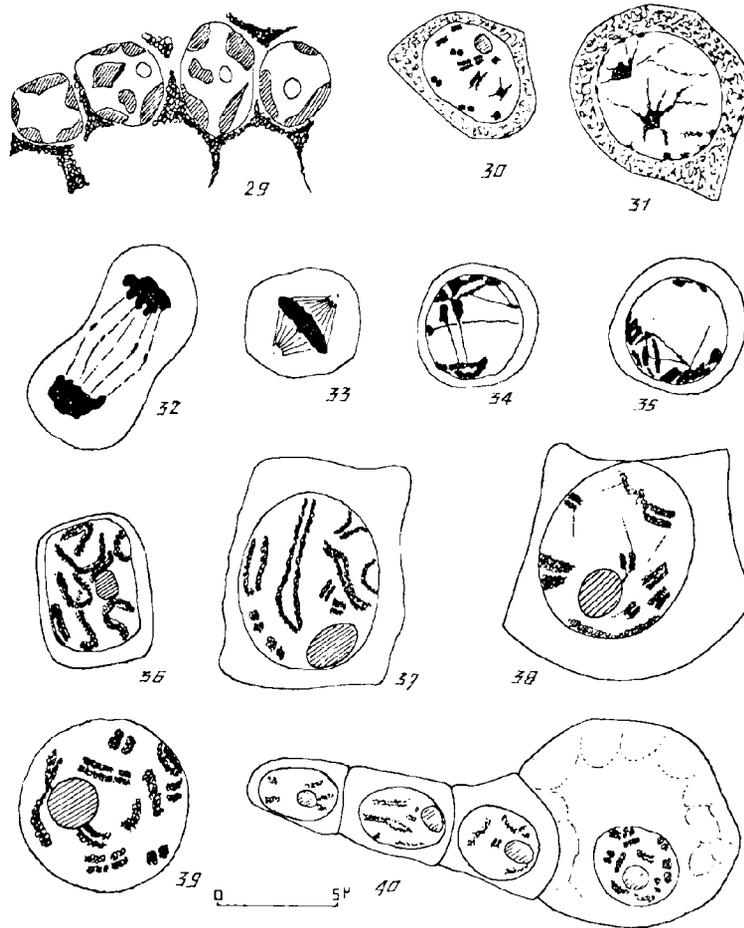


Fig. 29 à 40. — *Doropygus gibber* (Thorell).

29, L'un des nombreux nids goniaux. — 30, Ovogonie primordiale (Stades prochromosomes). — 31, Ovogonie primaire quiescente. — 32, Mitose d'ovogonie primaire. — 33, Ovogonie secondaire. Métaphase. — 34, Stade leptotène. — 35, Contraction. — 36, Décontraction : les  $2n$  chromosomes sont fissurés. — 37, Décontraction plus poussée. La fissuration est extrêmement apparente. — 38, Raccourcissement des  $2n$  chromosomes. — 39, Pseudo-tétrades (stade début de vitellogénèse avant la strepsiténie. — 40, File d'ovocytes à différents stades de la méiose.

don, on remarque une ou plusieurs grosses cellules : ce sont les ovocytes en vitellogénèse.

Suivons maintenant l'évolution d'une ovogonie. Les gonies chromatiques trouvées

au centre d'un nid gonial (*Fig. 29*) sont difficilement analysables, parce que très petites : elles mesurent  $3 \mu$  et sont très encroûtées de chromatine. Cependant, on y retrouve les caractères essentiels des gonies chromatiques trouvées chez d'autres Copépodes, *Notodelphys* par exemple, avec leurs encroûtements sidérophiles ou mieux fuchsinophiles. Ce qui complique l'analyse c'est que bon nombre de ces gonies primordiales dégénèrent et restent mêlées aux gonies actives normales.

Chez *Notodelphys*, il existait un bloc central de dégénérescence, isolé du reste de l'ovaire ; ici, il y a de très nombreux petits centres de dégénérescence, en contact avec des cellules saines.

Le stade suivant est le stade à prochromosomes (*Fig. 30*). Le nombre de prochromosomes, qui est le nombre diploïde, doit être voisin de 10.

Nous trouvons ensuite le stade ovogonie primaire quiescente (*Fig. 31*), caractérisée par deux nucléoles avec chromatine en tractus filamenteux, chromatine en relation directe avec les nucléoles.

L'ovogonie primaire se divise par mitose régulière (*Fig. 32*) et donne ainsi des ovogonies secondaires, qui, je crois, se divisent également par mitoses (*Fig. 33*) et donnent des ovogonies tertiaires, puis la méiose commence : leptoténie peu caractérisée (*Fig. 34*), puis contraction (synizéisis) (*Fig. 35*). Les couples voisinent, sans accollement, sans synapse. Puis les  $2n$  chromosomes s'isolent de nouveau (*Fig. 36*), sans pachyténie par conséquent. Chaque chromosome se dédouble longitudinalement : c'est la fissuration précoce, amorcée au stade de contraction (*Fig. 37*). Il ne faut pas confondre ce stade avec de la strepsiténie, qui se produira plus tard. D'ailleurs le chromosome conjoint, dédoublé également, se trouve à proximité : les chromosomes de chaque couple voisinent en général tout au long de la méiose.

Au stade suivant (*Fig. 38*) et (*Fig. 39*) les chromosomes se raccourcissent et se ramassent. A ce stade apparaissent des pseudo tétrades : en réalité, chaque pseudo-tétrade a la valeur d'un seul chromosome dédoublé en long, la coupure transversale étant le « Querkerbe » des auteurs. Les ovocytes vont commencer à ce moment leur vitellogénèse.

---

## CHAPITRE V

### *CLAVELLA UNCINATA* (O. F. MULLER)

---

*Clavella uncinata* vit à l'intérieur de la cavité buccale et sur les arcs branchiaux de divers Gadidés, par exemple *Gadus morrhua*, sur lequel on l'observe très rarement, et *Gadus merlangus* qui est l'hôte de prédilection.

*Anatomie* (Fig. 44). — L'anatomie de *Clavella* étant peu connue, j'en préciserai quelques points, avant de traiter l'ovogénèse.

*Clavella* a l'allure générale d'une cornue à tubulure, le bouton terminal figurant la tubulure, et le col de la cornue constituant la partie céphalique du Copépode. En somme, la partie antérieure de la Clavelle s'est rabattue sur le corps. Une question se pose : le rabattement est-il dorsal ou est-il ventral ?

D'après la position du bouton fixateur, bouton résultant de la soudure de 2 maxillipèdes, le repliement a été jugé dorsal par les auteurs. Voyons si l'anatomie interne confirme cette opinion. J'admets d'abord que l'anus, terminal, marque la séparation entre la partie dorsale et la partie ventrale.

1° L'anatomie interne du bouton fixateur montre nettement qu'il résulte de la soudure de deux pièces paires, et le bouton chitineux est lui-même une formation d'origine paire.

Notons qu'à la base du pédoncule fixateur, débouchent latéralement les deux conduits néphridiens. Chaque néphridie placée très latéralement, à droite et à gauche dans la région de courbure du Copépode, se compose de 2 chambres : la chambre antérieure ou apicale, correspondant à la néphridie antennaire, et la chambre postérieure ou basale, correspondant à la néphridie maxillaire. Les deux néphridies, antennaire et maxillaire, séparées chez d'autres espèces de Copépode, *Congericola* par exemple, se sont soudées chez *Clavella*, le canal néphridien antennaire disparaissant.

2° Le système nerveux, qui devrait être un critère très net pour trancher ce problème de la courbure, est malheureusement très réduit. Situé vers l'extrémité de la trompe, il se borne à 2 ganglions, un grand et un petit entre lesquels passe le tube digestif.

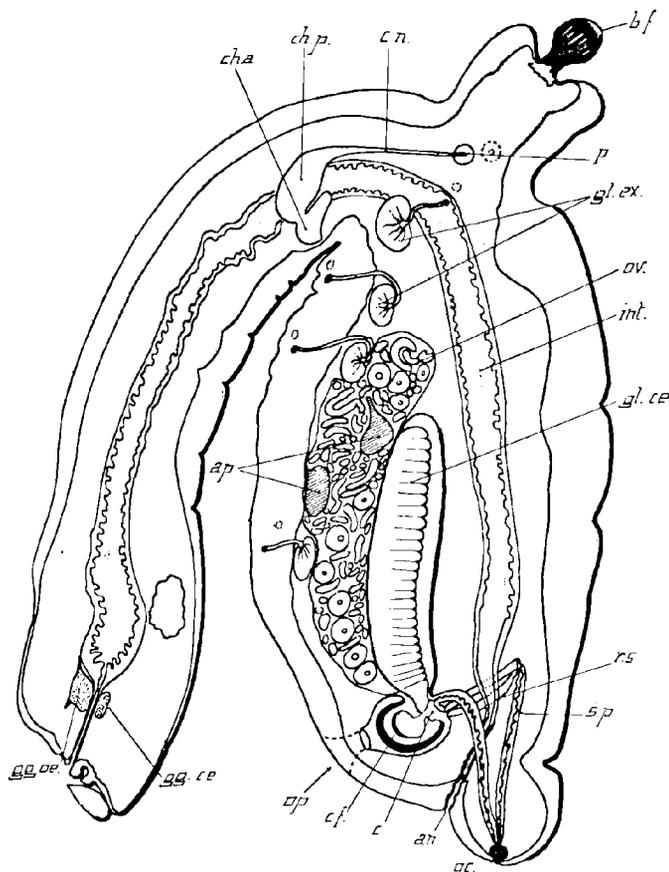


Fig. 41. — *Clavella uncinata* (O. F. Müller). Hôte : *Gadus morrhua*.

*gg. œ.*, ganglions œsophagiens; *gg. cé.*, ganglions cérébroïdes; *ch. a.*, chambre néphridienne antérieure (= néphridie antennaire); *ch. p.*, chambre néphridienne postérieure (= néphridie maxillaire); *c. n.*, canal néphridien; *p.*, pore excréteur; *gl. exo.*, glandes exocrines; *ov.*, ovaire à ovocytes; *int.*, intestin; *gl. ce.*, glande cémentaire gauche; *r. s.*, réceptacle séminal; *sp.*, spermiducte; *o. c.*, orifice de copulation; *an.*, anus; *c.*, carrefour génital gauche; *c. f.*, cuiller fixatrice du sac ovigère; *o. p.*, orifice de ponte; *a. p.*, apex des ovaires.

Nous pouvons cependant admettre que le gros ganglion correspond au ganglion œsophagien, le plus petit étant le ganglion cérébroïde, car, dans le cas de condensation ganglionnaire, et c'est le cas ici, le ganglion œsophagien augmente beaucoup

de volume. Si on admet cela, le système nerveux apporte un argument en faveur de la courbure dorsale.

3° L'orifice commun de mise en charge des réceptacles séminaux, ou orifice de copulation, placé à l'extrémité du corps, aurait une position ventrale, comme chez tous les autres Copépodes, si on admet l'hypothèse de la courbure dorsale et ceci constitue le plus sérieux argument en faveur de cette hypothèse.

4° Les sacs ovigères et orifices de ponte auraient une position très latérale et légèrement dorsale. Nous savons que les orifices de ponte ont une position très variable chez les Copépodes et ne peuvent apporter aucun argument en faveur du sens de la courbure.

5° Un critère plus sûr, l'extrémité goniale de l'ovaire, placée toujours dorsalement chez les Copépodes, ne peut jouer ici. Il existe, chez *Clavella*, deux extrémités goniales correspondant à deux glandes coalescentes. Les deux nids goniaux, extrémités de l'ovaire, ont une position, latérale pour l'un, dorso-latérale pour l'autre. Il se peut que, sous l'effet d'une pression quelconque, il se soit produit, chez *Clavella*, un léger déplacement d'organe, et, en résumé, on peut admettre que les extrémités goniales ont toutes deux une position dorso-latérale.

6° Il existe au moins quatre paires de glandes exocrines chez *Clavella*, glandes dont les canalicules excréteurs traversent l'épaisse couche de chitine et déversent leurs produits à l'extérieur. La 1<sup>re</sup> paire possède une sortie latérale, à peu de distances des orifices excréteurs. La 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> paire débouchent dorsalement. La présence de nombreuses glandes exocrines chez les Copépodes parasites, est liée, je crois, au mode de nutrition spécial de ces Copépodes. J'ai signalé également la présence de telles glandes chez *Lernæa*.

Le débouché dorsal des glandes exocrines semble un peu anormal. Ces dernières débouchent latéralement chez les autres Copépodes. Il faudrait admettre que la région dorsale de *Clavella*, réduite, est envahie par les régions latérales et ventrales, développées largement à son détriment.

Nous pouvons donc conclure, d'après tous les faits précédents, au repliement dorsal de la trompe, partie céphalique de *Clavella*.

*Appareil femelle.* — L'ovaire est une grosse glande, d'apparence impaire, occupant toute la partie sacciforme de la Clavelle, et enveloppant presque complètement l'intestin : voir fig. 41. Pour la clarté de cette figure, je n'ai représenté que la partie dorsale de l'ovaire.

L'ovaire est formé par de nombreux cordons indépendants, constitués par des files d'ovocytes, l'extrémité de chaque cordon aboutissant à un ovocyte en voie de

vitellogénèse. Cette structure ovarienne est identique partout, sauf aux deux endroits où se trouvent les deux massifs goniaux. Ces deux massifs goniaux prouvent la parité de la glande, d'apparence impaire, mais les deux glandes sont très intriquées. J'ai signalé plus haut la position dorso-latérale des deux massifs goniaux, de forme conique, la pointe du cône figurant l'extrémité de la glande ovarienne.

D'autre part l'extrémité postérieure de l'ovaire se trouve directement en contact avec les deux carrefours génitaux.

*Glandes cémentaires.* — Deux grosses glandes cémentaires tubulaires cheminent latéralement, de chaque côté du corps. La paroi ventrale de la glande, très épaisse, est constituée par un syncytium. Des amorces de cloisons séparent la substance cémentaire sécrétée, en lots de même volume.

*Réceptacle séminal.* — Un orifice unique de copulation est situé à l'extrémité du bouton terminal, bouton qui ne correspond donc pas à la furca, mais au segment génital, ou 1<sup>er</sup> segment abdominal des Copépodes. Les autres segments abdominaux et la furca ont donc complètement disparu. Notons que le mâle pygmée, qui vit sur la femelle, ne se trouve pas fixé spécialement dans cette région postérieure, comme chez *Chondracanthus* : le mâle de *Clavella* peut se fixer partout, même sur la trompe.

Sous l'orifice de copulation, se trouve l'ampoule de mise en charge, ampoule unique ici ; deux conduits en partent, cheminent de chaque côté de l'intestin et aboutissent près des carrefours génitaux, directement au sphincter du réceptacle séminal. Ce dernier est un simple tube plus ou moins dilaté, reliant les deux sphincters séminaux. Je n'ai pas vu les spermatozoïdes.

*Carrefours génitaux.* — Ces carrefours, situés latéralement, ont une disposition analogue à ceux des Caligides et de *Congericola*. On y trouve la grosse cuiller chitineuse, qui joue le même rôle que celle de *Congericola*, c'est-à-dire retenir l'extrémité du sac ovigère. A la base de cette cuiller fixatrice, débouchent les glandes cémentaires, le réceptacle séminal, et le canal de copulation. Les ovocytes mûrs, disséminés dans l'ovaire, doivent donc y arriver, mais je ne sais exactement de quelle façon : Il n'y a pas d'oviducte visible aboutissant au carrefour.

*Sacs ovigères.* — Les sacs ovigères de *Clavella* sont elliptiques, très allongés cependant, et ne renferment pas une simple pile d'œufs, mais de nombreux œufs tassés fortement et, de ce fait, d'aspect polygonal.

## Ovogénèse. Etude cytologique.

Examinons d'abord la structure cytologique des massifs goniaux. Ces massifs goniaux sont coniques, la pointe du cône étant l'extrémité même de l'ovaire. Je n'ai pas trouvé, à la pointe du cône, les cellules chromatiques, cellules que j'ai trouvées

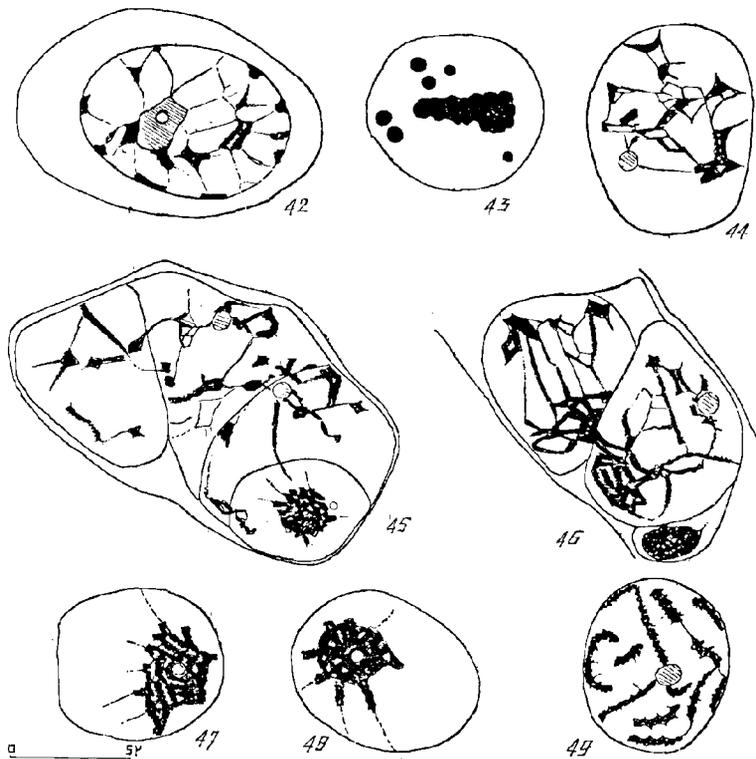


Fig. 42 à 49. — *Clavella uncinata*.

42, Ovogonie primaire. Stade quiescent. — 43, Métaphase goniale anarchique avec couples chromosomiques aberrants. — 44, Stade de leptoténie ? — 45, Cellules sœurs d'origine amitotique présumée. Leptoténie ? tractus chromatiniens chevauchant d'une cellule à l'autre; *p*, petit noyau en contraction synaptique. — 46, Début de la contraction « synaptique » : décantation de chromatine; petit noyau synaptique. — 47, Synizeis. — 48, Début de stade de décontraction. — 49, Décontraction, les  $2n$  chromosomes sont nettement dégagés.

chez toutes les autres espèces de Copépodes et qui forment le « Keimpolster » des auteurs allemands. Cependant, je ne puis conclure à la non existence de ce groupe gonial chromatique, car les quelques individus examinés étaient des femelles adultes et peut-être même âgées. Or, nous savons que le bloc gonial chromatique se rencontre de préférence chez les jeunes individus.

J'ai trouvé dans le cône ovarien un nombre assez réduit de gonies primaires, nombre réduit parce que les femelles examinées étaient âgées. Nous avons bien mis en évidence ce fait chez les Caligides et Lernéides âgés.

Ces gonies d'aspect normal (Fig. 42) vont donner des gonies secondaires, mais les divisions goniales chez la femelle âgée sont anarchiques, peu régulières (Fig. 43), aboutissant souvent à des résidus chromatiques qui entreront en pycnose. Ces mitoses irrégulières marquent un premier pas vers l'amirose.

Je n'ai d'ailleurs pas constaté indubitablement d'amiroses goniales chez la femelle adulte de *Clavella*, mais certaines figures goniales sont très comparables

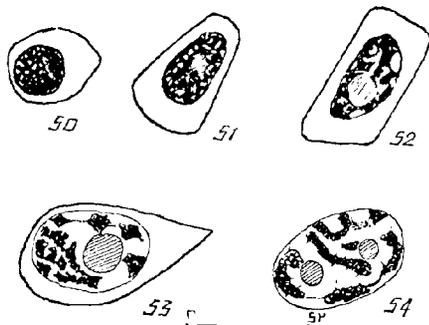
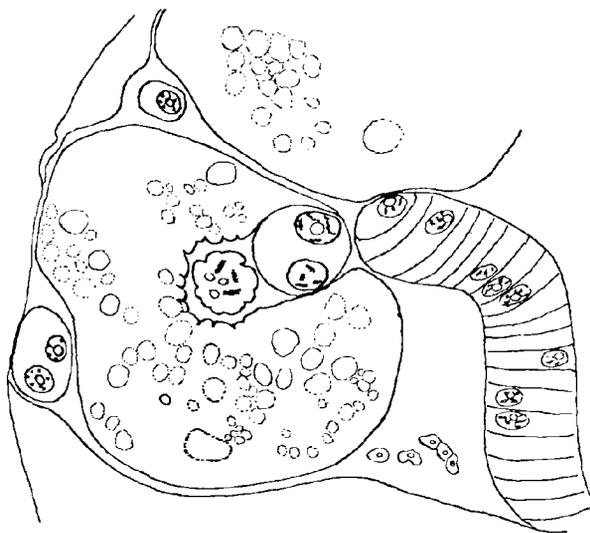


Fig. 50 à 54. — *Clavella uncinata*.  
Sort des petits noyaux en contraction. 50, Petit noyau au stade contraction (comparer la taille de tels noyaux avec celle de noyaux normaux). — 51, Début de décontraction. Apparition du nucléole. — 52, 53, Décontraction plus poussée. 54, Dégagement des chromosomes.



55



56

Fig. 55-56. — *Clavella uncinata*.

Extrémités de caecums ovariens.

55, Cordon ovocyttaire pénétrant dans l'ovocyte et se maintenant en étroit contact avec le noyau ovocyttaire. — 56, Autre extrémité de caecum ovarien. Noyau de l'ovocyte en voie de vitellogénèse et deux noyaux de cellules en attente de vitellogénèse (ces cellules peuvent jouer un rôle trophique).

aux figures amitotiques, nettement démontrées, des Caligides. Nous trouvons, chez *Clavella*, certains grands noyaux goniaux multilobés avec nucléoles équidistants, figurant des centres cellulaires. Il y a donc de fortes présomptions pour que nous ayons, des pseudomitoses, également chez *Clavella*.

Après la zone troublée des divisions goniales, nous abordons la zone de contraction synaptique. Quelques stades de contraction sont à peu près normaux, mais la plupart des stades montre une leptoténie (*Fig. 44*), suivie d'une décantation plus ou moins poussée de la chromatine. Les noyaux de ces stades leptoténiques sont étroitement contigus (*Fig. 45*), certains tractus chromatiniens chevauchant d'un noyau à l'autre, preuve venant à l'appui d'une origine amitotique présumée de ces éléments, noyaux fils d'une même cellule goniale mère.

Après le stade de contraction ou synizésis (*Fig. 46, 47, 48*), plus ou moins poussé, nous assistons à la décontraction (*Fig. 49*) et au dégagement des  $2n$  chromosomes.

Chaque noyau s'isole, à ce moment, nettement des voisins par une cloison, et les ovocytes ainsi dégagés vont former les cordons ovariens diverticulés qui remplissent tout le segment génital.

Notons encore qu'au stade de contraction, il peut s'isoler dans une file de cellule, de petits noyaux qui prennent une allure pycnotique (*Fig. 50*), et ces noyaux s'insinuent avec les noyaux normaux dans le cordon ovarien, mais très peu dégénèrent. Ils pourront évoluer par la suite : leur chromatine extrêmement condensée, se dilate, laissant apparaître le nucléole persistant (*Fig. 51*), simplement masqué. L'expansion de la masse nucléaire se poursuit et aboutit à un noyau d'aspect très voisin de noyaux développés par le processus normal (*Fig. 52, 53, 54*).

*Ovocyte en vitellogénèse.* — Le cordon ovarien est diverticulé. A l'extrémité de chaque diverticule, se trouve l'ovocyte en vitellogénèse. Le diverticule du cordon pénètre jusqu'au centre même de l'ovocyte et reste accolé au noyau de celui-ci. J'ai figuré cet aspect (*Fig. 55 et 56*). Tous ces noyaux, noyaux ovocytaires, noyaux de l'extrémité du cordon diverticulaire, sont au même stade de repos préstrepsiténique, stade qui, nous le savons, peut durer très longtemps.

Quel est le rôle des cellules placées à l'extrémité des diverticules ? Leur noyau a une taille intermédiaire entre celle du noyau ovocyttaire et celle des noyaux normaux du cordon. Ils peuvent être des ovocytes en attente de vitellogénèse, semblables à ceux que j'ai appelé trophiques chez *Chondracanthus*.

---

## CHAPITRE VI

### *CONGERICOLA PALLIDA* (VAN BENEDEN)

---

Ce Copépode parasite, de la famille des Dichélestides, possède une ovogénèse intéressante, du fait qu'elle nous facilitera grandement la compréhension de l'ovogénèse aberrante des Caligides.

*Congericola* est une espèce très dégradée, vivant sur les branchies du Congre. Son aspect est celui d'un sac allongé, formé par le segment génital très développé, surmonté d'un petit céphalothorax montrant deux moignons, rudiments d'appendices thoraciques. Le mâle, non décrit jusqu'à présent, ne vit pas fixé sur la femelle, comme le mâle de *Chondracanthus* et le mâle de *Clavella*. Il est très petit et vit librement au stade cyclopoïde. Je ne l'ai trouvé qu'une seule fois, fixé aux branchies d'un congre.

*Appareil femelle.* — La glande femelle, placée dorsalement, est paire, mais les extrémités se rejoignent en V renversé, formant ainsi la partie impaire apicale de l'ovaire. Cette zone apicale renferme les gonies chromatiques.

Dans la partie suivante, paire, nous trouvons la zone à ovogonies primaires et ovogonies secondaires. Ensuite vient la zone à contraction synaptique, puis une zone plus importante qui forme la presque totalité de l'ovaire : zone formée par le cordon ovarien pelotonné et renfermant les ovocytes au stade de repos strepsiténique. Ce cordon renferme un syncytium, dans lequel on distingue les noyaux ovocytaires. Il existe cependant des amorces de cloisons entre ovocytes voisins, le centre du cordon constituant le rachis commun.

L'oviducte, qui sort de l'ovaire, renferme les ovocytes en attente de vitellogénèse. Les cloisons interovocytaires se complètent alors et isolent les ovocytes. Ces derniers pourront commencer bientôt leur vitellogénèse. Le lot d'ovocytes en voie de vitellogénèse occupe presque entièrement la partie sacciforme, constituant le segment génital de *Congericola*.

*Carrefours génitaux.* — A chaque carrefour génital aboutissent :

- 1° L'oviducte correspondant.
- 2° La glande cémentaire correspondante.
- 3° Le réceptacle séminal commun impair.

*Glandes cémentaires.* — Ce sont deux glandes tubulaires situées côte à côte, axialement et ventralement.

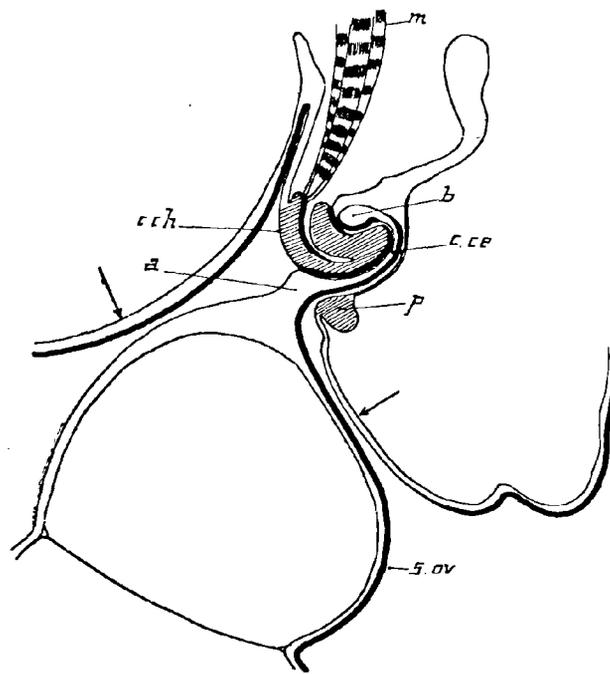


Fig. 57. — *Congericola pallida*. Mécanisme d'attache d'un sac ovigère.

*c. ch*, crochet chitineux formant cuiller ; *c. ce*, crochet cémentaire suspenseur du sac ovigère ; *a*, base du crochet cémentaire ; *b*, extrémité de ce même crochet ; *m*, muscle rétracteur de la cuiller d'attache ; *p*, point d'appui chitineux maintenant en place la base du crochet cémentaire ; *s. ov*, sac ovigère.

*Réceptacle séminal.* — Il existe un orifice unique de copulation, placé ventralement dans l'axe du corps à proximité de la furca. C'est contre cet orifice que le spermatophore du mâle est déposé. De cet orifice part un petit canal, qui aboutit à l'unique réceptacle séminal, gros réservoir ovoïde. Ce dernier se charge ainsi de spermatozoides, très fortement allongés, filiformes, n'ayant rien de comparable avec les petites spermies sphériques de *Chondracanthus*. Deux autres petits canaux mettent le réceptacle en communication avec les deux carrefours.

*Mécanisme d'attache et de chute des sacs ovigères de Congericola.*

L'anatomie du carrefour génital de *Congericola* montre bien, en particulier, le mécanisme d'attache du sac ovigère, d'où l'on peut déduire l'abandon volontaire de ce sac.

A l'intérieur de l'orifice femelle, il existe une sorte de bouton chitineux creux, en forme de cuiller maintenue par sa base. Examinée en coupe, cette fausse rotule de fixation a l'aspect d'un 1<sup>er</sup> *crochet chitineux* (Fig. 57).

L'extrémité cémentaire du pédoncule du sac ovigère, qui se moule d'abord sur la face inférieure convexe de la cuiller (partie *a*) déborde cette cuiller, la remplit et se moule alors sur la face concave (partie *b*), formant ainsi un 2<sup>e</sup> *crochet cémentaire*.

Le sac ovigère est donc maintenu de cette façon très solidement. A la base de la cuiller chitineuse, se trouve un muscle très puissant, normalement au repos, mais qui pourra, par contraction, ramener celle-ci vers l'intérieur du corps du Copépode. Une poussée sanguine, bloquant à ce moment l'orifice femelle, va maintenir en place le sac ovigère et par conséquent la partie *a* de son extrémité qui en est solidaire.

La partie *b*, apicale, cémentaire, entraînée en arrière, se dégage en passant derrière la cuiller. Le sac ovigère n'étant plus maintenu dès cet instant, tombe.

Ces mécanismes d'attache, puis de chute, bien analysables chez *Congericola*, se trouvent être identiques chez les Caligides et chez les Lernéides, où il existe des dispositifs d'attache très semblables (voir ces chapitres).

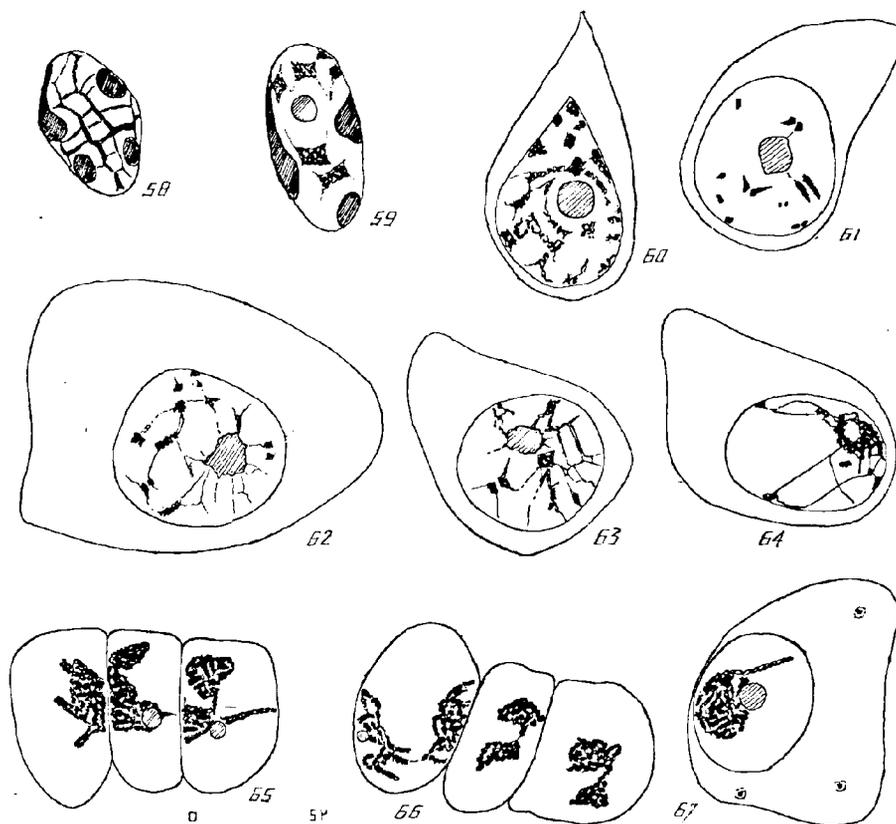
*Ovogenèse.*

*Cellules goniales chromatiques.* — Ces éléments forment deux bandelettes importantes, constituées par des files de cellules accolées, occupant l'extrémité des deux ovaires, et figurant un V renversé. La pointe même du V n'est pas très analysable ; mais, à l'extrémité des bandelettes, on peut observer nettement les cellules qui s'en détachent. Ces éléments goniaux se présentent (Fig. 58) sous forme de noyaux sans cytoplasme. A la périphérie du noyau, on observe des encroûtements fuchsinophiles, et, entre ces encroûtements, un réseau chromatinien très condensé. Pas de nucléole.

Le stade voisin montre l'existence d'un nucléole (Fig. 59) très faiblement fuchsinophile à l'origine.

Le stade de transition qui suit, montre un noyau plus grand. Des prochromosomes se devinent. Les encroûtements périphériques fuchsinophiles, périnucléaires, forment des îlots qui se disséminent sur une surface plus grande. Un cytoplasme réduit entoure le noyau (Fig. 60).

*Stade à prochromosomes (pseudodiacinèse) (Fig. 61).* — On peut trouver quelques rares cellules présentant ce stade tout transitoire. Il y a peu de chromatine chez *Congericola*. Les prochromosomes sont minuscules et peu nombreux, le nombre diploïde étant voisin de 10.



*Fig. 58 à 67. — Congericola pallida.*

58, Ovogonie primordiale chromatique. — 59, Stade d'évolution de l'ovogonie primordiale. — 60, Stade intermédiaire entre le stade ovogonie chromatique et ovogonie à prochromosomes. — 61, Ovogonie primordiale : stade à prochromosomes (il y a très peu de chromosomes et de taille très différentes)  $2n = 8?$  — 62, Ovogonie primaire stade quiescent (on reconnaît encore les prochromosomes). — 63, Leptoténie. — 64, Leptoténie et contraction. — 65 et 66, Quelques stades de contraction, montrant nettement deux groupements de chromatine simulant un dédoublement métaphasique. — 67, Fin de la contraction.

*Stade d'ovogonie primaire quiescente.* — J'ai figuré ce stade quiescent tout à fait classique (*Fig. 62*). Il y a un nucléole unique, en contact avec un faible réseau chromatinien, sur lequel se rencontrent quelques centres de condensation, persistance d'emplacement de prochromosomes.

*Stade ovogonies secondaires.* — Les ovogonies primaires se divisent par mitoses normales et donnent des ovogonies secondaires, cellules filles un peu plus petites que les cellules mères. Mais, chez la femelle adulte, de telles mitoses sont très rares.

*Méiose. Leptoténie (Fig. 63).* — La structure du noyau de l'ovogonie secondaire devient filamenteuse, les filaments formant un réseau à larges mailles. La taille du nucléole diminue. Ce dernier accompagné de la partie la plus condensée du réseau se dirige vers un pôle : c'est le début de la contraction « synaptique » (Fig. 64).

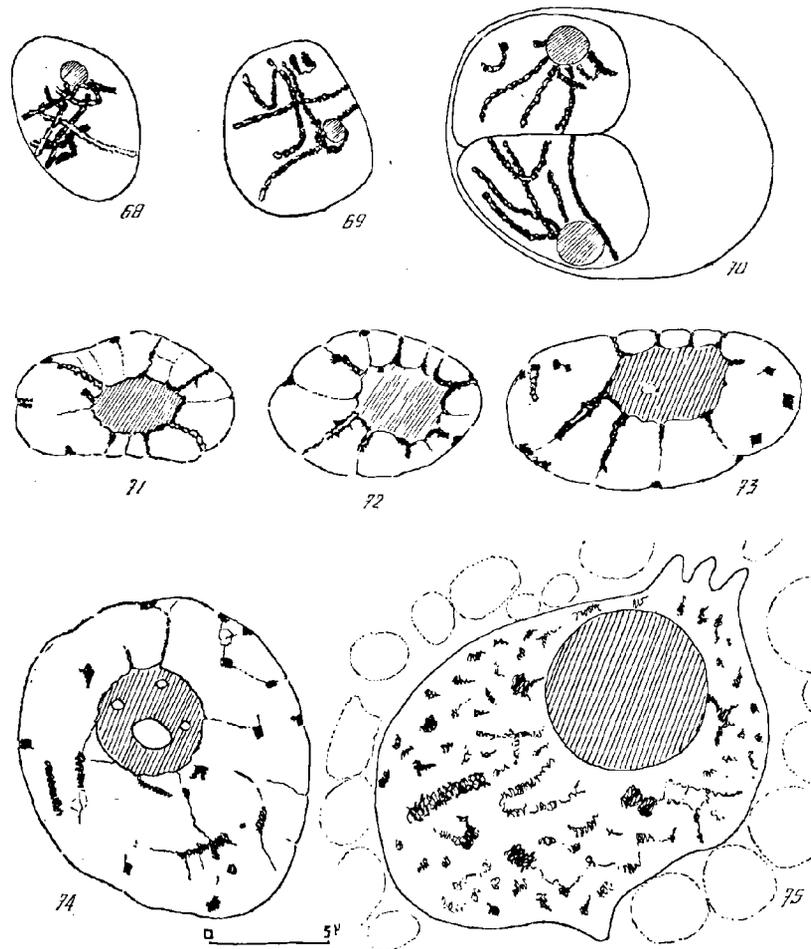
*Contraction ou Synizezis (Fig. 65).* — Cette contraction va durer un temps relativement long, ce qui fait que l'on rencontre beaucoup de cellules à ce stade. La chromatine termine sa condensation. Le nucléole petit persiste. Dans le cytoplasme, se montrent quelques granulations, qui viennent d'être expulsées du noyau (Fig. 67), ce qui, on le sait, est absolument normal à ce stade. Il faut noter que la masse de chromatine condensée ne forme pas une sphérule régulière, mais souvent deux masses en contact qui tendent à se séparer, sans y aboutir d'ailleurs (Fig. 66). Nous sommes proches du « pathologisches Doppelbukettstadium », véritable division qui suit la contraction et a été démontrée chez les *Fucus* par S. YAMANOUCHI (1909). Ceci vient à l'appui de mon hypothèse, pressentie par HERTWIG, que le stade de contraction est très proche d'une mitose fruste. D'ailleurs, les  $2n$  chromosomes se fissurent tous, à ce moment (Voir ce stade chez *Lepeophtheirus* femelle).

*Décontraction.* — Les  $2n$  chromosomes se dégagent, s'allongent (Fig. 68-69). Le nucléole, qui avait persisté au stade précédent, grossit et devient sidérophile. Les cloisons cellulaires qui isolaient les ovocytes disparaissent partiellement à ce stade. Il se forme un syncytium commun. Deux noyaux peuvent se trouver de ce fait intimement accolés, et simuler une amitose terminée (Fig. 70).

*Cordon ovarien. Stade de repos préstrepsiténique.* — Le cordon ovarien (Fig. 76, 77 et 78) se forme aux dépens du syncytium précédent, cordon unique pelotonné sur lui-même et formant de nombreuses circonvolutions. Ce cordon, d'un faible diamètre à l'origine, s'élargit un peu par la suite. Les noyaux ovocytaires s'installent à la périphérie. Notons que les cloisons cellulaires n'ont pas disparu totalement. Elles sont incomplètes, n'existent qu'à la périphérie du cordon, laissant libre la zone centrale commune formant rachis. Certains fixateurs (Bouin, alcool-formol-acide acétique) contractent fortement la zone centrale, laissant un vide artificiel ; le cordon simule dans ce cas un tube creux. Le Zenker-formol contractant régulièrement l'ensemble, montre bien un cordon plein.

Les ovocytes, à ce stade, sont en repos pré-strepsiténique, repos de durée longue, car ce stade occupe presque la totalité du territoire ovarien. Il est caractérisé par un

très gros nucléole à contour dentelé, en relation directe avec la chromatine, fait caractérisant un stade quiescent (*Fig. 71, 72, 73*). Les chromosomes se raccourcis-



*Fig. 68 à 75. — Congericola pallida.*

68, 69, Stades de décontraction. — 70, Décontraction terminée. Le nucléole commence à se développer. Les cloisons cellulaires disparaissent. Formation du syncytium ovocytaire. — 71, 72, 73, 3 stades successifs de repos préstrepsiténique. Le nucléole grossit et reste en relation avec les filaments pachyténiques (à comparer avec le stade  $\alpha$  de *Lepeophtheirus pectoralis* fig. 181). — 74, Repos préstrepsiténique. — 75, Début de la vitellogénèse : stade en « lamp brush » chromosomes.

sent, semblent pénétrer dans le nucléole, mais en réalité, seule leur chromatine se déverse dans ce nucléole. Le noyau grossit ensuite, et présente une chromatine dispersée (*Fig. 74*). De tels ovocytes sont en attente de vitellogénèse.

Notons que, dans la partie centrale ou rachis du cordon, on peut observer de nombreuses inclusions provenant d'extrusions nucléolaires (Fig. 79). Nous allons retrouver de tels cordons ovocytaires, ayant même aspect, chez les Caligides.

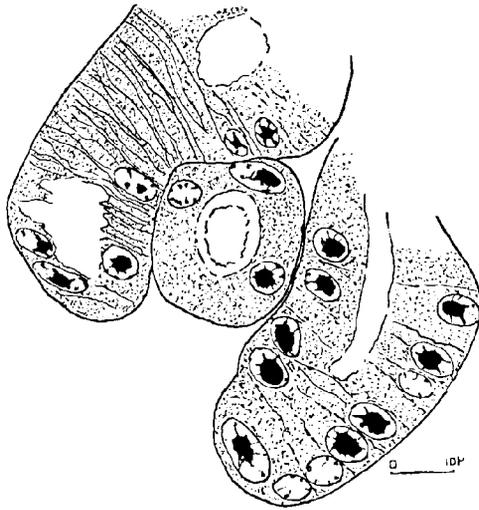


Fig. 76. — *Congericola pallida*.  
76, Milieu de l'ovaire. Cordon ovocyttaire avec rachis. Stade de repos préstrepsiténique.

*Zone à vitellogénèse.* — Pendant la ponte, le segment génital se vide complètement. Immédiatement après celle-ci, une nouvelle série d'ovocytes va descendre dans le segment génital et commencer une vitellogénèse (Fig. 75). Le noyau va encore augmenter de volume et présentera alors un très gros nucléole sphérique. Les chromosomes sont, à ce moment, au stade plumeux (« lamp brush » chromosomes de WILSON). On trouvera donc un réseau de chromatine très dispersée, avec condensation formant de gros chromosomes très visibles. Ce stade étant classique, nous n'insisterons pas.

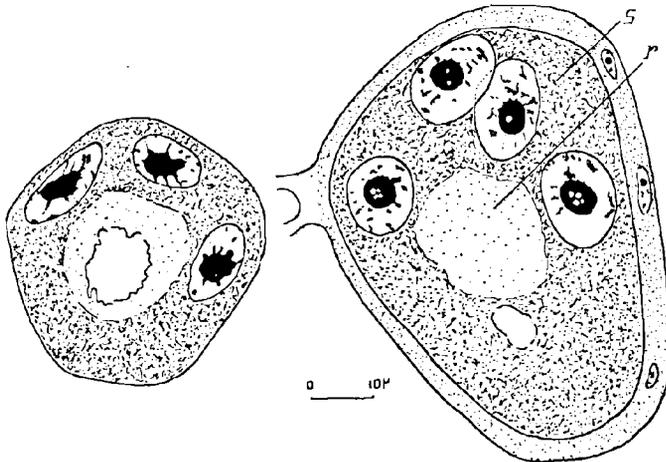


Fig. 77-78. — *Congericola pallida*.  
77, Cordon ovocyttaire à l'entrée de l'oviducte. — 78, Oviducte et sa paroi. Ovocytes en attente de vitellogénèse au stade de repos préstrepsiténique; s, syncytium ovocyttaire; r, rachis.

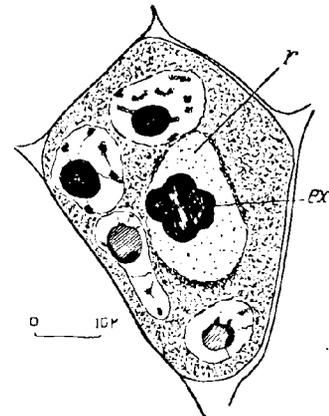


Fig. 79. — *Congericola pallida*.  
Milieu de l'ovaire. Cordon ovocyttaire avec rachis r; stade de repos préstrepsiténique. ex, extrusion nucléolaire dans le rachis (Fixation : Helly).

## CHAPITRE VII

### LES CALIGIDES

---

#### 1. BIOLOGIE ET CYCLE DE *LEPEOPHTHEIRUS PECTORALIS* (NORDM.)

Ce sont des Copépodes parasites de l'épiderme des Poissons marins. Leur céphalothorax (*Fig. 80*), en forme de bouclier, bordé d'une expansion lamelleuse fine et transparente, s'applique étroitement sur l'épiderme de l'hôte; le céphalothorax fait tout entier, par suite, office de ventouse. Les Caligides peuvent cependant se déplacer assez rapidement sur l'épiderme des Poissons, mais il faut bien noter que ce sont uniquement les jeunes mâles et les jeunes femelles qui errent ainsi, les femelles adultes se fixant à demeure en un endroit bien déterminé.

L'habitat définitif de la femelle dépend d'ailleurs de l'espèce considérée. Les Caliges, *Caligus rapax* par exemple, qui vit sur des hôtes variés, se rencontrent dans la cavité buccale, ou au voisinage de cette cavité. *Caligus minutus* vit dans la cavité buccale du Bar, *Caligus pelamydis* dans la cavité buccale du Maquereau. Le genre *Lepeophtheirus* a un habitat plus varié. Si *L. thompsoni* ne se rencontre que dans la cavité branchiale du Turbot, *L. pectoralis* se déplace sur l'épiderme de divers Pleuronectes, particulièrement *P. flesus*, et les femelles adultes se logent sous les nageoires pectorales, d'où leur nom, et *L. salmonis*, grande espèce noirâtre, se fixe en un point absolument quelconque tête, ventre, dos, queue, nageoires, des Truites de mer (*Trutta maritima*).

Quelques mots maintenant sur le cycle des Caligides, cycle qui s'effectue entièrement sur le même hôte.

Les œufs contenus dans les deux sacs ovigères, se développent en donnant des nauplii n° 1, typiques, à 3 paires d'appendices. Ces nauplii vont muer immédiatement à la sortie même de la coque ovigère. A la suite de cette deuxième mue, nous

avons encore un stade nauplius, mais *nauplius n° 2* très semblable au premier. Cependant, les deux premiers appendices  $an_1$ , se placent à ce moment parallèlement l'un contre l'autre, pointant vers l'avant, lors de la natation. Je n'ai constaté aucune différence morphologique entre nauplius n° 1 et nauplius n° 2. C'est ce nauplius n° 2 qui, à mon avis, va se fixer sur le Poisson et cela grâce aux deux premiers appendices  $an_1$ , qui feront office de perforateur. Je n'ai pas observé cette fixation, malheureusement.

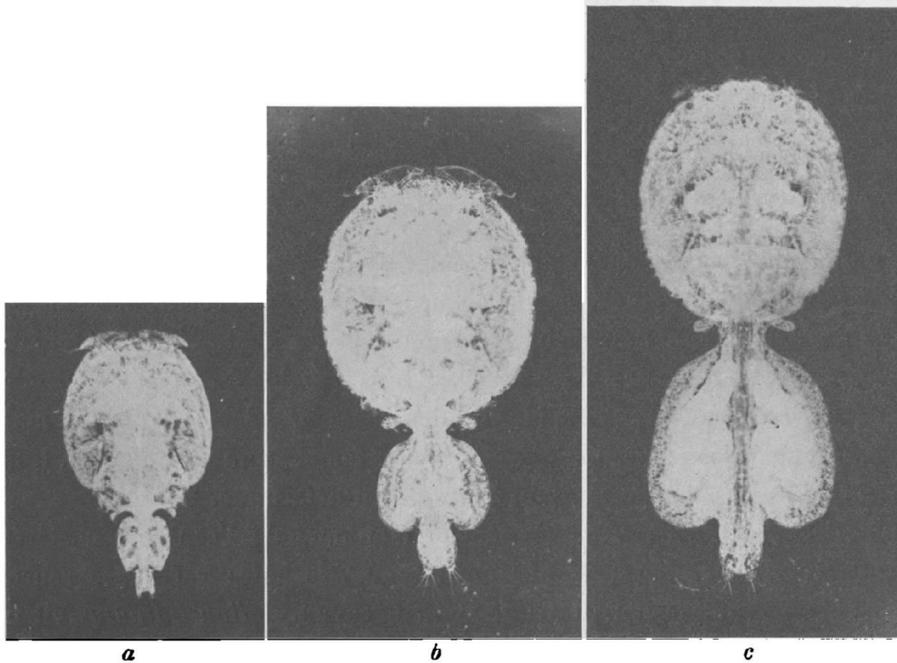


Fig. 80. — Grandeur comparée de trois *Lepeophtheirus pectoralis*.

*a*, mâle adulte ; *b*, jeune femelle immature (longueur du segment génital 900  $\mu$ ) ; *c*, femelle adulte. Segment génital distendu par les ovocytes en vitellogénèse (longueur du segment génital 1800  $\mu$ ).

Le stade suivant, observé, est le stade *métanauplius* à peine plus grand, 750  $\mu$  ; la longueur du nauplius était de 500  $\mu$ . Sa forme est tout à fait caractéristique, avec segments abdominaux et furca bien dégagés.

Les premiers appendices ( $an_1$ ) du métanauplius sont particulièrement intéressants. Ils sont placés parallèlement à l'extrémité rostrale du Copépode et pénètrent directement dans l'écaille ou la nageoire du Poisson. Ces appendices peuvent se briser facilement lors de la manipulation du métanauplius, en cours de montage, dans le baume. J'ai l'impression très nette, que ces extrémités sont creusées d'un étroit

canal débouchant à l'extérieur, c'est-à-dire dans l'écaille à la pointe même de l'appendice. Ces appendices joueraient en quelque sorte le rôle de chélicères, et le métanauplius pourrait ainsi se nourrir par osmose. Les deux appendices *an*<sub>1</sub> formeront, par la suite, la glande frontale. Notons que le Poisson réagit de son côté, en formant un tissu conjonctif, de nature kystique, autour des deux appendices perforateurs.

Après une ou plusieurs mues, le métanauplius se transforme sur place en stade *Chalimus*, ou cyclopoïde fixé, et ce, grâce à l'organe frontal. Après un certain nombre de mues, le *Chalimus*, perdant son organe frontal, devient libre et erre sur l'épiderme du poisson. Les glandes génitales du mâle et de la femelle, déjà bien développées au stade *Chalimus*, terminent leur développement, le segment génital se différencie et les Caligides deviennent adultes.

Notons que la différenciation des sexes, impossible au stade *Chalimus*, difficile chez les jeunes Caliges libres, se fait au contraire avec une extrême facilité, si on considère les adultes. A ce dernier stade, il existe un dimorphisme sexuel très poussé. Le mâle reste petit, avec segment génital circulaire. La femelle par contre, deux fois plus grande, possède un volumineux segment génital.

L'accouplement se fait au stade libre, entre un mâle adulte et une très jeune femelle immature. On trouve souvent de tels couples de Caliges qui errent sur le Poisson, le mâle serrant fortement, par deux griffes, le fin pédicule reliant chez la femelle le céphalo-thorax au segment abdominal.

Le mâle, avant de déposer son spermatophore, devra cependant attendre une mue spéciale de la femelle, *mue précopulatrice*, phénomène que nous retrouvons également chez les Lernéides.

Les très jeunes femelles, prises isolément, se différencient difficilement des jeunes mâles de même taille. Il n'existe pas, pour ces stades, de critères morphologique et histologique bien nets. La glande ovarienne peut très bien simuler un jeune testicule, les premiers stades goniaux leptoténiques, pachyténiques, étant absolument identiques chez les deux sexes.

Chez la femelle adulte, l'ovaire ne ressemble en aucune façon à l'ovaire jeune ; les stades goniaux, leptoténiques, pachyténiques ont disparu, on y trouve, en revanche, des phénomènes d'amitoses par fragmentation de polykaryons, phénomènes que nous étudierons en détail, plus loin.

Au moment de la copulation, le mâle dépose son spermatophore sur les orifices sexuels de la femelle, et les spermatozoïdes passent dans les réceptacles séminaux. Le spermatophore vide tombera par la suite, mais seulement quand la femelle aura acquis son complet développement, et sans doute à la suite d'une mue.

## 2. SPERMATOGÉNÈSE CHEZ *LEPEOPHTHEIRUS PECTORALIS*

a. *Anatomie de l'appareil mâle.* — L'appareil mâle comprend deux testicules, glandes ovoïdes, situés en position antéro-dorsale, de part et d'autre de la grosse masse nerveuse formée par les ganglions cérébroïdes.

On peut distinguer, dans chaque testicule, trois zones nettement séparées : 1° la zone goniale, 2° la zone à spermatocytes I, 3° la zone à spermatocytes II, spermatoïdes et cellules avortées.

Sortant de chaque testicule, un long spermiducte descend directement vers le segment génital, trace dans ce dernier segment deux méandres opposés, et débouche dorsalement dans le réservoir séminal correspondant. Les parois du spermiducte, très épaissies au niveau du segment génital, sont constituées par un syncytium de nature glandulaire.

Les deux réservoirs séminaux, ovoïdes, ont leur paroi épaisse, à double couche chitineuse. Dans chaque réservoir, et placée excentriquement, se trouve une boule sphérique, formée par une substance réfringente et transparente, de ce fait très visible sur le matériel vivant. Cette boule très chromophile, vis-à-vis des colorants basiques, se constitue par le dépôt régulier, autour d'un centre, d'éléments avortés en pycnose (Voir *Eléments avortés*, au cours de la spermatogénèse, p. 369).

Sur la face ventrale de chaque réservoir, en oblique, se trouve une longue fente d'expulsion, fente difficile à voir, formée de chitine molle et plissée.

Le contenu des deux réservoirs pourra ainsi être expulsé d'un seul coup, en totalité. Je n'ai pu élucider l'origine de l'enveloppe spermatophore. En tous cas, chaque réservoir séminal donnera une moitié du spermatophore, formation impaire mais d'origine double.

### b. *Etude cytologique du testicule.*

*Centre de prolifération (= Groupe gonial).* — A la partie inférieure du testicule, à l'extrémité du grand axe de cette glande elliptique, se trouve le bloc ou groupe gonial.

Difficilement analysable dans les coupes colorées à l'hématoxyline au fer, la structure de ce bloc très sidérophile, se laisse déjà mieux analyser dans les coupes colorées à l'hémalun bien différencié. Mais c'est la coloration de Volkonsky (Fuchsine acide, Azur de méthylène) qui met le mieux en évidence la véritable structure de cette zone (*Fig. 81*).

Les gonies chromatiques, peu nombreuses (leur nombre est inférieur à 10), sont

logées dans une petite cavité formant l'apex du testicule. Quelques cellules sont isolées, mais les autres se groupent, se soudent et forment un bloc gonial, très irrégulier d'ailleurs. Le cytoplasme de toutes ces cellules groupées ou séparées est extrêmement réduit. A la périphérie de ces cellules chromatiques, on peut observer nettement des encroûtements fuchsinophiles. La chromatine, en réseau serré, est peu analysable.

Au voisinage du groupe gonial, se trouvent des gonies au stade prochromosomes et aussi les stades intermédiaires entre ce dernier et le stade gonie chromatique.

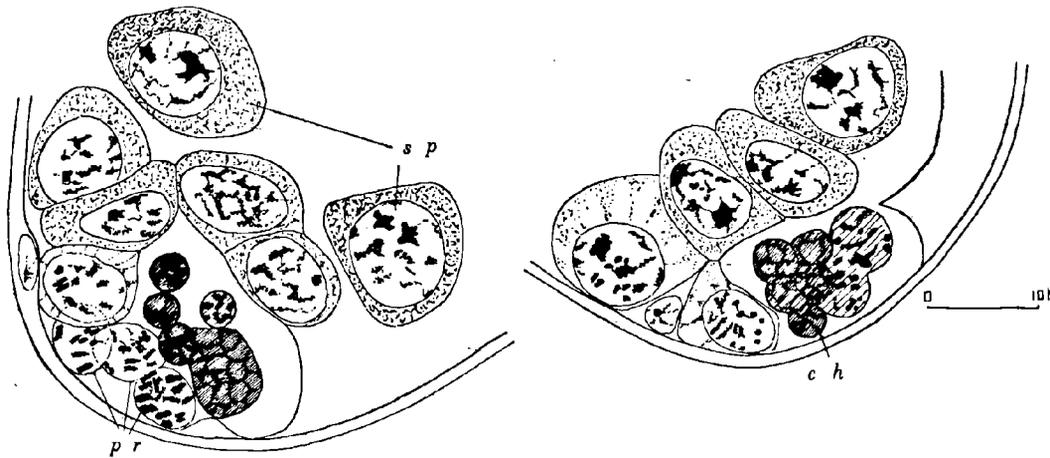


Fig. 81. — *Lepeophtheirus pectoralis* mâle adulte. Apex des testicules, montant le nid ou bloc gonial. *sp*, spermatogonies au stade quiescent; *pr*, stade prochromosomes; *ch*, spermatogonie primordiale chromatique.

Ces stades intermédiaires sont souvent accolés au groupe gonial, qui se présente ainsi sous l'aspect d'un bloc spumeux.

Le stade à prochromosomes, stade de pseudodiacinèse des auteurs, montre des prochromosomes doubles. Puis nous trouvons des aspects intermédiaires entre le stade prochromosome et le stade gonie primaire quiescente.

Notons que tous ces aspects : groupe gonial, gonies primordiales qui se détachent, stades à prochromosomes, gonies primaires quiescentes, se retrouvent intégralement chez la femelle. C'est même dans l'ovaire de la jeune femelle, qu'il est possible de faire avec sécurité une étude sériée des stades, et c'est donc au chapitre Ovogénèse que j'en donnerai une étude et une figuration plus détaillées.

*Spermatogonie primaire.* — A l'état quiescent, stade qui peut durer assez longtemps chez le jeune individu, elles se présentent sous forme de grosses cellules,

dont le noyau renferme un ou deux grands nucléoles en relation directe avec le réseau chromatinien. Leur cytoplasme est assez abondant (*Fig. 82*).

Les spermatogonies primaires peuvent, par mitoses normales, donner des spermatogonies secondaires, nettement plus petites (*Fig. 83*). Je ne pense pas qu'il y ait une deuxième division donnant des spermatogonies tertiaires. Les spermatogonies secondaires entreraient directement en méiose.

Les phénomènes de la méiose que je vais étudier maintenant, se compliquent du fait même de la structure double, avec « Querkerbe », du chromosome de Copépode. En général, tous les chromosomes de Copépode possèdent cet hiatus achromatique, sauf un seul, lequel est, selon MATSCHEK l'hétérochromosome, et qui, pour KORNHAUSER, n'est que le chromosome *s* simple. Il faut bien dire que s'il existe vraiment un hétérochromosome, ce dernier ne présente pas, comme celui des Hémiptères et Orthoptères, une hétéropycnose aux stades correspondant à la pachyténie et la strepsiténie, hétéropycnose si caractéristique de cet hétérochromosome.

*Stade préleptotène (Fig. 84).* — Les spermatogonies secondaires, ou peut-être même tertiaires, de taille très inférieure à celle des spermatogonies primaires, entrent en méiose. Leur volume augmente, comme à toute prophase. Le réseau chromatinien s'organise en chromosomes filiformes, coudés de nombreuses fois en ligne brisée, et très enchevêtrés. Il existe quelques points de condensation, ayant l'aspect de prochromosomes. A ce moment, l'on peut dénombrer deux ou trois petits nucléoles, qui vont se rapprocher et se fusionner en un seul.

*Stade leptotène (Fig. 85, 86, 87).* — Le diamètre du noyau augmente encore. Le réseau formé par les chromosomes coudés se condense, abandonnant certaines régions. La centrotaxie apparaît ainsi, avec polarisation du noyau. Les filaments leptoténiques commencent leur raccourcissement et chaque chromosome se condense au maximum, tout en s'épaississant. En somme, un prochromosome double se condense en un chromosome court ne montrant plus d'hiatus, de « Querkerbe ».

Si le stade pachytène avec synapse, existait vraiment, ce que je ne crois pas, il faudrait le placer *avant* le stade de contraction, au stade présenté par la figure 88, où les chromosomes paraissent maillés.

Notons encore au stade leptotène, la présence d'un nucléole persistant et remarquons que, parfois, vers la fin de ce stade, une portion de chromatine s'isole du reste de la masse principale, et représente peut-être l'hétérochromosome.

*Stade de contraction ou synizezis (Fig. 89, 90).* — La connaissance approfondie du même stade chez la femelle facilite beaucoup la compréhension du synizezis.

On ne peut compter ici le nombre de chromosomes ramassés et rassemblés vers

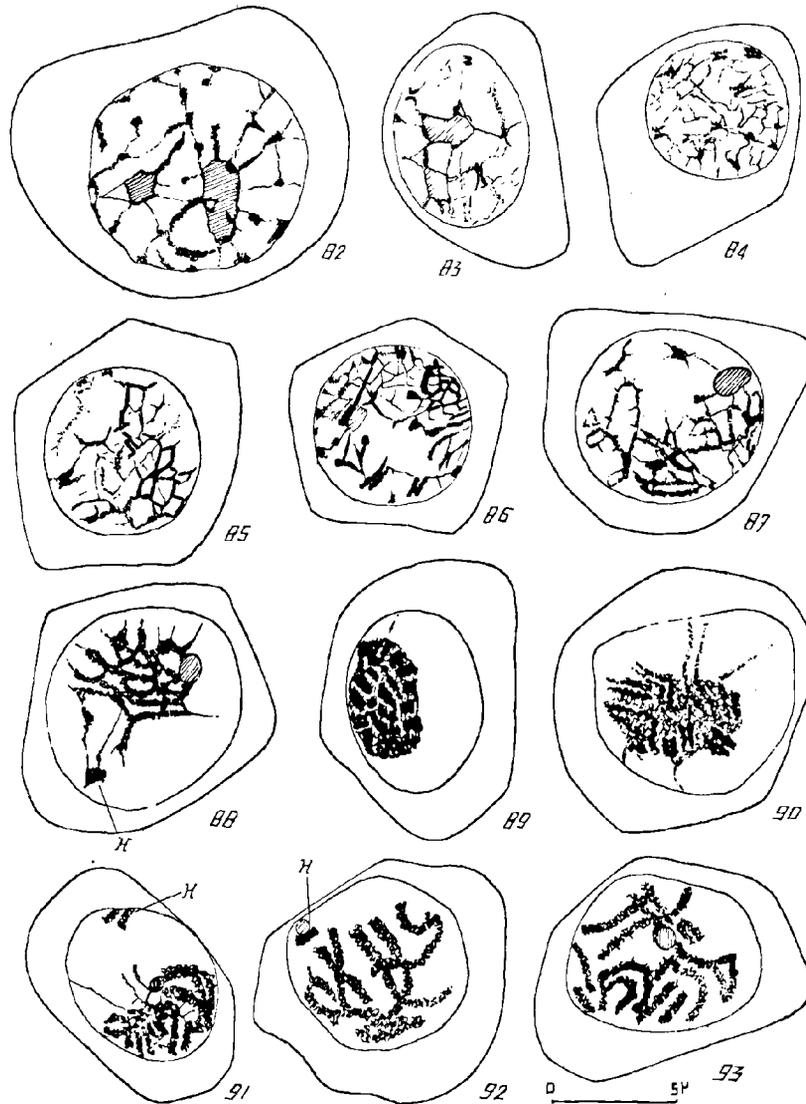


Fig. 82 à 93. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Spermatogénèse.

82, Spermatogonie primaire quiescente. — 83, Spermatogonie secondaire quiescente. — 84, Début de leptoténie. Des prochromosomes apparaissent nettement. — 85, 86, 87, Leptoténie et début de la contraction. — 88, Contraction. Aspect maillé des chromosomes qui se condensent. — 89, Contraction maximum. — 90, Contraction maximum : 8 couples visibles représentant les  $2n$  chromosomes. — 91, Début de décontraction :  $2n$  chromosomes dont 1 hétérochromosome double. — 92, Début de décontraction : la fissuration longitudinale des  $2n$  chromosomes existe à ce stade, qui simule la pachyténie. 93, Même stade.

un pôle du noyau. Il existerait cependant 8 groupes de 2 chromosomes. On constate en tous cas un simple rapprochement des conjoints sans synapse véritable.

A ce stade de contraction le nucléole persiste encore, mais il est très petit et sphérique, perdu dans la masse de chromatine condensée. Signalons la présence, au pôle opposé au pôle de condensation, d'une calotte polaire fuchsinophile : c'est le « nuclear cap » de KORNHAUSER.

On retrouve à ce stade, mais dans certains cas seulement, le petit amas de chromatine isolé déjà au stade leptotène, et qui est peut-être un hétérochromosome (*Fig. 91*).

*Stade de décontraction (Fig. 91, 92, 93, 94).* — Les  $2n$  chromosomes, raccourcis au maximum au stade précédent, vont se décontracter et s'allonger, tout en restant épais : en effet, il existe une fissuration longitudinale, fissuration née au stade synizezis. Ces filaments épais ont été pris souvent, chez les Copépodes, pour de la pachyténie. C'est le cas des auteurs qui admettaient le schéma parasyndétique. Les auteurs qui ont admis le schéma métagyndétique n'ont pas fait cette confusion. En réalité, il n'y a, chez *Lepeophtheirus*, ni méta, ni parasyndèse, les chromosomes de chaque couple tout en voisinant restent complètement indépendants. Ils ont toutefois une tendance à se placer parallèlement.

*Stade de repos préstrepsiténique.* — Ce stade qui existe chez les Hémiptères, Orthoptères, Batraciens, caractérisé par un gros nucléole et des chromosomes vacuolisés et dispersés, n'existe pas ici. La spermatogénèse est donc du type accéléré.

*Stade strepsiténe.* — Les 8 couples précédents vont montrer des phénomènes d'enjambement des conjoints, c'est-à-dire du « crossing over » (*Fig. 95*), phénomène important dont nous connaissons la portée et l'intérêt dans les théories de l'hérédité.

*Stade de raccourcissement strepsiténique (Fig. 96).* — Les filaments strepsiténiques se raccourcissent et se séparent. Un couple strepsiténique donnera deux demi-couples strepsiténiques raccourcis. Ces demi-couples représentent les  $2n$  chromosomes.

*Stade de la diacinèse (Fig. 97, 98, 99).* — Ces demi-couples strepsiténes entrent en diacinèse, c'est-à-dire se dédoublent longitudinalement. Je ferai remarquer, et j'insiste, que ce dédoublement a été préparé au stade synizezis, et qu'une fissuration se manifeste et persiste à la suite de ce stade. Remarquons que les chromosomes conjoints, dédoublés maintenant, voisinent toujours, mais leur distance et leur orientation réciproques sont très variables. On peut compter ainsi 15 groupements doubles, le quinzième étant le chromosome *s* simple, ou hétérochromosome. Notons qu'un

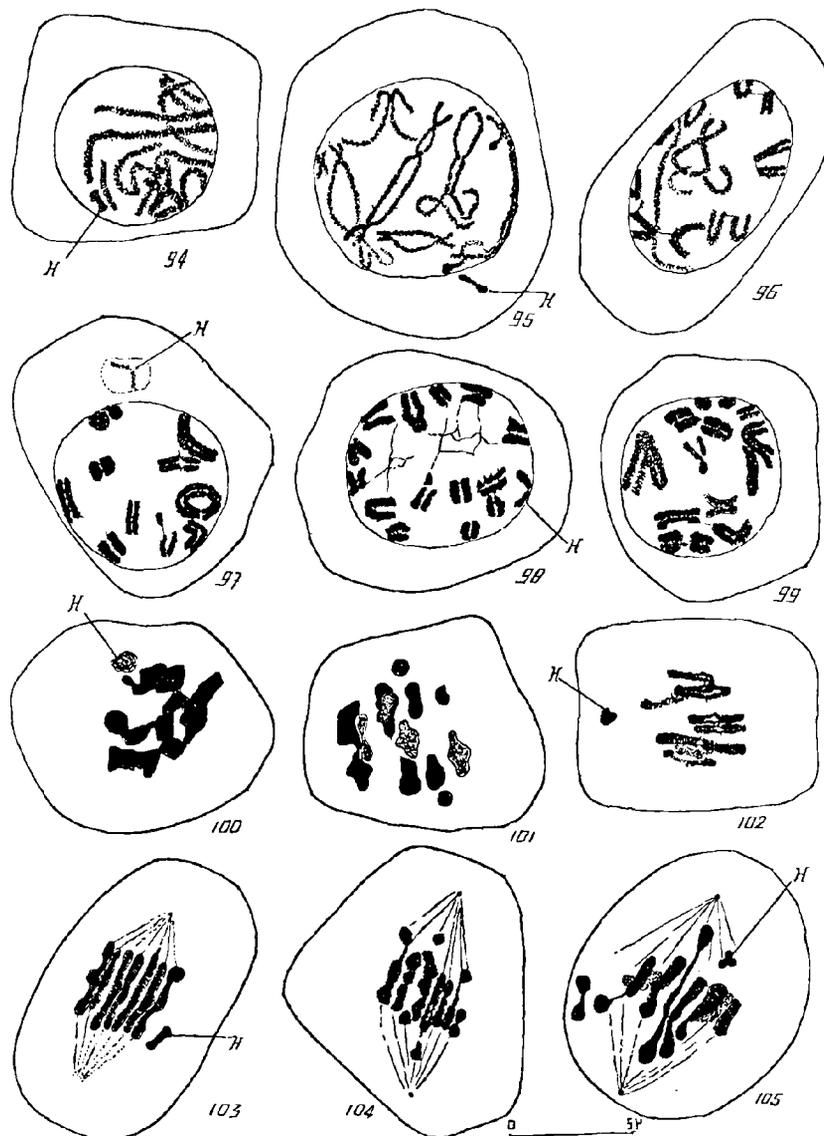


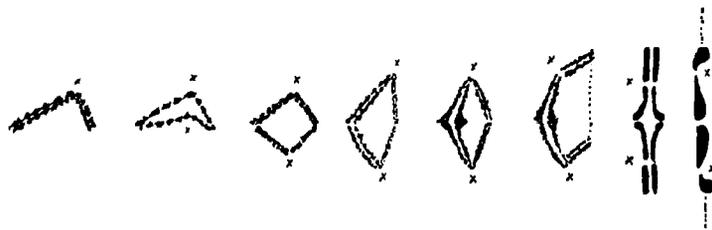
Fig. 94 à 105. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Spermatogénèse (suite I).

94, Décontraction « synaptique » maximum. Hétérochromosome *H* visible. — 95, Strepsiténie. — 96, Raccourcissement et séparation des deux filaments strepsiténes. — 97, Diacynèse : chaque filament strepsiténe raccourci se divise en deux. La fissuration a été préparée au stade de contraction. — 98, Diacynèse. Formation des tétrades. On remarque que les composants tétradiques ne sont pas en contact. Il y a 15 composants équivalents à 7 tétrades + la diade *s* simple. — 99, Même stade. Rapprochement des composants tétradiques. — 100, Stade de la couronne prémétaphasique (concentration métaphasique). Cette couronne est ici peu régulière. — 101, Mise en plaque. — 102, Métaphase I. Disposition des tétrades perpendiculairement au plan de l'équateur. Le chromosome *s* ou hétéro en dehors de la plaque. — 103, Métaphase I. — 104, Métaphase I : la division va se faire avec difficulté. — 105, Même stade.

hétérochromosome semble parfois être expulsé dans le cytoplasme au stade pré-strepsitène (*Fig. 95 et 97*).

Deux groupements doubles conjoints vont, par la suite, se rapprocher et former une tétrade. Ces tétrades ont été appelées ditétrades par les auteurs spécialistes de Copépodes (KORNHAUSER, MATSCHECK, HEBERER et autres), car ces auteurs ont tenu compte de l'hiatus achromatique ou « Querkerbe » (*Fig. 106*). Dans notre matériel *Lepeophtheirus*, il est très difficile, sinon impossible, de mettre en évidence cet hiatus et par conséquent la structure en ditétrades.

*Stade de la prémétaphase ou de condensation métaphasique (Fig. 100).* — Ce stade, qui peut s'étudier très bien chez les Hémiptères, où l'on assiste à la formation de la couronne moniliforme, se caractérise en général par une condensation des tétrades avec accollement circulaire. Ces figures, en chapelet chez les Hémiptères,



*Fig. 106.* — Schéma de l'élaboration des « ditétrades » chez *Hersilia apodiformis* d'après KORNHAUSER (du stade pachytène au stade métaphase I). × « Querkerbe ».

se compliquent ici du fait de la soudure difficile des deux conjoints dédoublés, c'est-à-dire de la formation difficile des tétrades (*Fig. 101*).

*Stade de la métaphase (Fig. 102, 103, 104, 105).* — Les groupements s'individualisent et prennent leur place définitive dans le plan équatorial. Les grandes tétrades présentent un aspect bien caractéristique en forme d'haltères allongés, avec renflement central. Les petites tétrades ont l'aspect d'haltères simples.

Les groupements tétradiques se disposent perpendiculairement à la plaque métaphasique. Nous verrons que, au cours de l'ovogénèse, pour cette même plaque I, l'aspect est complètement différent, les groupements se couchant tangentiellement à la plaque. KORNHAUSER, sans signaler ce point, l'a cependant bien figuré dans son travail sur *Hersilia apodiformis* (*Arch. für Zellforschung*, 1915, planche XXIX, fig. 29, 50 et 51).

Parfois un petit chromosome se place en dehors de la plaque (*Fig. 107*) : c'est le chromosome s, qui pourrait s'identifier ainsi avec l'hétérochromosome.

*Anaphase (Fig. 108).* — La division se produit, mais difficilement et peu régu-

lièrement. Les tétrades s'allongent, se déforment, des tractus relient les chromosomes qui se séparent. La disposition perpendiculaire à la plaque devrait cependant faciliter la séparation, mais en réalité tout se passe comme s'il y avait

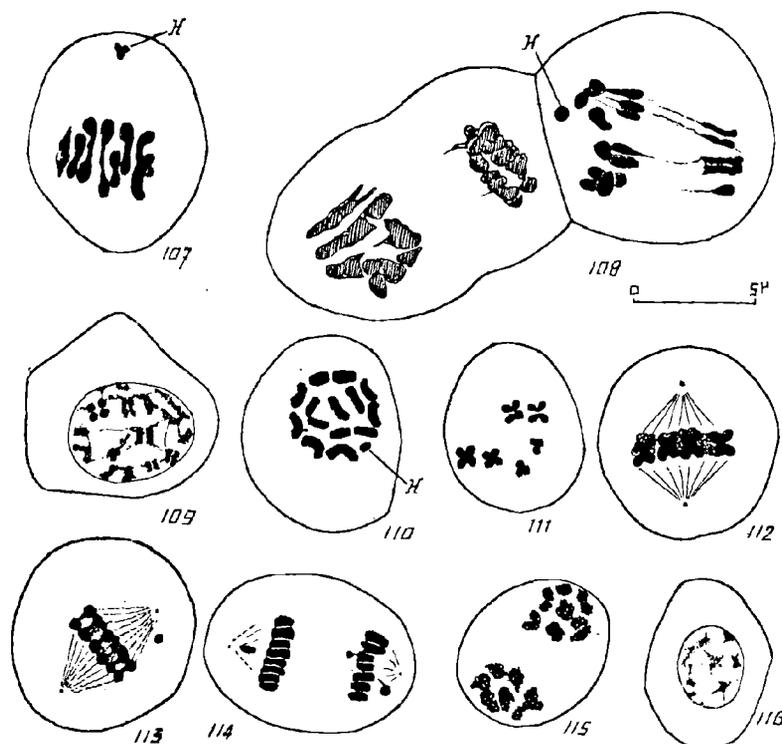


Fig. 107 à 116. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Spermatogénèse (suite II).

107, Métaphase I montrant la précession polaire de l'hétérochromosome. — 108, Anaphase I (elle se fait difficilement). — 109, Interphase quiescente. — 110, Stade de la couronne prémétaphasique (concentration métaphasique). Les deux composants de chaque « dyade » sont nettement séparés. On peut compter 15 bâtonnets chromatiniens correspondant à 7 « dyades » +  $s = H$ . — 111, Stade de la mise en plaque II. Dyades simulant des tétrades. — 112, Métaphase II. Disposition des éléments tangentielle au plan de l'équateur. — 113, Métaphase II. Autre disposition des chromosomes perpendiculairement à l'équateur. — 114, Anaphase II. — 115, Fin d'anaphase II. — 116, Spermatide.

glissement tangentiel de chromatine selon le schéma de la fig. 261. Cette division est une phase des plus critiques dans l'évolution du spermatocyte. Nous verrons qu'elle est le point de départ d'éléments avortés qui se mêleront par la suite aux spermatides.

*Interphase.* — Il existe après la télophase I, un stade interphasique quiescent

(Fig. 109). La chromatine reprend l'aspect de prochromosomes doubles, avec tractus chromatiniens.

*Prophase II.* — La chromatine s'organise en chromosomes séparés.

*Mise en plaque II, Condensation métaphasique* (Fig. 110). — Ce stade, qui précède de peu le stade de métaphase II, est caractérisé par une concentration de chromosomes dans le plan équatorial. Nous devons, à ce moment, trouver les « dyades », selon la terminologie de WILSON. En réalité, et de même que les

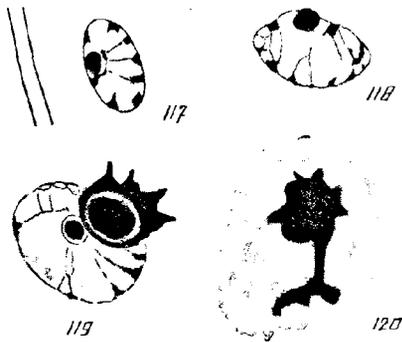


Fig. 117 à 120. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Mâle. Noyaux du tissu interstitiel du testicule.

117, Noyau jeune. — 118, Noyau avec nucléole très latéral. — 119, Extrusion nucléolaire. — 120, Substance extrusée : substance fuchsinophile persistante + substance azurophile qui diffuse (acide nucléique).

composants de chaque tétrade avaient une grande tendance à former deux groupes distincts, les deux composants de chaque dyade ne se réunissent pas. C'est ainsi que l'on trouve une plaque prémétaphasique montrant quinze chromosomes représentant sept dyades. Le quinzième chromosome est le chromosome *s* qui, au stade précédent, n'avait formé qu'une dyade, et, après une division I présumée équationnelle, est maintenant simple, et ne se divisera plus.

*Métaphase.* — Les chromosomes désaccouplés au stade précédent, vont s'accoupler de nouveau (Fig. 111), et vont se placer circulairement dans la plaque équatoriale. On les trouve installés soit perpendiculairement au plan de l'équateur (Fig. 112), soit tangentiellement à ce même plan (Fig. 113), sans que l'on puisse préciser quelle est la disposition qui précède l'autre.

*Anaphase* (Fig. 114). — La séparation des chromosomes se fait normalement et facilement cette fois. Il est difficile de dire ce que devient le petit chromosome *s*, hétérochromosome. Il semble qu'il subisse une précession polaire, mais les figures anaphasiques ne sont pas démonstratives.

*Télophase* (Fig. 115). — La télophase est régulière et les spermatides se forment (Fig. 116). Je n'ai pas vu, chez *Lepeophtheirus*, le corps fusiforme signalé à ce stade comme l'hétérochromosome, par KORNHAUSER, chez *Hersilia*.

*c. Tissu interstitiel.* — Le tissu interstitiel du testicule de *Lepeophtheirus pectoralis* est peu abondant. On le trouve surtout près des parois testiculaires et dans la 3<sup>e</sup> zone de la glande, où ce tissu s'insinue entre les spermatides. Il est formé par des cellules du type conjonctif, cellules souvent isolées et d'aspect assez caractéris-

tique : leur nucléole est latéral et fait souvent hernie au dehors de la membrane nucléaire (Fig. 117-118). La chromatine des cellules interstitielles forme des amas périphériques reliés par un réseau chromatinien normal. Le nucléoplasme est très clair.

Ces cellules donnent de fortes extrusions nucléolaires, fait important, et qui montre qu'elles sont le siège d'une activité remarquable (Fig. 119). Les substances extrusées sont très fuchsinophiles et gonflent rapidement, tout en laissant diffuser une substance azurophile (Fig. 120). Ces phénomènes d'extrusion sont analogues à ceux décrits à propos des cellules ovocytaires de *Chondracanthus*. Les spermatogonies et spermatoocytes ne donnent pas de semblables extrusions.

Notons également que les cellules interstitielles peuvent se multiplier par amitose et que certains de leurs noyaux (noyaux âgés) peuvent avoir la réaction

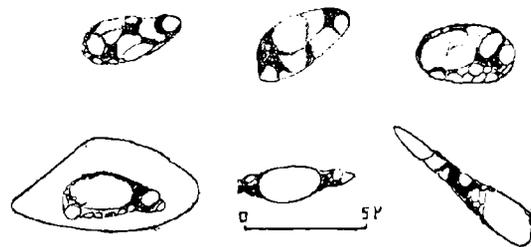


Fig. 121. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Quelques stades de la spermiogénèse, dans le testicule même.

fuchsinophile nucléoplasmique, réactions communes aux noyaux âgés de tous les tissus, excepté le tissu gonial.

d. *Spermatides et spermatozoïdes* chez *L. pectoralis*. — Nous avons vu précédemment que la spermiogénèse, chez *Lepeophtheirus pectoralis*, commence au cours de la descente des spermatides dans le spermiducte, et qu'elle se termine dans le réservoir séminal.

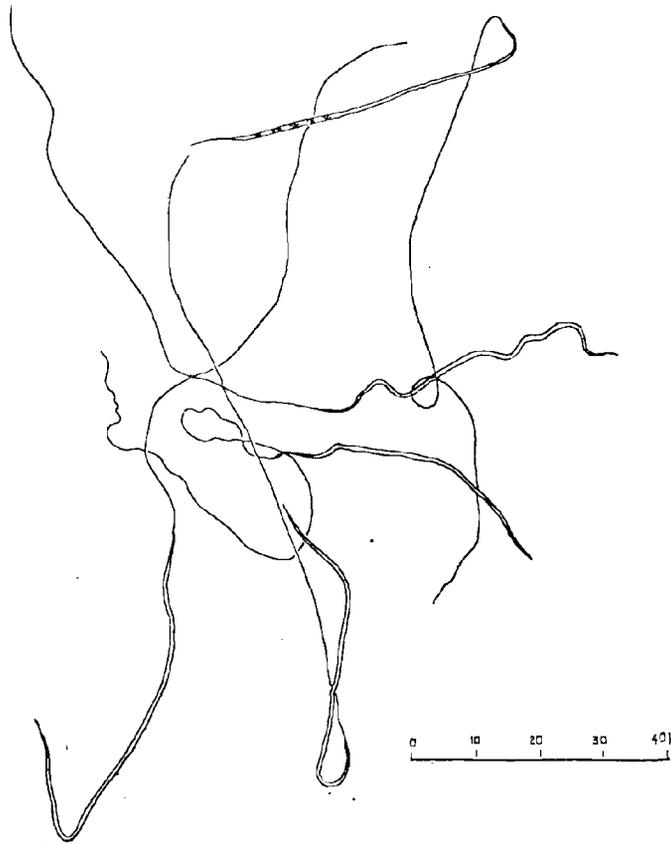
Chez *L. salmonis*, espèce chez laquelle le testicule est volumineux et les éléments sexuels très petits, la spermiogénèse commencera dans la troisième zone du testicule.

La spermatide se présente avec un noyau ovoïde, à chromatine spumeuse, en réseau (Fig. 121). Le réseau se condense et laisse apparaître un grand vide central au milieu du noyau. Le noyau s'allonge dès ce moment et prend une forme naviculaire, avec chromatine spiralée. L'allongement se poursuit et la queue du spermatozoïde se développe beaucoup.

Comme les coupes dans le réservoir séminal ne peuvent que nous renseigner

imparfaitement sur la structure et les dimensions des spermatozoïdes, j'ai fait l'étude de ces éléments au moyen de frottis de réservoir séminal (*Fig. 122*).

Le spermatozoïde est très long. Voici quelques numérations :  $L = 173 \mu$ ,  $153 \mu$ ,  $161 \mu$ ,  $150 \mu$ ,  $176 \mu$ . Moyenne,  $L = 163 \mu$ .



*Fig. 122.* — Spermatozoïde de *Lepeophtheirus pectoralis*. D'après frottis, longueur moyenne  $163 \mu$ .

La longueur de la tête du spermatozoïde est égale à un peu plus du tiers de la longueur totale, soit  $57 \mu$  pour un spermatozoïde de longueur  $150 \mu$ . La queue est filiforme.

Il est difficile de démontrer une structure spéciale dans la tête des spermatozoïdes, tête qui se colore intensément, la chromatine cependant semble se distribuer en ponctuations se succédant à distances égales.

### 3. LES ÉLÉMENTS EN DÉGÉNÉRESCENCE AU COURS DE LA SPERMATOGÉNÈSE DE *LEPEOPHTHEIRUS*

a. *Historique.* — HEIDER (1879), étudiant le genre *Lernanthropus*, trouve, pour la première fois, des éléments en dégénérescence au cours de la spermatogénèse de ce Copépode parasite. Ces éléments, qu'il appelle « Austreibkörperchen », sont bourrés d'une substance « Austreibestoff », substance qui serait mucilagineuse, gonflant en présence d'eau.

MAC CLENDON étudie plus en détail ces éléments; dans une première note préliminaire publiée en 1906-1907, et dans une note définitive, en 1907. Les deux Copépodes étudiés furent *Læmargus muricatus* et *Pandarus sinuatus*, et le comportement des éléments avortés fut trouvé identique chez ces deux espèces.

Selon MAC CLENDON, ces éléments sont des *spermatides avortées*. La chromatine de ces éléments se condense, le noyau augmente de volume, et se distend, le protoplasme disparaît, entièrement absorbé par le noyau volumineux. Le suc nucléaire devient dense, homogène et se transforme graduellement en une substance qui prend les colorants plasmatiques, ces colorants sont d'ailleurs retenus énergiquement et résistent aux décolorations; la membrane nucléaire a disparu. Les éléments en dégénérescence gagnent le spermatophore (réservoir séminal), et se désintègrent, leur noyau sphérique quitte la cellule. Les éléments ainsi désintégrés se pressent les uns contre les autres en se déformant en polyèdres et donnent une couche continue, les noyaux expulsés formant souvent une autre couche à l'intérieur même de la première. Les spermatozoïdes restent en contact avec ces couches, dont les éléments joueraient pour MAC CLENDON le rôle d'éléments nutritifs.

Dans les spermatophores fixés depuis un certain temps, sur les femelles, ces cellules nutritives ont disparu, laissant une masse ressemblant à des parois cellulaires évacuées.

MAC CLENDON termine sa note en comparant ces éléments nutritifs à des éléments semblables, formés au cours de la spermatogénèse chez *Peripatus*.

En résumé, pour MAC CLENDON, les éléments avortés au cours de la spermatogénèse des Copépodes parasites, et dont le rôle est nutritif, sont des spermatides avortées: et « quoique par les méthodes employées aucune discrimination ne puisse être faite entre toutes les spermatides nouvellement formées, elles donneront des structures qui montreront de grandes différences ».

J'ai repris la question chez *Lepeophtheirus pectoralis*, en serrant de plus près le

problème de l'origine des éléments avortés, et en ajoutant la figuration indispensable, figuration absente dans le travail de MAC CLENDON.

b. *Éléments en dégénérescence. Cytologie.* — En réalité, les cellules avortées au cours de la spermatogénèse de *Lepeophtheirus pectoralis* ne proviennent pas de spermatides, comme l'admet MAC CLENDON pour *Læmargus* et *Pandarus*, mais bien de sper-

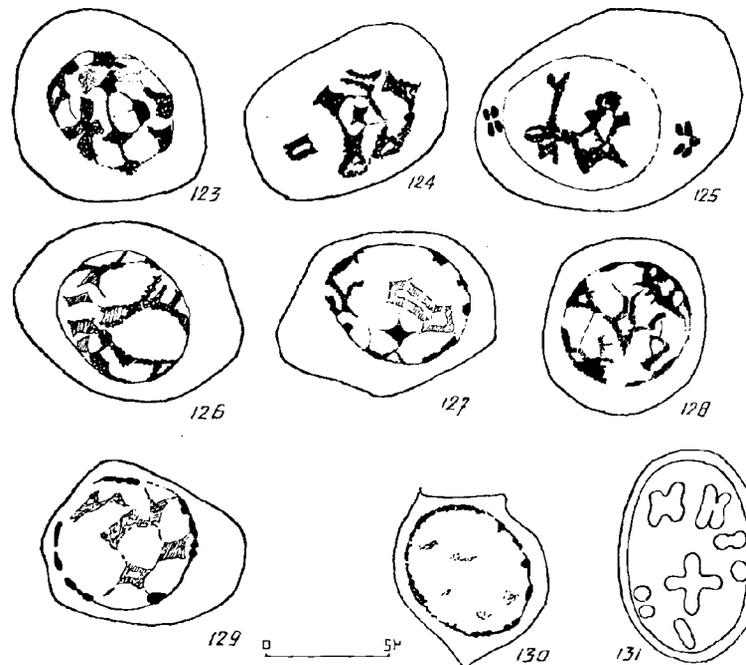


Fig. 123 à 131. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Spermatocytes II. Premiers stades de dégénérescence des éléments avortés.

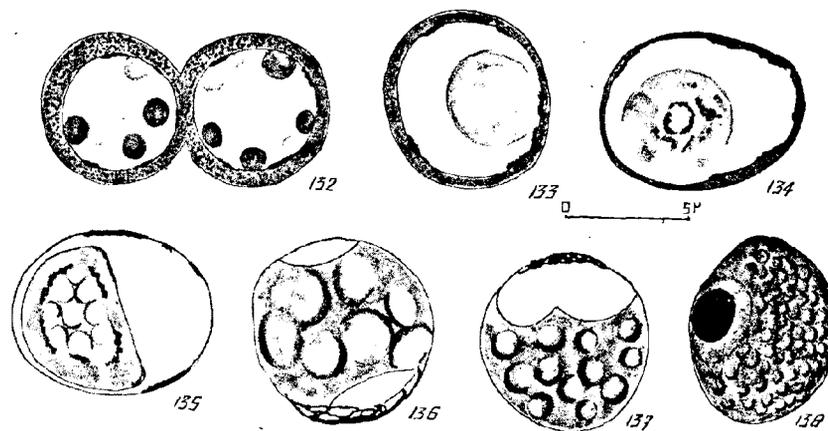
123, Interphase légèrement déséquilibrée. — 124, Interphase déséquilibrée avec chromosome surnuméraire ou peut-être hétérochromosome. — 125, Interphase très déséquilibrée. 2 chromosomes surnuméraires ? — 126, Interphase difficile. Chromatine dégénérée et visqueuse. — 127, 128, 129, Interphases déséquilibrées. Dégénérescence des chromosomes qui gagnent la périphérie. — 130, Élément avorté. Le noyau a presque absorbé le cytoplasme. Nucléoplasme presque optiquement vide. — 131, Élément avorté. Éléments intranucléaires simulant des dyades très gonflées et achromatiques.

matocytes interphasiques qui avortent au lieu de donner des spermatides (Fig. 123).

Nous avons dit plus haut que la formation des tétrades est laborieuse, de même que la mise en plaque I.

Par sa constitution même, cette plaque se divise difficilement et la montée des deux moitiés vers les pôles à l'anaphase ne se fait pas sans tractus chromatique à la traîne. De plus un hétérochromosome se montre parfois en dehors de la plaque

métaphasique et peut contribuer à une division difficile (*Fig. 124 et 125*). Le stade mitose I, est un stade critique, franchi avec difficulté et les deux spermatocytes II qui en résultent sont souvent anormaux et par suite dégèneront. Le repos interphasique pourra cependant être franchi avec plus ou moins de bonheur, mais la mise en « dyades » ne pourra se faire normalement. Ces « dyades » ne peuvent se dégager d'une chromatine dégénérée et rendue visqueuse (*Fig. 126, 127, 128*). La presque totalité de cette dernière forme un ensemble de gros filaments épaissis,



*Fig. 132 à 138. — Lepeophtheirus nectoralis. Pycnose progressive des éléments avortés*  
(Fixation Zenker-Formol).

*132*, Couple de spermatocytes II provenant d'une mitose I ratée. La chromatine périphérique a envahi tout le cytoplasme. Éléments nucléoplasmiques, légèrement fuchsinophiles et fluidifiés en sphérules par le fixateur. — *133*, Fluidification et agglomération des sphérules en une sphère unique très dure à couper. — *134*, Apparition de la zone centrale. — *135*, La zone centrale spumeuse s'étend et gagne toute la sphère. — *136, 137*, La zone spumeuse a tout envahi. La chromatine forme un réseau qui se condense. — *138*, Élément avorté à son entrée dans le réservoir séminal. *n*, sphérule chromatinienne azurophile encore ; *N*, noyau avorté, légèrement fuchsinophile.

informes et plus ou moins agglomérés, qui gagne la périphérie du noyau. Une fraction de chromatine, moins atteinte par la dégénérescence peut former quelques rares « dyades », mais ces dernières sont peu colorables, leur chromatine n'étant déjà plus normale (*Fig. 129*). Finalement, toute la chromatine devient périphérique et le noyau semble optiquement vide. A partir de ce moment, le noyau va gonfler fortement, et, par suite du gonflement, envahira le cytoplasme qui se réduira de plus en plus, la membrane nucléaire atteignant très vite la limite même de la cellule (*Fig. 130 et 131*).

Suivons maintenant l'évolution cytologique : 1° de la chromatine du spermatocyte II qui avorte et 2° de son nucléoplasme.

1° Le réseau périphérique de chromatine dégénérée se rassemble en plusieurs points, centres de condensation, ayant l'aspect de minces calottes sphériques. Ces calottes se réunissent progressivement en une ou deux calottes uniques, et finalement, finiront par former, comme nous le verrons plus loin, une seule sphérule chromatinienne. Cette ultime condensation se fera au cours de la descente des éléments avortés, dans le spermiducte.

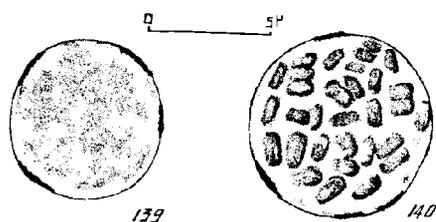


Fig. 139, 140. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Élément avorté quittant le testicule. ✓  
139, Fixation Flemming. — 140, Fixation  
Alcool-Formol-Acide acétique.

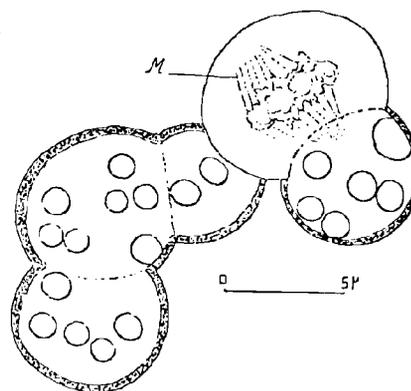


Fig. 141. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Éléments avortés.  
Fausse amitose résultant de l'accou-  
lement de spermatocytes II avortés. M,  
mitose I retardée et englobée (fixation  
Zenker-formol).

2° Nous avons dit que le contenu nucléaire de l'élément avorté est d'abord optiquement vide, mais rapidement quelques inclusions apparaissent (Fig. 132). Ces inclusions simulent des « dyades » gonflées, et non colorables ; puis elles augmentent en nombre rapidement et commencent à se teinter par l'hématoxyline au fer. Par la coloration de Volkonsky, elles prennent un rouge très pâle, très différent du rouge vif que prennent les nucléoles des autres noyaux. Les inclusions précédentes bourrent littéralement le noyau, qui se distend de plus en plus. Certains fixateurs (Zenker-formol) augmentent la fluidité des inclusions intranucléaires et les agglomèrent en une masse unique, sphérulaire, très dure, que le rasoir attaque difficilement et déplace même hors du noyau, lors des coupes (Fig. 133). La sphérule est colorée en brun après un Volkonsky. Puis, dans la masse centrale de la sphérule, une zone plus claire apparaît (Fig. 134). Cette zone gagne progressivement toute la sphère, en

devenant spumeuse (*Fig. 135*). A ce moment les éléments avortés gagnent le spermiducte où nous suivrons leur évolution.

Signalons ici que les éléments avortés cheminent souvent par paires. Cela n'a rien d'étonnant puisqu'ils proviennent tous deux d'une même division anormale. On trouve même parfois dans le testicule, plusieurs éléments côte à côte et formant chapelet. Cela est dû à la coalescence d'éléments avortés. Ceux-ci, ne l'oublions pas, perdent leur cytoplasme, gonflent énormément et les noyaux voisins arrivent ainsi en contact intime. Il arrive parfois que l'on trouve, au milieu d'un de ces chapelets, une mitose I interrompue. C'est ce que montre la figure 141. Quelle est la proportion d'éléments avortés par rapport au nombre de spermatides ? Il n'est pas possible de faire ce calcul chez *L. pectoralis*, où il n'y a pas un assez grand nombre d'éléments avortés dans le testicule. Le rapport est plus facile à trouver si on s'adresse à *L. salmonis*, espèce où la glande est volumineuse et les éléments petits. Le chiffre trouvé chez cette espèce est 36 0/0. On ne peut malheureusement rien déduire de ce chiffre.

*Descente des spermatocytes II avortés dans le spermiducte.*

Les spermatocytes II en dégénérescence (*Fig. 142*) descendent dans le spermiducte où on les retrouve, mélangés (*Fig. 143*) et souvent accolés aux spermatides en voie de spermiogénèse. Le spermiducte étant étroit, les gros éléments avortés, normalement sphériques, se déforment et s'allongent à leur passage.

On retrouve ces spermatocytes II plus bas, dans la zone glandulaire du spermiducte, zone située dans le segment génital.

A ce niveau, les spermatides se sont allongées, leurs noyaux forment un long fuseau, avec granulations sidérophiles spiralées (*Fig. 144*).

Quand les éléments avortés atteignent le réservoir séminal, leur faux noyau pycnotique termine sa condensation et la chromatine en dégénérescence forme une ou plusieurs boules chromatiques périphériques. Ces amas de chromatine visqueuse, finissent toujours par donner une seule sphérule condensée, possédant encore une certaine affinité pour les couleurs basiques, mais commençant à acquérir une fuchsinophilie légère.

Autour de la sphérule de chromatine pycnotique se trouve un halo optiquement vide, artefact dû à la fixation je crois (*Fig. 138*).

Le reste de l'élément est formé par une substance granuleuse ou plus exactement spumeuse, d'une fuchsinophilie plus ou moins franche, qui va s'atténuer par la suite.

Les parois du réservoir séminal (Fig. 145) sont constituées, par un syncytium qui sécrète une double couche de chitine : une couche interne de réaction fuchsinophile (chitine jeune) et une couche externe qui a les réactions de la chitine nor-

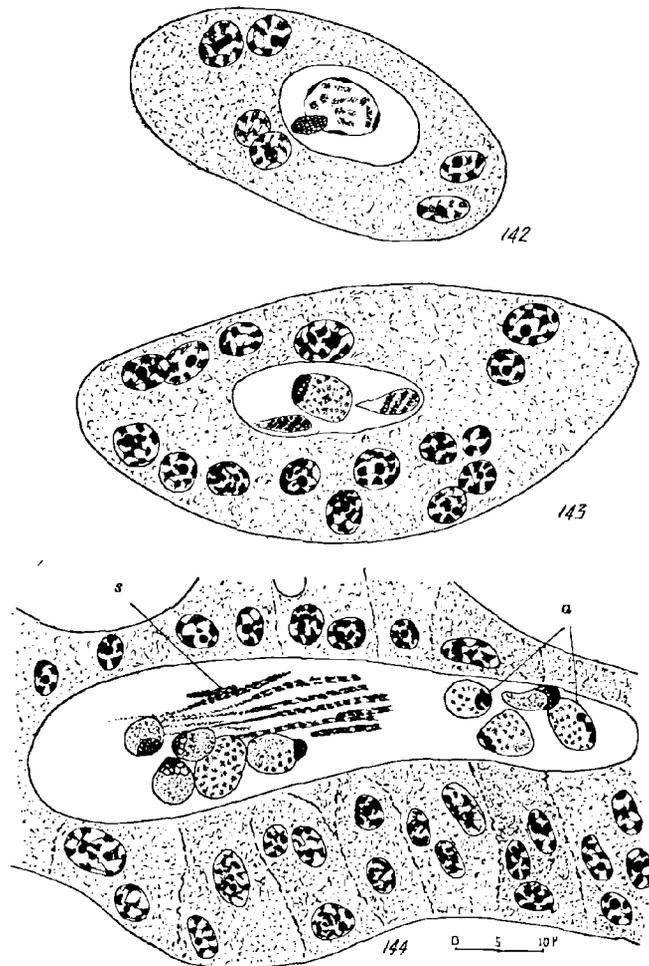
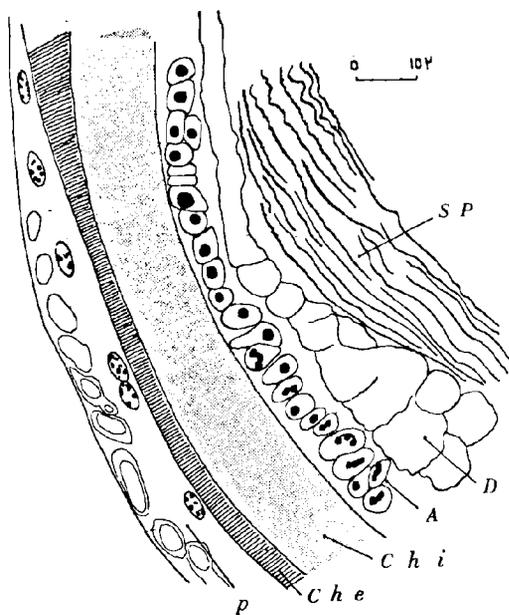


Fig. 142 à 144. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Spermiducte. Descente des produits.  
*s*, spermatide à différents stades de la spermiogénèse ; *a*, élément avorté. La paroi du spermiducte formée par des cellules multinucléées formant début de syncytium.  
 142, Début du spermiducte. — 143, Milieu du spermiducte. — 144, Partie terminale du spermiducte.

male (chitine vieille). Appliqués directement contre cette chitine externe, se trouvent les éléments avortés qui, comprimés, deviennent polyédriques et forment ainsi un revêtement continu. Ces éléments se désintègrent lentement à ce niveau : ils gonflent

d'abord, perdent leur chromaticité; leur faux noyau pycnotique se décolore également et se fond dans la masse de l'élément (*Fig. 146*).

Les éléments désintégrés sont parvenus à l'ultime stade de leur évolution, ils forment un dernier revêtement d'allure fondue qui enveloppe les spermatozoïdes. Ce dernier revêtement ne reste pas immobile. Il est animé d'un mouvement lent de cyclose qui l'agglomère par malaxage. Le centre de ce mouvement tourbillonnant est

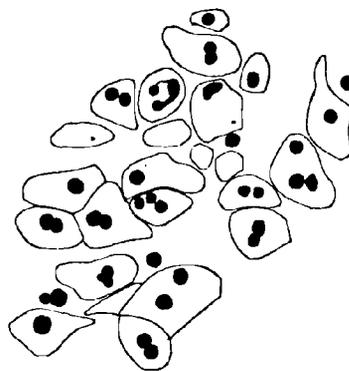


*Fig. 145.* — *Lepeophtheirus pectoralis*.

Paroi du réservoir séminal.

*p*, syncytium de la paroi; *Che*, chitine externe; *Chi*, chitine interne; *A*, couche formée par les éléments avortés; *D*, couche de désintégration de ces éléments; *SP*, spermatozoïdes.

situé excentriquement vers la partie supérieure du réservoir, sous l'entrée même du spermiducte (*Fig. 147, 148*). C'est là que peut se former une sphère qui possède les réactions de la dernière couche, mais réactions, vis-à-vis des colorants, plus



*Fig. 146.* — *Lepeophtheirus pectoralis*.

Stades de désintégration des éléments avortés, dans le réservoir séminal.

accentuées : sidérophilie très nette et assez faible fuchsinophilie. Cette sphère, très réfringente sur le vivant, augmente de volume couche par couche. Elle n'existe pas chez les jeunes mâles.

Et pour terminer ce chapitre une question se pose : les éléments avortés sont-ils des éléments nutritifs, comme le suggère MAC CLENDON ?

En premier lieu, ce sont des éléments qui avortent, qui meurent et se désagrègent. Le vocable cellule nutritive implique indubitablement vitalité même de la cellule. Si celle-ci meurt, elle n'est plus qu'un réservoir de substances complexes en

dislocation chimique, et ces substances ne sont pas forcément nutritives et absorbées telles quelles. En tout cas, au point de vue quantitatif, les éléments avortés ne disparaissent pas, ils gonflent simplement et une certaine fraction de leur masse peut même former une sphère dont le volume croît progressivement.

Je n'ai pas eu l'occasion de suivre le sort des éléments désintégrés, au moment de l'émission du spermatophore, émission que je n'ai pas observée.



Fig. 147. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Mâle. Photographie d'une coupe du segment génital passant par les deux réservoirs séminaux et montrant l'emplacement de la sphère réfringente et chromatique. G =  $\times 100$

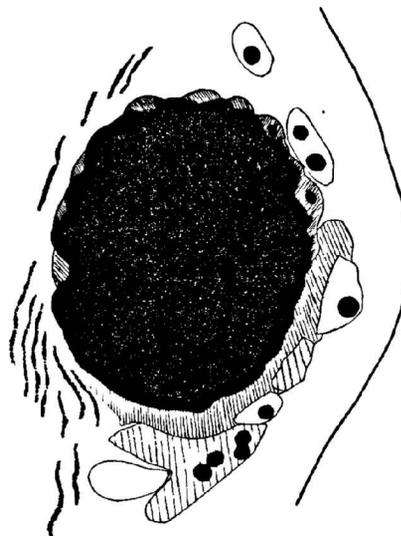


Fig. 148. — *Lepeophtheirus pectoralis*.  
Coupe de la sphère réfringente  
et chromatique.

Disons que, chez la Lernée, espèce où le spermatophore est fixé temporairement, durant un laps de temps très court, les spermatozoïdes passant très rapidement dans les réceptacles séminaux, je n'ai jamais observé la moindre trace d'éléments avortés dans les réceptacles de la femelle.

4. OVOGÉNÈSE CHEZ *LEPEOPHTHEIRUS PECTORALIS*

Si on examine sur coupes, l'ovaire d'une femelle adulte et l'ovaire d'une femelle immature, on trouve des aspects très différents. Pour comprendre l'ovaire de l'adulte et interpréter sans risques d'erreurs les stades qu'il présente, il était nécessaire de suivre les états antérieurs, successifs, de la glande reproductrice.

Etudions d'abord l'ovaire de la toute jeune femelle accouplée.

## a. Jeune femelle accouplée

(Longueur du segment abdominal 380  $\mu$ ).

La glande femelle se développe très tôt chez les Caligides, contrairement à ce qui se passe chez les Lernéides. Au stade *Chalimus*, l'ovaire est déjà une glande importante. Il se compose de deux masses ovoïdes, placées dorsalement, de part et d'autre des ganglions cérébroïdes. Il a donc une position analogue au testicule chez le mâle.

A l'apex postérieur de chaque glande, on trouve toujours, sans aucune exception, un nid gonial (*Fig. 149*). Ce nid se compose de quelques cellules condensées et serrées les unes contre les autres. Cette disposition est identique à celle que j'ai décrite chez le mâle, sous le nom de bloc gonial, mais plus analysable ici parce que l'on a affaire à un animal jeune.

Ces cellules que j'ai déjà appelées cellules goniales chromatiques sont très sidérophiles, et on ne peut les étudier après une coloration à l'hématoxyline au fer. J'ai déjà dit plus haut que seule la méthode de coloration de Volkonsky simplifiée m'a permis leur étude. Ces ovogonies primordiales ont un cytoplasme quasi-nul et sont très encroûtées d'une chromatine à la fois azurophile et fuchsinophile. Nous voyons dans la figure 149 deux cellules chromatiques en contact, simulant une amitose.

Les quelques cellules qui les entourent montrent tous les termes de transition entre gonies chromatiques condensées et gonies du stade prochromosomes (*Fig. 150-151*). Analysons ces stades intermédiaires : les encroûtements fuchsinophiles sont moins denses, et le cytoplasme, très réduit il est vrai, se distingue malgré sa transparence. La chromatine est condensée en prochromosomes peu nets. La figure 152 montre un stade très proche du stade prochromosomes.

Au stade prochromosomes (*Fig. 153*), la chromatine est très condensée en prochromosomes doubles. Le nombre de ces couples n'a pu être compté avec certitude,

mais il est très voisin de 15, nombre diploïde pour l'espèce considérée. Ce phénomène de pseudodiacinèse a été signalé chez les Copépodes par différents auteurs. Il est difficile d'expliquer la dualité des chromosomes à ce stade.

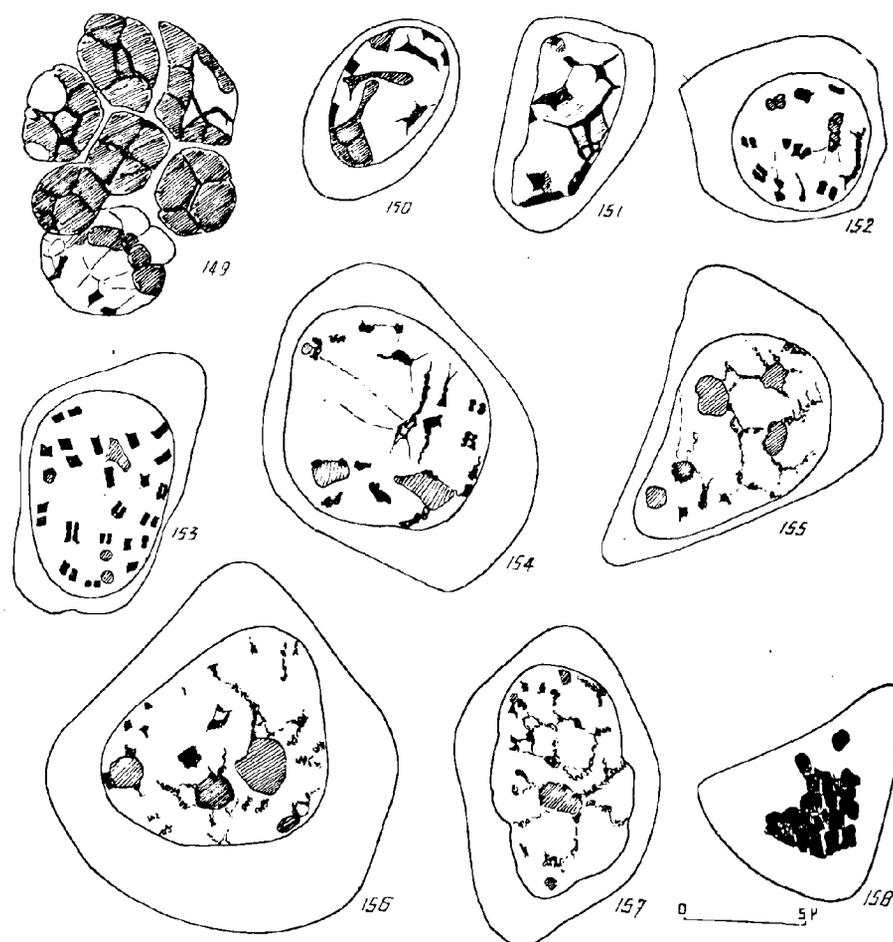


Fig. 149 à 158. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Jeune femelle accouplée  
(longueur du segment génital 380  $\mu$ ).

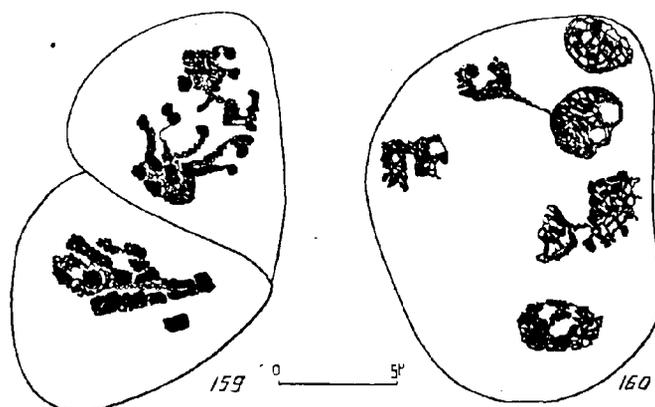
149, Nid gonial d'une très jeune femelle accouplée. — 150, Cellule goniale chromatique. — 151, 152, Stades intermédiaires entre le stade gonie chromatique et le stade prochromosomes. — 153, Stade prochromosomes. — 154, 155, Stades intermédiaires entre stade prochromosomes et stade quiescent. — 156, Stade quiescent. — 157, Gonie primaire : début de prophase. — 158, Plaque équatoriale goniale primaire.

Nous trouvons ensuite, toujours au sommet de la glande, les stades de transition entre gonie à prochromosomes et gonie primaire quiescente (Fig. 154-155).

Dans ces stades intermédiaires, le cytoplasme est plus abondant et les prochromosomes moins nets; par contre, les quelques formations nucléolaires encore petites, s'affirment, se dégagent. Nous passons ainsi au stade ovogonie primaire quiescente (*Fig. 156*).

Cette ovogonie primaire quiescente est une assez grosse cellule. Son noyau, qui a un diamètre de 9  $\mu$ , montre de la chromatine peu condensée et plusieurs volumineux nucléoles.

Elle va se diviser par mitoses classiques (*Fig. 158*), régulières et donner ainsi



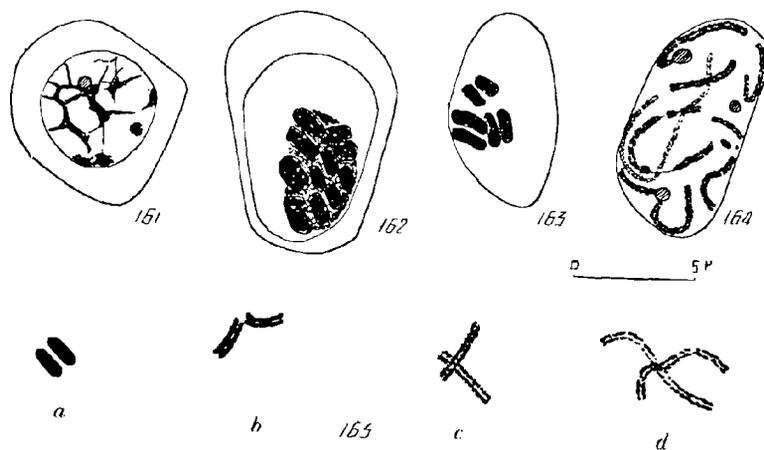
*Fig. 159, 160.* — *Lepeophtheirus pectoralis*. Jeune femelle accouplée : segment génital de longueur 380  $\mu$ . Divisions goniales intermédiaires entre mitose et amitose. *159*, Mitose irrégulière. — *160*, Kryptomitose (le stade d'évolution suivant comporterait la formation de polykaryons).

naissance à des ovogonies secondaires plus petites. Ces dernières pourront, à leur tour, subir une division, et donner des gonies tertiaires.

Cependant, déjà à ce moment, malgré la jeunesse du Copépode, certaines divisions ne sont plus classiques : elles sont irrégulières (*Fig. 159*), et montrent nettement une évolution vers des kryptomitoses qui ont lieu dans un syncytium commun (*Fig. 160*). Malgré tout, ces divisions peuvent encore être appelées mitoses, puisqu'il y a condensation de chromatine, mais il n'en existe pas moins une évolution nette vers les processus amitotiques, processus qui se manifesteront dans toute leur ampleur par la suite.

*Méiose.* — Nous ne trouvons, chez cette très jeune femelle, que les stades du début de la méiose, mais ces stades très analysables sont extrêmement intéressants. La leptoténie (*Fig. 161*) montre une condensation de la chromatine vers certains points, ou chromocentres (centres de chaque chromosome).

Le stade de contraction ou synizezsis va durer très longtemps. L'ensemble de la chromatine condensée vers un seul pôle, a exactement le volume et l'aspect d'une condensation métaphasique (*Fig. 162*). Il y a donc autant de chromatine dans un stade de contraction, que dans un stade plaque équatoriale d'ovogonie tertiaire. On peut, au synizezsis, compter  $15 = 2n$  chromosomes, condensés. Certaine section tangentielle, du groupe condensé, montre nettement sa structure intime (*Fig. 163*). Les chromosomes conjoints très raccourcis, voisinent, mais ne fusionnent jamais. Il n'y a



*Fig. 161 à 165.* — *Lepeophtheirus pectoralis*. Jeune femelle accouplée : segment génital de longueur  $380 \mu$ .

*161*, Stade leptotène. — *162*, Stade de contraction. — *163*, Même stade coupé tangentiellement montrant trois couples « pachyténiques » (il y a 8 couples semblables :  $2n = 16$ ). — *164*, Stade de décontraction (stade ultime trouvé dans le jeune ovaire). — *165*, Comportement d'un couple de chromosomes pendant et après la contraction « synaptique ». *a*, couple, stade contraction maximum ; *b*, couple, début de décontraction (remarquer la fissuration) ; *c*, couple, décontraction plus poussée ; *d*, couple, décontraction maximum et allongement maximum des chromosomes.

donc pas de synapse à proprement parler et ceci est très important. Tout au plus les conjoints ont une tendance à se disposer parallèlement. J'ai déjà dit plus haut que le voisinage des conjoints n'est pas un phénomène spécifique du stade de contraction, mais que, dans toute cellule, et à tout moment, les conjoints ont tendance à se rapprocher (ex. : glande salivaire de *Drosophile* ou de *Chironome* ; autre exemple : plaque équatoriale).

La décontraction est intéressante à étudier en détail : aussitôt que l'amas de chromatine se décontracte, les deux conjoints de chaque couple abandonnent leur parallélisme et se fissurent (*Fig. 165-b*). Certains auteurs ont pris ce même stade, chez les Copépodes, pour de la pachyténie, et la fissuration comme une preuve de la para-

syndèse. D'autres auteurs, qui avaient vu plus juste, l'ont considéré comme de la métasyndèse. En réalité la décontraction, chez *Lepeophtheirus* femelle, démontre nettement qu'il n'y a ni parasyndèse, ni même métasyndèse : les conjoints peuvent se placer, soit parallèlement, soit en V, soit bout à bout, ou encore, se croiser (Fig. 165, c, d), simple voisinage par conséquent. Ce qui, à mon avis est important, c'est la fissuration, qui prend naissance au stade contraction et qui double virtuellement le nombre  $2n$  de chromosomes.

Les deux conjoints décontractés (Fig. 164), s'acheminent maintenant doucement vers la strepsiténie, mais nous savons que ce stade n'aura son apogée qu'au cours de la vitellogénèse. Les ovocytes, tassés, sont cependant nettement séparés les uns des autres, leur empilement constitue un cordon ovarien continu, quoique très pelotonné (Fig. 166). Vers la sortie de l'ovaire, les cloisons intercellulaires disparaissent partiellement, et il y a début de

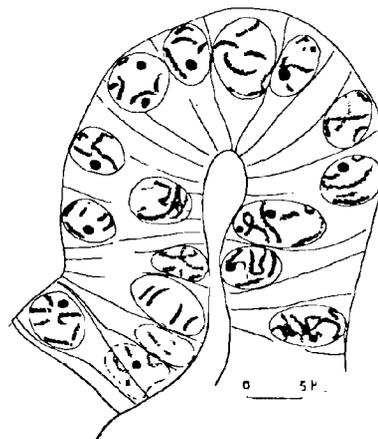


Fig. 166. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Jeune femelle accouplée. Cordon ovarien. Stade de décontraction.

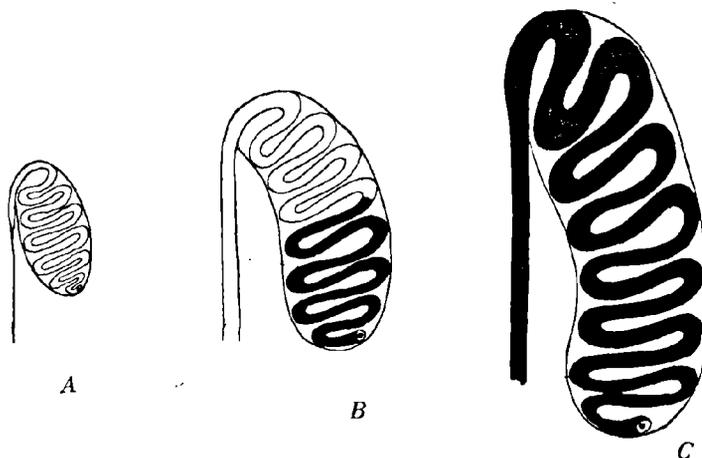


Fig. 167. — Ovaire de *Lepeophtheirus pectoralis* au cours de son développement (Schémas explicatifs).

A, Ovaire de la jeune femelle de segment génital  $380 \mu$ ; B, Ovaire de la jeune femelle immature de segment génital  $800 \mu$ ; C, Ovaire de la femelle adulte; en blanc : premier lot de produits germinaux ou lot normal; en noir : deuxième lot de produits ou lot amitotique.

formation de tube ovarien avec rachis commun central. Je n'ai trouvé que quelques rares ovocytes à la naissance même de l'oviducte, le reste du conduit étant vide chez la très jeune femelle.

b. *Jeune femelle n'ayant pas encore pondu*  
(Longueur du segment abdominal : 800  $\mu$ ).

L'ovaire possède encore, chez une femelle de cette taille, l'aspect d'une glande paire ovoïde et la glande s'est tout au plus allongée dans le sens du grand axe.

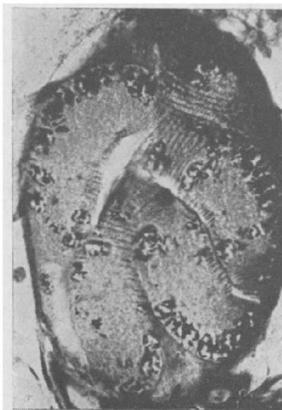


Fig. 168. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Photographie de l'ovaire d'une jeune femelle de segment génital 800  $\mu$ . Partie terminale de l'ovaire, près de l'oviducte. Lot normal d'ovocytes : stade de décontraction. Cloisons incomplètes. Rachis central. G =  $\times$  380

L'ovaire possède deux zones distinctes (voir schéma fig. 167) : la zone apicale où l'on trouve les polykaryons et la zone terminale provenant de la première poussée ovarienne qui, nous le savons, est normale.

Étudions d'abord cette deuxième zone (Fig. 168). Ce premier lot d'ovocytes, d'origine normale, ayant passé par les stades de leptoténie et de synizezis, se trouve maintenant entièrement au stade de décontraction (Fig. 169), stade déjà décrit et figuré chez la toute jeune femelle (de segment génital 380  $\mu$ , Fig. 164). Le cordon ovarien avec rachis central, formé par ces ovocytes, remplit le dernier tiers de l'ovaire. Dans l'oviducte, les ovocytes commencent leur accroissement, et les 15 chromosomes s'isolent nettement les uns des autres (Fig. 170).

Laissons de côté cette deuxième zone d'origine normale, et étudions la zone anormale apicale, figurée en noir dans le schéma figure 167.

A l'apex de l'ovaire, on retrouve le nid gonial avec ses gonies primordiales chromatiques, de rares gonies au stade prochromosomes (Fig. 171) et quelques gonies primaires quiescentes (Fig. 172). Ces dernières ovogonies ne montreront plus aucune mitose normale. Elles formeront directement des polykaryons. Il subsiste cependant quelques rares kryptomitoses (Fig. 173), mais, et j'insiste, elles sont exceptionnelles et ne suffiraient à expliquer la formation des multiples produits ovariens.

Comment se forment les polykaryons? Étudions 1° leur évolution morphologique et 2° leur évolution cytologique.

1° *Evolution morphologique des polykaryons.* — L'ovogonie primaire se dilate,

prend l'aspect lobé (Fig. 174), puis multilobé ensuite, et forme, ainsi, une sorte de masse spumeuse (Fig. 175). Le polykaryon pousse des digitations (Fig. 176) qui s'infiltrent dans tous les sens, mais finissent par se disposer à la périphérie même de

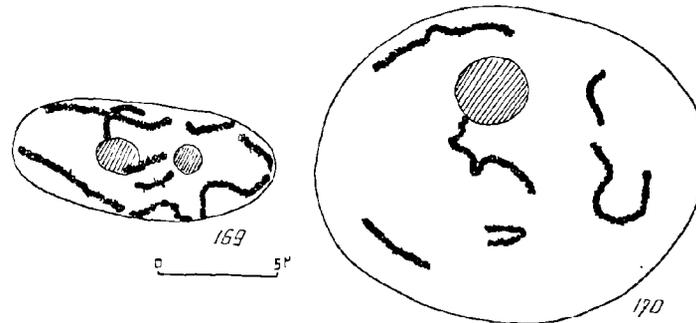


Fig. 169, 170. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Jeune femelle. Longueur du segment génital : 800  $\mu$ .  
Partie terminale de l'ovaire près de l'oviducte. Lot normal d'ovocytes.  
169, Stade de décontraction (analyse du stade présenté par la photographie de la fig. 168). — 170, Ovocyte dans l'oviducte. Fin de la décontraction pachyténique (à ce stade il existe 15 filaments de chromatine).

la cellule dilatée. Les cloisons ovogoniales disparaissent également, et il se forme un cytoplasme commun constituant un cylindre plein.

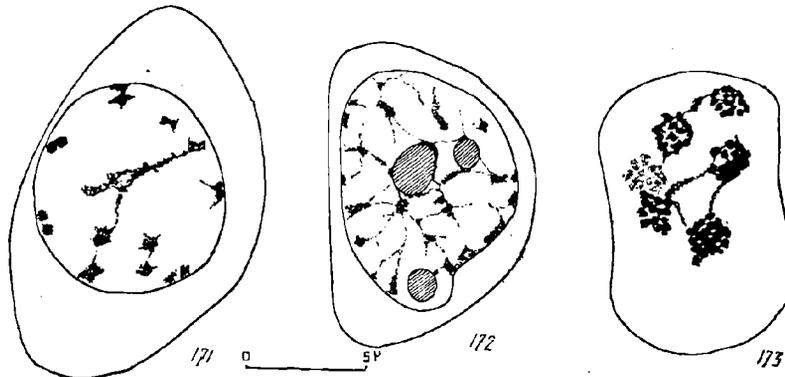


Fig. 171 à 173. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Jeune femelle. Longueur du segment génital : 800  $\mu$ .  
Zone apicale perturbée de l'ovaire.  
171, Stade à prochromosomes près du nid gonial. — 172, Ovogonie primaire quiescente. —  
173, Kryptomitose d'une ovogonie primaire (Stade très rare).

C'est ce cylindre qui va former directement le cordon ovocytaire unique, pelotonné sur lui-même, phénomène déjà décrit chez *Congericola*. Il existe parfois un

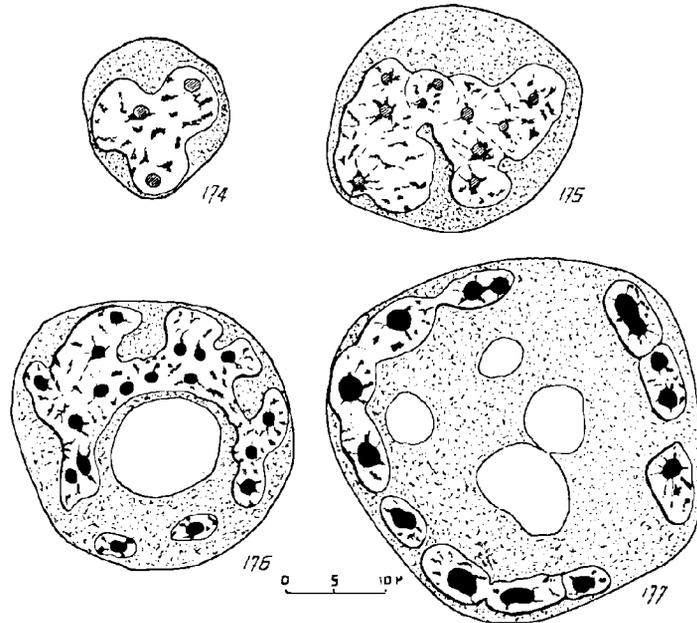


Fig. 174 à 177. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Jeune femelle. Longueur du segment génital : 800  $\mu$ .  
Evolution morphologique des polykaryons et formation du rachis.

174, Début de formation d'un polykaryon gonial. — 175, Polykaryon : stade non homologable, présumé gonial. — 176, Polykaryon oocytary formant des digitations à la périphérie du cordon. Formation du rachis central. Stade ? — 177, Fragmentation du polykaryon oocytary. Disposition périphérique des noyaux. Rachis central. Stade ?

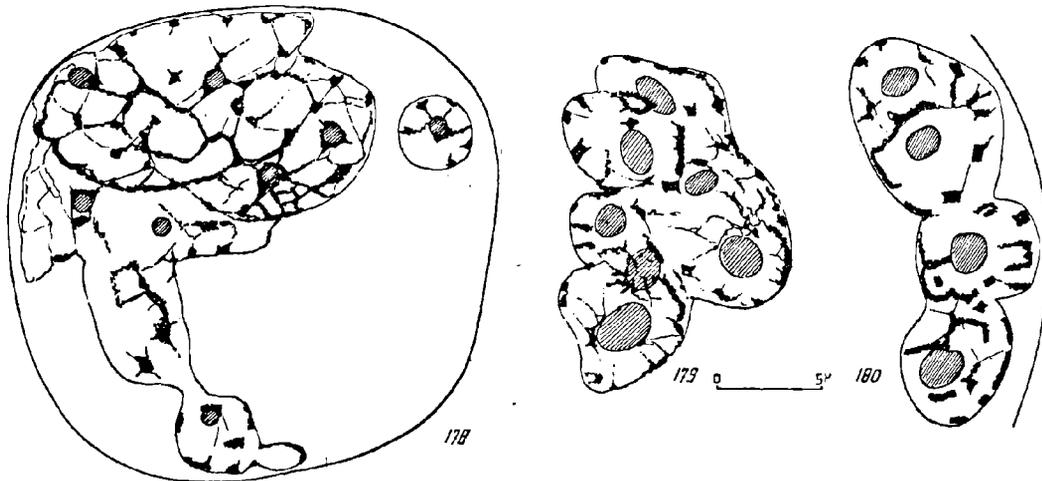
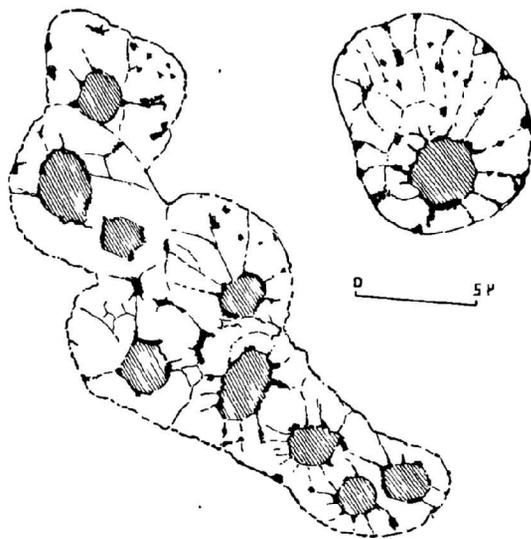


Fig. 178 à 180. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Jeune femelle. Longueur du segment génital : 800  $\mu$ .  
Polykaryons à différents stades.

178, Début de formation du cordon dans la zone apicale de l'ovaire. Polykaryon gonial avec de nombreux centres nucléaires caractérisés par de petits nucléoles sphériques. — 179, Polykaryon gonial à chromatine plus condensée. — 180, Polykaryon gonial à chromatine très condensée.

vide au centre du cylindre, vide artificiel, dû au fixateur employé. En réalité, le tube est plein, et sa partie centrale forme le rachis (*Fig. 177*).

Donc, le karyoplasme s'organise à la périphérie du cordon et ses digitations s'allongent en longs boyaux chromatiques. Ces boyaux chromatiques présenteront par la suite de l'amitose par étranglement. On observera d'abord des formations en



*Fig. 181.* — *Lepeophtheirus pectoralis*.  
Jeune femelle.  
Longueur du segment génital : 800  $\mu$ .  
Polykaryon, peu avant la fragmentation.



*Fig. 182.* — *Lepeophtheirus pectoralis*.  
Photographie des ovaires de la femelle adulte, montrant le cordon gonial et ovarien. — Le vide qui occupe le rachis du cordon est un artefact, car le cordon, en réalité, est plein. G =  $\times 125$ .

chapelet, chapelet donc chaque élément, nanti de son unique nucléole central, s'isolera. Cependant, le plus souvent, plusieurs éléments voisins resteront soudés. Ces éléments goniaux isolés ou soudés vont ainsi évoluer parallèlement.

2° *Evolution cytologique des polykaryons.* — Les polykaryons les plus voisins de l'apex de la glande montrent une chromatine formant mailles multiples et irrégulières (*Fig. 178*). Cette chromatine forme ainsi une masse spumeuse où se distinguent, parmi les mailles, de nombreux nucléoles. Chaque nucléole correspond à un centre cellulaire qui va s'organiser. Ces nucléoles sont, à l'origine, faiblement fuchsinophi-

les. La coloration nucléale de Feulgen permet d'analyser, particulièrement bien, la chromatine de ces polykaryons.

Au stade suivant (*Fig. 179*), les nucléoles grandissent et deviennent plus fuchsiophiles. La chromatine prend un aspect plus filamenteux et se condense.

Un autre stade (*Fig. 180*) montre la chromatine encore plus condensée, en filaments très courts, très épais.

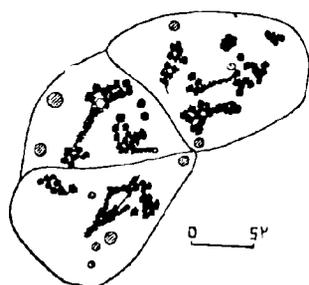
Ensuite, le nucléole s'accroissant toujours, la chromatine s'appauvrit, mais se met en relation intime avec le nucléole (*Fig. 181*).

Ces stades démontrent une évolution progressive de la chromatine, mais l'interprétation de ces aspects est difficile. Ce sont des stades que je présume goniaux. Notons que les produits issus de polykaryons ne montreront jamais les premiers stades de la méiose, mais donneront directement des stades préstrepsitènes.

### c. Femelle adulte

(Longueur du segment abdominal : 1800 à 1900  $\mu$ ).

L'ovaire s'est allongé chez l'adulte (*Fig. 167* et *182*). A l'extrémité de la glande, on peut encore trouver une ou deux ovogonies primordiales chromatiques, mais les



*Fig. 183.* — *Lepeophtheirus pectoralis*. Longueur du segment génital : 4500  $\mu$  (femelle presque adulte). Pseudo-mitoses goniales (Remarquer la présence de nucléoles persistants).

ovogonies primaires libres sont extrêmement rares. Les pseudo- ou kryptomitoses (*Fig. 183*) sont également très rares. Ces ovogonies primaires commencent en effet immédiatement leur développement et donnent directement des polykaryons (*Fig. 184-185*). Les formations nucléolaires chez la femelle adulte prennent un développement considérable (*Fig. 185-186*). Ceci est le résultat d'une hyperactivité chromatinienne, donnant, en quantité, chromatine et surtout substance nucléolaire. Il n'est pas rare de trouver des nucléoles en longs boudins, en cha-pelets, et même des nucléoles diverticulés, nucléoles communs à plusieurs cellules et formant synnucléolus. Notons encore que la membrane des polykaryons n'est plus régulière chez les femelles adultes. Elle est très

multilobée et pousse des prolongements dans toutes les directions, formant multiples ponts et anastomoses entre noyaux voisins (*Fig. 185*).

La chromatine de tels polykaryons peut présenter divers aspects, chromatine onctueuse (*Fig. 187-188*), chromatine radiée (*Fig. 186*), mais stades sur lesquels il

est difficile de mettre un nom. A un certain moment, vers l'extrémité terminale de l'ovaire, les polykaryons se fragmentent par amitose et donnent ainsi des noyaux

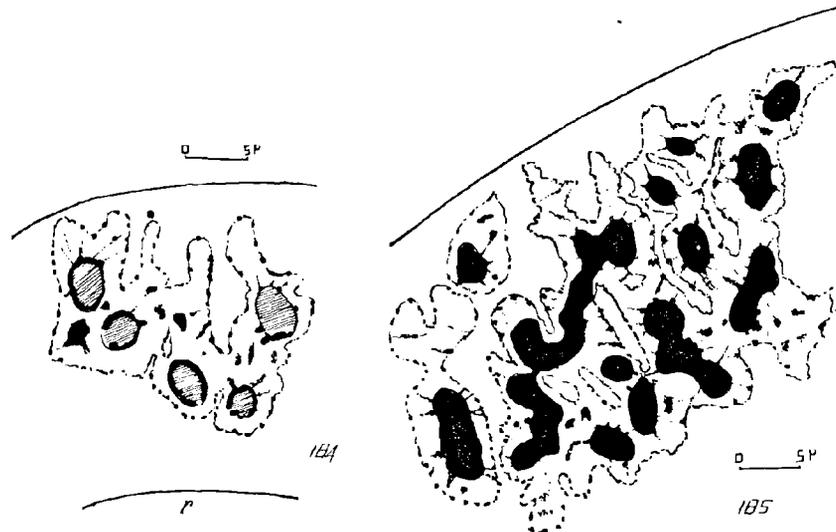


Fig. 184, 185. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Longueur du segment génital : 1500  $\mu$ .  
Femelle adulte n° M.

Polykaryon gonial ou ovocytaire (on passe insensiblement du polykaryon ovogonial au polykaryon ovocytaire). — 184, Coupe perpendiculaire au cordon. Centres cellulaires très nets; *r*, rachis. — 185, Polykaryon ovocytaire ? Coupe tangentielle au cordon; peu de centres cellulaires, mais synnucléoles communs.

ovocytaires (Fig. 189). J'appelle ces noyaux ainsi, car ils sont à ce moment à un stade préstrepsiténique. Donc ces noyaux ovocytaires ont sauté les stades de la leptoténie

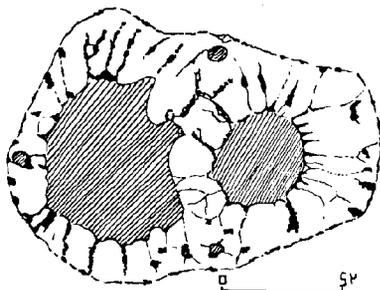


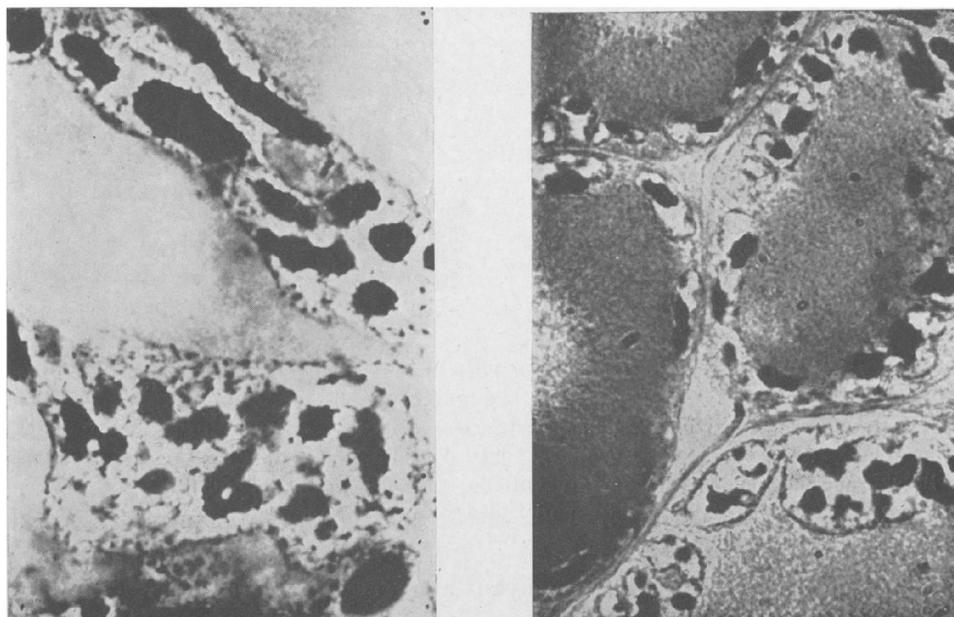
Fig. 186. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Segment génital de longueur 1800  $\mu$ . Femelle adulte n° M. Stade gonial. Section d'un polykaryon montrant un très gros nucléole.

et du synizezis. Le passage des gonies par des stades de polykaryons, stades essentiellement amitotiques, ne peut nous mener au phénomène de contraction, phénomène que je considère comme une mitose particulière qui n'aboutit pas mais qui, nous l'avons vu chez la très jeune femelle, double virtuellement le nombre de chromosomes. Quoiqu'il en soit, le fait est là et j'essaie simplement d'en donner une interprétation personnelle.

Examinons maintenant le contenu de l'oviducte d'une femelle assez âgée (Fig. 190, 191, 192). Nous y trouvons des ovocytes à gros nucléole, d'où sortent

des chromosomes épais : ce sont des stades de repos strepsiténiques. Le gros nucléole, irrégulier encore, nous indique qu'un tel ovocyte provient d'un polykaryon et a donc une origine amitotique. Il n'est par conséquent, nullement un reliquat du premier lot normal, qui, à ce moment, a été pondus entièrement.

L'existence de tels ovocytes d'origine amitotique à l'extrémité même de l'oviducte (*Fig. 193, 194, 195*), où ils remplaceront dans le segment génital, au moment



*Fig. 187, 188.* — *Lepeophtheirus pectoralis*. Photographies de Polykaryons dans l'ovaire. 187, Polykaryon du sommet de l'ovaire, montrant les centres nucléaires qui sont les nucléoles, et une chromatine en prochromosomes simples. — 188, Polykaryons disposés à la périphérie du cordon ovarien (milieu de l'ovaire). G =  $\times 4460$ .

de la ponte le lot d'ovocytes pondus, nous démontre l'existence de produits viables, quoique d'origine amitotique, produits qui ont subi une méiose raccourcie, sans stade leptotène, ni stade de contraction.

*Extrusions nucléolaires dans l'ovaire de Lepeophtheirus.* — Chez la femelle adulte, l'hyperactivité chromatiniennne des polykaryons, a comme conséquence, nous l'avons vu, l'élaboration intense de substance nucléolaire. Cette substance étant par trop abondante, son excès s'éliminera sous forme de très nombreuses extrusions nucléolaires. Ces extrusions se désagrègent dans le rachis lui-même (*Fig. 196, 197, 198*) et

Fig. 189. — *Lepeophtheirus pectoralis*.  
Longueur du segment génital : 1800  $\mu$ .  
Femelle adulte n° M. Cordon ovocytaire  
avec ovocytes d'origine amitotique. Gros  
nucléole. Stade ? Début de dégagement  
des chromosomes.

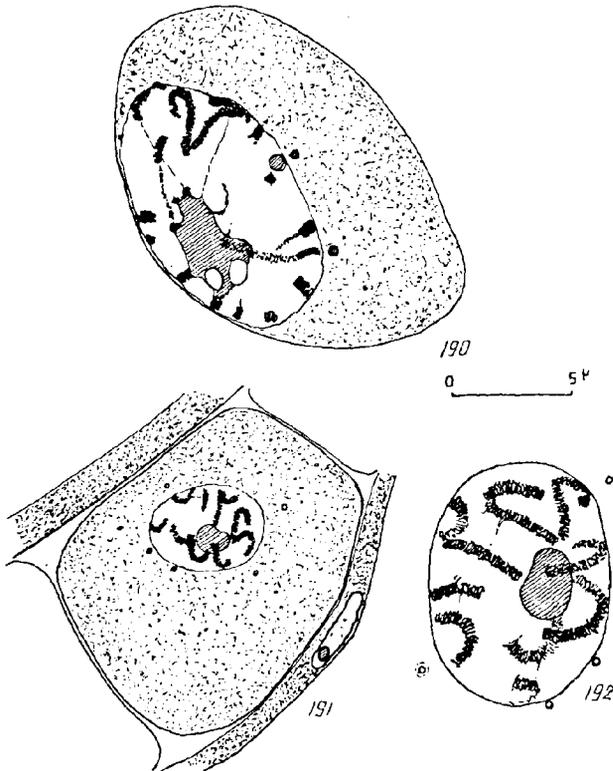
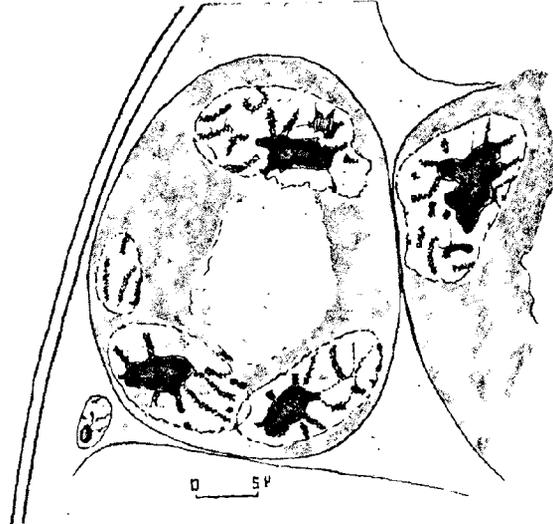


Fig. 190 à 192. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Longueur du segment génital : 1800  $\mu$ . Femelle adulte n° M.

190, Ovocyte d'origine amitotique à l'entrée de l'oviducte. Dégagement des  $2n$  chromosomes. — 191, Ovocyte d'origine amitotique vers le milieu de l'oviducte. Fin de décontraction (les stades suivants sont normaux). — 192, Noyau de ce dernier ovocyte (fixation Alcool-Formol-Acide acétique).

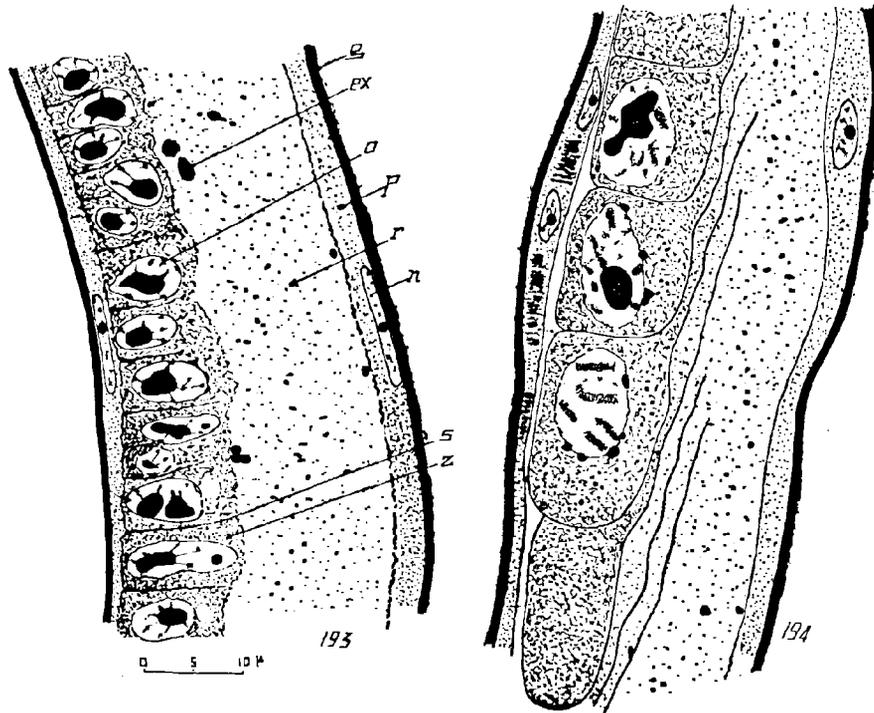


Fig. 193, 194. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Femelle adulte n° A.

193, Premier tiers de l'oviducte montrant le cheminement des ovocytes. Lot d'ovocyte d'origine amitotique: *ex*, extrusions nucléolaires dans le rachis; *g*, gaine de l'oviducte; *o*, ovocytes à disposition latérale. Gros nucléole peu régulier; *p*, paroi de l'oviducte; *n*, noyau de la paroi; *r*, rachis homogène et disposé latéralement; *s*, amorce de cloisons interovocytaires; *z*, zone de cytoplasme soumise à l'influence directe du noyau. — 194, Deuxième tiers de l'oviducte. Lot d'ovocytes d'origine amitotique. Les ovocytes grossissent et avancent, alors que le rachis reste immobile, nucléole encore irrégulier (Fixation Helly).

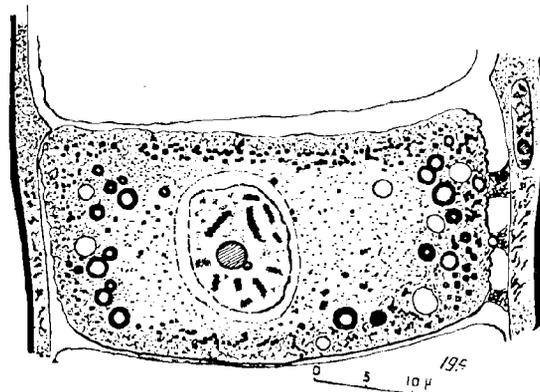


Fig. 195. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Femelle adulte n° A. Dernier tiers de l'oviducte. Ovocyte d'origine amitotique : début de vitellogénèse (Cet ovocyte régularisé est d'aspect normal et rien ne décèle plus son origine amitotique) (Fixation Helly).

leurs constituants chimiques contribueront à la formation cytoplasmique du rachis. Je n'insisterai pas ici sur ces phénomènes d'extrusion, car j'ai consacré un chapitre spécial à des extrusions autrement belles, chez *Chondracanthus cornutus*.

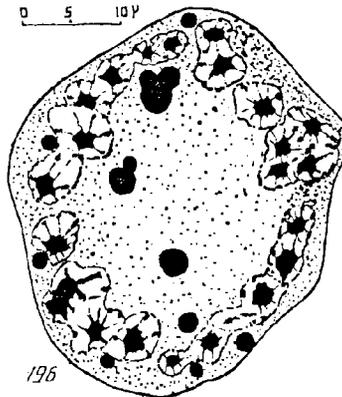


Fig. 196. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Femelle adulte. Section d'un cordon ovocytaire. Extrusions nucléolaires importantes et nombreuses données par les polykaryons.

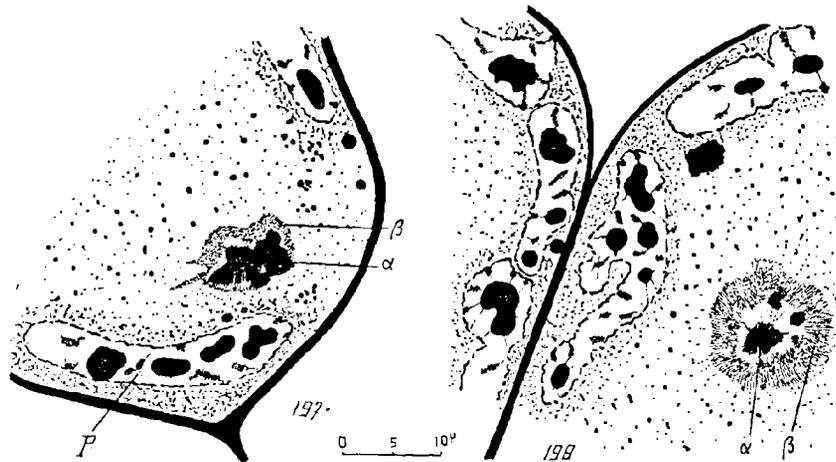


Fig. 197, 198. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Femelle adulte. Désintégration des extrusions nucléolaires gagnant le rachis :  
 p, polykaryon ;  $\alpha$ , substance fuchsinophile qui persiste en se désagrégeant toutefois ;  $\beta$ , substance azurophile qui diffuse et disparaît (fixation Helly).

d. *Stade bloqué de la prédiacinèse.*

Il est facile de se procurer ces stades en grande abondance. En effet, quelque temps avant la ponte, le segment génital de la jeune femelle est littéralement distendu par les ovocytes mûrs. La ponte ne pourra se faire, et je l'ai démontré expérimentalement, que si les sacs ovigères précédents se détachent entièrement (voir ponte chez *Lepeophtheirus*). Les ovocytes qui bourrent le segment génital, ayant terminé leur vitellogénèse, sont donc en attente de ponte et cette attente peut durer plusieurs jours. Tous les noyaux de ces ovocytes sont au même stade (Stade bloqué de prédiacinèse).

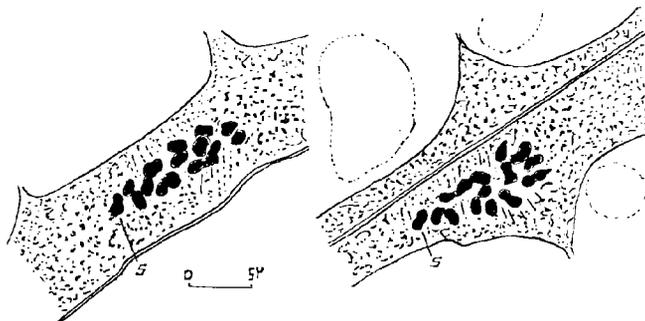


Fig. 199. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Stades d'attente, prédiacinétique. 15 amas chromosomiques. s, chromosome simple.

Malheureusement la petitesse des plaques, la concentration de chromosomes petits rend leur étude ardue.

Il existe, autour des ovocytes comprimés, une mince couche cytoplasmique périphérique. C'est dans la partie plane cytoplasmique interovocytaire que se trouvent les plaques diacinétiques. Ces plaques occupent une position identique chez tous les ovocytes, ce qui explique l'orientation future identique de tous les embryons. Par extraordinaire cette orientation peut être inversée entre deux ovocytes voisins, ce qui donne l'explication de futurs embryons en position tête-bêche dans le sac embryonnaire.

On peut discerner dans une plaque (Fig. 199), quinze unités chromatiques. Ce chiffre a été contrôlé par de nombreuses observations. La question difficile qui se pose, est de savoir combien ces quinze unités représentent de chromosomes. Il est d'abord indéniable que les 14 autosomes formant 7 couples sont présents. Le quinzième est le chromosome simple ou hétérochromosome, que KORNHAUSER a trouvé

également chez *Hersilia*, par conséquent le nombre diploïde pour *Lepeophtheirus* femelle serait 15.

Notons, pour terminer la description de ces plaques bloquées, que l'on peut y distinguer quelques fibres fusoriales, mais sans orientation véritable.

## 5. ÉTUDE DE LA PONTE CHEZ *LEPEOPHTHEIRUS PECTORALIS*

a. *Pontes expérimentales.* — Nous avons vu précédemment que les ovocytes en attente de ponte et qui bourrent le segment génital distendu, sont tous au stade de prédiacynèse. Les noyaux de ces ovocytes, bloqués à ce stade, attendront un long moment, plusieurs jours, je crois, avant de poursuivre leur évolution. La ponte seule déclenchera la reprise de la méiose. Notons que c'est également au moment de la ponte que le spermatozoïde pénètre dans l'ovocyte, et cette pénétration n'est peut-être pas étrangère à la reprise des phases de maturation.

Pour étudier toute la fin de la méiose, il était par conséquent, absolument nécessaire de pouvoir observer la ponte chez *Lepeophtheirus*, de noter l'instant exact de cette ponte et de plonger dans le fixateur, à fin d'études ultérieures, les œufs au bout de temps croissants connus.

J'ai eu la satisfaction, au Laboratoire de Wimereux, et grâce aux conseils de M. le Professeur CAULLERY, de provoquer expérimentalement des pontes. Le matériel, *L. pectoralis*, pris sur des Flets capturés vivants en rade de Boulogne, ne manquait pas, et M. CAULLERY, m'ayant suggéré de pratiquer l'ablation des sacs ovigères, j'ai constaté que cette simple opération provoquait des pontes assez rapidement.

Dans une première série d'expériences, faites en août 1934, j'enlevais les sacs ovigères de *Lepeophtheirus* et je mettais les opérés sur de petits Flets, qui leur servaient d'hôtes et placés en cristallisoir.

Je fis rapidement une première constatation : il s'avérait absolument indispensable de choisir convenablement les Caligides qui allaient servir de matériel d'expérience. Il ne faut pas, en effet, prendre des *Lepeophtheirus* qui, ayant pondu peu de temps auparavant, ont un segment génital vide, ou rempli d'ovocytes en début de vitellogénèse, mais bien des Copépodes avec *segment génital distendu par des ovocytes mûrs*. A ce stade d'ailleurs, ces mêmes Copépodes ont les sacs ovigères, provenant d'une ponte antérieure, noirâtres, bourrés d'embryons à l'état de nauplii bien avancés et pigmentés. Cependant on ne peut se baser uniquement sur ce deuxième critère, car les sacs ovigères se détachent très souvent spontanément au cours du

prélèvement du parasite, et rares sont les *Lepeophtheirus* conservant leurs sacs. J'indiquerai plus loin par quel mécanisme les deux sacs peuvent être lâchés simultanément à n'importe quel moment de l'incubation, incubation qui dure plusieurs semaines.

Je résume ici une de mes premières expériences :

*Expérience du 9 août 1934, 16 heures.* Dix femelles de *L. pectoralis*, dont les sacs ovigères ont été enlevés, ou sont tombés spontanément, sont placés sur un Flet de taille moyenne. Le segment génital de toutes ces femelles contenait des ovocytes mûrs.

Le 16 août, à 16 heures, soit 24 heures plus tard, je trouve deux femelles possédant des sacs ovigères nouvellement formés. Pourcentage de ponte en 24 heures : 20 0/0.

Le 11 août à 16 heures, une nouvelle ponte est observée.

Le 12 août à 16 heures, une autre ponte est observée.

Par la suite, je modifiai le dispositif expérimental, l'hôte choisi n'étant plus un Flet de taille moyenne, mais une Plie, et finalement de petits Flets de 5 à 6 cm., taille à laquelle normalement ils ne sont jamais parasités. Le Flet moyen est en effet un poisson trop vigoureux s'agitant vivement dans le cristallisateur, et causant de ce fait des traumatismes aux Caligides qui abandonnent spontanément leurs sacs ovigères peu de temps après la ponte. La Plie est plus calme en cristallisateur, mais les petits Flets sont des hôtes de choix. Malgré cela, l'observation est difficile, les petits Flets ne restant pas longtemps immobiles, et les Caligides se cachant sous les nageoires pectorales.

Dans certains cas, ils quittent même le Flet et disparaissent du cristallisateur, avalés probablement par le Pleuronecte.

En août 1935, je fis une remarque intéressante, remarque qui simplifia beaucoup l'expérimentation : les *Caligides pondent même à jeun*.

A la suite de cette observation, voici quelle fut la technique expérimentale définitive :

Les Flets capturés étant ramenés vivants au Laboratoire, dans des récipients pleins d'eau de mer, les Caligides furent immédiatement prélevés et examinés. Les Copépodes paraissant en bonnes conditions de ponte (segment génital gonflé et opaque), furent isolés. Certains de ceux-ci avaient déjà abandonné spontanément leurs sacs ovigères lors de diverses manipulations. Ceux qui possédaient encore leurs sacs furent opérés, les sacs étant extirpés soigneusement. Cette dernière opération est assez délicate : il ne faut pas laisser la moindre trace de sac ovigère, et, en particulier, le crochet terminal du sac doit être extirpé entièrement. Ce crochet, comme nous le savons, est moulé sur une sorte de fausse rotule, qui se trouve à l'intérieur même de l'orifice femelle. La ponte ne peut se faire si ce crochet qui forme bouchon n'est pas enlevé. Si par exemple nous enlevons un seul sac ovigère, la ponte sera dissymétrique et ne se fera que d'un seul côté.

En présence de ponte dissymétrique, l'examen soigné de l'orifice sexuel qui n'a pas fonctionné, révèle toujours un débris de sac ovigère d'une ponte antérieure, débris se rattachant au crochet fixateur encore en place.

Les Copépodes en expérience sont enfin placés dans de petits cristallisoirs et les pontes suivies par examen à l'œil nu, ou mieux encore, au binoculaire.

Voici les résultats de deux expériences types.

*Expérience du samedi 10 août 1935.*

34 Caligides (*L. pectoralis*) mis en expérience à 16 heures, à jeun, dans des petits cristallisoirs :

17 heures. . . . .	18 h. 40	1 ponte
20 h. 05 . . . . .	21 h. 10	1 ponte
21 h. 40 . . . . .		1 ponte : durée de l'émission 8 minutes 15 secondes.
21 h. 52 . . . . .		1 ponte : durée 7 minutes.
22 heures. . . . .		1 ponte dissymétrique (il restait un débris du sac ovigère antérieur).
0 h. 22 . . . . .		1 ponte.

Arrêt des observations à 3 heures du matin :

3 heures . . . . .	9 h. 35	1 ponte (stade 5 ou 7, à 9 h. 35).
10 h. 15 . . . . .		1 ponte durée : 7 minutes.
15 h. 30 . . . . .	15 h. 45	1 ponte
15 h. 45 . . . . .	16 heures	1 ponte.

*Conclusions* : 18 0/0 des Caligides ( $\frac{6}{34}$ ) ont pondu dans les 12 heures qui ont suivi l'ablation des sacs ovigères. Les pontes paraissent exceptionnelles (1 seule) dans la deuxième partie de la nuit. Il y avait donc intérêt à commencer l'expérience le matin. Réalisons une telle expérience.

*Expérience du jeudi 24 août 1935.*

34 *L. pectoralis* mis en expérience entre 10 heures et midi, à jeun dans des cristallisoirs :

12 h. 15 . . . . .		1 ponte
12 h. 48 . . . . .	2 h. 10	3 pontes
17 h. 25 . . . . .	18 heures	2 pontes
18 h. 25 . . . . .	19 h. 30	1 ponte
20 h. 12 . . . . .	20 h. 25	3 pontes
20 h. 44 . . . . .		1 ponte
20 h. 53 . . . . .		1 ponte
21 h. 45 . . . . .		2 pontes
23 h. 20 . . . . .		1 ponte (fixée au courant même de l'émission)
23 h. 25 . . . . .		1 ponte.

Arrêt des observations à minuit. Un Calige à ce moment est mort par suite de traumatismes.

24 heures . . . . .	9 h. (vendredi)	2 pontes
9 heures . . . . .	18 heures	1 ponte

*Conclusions* : 16 pontes ont eu lieu dans les 12 heures qui ont suivi l'ablation, 50 0/0 des femelles ( $\frac{16}{33}$ ) ont pondu dans les 12 heures. Notons qu'il y a eu 12 pontes à la lumière du jour.

Pour tirer des conclusions formelles de ces expériences, il faudrait les multiplier, et n'oublions pas que les femelles mises en expérience sont, malgré tout, choisies sans critère absolument sûr de maturité. Notons seulement que la ponte peut se produire à jeun, pendant le jour et dans la première partie de la nuit. Elle paraît exceptionnelle dans la deuxième partie de la nuit.

*Observations sur le mécanisme de la ponte.* — Les sacs ovigères se forment rapidement. Les ovocytes passant par le carrefour génital, s'étirent fortement, leur protoplasme et leur noyau se déformant beaucoup s'infiltrant par cet étroit conduit. On observe très bien, au binoculaire, l'écoulement du fluide chargé de lécithé constituant le cytoplasme ovocytaire. Les glandes cémentaires déversent leur contenu autour des œufs, qui s'empilent sous forme de cylindres comprimés. Immédiatement après la sortie d'un premier œuf, un deuxième s'écoule, et cela sans interruption. Comme les ovocytes sont tous bien orientés dans le segment génital, les œufs seront, après leur sortie, également bien orientés dans les sacs ovigères et par suite tous les embryons auront même orientation.

La durée de sortie d'un œuf est de 14 secondes. Le nombre d'œufs constituant un cordon ovigère étant de 18, dans cette observation (on a affaire à une jeune femelle), la durée totale de ponte était de l'ordre de 4 minutes 30 secondes.

En somme, la ponte est un phénomène de durée relativement courte, de l'ordre de 5 minutes chez les jeunes femelles, d'une dizaine de minutes chez les femelles âgées qui pondent plus d'œufs. C'est ce qui explique que l'observation d'une ponte, sur le vif, nécessite une attention de tous les instants, pendant un certain nombre d'heures.

b. *Anatomie du carrefour génital et mécanisme d'accrochage d'un sac ovigère dans le pore génital.* — Le carrefour génital de *Lepeophtheirus pectoralis* a déjà été analysé et figuré par divers auteurs, MAC CLENDON en particulier. Je vais cependant en donner une description et un dessin, un peu plus complet (*Fig. 200*).

Le carrefour est constitué par une petite ampoule où débouchent trois conduits : 1° dorsalement l'oviducte, 2° ventralement la glande cémentaire, 3° latéralement et du côté interne, le réceptacle séminal, formation impaire, en bissac.

A la sortie de ce réceptacle, nous trouvons un sphincter spécial, sorte de bouchon chitineux qui peut obturer le conduit.

L'ampoule du carrefour, endroit où la fécondation de l'ovocyte se produit, s'ouvre directement dans une grande cavité presque entièrement occupée par l'appareil d'attache du sac ovigère. Cet appareil est très semblable à celui que j'ai décrit chez

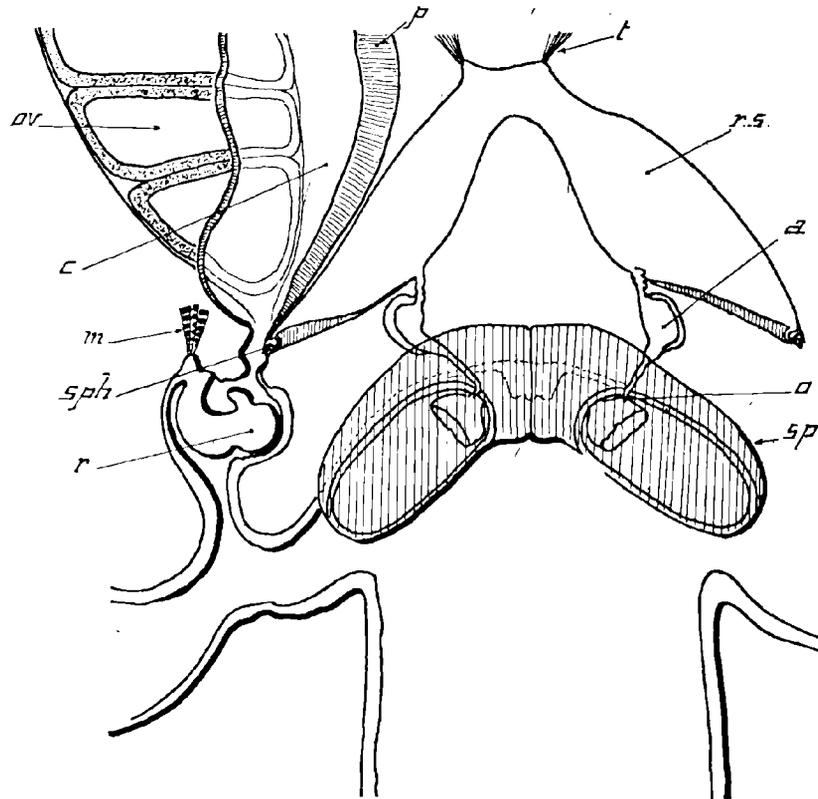


Fig. 200. — *Lepeophtheirus pectoralis* : Face ventrale du segment abdominal montrant le carrefour génital de la femelle adulte et le spermatophore avant sa chute.

*a*, ampoule de mise en charge des réceptacles séminaux; *c*, glande cémentaire avec sa paroi interne *p* très épaisse; *m*, muscle rétracteur de la rotule fixatrice des sacs ovigères; *o*, orifice de pénétration des spermatozoïdes; *ov*, oviducte avec ovocytes; *r*, rotule de fixation du sac ovigère; *rs*, réceptacle séminal en forme de bissac, résultant de la soudure de deux réceptacles; *sp*, spermatophore; *sph*, sphincter du réceptacle séminal; *t*, ligament suspenseur du réceptacle séminal.

*Congericola*. J'en donne ici un dessin (Fig. 201). On trouve, de même, une cuiller chitineuse, dont l'extrémité forme une sorte de fausse rotule. Cette rotule chitineuse pénètre dans une cavité correspondante, cémentaire, du pédoncule d'attache du sac ovigère.

L'abandon des sacs ovigères doit se faire, par un mécanisme identique à celui

que nous avons décrit chez *Congericola*, par contraction violente d'un muscle inséré à la base de la cuiller, en même temps que se produit une poussée sanguine. La fausse rotule quitte le pédoncule d'attache et celui-ci en quelque sorte déverrouillé, tombe.

*Spermatophore.* — Nous avons dit que le mâle fixe un spermatophore sur la femelle, mais seulement quand la mue pré-copulatrice de cette dernière a eu lieu. Le spermatophore est une formation double,

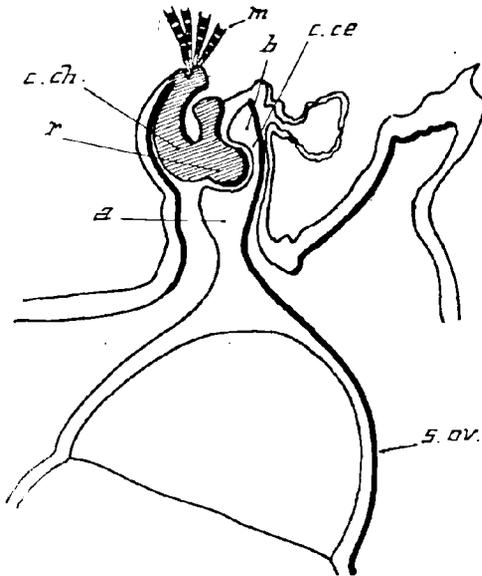


Fig. 201. — *Lepeophtheirus pectoralis*.

Mécanisme d'attache du sac ovigère.

*c. ch.*, crochet chitineux formant cuiller; *r*, rotule; *c. ce*, crochet cémentaire suspenseur du sac ovigère; *a*, base du crochet cémentaire; *b*, extrémité de ce même crochet; *m*, muscle rétracteur du crochet d'attache; *s. ov.*, sac ovigère.

constituée par deux parties symétriques accolées suivant l'axe du corps de la femelle. Il existe une cloison spermatophorale exactement dans le plan de symétrie. Les spermatozoïdes qui remplissent le spermatophore passent dans le réceptacle séminal grâce à deux vagins : orifices suivis d'ampoules de mise en charge. Ces ampoules, qui assurent la liaison entre spermatophore et réceptacle séminal, fonctionnent peut-être comme pompes par aspiration et refoulements successifs : mouvements qui seraient synchrones des mouvements de pulsation de la dernière partie, très proche, du tube digestif.

Le spermatophore vide, persiste un certain temps, puis tombe, sans doute à la suite d'une mue. On ne le rencontre que sur les très jeunes femelles, et toujours vidé de son contenu.

*Sacs ovigères.* — Après la ponte, le sac ovigère est donc constitué par un tube cylindrique, renfermant une pile d'œufs superposés et comprimés en cylindres. Quel est le nombre d'œufs contenu dans un sac ovigère ? Ce nombre est variable, oscillant entre 25 chez les jeunes femelles et 75 chez les femelles âgées.

Les œufs pondus sont très lécithiques, mais possèdent, sur toute leur périphérie, une mince couche de cytoplasme granuleux basophile. Ce cytoplasme périphérique sécrète une enveloppe de chitine immédiatement après la ponte et par conséquent après la pénétration du spermatozoïde. Cette chitine embryonnaire formera donc

un isolement complémentaire, entre embryons voisins. On pourra à partir du stade 2, et seulement alors, isoler facilement avec une aiguille, les petits cylindres à paroi chitineuse, constituant les embryons.

En vertu de leur constitution même, il est indubitable que les fixations de sacs ovigères et que leurs coupes histologiques présenteront des difficultés particulières, résultant surtout de la présence d'un léciithe abondant protégé par des enveloppes chitineuses et cémentaires.

Signalons également la difficulté à obtenir un matériel, fixé après un temps exactement connu, à partir de l'instant de ponte. Pour la fixation, j'ai employé presque uniquement l'alcool-formol-acide acétique, formule que j'ai donnée au début de ce travail. C'est un bon fixateur du noyau, pénétrant et surtout ne durcissant pas. Il y aurait intérêt à l'employer chaud, à 60°, de façon à tuer rapidement les embryons, que j'ai reconnu particulièrement résistants dans les premiers stades.

Le Duboscq donne des résultats voisins, mais vacuolise un peu. Les fixateurs à base de sublimé et de bichromate durcissent trop les tissus et, pénétrant mal, ne tuent pas assez rapidement des cellules si bien protégées.

Les fixations osmiées donnent des coupes qui se pulvérisent littéralement. Pour l'inclusion, la méthode mixte celloïdine-paraffine s'avèrait indispensable. J'ai employé indifféremment la méthode à l'alcool-éther et chloroforme et la méthode au benzoate de méthyle (voir Chapitre II, Technique). Ces deux méthodes se valent, la deuxième étant plus rapide. Coupes à 6 ou 7  $\mu$ . Pour la coloration, un hémalum différencié est très suffisant. A cause de l'abondance du léciithe et de la présence de la couche cytoplasmique ovocytaire externe très sidérophile, l'hématoxyline au fer donne des coupes trop peu lisibles. La méthode au bleu azur de Volkonsky est d'application trop délicate, aucun repère nucléaire n'étant visible pour la différenciation.

L'examen des coupes m'a permis d'élucider la question des globules polaires, celle de la pénétration du spermatozoïde, de la formation des pronuclei, et l'étude des premiers stades de segmentation.

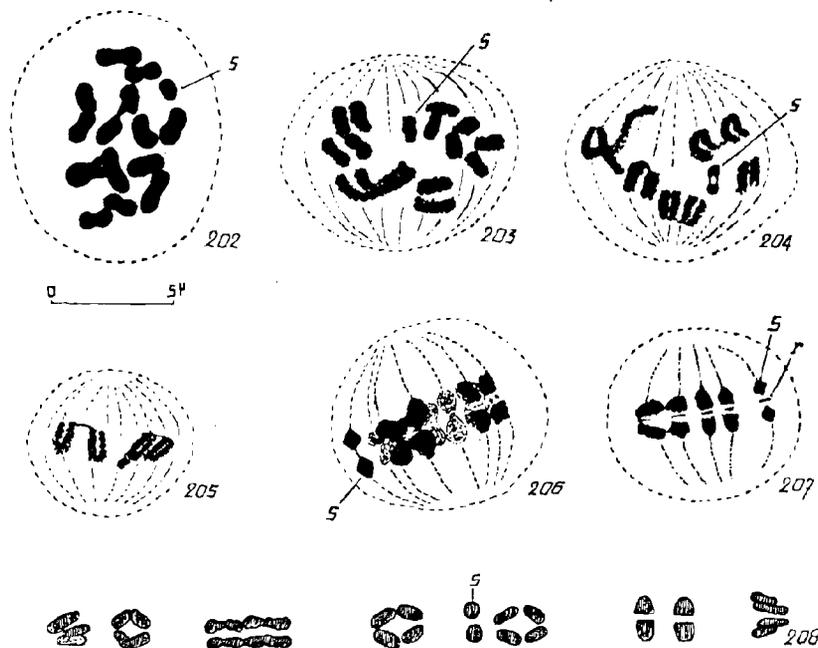
## 6. REPRISE DES PHÉNOMÈNES DE LA MÉIOSE APRÈS LA PONTE

a. *Expulsion des globules polaires.* — Immédiatement après la ponte, la méiose bloquée très longtemps, plusieurs jours peut-être, au stade de prédiacinese, va poursuivre son cours.

Les quinze chromosomes situés dans la mince couche cytoplasmique périphérique ovocytaire et disposés dans un plan radial, vont se condenser en cercle dans un plan tangentiel cette fois (*Fig. 202*). Les conjoints se rapprochent et se disposent parallèlement. Puis les fibres fusoriales s'orientent, et leur ensemble va former une figure tout à fait caractéristique, une sphère réfringente, légèrement aplatie aux pôles et dépourvue de centres d'attraction visibles, la mitose sera du type anastral par conséquent (*Fig. 203*). Les couples s'alignent suivant une circonférence. Chaque couple est, à ce moment, constitué par deux bâtonnets parallèles. Le chromosome simple forme un bâtonnet unique.

Puis vient le dédoublement diacinétique : mais n'oublions pas que ce dédoublement existe virtuellement depuis longtemps, exactement depuis le stade de la contraction (*Fig. 165*) ; les tétrades ne se dégageront que très peu de temps avant la mise en plaque I (*Fig. 204-205*).

L'ovocyte, comprimé dans le sac ovigère, a pris, à ce moment, la forme d'un



*Fig. 202 à 208. — Lepeophtheirus pectoralis. Stades méiotiques (moment même de la ponte). 202, Rassemblement des couples en paires parallèles ; s, chromosome simple = Hétérochromosome. — 203, Arrangements, des couples, suivant un cercle, et, du fuseau, suivant une sphère sans aster (mitose anastrale). — 204, 205, Division diacinétique et formation des tétrades (2 coupes successives du même ovocyte). — 206, Plaque équatoriale I vue de profil. — 207, Coupe tangentielle d'une métaphase I montrant 3 chromosomes dont le chromosome simple ; r, reliquats fuchsinophiles. 208, Plaque équatoriale analysée.*

petit cylindre. La plaque équatoriale I se situe aux environs du milieu de la surface supérieure du cylindre, dans un plan tangentiel à l'ovocyte. Les plaques équatoriales vues de profil sont peu lisibles, les chromosomes, contrairement à ce qui se passe dans la spermatogénèse, se couchent sur le plan équatorial et se tassent fortement. La *figure 206* représente une plaque ainsi vue de profil. On peut remarquer dans le plan de fissuration (*Fig. 207*), c'est-à-dire dans le plan équatorial de la mitose, des reliquats entre chromosomes séparés, reliquats déjà signalés par les auteurs et

qui ont une réaction fuchsinophile. Notons qu'une seule fibre fusoriale est reliée au chromosome *s*, et que deux fibres relient les chromosomes doubles.

La *figure 208* montre une plaque étalée et analysée. Constatons le polymorphisme des chromosomes. Chaque groupement, sauf le chromosome *s*, figure nettement une tétrade.

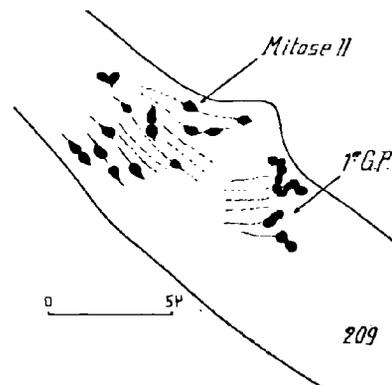
Une dernière question se pose : Y a-t-il un hétérochromosome parmi les huit groupements ? Je pense avec MATSCHECK, que s'il existe vraiment un hétérochromosome chez *Lepeophtheirus*, il faut l'identifier comme le chromosome *s* simple.

*Expulsion du deuxième globule polaire.* — Après l'expulsion du premier globule polaire, la mitose II se prépare. A ce moment, c'est-à-dire trois heures après la ponte, le premier globule polaire entre en pycnose et sa chromatine va former un amas unique accompagné d'une masse plus petite. Ce premier globule polaire est aplati contre la membrane embryonnaire.

Les plaques II sont irrégulières (*Fig. 209*), mais ceci est un artefact. Il est certain que l'œuf bien protégé par la paroi du sac embryonnaire, durcie à ce moment par l'eau de mer, et protégé par surcroît par sa paroi propre, résiste à l'action des fixateurs et n'est pas tué instantanément. Il aurait fallu traiter les sacs embryonnaires comme on traite les œufs d'*Ascaris*, soit par des fixateurs extrêmement pénétrants, soit par des fixateurs chauffés à 60°.

Je figure une plaque II, qui ne peut être considérée comme tout à fait normale. La division est équationnelle, sauf peut-être en ce qui concerne l'hétérochromosome. Le deuxième globule polaire sera expulsé contre le premier déjà en pycnose, et le pronucléus femelle quittant la périphérie de l'ovotide pénètre à l'intérieur, en plein vitellus. En résumé, chez *Lepeophtheirus pectoralis*, il y a formation de 2 globules polaires. Il y a 14 autosomes + un hétérochromosome simple donnant 7 tétrades + une diade. En ce qui concerne le chromosome *s*, la première division de maturation est présumée équationnelle. Nous ne pouvons rien dire de la seconde.

Une question intéressante se pose : les ovocytes de la lignée germinale normale expulseront leurs deux globules polaires, mais que feront les ovocytes de la lignée amitotique où, nous l'avons démontré, la première étape de la méiose est sautée ? Cette question intéressante sera difficile à élucider. Pour être sûr d'avoir des ovo-



*Fig. 209.* — *Lepeophtheirus pectoralis*. Expulsion du 2<sup>e</sup> globule polaire (3 heures après la ponte). 1<sup>er</sup> G.P. : 1<sup>er</sup> globule polaire en pycnose.

cytes de la lignée amitotique, il faudra s'adresser à des femelles âgées, ayant pondu plusieurs fois, et ayant, de ce fait, éliminé totalement leur premier lot normal.

*Pénétration du spermatozoïde.* — La fixation du spermatozoïde sur l'ovocyte se fait au moment du passage de ce dernier dans le carrefour génital. Comme ce passage s'effectue en 15 secondes environ, on voit que le phénomène de fixation doit se

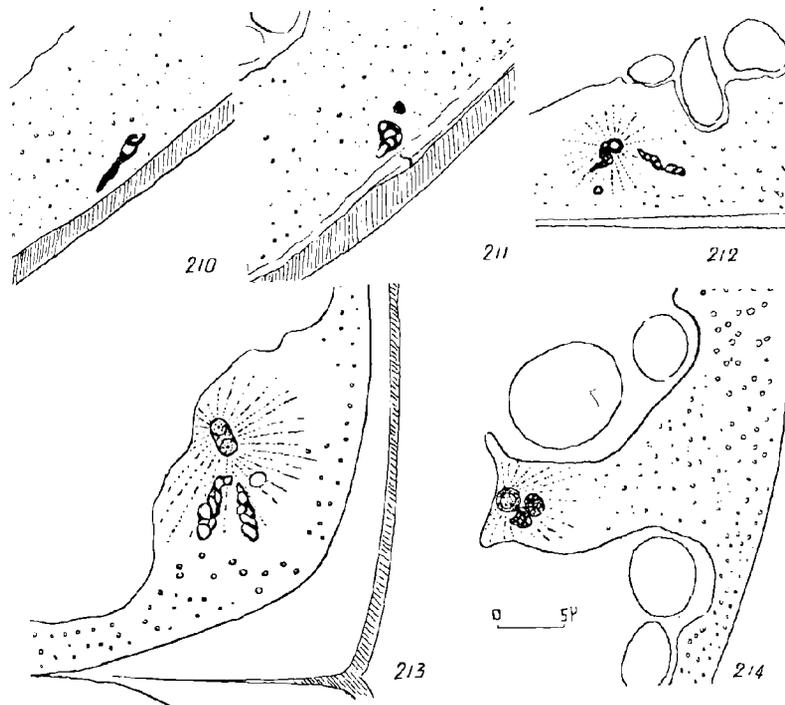


Fig. 210 à 214. — *Lepeophtheirus pectoralis*. Pénétration du spermatozoïde.  
210, 211, Le spermatozoïde est entré. — 212, 213, Fragmentation du spermatozoïde en deux masses. Formation du spermocentre avec aster (3 heures après la ponte). — 214, Le pronucleus mâle précédé du spermocentre pénètre en plein vitellus.

faire rapidement. Le spermatozoïde de *Lepeophtheirus* est très long, nous l'avons vu, sa taille atteint 150  $\mu$ . Une partie seulement, environ le premier tiers correspondant à la tête du spermatozoïde, va pénétrer, et on retrouve cette tête dans un angle de l'ovocyte (Fig. 210, 211). Notons que tous les spermatozoïdes occupent la même position dans tous les ovocytes.

Deux heures après la ponte, au stade préparation à la mitose II, on retrouve le spermatozoïde fragmenté en deux masses (Fig. 212, 213). Au voisinage de ces deux masses de chromatine alvéolisée, se trouve un corpuscule : le spermocentre, d'où

partent des fibrilles orientant le cytoplasme et formant aster. L'ensemble, — spermo-centre et masse double de chromatine paternelle, — pénètre en plein vitellus et formera le pronucléus mâle (*Fig. 214*). Les deux pronucléi mâle et femelle vont ainsi à la rencontre l'un de l'autre et formeront deux masses qui s'accoleront sans toutefois fusionner.

*Premiers stades embryonnaires de Lepeophtheirus pectoralis.* — PEDASCHENSKO a étudié l'embryogénie de *Lernæa branchialis*. J'ai retrouvé chez le Caligide *Lepeophtheirus* des stades et figures de segmentation absolument comparables. Je n'aborderai donc pas dans ce travail cette étude de la segmentation qui ne pourrait que confirmer les résultats de l'excellent auteur russe.

---

## CHAPITRE VIII

### LES LERNÆIDÆ

(*L. BRANCHIALIS* L., *L. LUSCI* BASS., *L. CYCLOPTERINA* F.,  
*L. MINUTA* SCOTT)

---

#### 1. BIOLOGIE ET CYCLE

Quatre espèces de Lernées furent trouvées à Wimereux :

1° *L. branchialis* grande espèce, parasite de *Gadus morrhua* (Morue). Espèce commune.

2° *L. luscii*, parasite de *Gadus luscus* (Gode ou Plouse), espèce plus petite, mais très commune, les *Gadus luscus* se pêchant à la ligne en grande abondance sur les fonds rocheux situés devant Wimereux, et ces poissons se trouvant parasités dans une forte proportion.

3° *L. cycloptera* = *lumpi*, parasite du Cycloptère, poisson rare mais fortement parasité. Espèce intéressante dont le cycle complet s'effectue, d'après les auteurs, sur le même hôte : *Cyclopterus lumpus*. Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de ce cycle direct.

4° *L. minuta* du *Gobius minutus* (Gobio), espèce très rare, trouvée une seule fois sur un Gobius pêché à l'embouchure de la Slack.

On sait que les formes jeunes de Lernées aux stades cyclopoïdes parasitent les branchies de divers poissons : *Pleuronectes flesus* (Flet), *Pleuronectes platessa* (Plie), *Rhombus maximus* (Turbot), *Solea vulgaris* (Sole), *Cyclopterus lumpus* (Cycloptère).

Les formes jeunes parasitant le Flet, la Plie, le Turbot paraissent spécifiquement identiques. Celles trouvées sur la Sole, et sur le Cycloptère paraissent différentes des premières.

J'ai fait, au Laboratoire de Wimereux, quelques observations concernant la morphologie et la biologie des stades jeunes de Lernées, observations qui précisent les études peu poussées de SCOTT et celles, plus précises, de CH. BR. WILSON.

Vers l'extrémité, ou à l'extrémité même, d'un filament branchial d'un *Pleuronectes fesus*, on trouve, et surtout au début du printemps, les jeunes Lernées aux stades cyclopoïdes fixés, c'est-à-dire :

1° Le stade cyclopoïde fixé, à 2 paires d'appendices thoraciques, auquel fait suite :

2° Le stade cyclopoïde fixé, à 4 paires d'appendices thoraciques.

Les deux sexes, mâle et femelle, passent par ces deux stades et se trouvent placés côte à côte sur le même filament branchial. Cependant, la glande mâle se développe rapidement, et des testicules bien développés s'observent déjà au stade à 2 paires d'appendices. La glande femelle par contre ne se développe pas et, même au stade à 4 paires d'appendices, n'est représentée que par une vingtaine d'ovogonies. Le dessin de SCOTT, reproduit dans les planches murales de R. PERRIER et CÉPÈDE, représentant la jeune femelle cyclopoïde avec 2 ovaires volumineux est donc inexact, SCOTT ayant pris pour les ovaires, les deux volumineuses glandes excrétrices thoraciques.

Pendant toute la durée des deux stades cyclopoïdes, fixés, la jeune Lernée est fixée au filament branchial grâce à une glande frontale, ce qui l'apparente morphologiquement au stade *Chalimus* de Calige. Nous appellerons donc les deux stades fixés :

1° *Stade Cyclopoïde fixé, I = Stade Chalimus I*

à deux paires d'appendices thoraciques.

2° *Stade Cyclopoïde fixé, II = Stade Chalimus II*

à quatre paires d'appendices thoraciques.

À la suite d'une mue, les Lernées fixées deviendront libres et passeront par :

3° *Stade Cyclopoïde libre.*

Il faut donc supprimer du cycle le stade pupe de WILSON, s'intercalant entre les deux premiers stades cyclopoïdes fixés. Le terme pupe et les figures mêmes de WILSON reproduites dans certains traités comme celui de KÜKENTHAL (Crustacés) prêtent à confusion. WILSON figure en effet : 1° un stade à 2 paires d'appendices sans glande frontale, puis un stade pupe avec glande frontale, puis ensuite un stade à 4 paires d'appendices sans glande frontale. Les appendices figurés au stade pupe semblent, de plus, fortement regressés. Je n'ai rien constaté de semblable. Le développement est continu, sans involution, sans stade pupe.

Donc, toutes les jeunes Lernées sont fixées sur un filament branchial par une

glande frontale. Si on essaie de détacher ces Lernées jeunes par traction, à la pince à dissection par exemple, la glande frontale se brise invariablement.

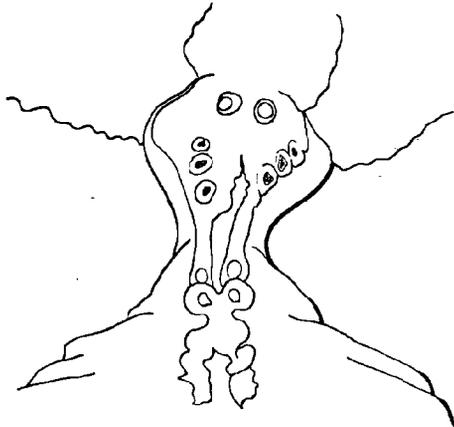


Fig. 215. — *Lernæa branchialis* (du Flet)  
stade *Chalimus*.

Rostre et glande frontale en place dans la branchie, cette glande frontale est une formation paire (La limite supérieure de la glande, noyée dans le tissu kystique, est indistincte).

Il faut, pour la conserver en place, dilacérer avec deux aiguilles les tissus sclérosés du filament branchial.

La glande frontale (Fig. 215), formation d'origine double, doit être l'homologue de la glande frontale du *Chalimus* des Caligides. Rappelons que, chez différents groupes de Copépodes parasites, nous retrouvons cette même glande. Il est facile de mettre la glande frontale de Lernée en évidence, par la fuchsine acide, excellent réactif des chitines molles, celle des joints d'articulation par exemple. Je n'ai pas fait l'étude détaillée de cette formation, cette question d'anatomie étant en dehors du sujet traité. Je me suis contenté de la figurer. La limite supérieure de la glande s'estompe

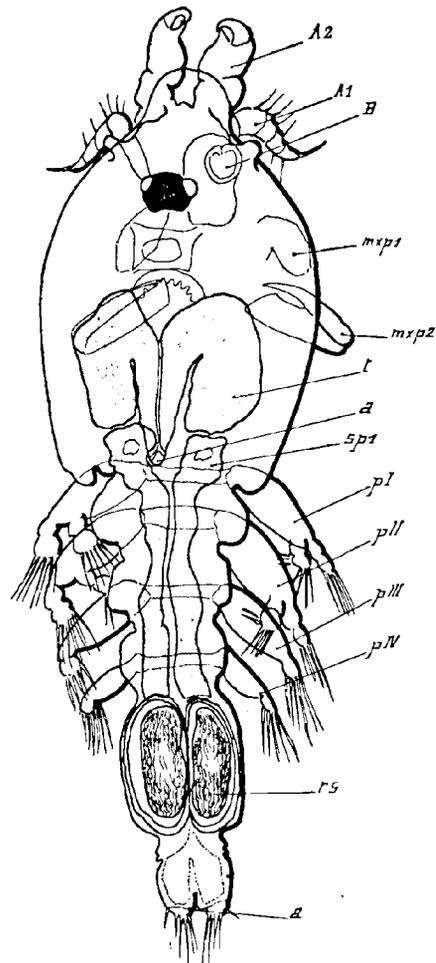


Fig. 216. — *Lernæa branchialis*.  
Mâle adulte.

A2, antennes postérieures transformées en appendices fixateurs; A1, antennes; B, orifice buccal; mxp1, maxillipède 1; mxp2, maxillipède 2; t, testicule paire; a, apex impair du testicule; sp1, spermiducte, à son début; pI, appendices thoraciques 1; pII, appendices thoraciques 2; rs, réservoirs séminaux; a, anus.

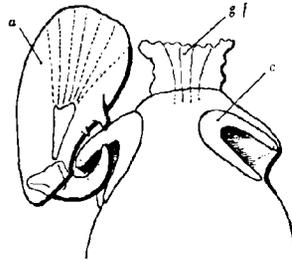


Fig. 217. — *Lernæa branchialis* (du Flet). Rostre d'une jeune femelle (stade *Chalimus*). Le mâle se fixe sur la jeune femelle grâce à ses antennes transformées en pinces. *a*, une des pinces du mâle en place; *c*, coussinets chitineux de fixation; *gf*, glande frontale arrachée et brisée.

dans les tissus kystiques de réaction de l'hôte et n'est pas nette, mais elle se trouve très près du vaisseau sanguin irriguant le filament branchial du Poisson.

Notons que, nécessairement, une mue se produira entre les stades *Chalimus I* et *Chalimus II*, mais l'animal ne se détache pas, la glande frontale ne participant pas à la mue.

Au stade *Chalimus II*, à 4 paires d'appendices thoraciques, fait suite le stade cyclopoïde libre. Le mâle se développe, je crois, plus rapidement que la femelle; il devient libre (Fig. 216), et se met dès cet instant, à la recherche d'une femelle qu'il trouvera sur un filament branchial voisin. Cette femelle est encore au stade *Chalimus II* ou même au stade *Chalimus I*. Le mâle se fixe sur celle-ci, en saisissant par ses antennes différenciées en pinces deux coussinets creux glandulaires que la femelle porte à sa partie antérieure, immédiatement sous la glande frontale. On trouve de nombreux couples

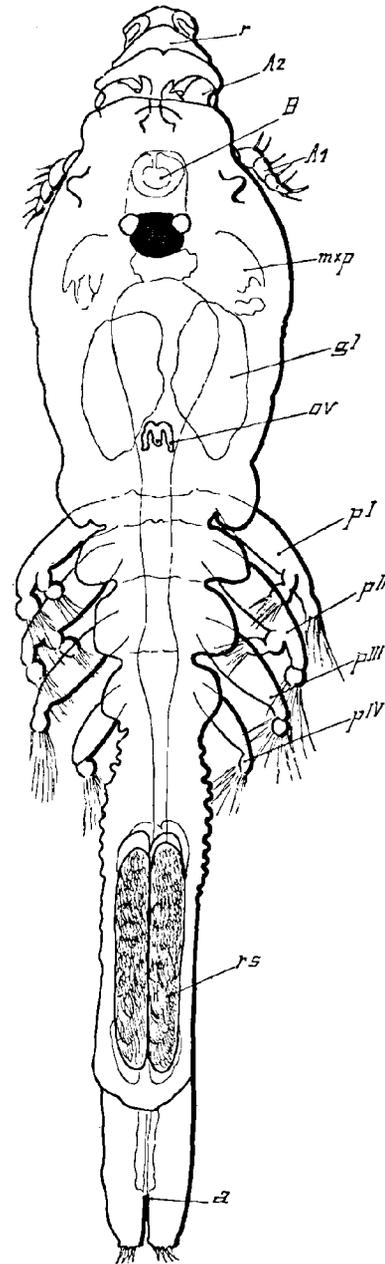


Fig. 218. — *Lernæa branchialis*. Femelle au stade cyclopoïde libre. *r*, rostre; *A2*, antennes postérieures transformées en appendices fixateurs; *A1*, antennes antérieures; *B*, orifice buccal transformé en ventouse; *mxp*, maxillipède; *gl*, glandes; *ov*, ovaire en position primitive thoracico-dorsale; *p1*, appendices thoraciques 1; *i*, intestin; *rs*, réceptacles séminaux; *a*, anus.

ainsi fixés. Le mâle se reconnaît facilement : son extrémité abdominale est fortement pigmentée et montre par transparence les deux vésicules séminales réfringentes, dans le segment génital. Le mâle est placé au-dessus de la femelle, mais ne semble pas, à première vue, fixé sur celle-ci. C'est par une dissection fine que l'on démontre nettement leurs rapports réciproques. Parfois, lors d'une telle dissection, l'une des

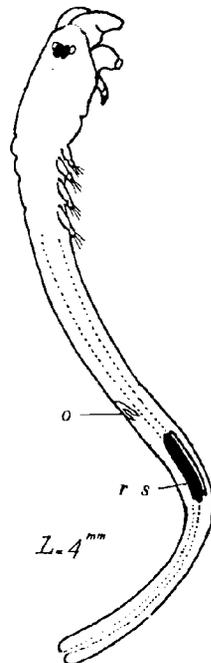


Fig. 219. — *Lerna cyclopterina* sur *Cyclopterus lumpus*. Stade début de pennelloïde. *rs*, réceptacles séminaux ; *o*, ovaire descendu.

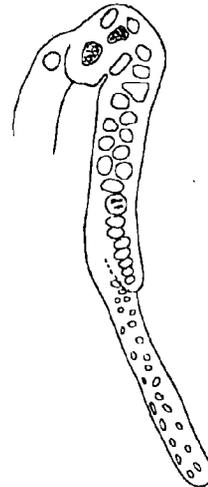


Fig. 220. — Ovaire de la *Lerna* de la figure. *Lerna* au stade début de pennelloïde.

deux antennes du mâle, transformée en fortes pinces, se détache et reste serrée en position physiologique sur le coussinet glandulaire. C'est ce que montre la figure ci-contre (Fig. 217).

Signalons également que la ventouse buccale du mâle se plaçant directement sur le thorax dorsal de la femelle, jouera un rôle dans la fixation réciproque des deux conjoints.

Le mâle doit d'ailleurs attendre le complet développement de la femelle avant de féconder celle-ci. Il devra attendre la mue s'intercalant entre le stade *Chalimus II* et le stade Cyclopoïde libre, mue que l'on peut appeler précopulatrice et qui dégage

les orifices sexuels femelles. A noter que cette mue précopulatrice existe également chez les Caligides, avec cette petite différence qu'elle se produit plus tard chez ces derniers : la femelle de Calige étant libérée depuis longtemps, les couples évoluent en toute liberté sur l'épiderme des Pleuronectes.

Au moment de la copulation, le mâle dépose ses spermatophores sous le segment génital de la femelle. Le transvasement des spermatozoïdes va se faire vers

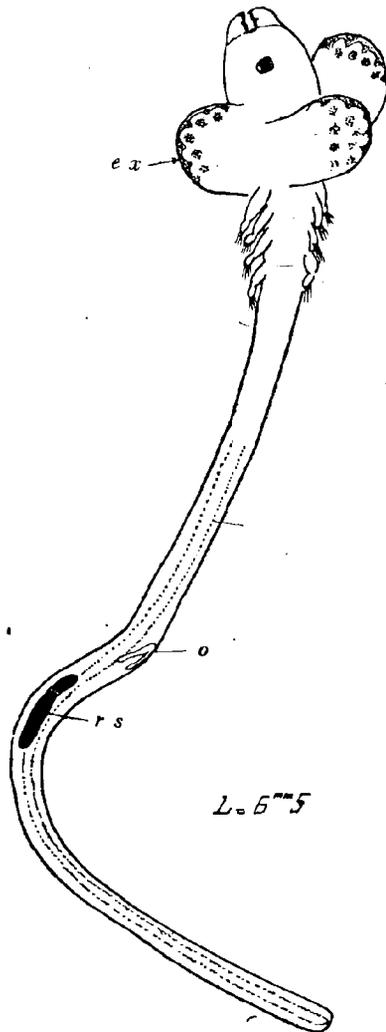


Fig. 221. — *Lernæa cyclopterina* sur *Cyclopterus lumpus*. Stade pennelloïde. *rs*, réceptacle séminal; *o*, ovaire; *ex*, expansions thoraciques avec massifs glandulaires.

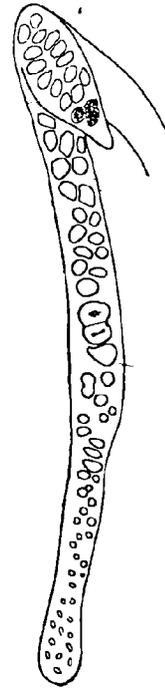


Fig. 222. — Ovaire de la *Lernæa* de la figure 221. Ovaire peu évolué : à comparer avec l'ovaire du stade début de pennelloïde. Cette Lernée n'arrivera pas au terme de son évolution.

les réceptacles de la femelle et les spermatophores vides doivent tomber rapidement. Je n'ai pu observer cette copulation.

Aussitôt après la copulation, la femelle quitte le Flet et nage à la recherche du

deuxième hôte. Son segment génital va commencer sa croissance (*Fig. 218*). Si, par extraordinaire, la jeune femelle fécondée reste sur les branchies du Flet, prisonnière peut-être de son organe frontal qui ne s'est pas détaché après la mue précopulatrice, le segment abdominal va bien s'accroître, mais restera filiforme et son aspect n'aura rien de comparable avec le même segment de taille identique de la Lernée fixée sur son deuxième hôte. On aura dans ce cas un simple essai de développement direct.

La natation de la jeune femelle libre, à la recherche du Gadidé est rapide et désordonnée. Elle finit cependant par trouver le deuxième hôte et pénètre par les opercules du Poisson. J'ai vérifié ce fait en plaçant dans un même cristalliseur un *Gobius minutus* et de jeunes femelles libres de Lernées. On peut observer ce qui va se passer, au binoculaire, dans les meilleures conditions. Les Lernées, après quelques recherches, finissent toujours par se fixer sur l'épiderme du *Gobius* au voisinage de l'opercule, et elles se dirigent alors rapidement vers les branchies. Elles se fixent sur des surfaces relativement lisses, grâce à leur ventouse.

Je n'ai d'ailleurs pas réussi à infester expérimentalement le *Gobius minutus* avec les jeunes Lernées du Flet, qui sont des *Lernæa branchialis* jeunes. Les formes jeunes de *Lernæa minuta* qui infestent le *Gobius* sont encore inconnues.

Par contre, j'ai réussi facilement à infester trois espèces de Gadidés, *Gadus morrhua*, *Gadus merlangus*, *Gadus pollachius*, placés dans le grand aquarium de Wimereux près de Flets parasités. En sacrifiant ces Gadidés quelques jours plus tard, j'ai trouvé sur leurs branchies de nombreuses Lernées dont l'abdomen allongé présentait les caractéristiques d'un début de stade pennelloïde. Le deuxième hôte de la *Lernæa branchialis* du Flet pourra donc être l'une des trois espèces de Gadidés cités plus haut, espèces sur lesquelles on la trouve adulte.

Je n'ai pas réalisé le passage de la Lernée du Flet sur le *Gadus luscus*. La Lernée parasitant ce poisson, *Lernæa lusci* est une espèce différente de *L. branchialis*. Elle est, en effet, notablement plus petite et plus grêle, avec racines d'implantations différentes de celles de *L. branchialis*. Les sacs ovigères, plus grêles également, renferment des embryons notablement plus petits. Ce dernier caractère est un critère suffisant pour en faire une deuxième espèce, car taille et racines d'implantations peuvent être subordonnées à des questions de métabolisme résultant de la nourriture absorbée, en l'espèce le sang puisé à l'hôte, et aussi, aux réactions kystiques du substratum : la branchie.

*Quelques mots sur Lernæa cyclopterina.* — Cette espèce infeste en masse les branchies du Cycloptère. C'est par milliers qu'on la trouve sur les filaments et entre les lamelles branchiales de ce poisson. Les femelles cycloptères devenant libres se

fixent directement à la base même de la branchie et continuent leur développement (Fig. 219, 220). L'abdomen s'allonge, se recourbe en S; trois expansions thoraciques apparaissent (Fig. 221), les ovaires s'accroissent (Fig. 222), mais il semble bien que leur évolution s'arrête. Sur les branchies du Cycloptère, il existe des centaines de Lernées au stade pennelloïde, mais, sur trois individus très parasités examinés, je n'ai pas découvert une seule *L. cyclopterina* adulte.

Dans le cas de *L. cyclopterina*, il y aurait donc un essai de développement direct, essai beaucoup plus poussé que celui que nous avons signalé plus haut pour *L. branchialis* sur le Flet; mais cette tentative, bien qu'entreprise par des centaines d'individus, aboutit rarement, sinon jamais. L'adulte a, cependant, été signalé sur divers poissons sous le nom d'*Hæmabaphes cyclopterina*, forme intermédiaire entre le stade pennelloïde et le stade adulte de Lernée.

## 2. DESCENTE DE L'OVAIRE

*L. branchialis* se fixant sur le deuxième hôte va passer par le stade pennelloïde (Fig. 223). Son abdomen s'allonge dans de fortes proportions et trois expansions thoraciques dorsales apparaissent. Ceci est bien connu. Je veux insister ici sur un autre phénomène moins apparent : la descente de l'ovaire.

Chez la jeune Lernée du Flet, l'ovaire, très peu développé, est une formation en M, résultant de la réunion de deux branches ovariennes. Cet ovaire est placé dorsalement, en avant de la première paire d'appendices thoraciques (Fig. 218, 224).

Au stade pennelloïde, l'ovaire occupe, toujours une position dorsale et axiale, mais il est descendu très bas dans l'abdomen où on le trouve à proximité des réceptacles séminaux (Fig. 223, 225).

Deux questions se posent : 1° A quel moment se fait cette descente ? et 2° Quel est son mécanisme ?

1° La migration de la glande se fait après la fixation de la Lernée sur le deuxième hôte, et très peu de temps après cette fixation. En effet, l'observation montre que toutes les Lernées du Flet ont leur ovaire en position mésothoracique. Les Lernées qui viennent de se fixer sur le Gadidé possèdent encore leur ovaire en première position, mais peu de temps après la fixation, sitôt que l'abdomen commence son allongement, on trouve l'ovaire descendu. La descente doit se faire rapidement, car je n'ai pu observer l'ovaire en position intermédiaire.

Il semble cependant assez singulier qu'un organe déjà volumineux, formé d'une

cinquantaine de cellules, puisse ainsi cheminer, et se déplacer; on ne peut toutefois penser à la reconstitution d'un nouvel ovaire. 1° L'ovaire descendu est exactement semblable à l'ovaire non descendu, avec le petit bloc gonial au milieu de l'M. 2° Quand l'ovaire se trouve en deuxième position, l'ovaire de première position a disparu.

Je ne puis malheureusement rien dire au sujet du mécanisme de cette descente.

Notons encore que si la *Lernæa branchialis* du Flet, par extraordinaire reste sur le Flet, son abdomen s'allonge, devient filiforme, mais l'ovaire ne descend pas.

Par contre, chez *Lernæa cyclopteryna*, la descente se fera normalement. Il y a début de développement direct.

*Développement de l'ovaire.* — Après sa migration, l'ovaire, dont le développement était ralenti,

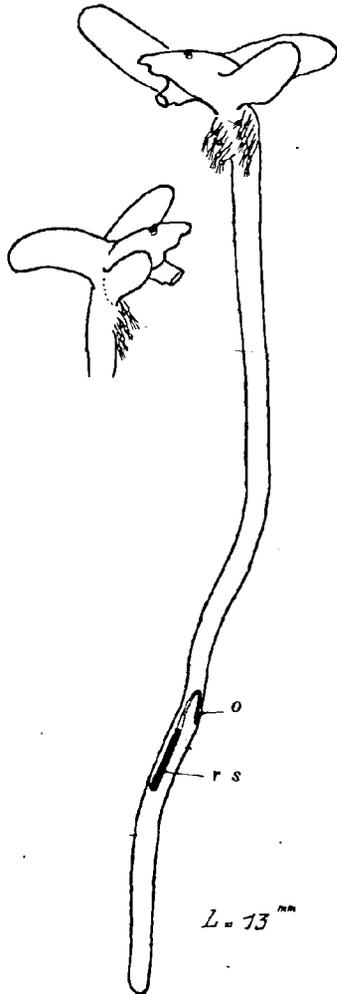


Fig. 223. — *Lernæa branchialis* fixé sur *Merlangus vulgaris*. Stade pennelloïde. Longueur totale 13 mm. *rs*, réceptacles séminaux; *o*, ovaire.

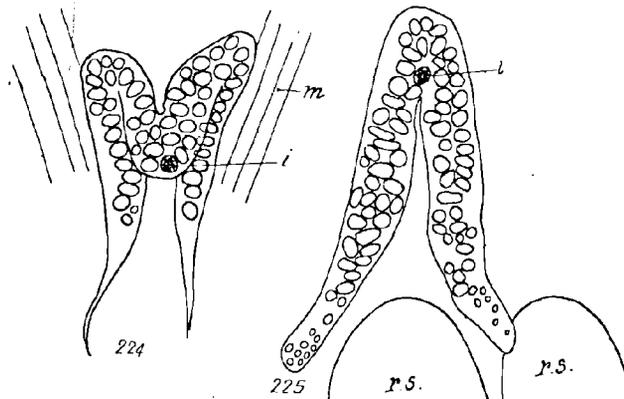


Fig. 224, 225. — *Lernæa branchialis*. 224, Ovaire d'une jeune femelle au stade cyclopoïde libre (ovaire juste avant sa migration). *i*, initiale goniale chromatique; *m*, muscles dorsaux. — 225, ovaire d'une jeune femelle fixée sur un Gadidé (stade début de pennelloïde), ovaire peu après sa migration; *r. s.*, réceptacles séminaux.

sinon arrêté depuis quelques temps, entre dans une nouvelle phase d'activité. Les ovogonies se multiplient et l'on peut trouver dans le nouvel ovaire de nombreuses

mitoses goniales. Comme l'abdomen de la Lernée s'allonge à ce moment très rapidement, l'ovaire qui surplombait immédiatement après la migration le sommet des réceptacles séminaux (Fig. 226), s'en écartera progressivement, par la suite, de plus en plus.

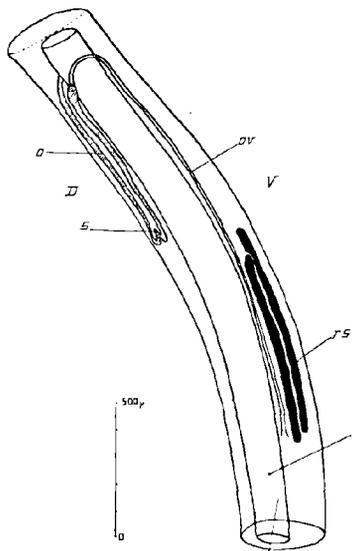


Fig. 226. — *Lernæa branchialis* sur *Merlangus vulgaris*. Taille 13 mm. Région ovarienne. s, sommet de l'ovaire; o, ovaire; ov, oviducte; rs, réceptacles séminaux; i, intestin; D, côté dorsal du segment génital.

### 3. REMARQUES ANATOMIQUES SUR *LERNÆA*

J'ai précisé, en passant, au cours de mes recherches, quelques points d'anatomie. Je les signale ici très brièvement.

1° Les racines d'implantation de la Lernée renferment un tissu conjonctif lacunaire, où circule abondamment le sang et où s'organisent de nombreux massifs glandulaires aux dépens d'éléments sanguins. Ce sont des massifs d'origine lymphatique.

2° Je signale également que les nombreux auteurs qui ont étudié la Lernée adulte, n'ont pu mettre en évidence, au moyen de dissections fines, le système nerveux. Dans mes coupes, je l'ai retrouvé rapidement; mais, chose curieuse, il est très réduit et représente exactement, en formes et dimensions, le système nerveux du stade cyclopoïde libre avec son unique masse ganglionnaire cérébroïde et œsophagienne. C'est dire que le système nerveux ne s'est plus développé après le stade

libre, mais il n'a pas non plus régressé. Ce système nerveux se situe à l'extrémité de la trompe de la Lernée, trompe qui représente la seule partie céphalique, la zone des racines d'implantations représentant la région thoracique dorsale.

3° Signalons chez *Lernæa*, le système abondant de glandes excrétrices, dont l'effet s'ajoute à celui de l'épithélium digestif, excréteur lui-même. En particulier, au stade pennelloïde, nous trouvons dans le segment abdominal une dizaine de glandes paires, avec canal excréteur, externe semble-t-il.

J'ai déjà signalé et figuré de telles glandes chez *Clavella* et je rappelle que, chez les Copépodes parasites, la multiplicité des glandes excrétrices à canaux débouchant directement à l'extérieur semble être en rapport avec le mode spécial de nutrition.

#### 4. SPERMATOGÉNÈSE DE *LERNÆA BRANCHIALIS*

##### a. Anatomie de l'appareil mâle.

Nous avons dit plus haut que, chez le mâle de *Lernæa*, la glande génitale se développe très tôt et le testicule est déjà bien développé au stade *Chalimus* à 2 paires d'appendices thoraciques; mais ce mâle n'est adulte qu'au stade cyclopoïde libre. Sa taille est alors maximum et atteint 1.400  $\mu$ . Ses deux réservoirs séminaux sont, à ce moment, gonflés et bourrés de spermatozoïdes (*Fig. 216*).

*Appareil génital.* — Il existe à l'extrémité des deux testicules, situés très dorsalement, une partie commune impaire: c'est la zone à spermatogonies primordiales, zone très petite, ne renfermant qu'une vingtaine de cellules. A l'apex de cette zone se montre le bloc gonial chromatique, renfermant une douzaine de cellules soudées les unes aux autres en un massif unique (*Fig. 227*). Nous étudierons ces cellules plus loin.

Chaque testicule forme une glande en S, incliné à 45° sur la verticale. Vers leur extrémité se trouvent les gonies primaires. Ce sont de grandes cellules, les plus grandes de tout le tissu testiculaire. Dans la boucle supérieure de l'S, ces spermatogonies primaires se divisent et donnent ainsi des spermatogonies secondaires, puis tertiaires, la taille de ces cellules diminuant au fur et à mesure des mitoses successives. La boucle inférieure de l'S est plus épaisse, on y trouve une large zone sans mitose, zone qui correspond aux premiers stades de la méiose: c'est la zone à spermatoocytes I. Les stades que l'on y trouve sont surtout des stades de contraction, qui durent longtemps. Les stades de décontraction et strepsiténiques ne sont pas nets. Le

testicule s'enfoncé verticalement et gagne la région thoracique ventrale. Sa section horizontale est ovoïde. On y voit les mitoses I et mitoses II et tous les stades de la spermiogénèse. C'est dans cette zone également que s'observent les éléments avortés dont nous parlerons plus loin. Le tissu interstitiel peu abondant est présent à ce niveau. Le canal déférent s'abouche latéralement et la première partie de ce spermiducte remonte immédiatement derrière le testicule. Les parois en sont très épaisses et formées de petits massifs formant syncytium. Ces épais massifs cellulaires, traversés par le conduit, sont de nature glandulaire, et cette glande double, formée de deux moitiés d'aspect et de rôle différents : l'une des moitiés *A*, accolée directement au testicule, possède un cytoplasme fuchsinophile à chondriome trapu formant des réseaux. Il y a, à ce niveau, dans la lumière du spermiducte, de véritables grappes de fortes boules fuchsinophiles. Ces nombreuses boules, qu'il est impossible de confondre avec les éléments en dégénérescence, ne proviennent certainement pas du tissu testiculaire, car la sécrétion également fuchsinophile du tissu interstitiel ne donne que de courtes trainées peu abondantes. Les grappes fuchsinophiles proviendraient donc de la glande *A*.

La deuxième moitié, *B*, de la glande, comme tout le reste de la paroi du spermiducte d'ailleurs, possède un cytoplasme prenant le violet à la coloration de Volkonsky et son chondriome est filamenteux. La sécrétion glandulaire de tout ce tissu se présente sous l'aspect de très fines granulations fuchsinophiles, qui finiront par former cependant un volume important, puisque tout le tube génital y participe.

Parvenu au seuil du segment génital, la lumière du spermiducte s'élargit brusquement : nous sommes dans l'antichambre du réservoir séminal. Nous y trouvons des spermatozoïdes, des éléments avortés en voie de désintégration, et de très nombreux éléments fuchsinophiles provenant, soit de ces éléments avortés désintégrés, soit des sécrétions du tissu interstitiel testiculaire et des glandes *A* et *B*.

De cette antichambre nous passons dans le réservoir séminal, grosse masse ovoïde, par un petit conduit en position presque axiale. — Nous trouvons dans le réservoir séminal tous les éléments décrits dans l'antichambre, mais de plus, au centre, et un peu décalé vers l'avant, une grosse masse fuchsinophile attire de suite l'attention. Cette grosse masse irrégulière provient de la soudure, de débris émanés des éléments avortés. Le brassage des éléments de la vésicule séminale doit être identique au brassage cyclique que j'ai décrit chez les Caligides, et les deux formations centrales sphériques doivent être homologues.

La paroi de la vésicule séminale est constituée par un épithélium peu épais, qui sécrète une couche de chitine vers la lumière de la cavité. Contre cette chitine, adhè-

rent, grâce à leur viscosité propre, les éléments avortés en voie de désintégration. On trouve de nombreux reliquats de ces éléments mélangés aux spermatozoïdes.

Quel est le rôle joué par la sphère centrale, formée de nombreux débris où cependant dominent les noyaux pycnotiques des éléments désintégrés? Elle ne semble pas jouer un rôle nourricier : ce sont les multiples produits de sécrétions, très visibles ici, qui doivent jouer ce rôle trophique vis-à-vis des spermatozoïdes.

J'ai dit plus haut que je n'ai pas observé la copulation, ni la formation des spermatophores, ni leur chute. Chez les jeunes femelles fécondées, les spermatophores vides ont en effet disparu, et les spermatozoïdes sont déjà passés dans les réceptacles séminaux. On ne trouve plus aucune trace de la grosse boule fuchsinophile. Les inclusions glandulaires si nombreuses dans la vésicule séminale sont également absentes dans les réceptacles et les spermatozoïdes, plongés dans un milieu dépouillé à ce moment de toute substance figurée, resteront cependant très longtemps vivants.

#### b. Etude cytologique du testicule.

Les éléments génitaux de *Lernæa branchialis* sont malheureusement très petits, et leur étude se prête mal à une analyse détaillée. Nous insisterons surtout sur les éléments goniaux plus grands.

*Bloc gonial.* — Le bloc gonial se trouve à l'apex de la zone commune impaire, que j'ai appelée précédemment zone à spermatogonies chromatiques (*Fig. 227*). Cette zone est très petite, et renferme peu d'éléments.

Voici les dimensions de ce bloc, dimensions calculées sur coupes :

Lernée n° 1 : longueur. . .	26 $\mu$	Lernée n° 2 : longueur. . .	20 $\mu$
largeur . . .	13 $\mu$	largeur . . .	16 $\mu$
épaisseur. . .	24 $\mu$	épaisseur. . .	16 $\mu$

Ce bloc gonial peut être observé également par transparence sur le Copépode monté en entier entre lame et lamelle, après une coloration au carmin aluné, ou à l'hémalun dilué.

Le bloc gonial se compose de moins de dix cellules, soudées les unes aux autres. Ces cellules étant très chromophiles il est presque impossible de débrouiller leur structure après une coloration à l'hématoxyline au fer, ou même coloration à l'hémalun. Il n'en est pas de même après une coloration de Volkonsky simplifiée. Après une telle coloration, on observe que : 1° le cytoplasme des cellules goniales chromatiques très réduit constitue des mailles, formant une sorte de réseau fuchsinophile enveloppant le noyau. Le nucléoplasme de ces éléments se colore en violet, il prend

par conséquent le bleu et la fuchsine. La chromatine s'observe sous forme d'un réseau bleu. Pas de nucléole visible.

Au voisinage du bloc de gonies chromatiques s'observent des stades à prochromosomes, et un peu plus loin des stades gonies primaires quiescentes. Nous observons également les stades intermédiaires, de transition, entre les trois stades précédents.

Tout ceci est comparable à ce que j'ai décrit plus en détail chez les Caligides et chez *Notodelphys*, Copépode où ces phénomènes sont plus analysables.

Les gonies primaires se diviseront par mitoses normales et donneront des gonies secondaires plus petites, qui par division mitotique donneront à leur tour des gonies tertiaires de dimensions encore plus réduites.

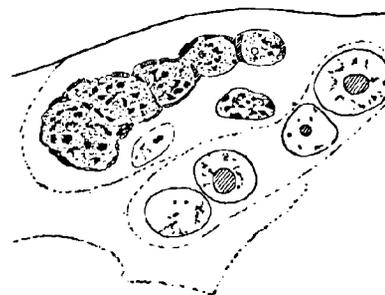
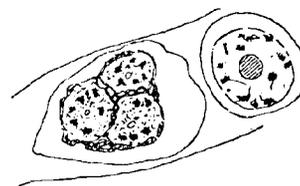
J'ai étudié de très près ces mitoses goniales classiques, ce qui m'a permis de préciser certaines phases particulières de la mitose.

Partons d'une spermatogonie primaire à l'état quiescent. Cet état quiescent gonial, et les auteurs n'insistent pas assez là-dessus, est caractérisé par des relations étroites existant à ce stade entre nucléole et chromatine.

La chromatine, à ce moment, est formée, nous le savons, par les chromosomes vacuolisés en réseau. Il y a deux réseaux réunis entre eux par des mailles et tractus : le réseau interne périnucléolaire en relation étroite avec le nucléole, et le réseau externe périnucléaire bien connu (voir *Fig. 228*).

Au début de la *prophase* (*Fig. 229*), la chromatine abandonne progressivement tout contact avec le nucléole, de fins tractus de chromatine restant les seuls vestiges de l'union précédente. Le deuxième réseau périnucléaire prend, de ce fait, une importance plus grande. Puis le nucléole diminue, sa chromaticité s'affaiblit, et il disparaîtra totalement quand les chromosomes s'individualisent. Ensuite, se forme la plaque équatoriale. Nous n'étudierons pas cette métaphase ni l'anaphase qui fait suite, mais nous insisterons sur la télophase qui aboutit au stade quiescent.

La chromatine polaire, au début de la télophase, est disposée en calottes, bi-ou trilobés (*Fig. 230*). Au centre des lobes apparaissent de nombreux nucléoles isolés,



*Fig. 227.* — *Lernæa branchialis*  
(du Flet). Mâle.  
2 coupes du bloc gonial chromatique  
du testicule montrant les spermatogonies  
chromatiques primordiales.

sans contact avec la chromatine. Le réseau chromatinien se développe et emprisonne les nucléoles (Fig. 231, 232, 233). Ces nucléoles grossissent, s'accolent par attraction mutuelle, due aux tensions superficielles, et se fusionnent en un seul nucléole très

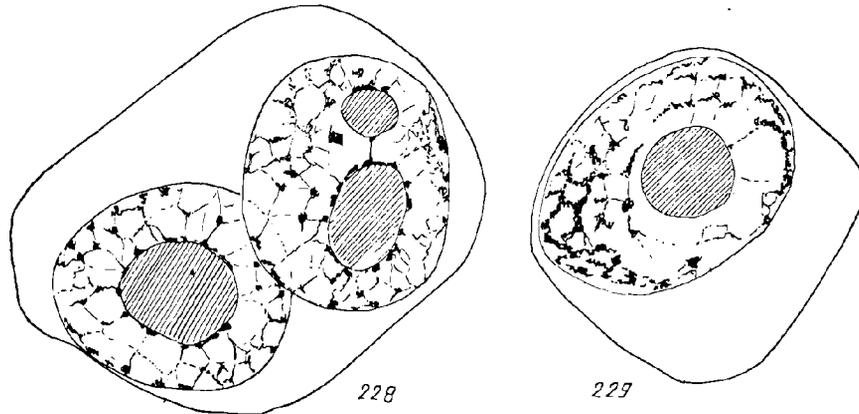


Fig. 228, 229. — *Lerna branchialis*. Mâle.  
228, Spermatogonie primaire quiescente. Nucléole en contact avec la chromatine. —  
229, Spermatogonie primaire. Début de prophase.

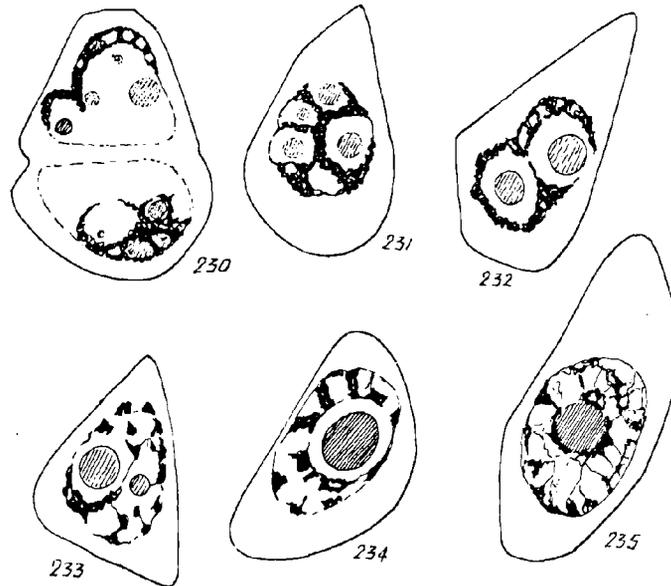


Fig. 230 à 235. — *Lerna branchialis*. Mâle.  
230, Spermatogonie secondaire. Début de télophase. — 231, 232, 233, Spermatogonie tertiaire. Fin de la télophase précédente. — 234, Dernier stade de la télophase. Nucléole encore isolé. — 235, Spermatogonie tertiaire. Etat quiescent. Nucléole en contact avec la chromatine.

volumineux, isolé de la chromatine par une enveloppe très claire, de nucléoplasme optiquement vide (Fig. 234). Le réseau chromatinien se rapproche de plus en plus du nucléole et le contact se rétablira, marquant exactement la fin de la télophase et réalisant un nouveau stade quiescent (Fig. 235).

*Méiose.* — La méiose se prête mal à une étude poussée, les éléments étant trop petits. Il existe cependant les stades classiques, comme chez les Caligides, mais peu analysables. Nous n'insisterons donc pas.

#### c. Spermiogénèse chez *Lernæa lusci*.

La spermatide de *Lernæa* ne reste pas longtemps sphérique. Elle prend la forme naviculaire (Fig. 236). La section d'une spermatide à ce stade devient de plus en plus quadrangulaire.

A l'intérieur de la spermatide, se différencient quatre lignes fuchsinophiles, lignes courbes qui se rejoignent aux deux extrémités de la cellule. A un stade plus avancé, les quatre lignes fuchsinophiles se développent et forment quatre bandelettes fuchsinophiles, qui fragmentent la spermatide en quatre parties équivalentes, de sorte qu'en coupe transversale les spermatides, et plus tard les spermatozoïdes, se présentent sous forme de quatre petits cercles placés aux quatre angles de la section quadrangulaire.

La longueur des spermatozoïdes varie entre 20 et 25  $\mu$  : ils sont donc petits en comparaison de ceux de *Lepeophtheirus* (160  $\mu$ ).

#### d. Éléments avortés.

Dans la spermatogénèse des Lernéides, nous trouvons des éléments qui avortent. Ces éléments, comparables à ceux que j'ai décrit plus haut chez les Caligides, sont malheureusement très petits, et par suite l'étude de leur évolution est très difficile.

Il est vraisemblable qu'à l'origine des éléments avortés des Lernéides il y a,

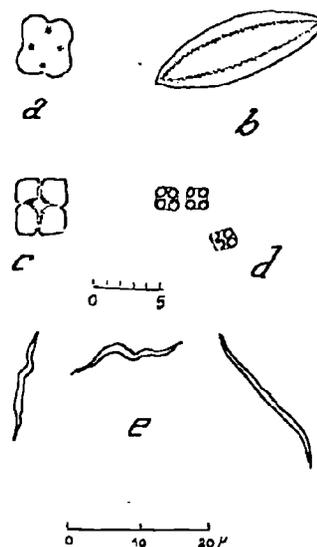


Fig. 236. — *Lernæa lusci*.

Stades de la spermiogénèse.

*a*, coupe transversale d'une spermatide. On voit la section des quatre axes fuchsinophiles ; *b*, section longitudinale d'une spermatide. A l'intérieur deux lignes fuchsinophiles amorces de cloisons ; *c*, spermatide plus évoluée. Cloisonnement quadripartite : les cloisons internes sont fuchsinophiles ; *d*, spermatozoïde en coupe transversale ; *e*, spermatozoïde non coloré, d'après frottis.

comme chez les Caligides, une anaphase de mitose I laborieuse, et que certains *Spermatocytes II* qui naissent d'une telle mitose, dégèrent. En tous cas il est impossible de démontrer ce fait chez ce matériel difficile.

Après une fixation au Zenker-formol et une coloration au Volkonsky, les éléments avortés se distinguent par leur teinte jaunâtre et par leur chromatine à dispo-

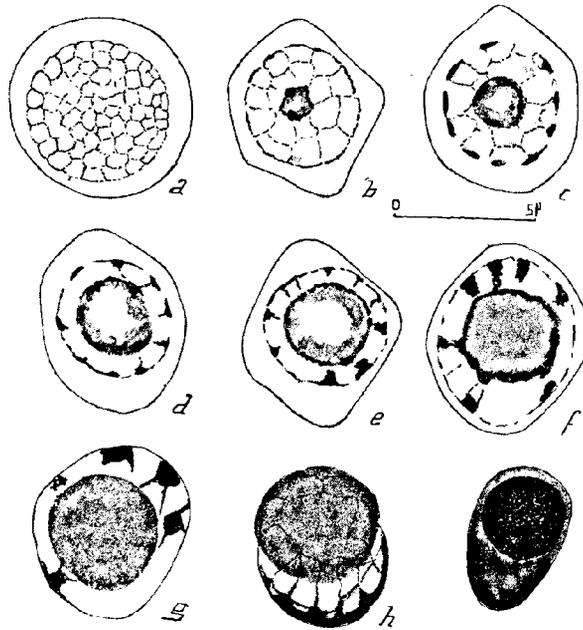


Fig. 237. — *Lernæa branchialis*. Éléments en dégénérescence (fixation Zenker-Formol).

*a*, premier stade de nette dégénérescence. Réseau chromatinien azurophile; *b*, apparition de la zone centrale fuchsinophile; *c, d, e*, la zone centrale s'étend et devient de plus en plus fuchsinophile; *f*, le maximum de fuchsinophilie est atteint. Le noyau a presque englobé totalement le cytoplasme; *g*, disparition complète du cytoplasme; *h*, condensation de la chromatine en calotte azurophile; *i*, stade ultime de condensation pycnotique avant la désintégration; masse pycnotique de chromatine azurophile, au centre; noyau fuchsinophile.

sition périphérique (*Fig. 237 a*). Ces éléments sont gonflés, et nous retrouvons à leur surface la chromatine en réseau, fait déjà signalé chez les Caligides. Le réseau ici est cependant plus régulier et bien alvéolisé. Au centre de l'élément, une zone circulaire apparaît (*Fig. 237 b*), elle se distingue par sa fuchsinophilie faible d'abord, accentuée ensuite; en même temps cette zone augmente de volume et gagne tout le noyau (*Fig. 237 c, d, e*). Celui-ci, dilaté au maximum, a maintenant envahi toute la cellule (*Fig. 237 f, g*). Par la suite le réseau chromatinien se condense en calotte

sphérique unique (*Fig. 237 h*) et forme finalement un disque plat : c'est le faux noyau pycnotique, encore basophile, et placé excentriquement sur le vrai noyau gonflé, lequel possède à ce moment une franche fuchsinophilie (*Fig. 237 i*).

Les éléments avortés gagnent ainsi le réservoir séminal et vont former une couche continue, appliquée directement contre les parois de chitine. Notons que, chez les *Lernéides*, la paroi n'est constituée que par une seule couche de chitine, alors qu'il y en a deux chez les *Caligides*. Les éléments avortés pressés les uns contre les autres deviennent polyédriques, et se désintègrent : ils gonflent encore, leur faux noyau pycnotique perd sa basophilie, devient à son tour fuchsinophile, et se fond dans l'élément : on ne le distinguera plus à partir de ce moment. Les éléments arrivés à ce stade ultime, abandonnent la paroi, s'accollent les uns aux autres, émigrent entre les spermatozoïdes et finalement forment une grosse masse plus ou moins sphérique, fuchsinophile, suspendue au milieu du réservoir séminal. Dans certains cas favorables, on distingue, dans la sphère centrale, des restes indéniables d'éléments avortés très gonflés. Cette sphère est l'homologue de la sphère trouvée dans le réservoir séminal des *Caligides*.

En résumé, les éléments en dégénérescence des *Lernéides* ont un comportement en tous points semblables à celui des éléments avortés des *Caligides*.

Notons que dans les réceptacles pleins de la jeune femelle, on ne retrouve pas la moindre trace d'éléments avortés.

## 5. OVOGÉNESE DE *LERNÆA BRANCHIALIS*

Nous avons dit plus haut que la jeune *Lernæa branchialis*, fixée sur les branchies du Flet, possède un ovaire thoracique peu développé. Cet ovaire va émigrer et se développer, mais seulement après la fixation de la jeune *Lernée* sur le deuxième hôte, le Gadidé.

### a. Ovaire des stades *Chalimus* et *Cyclopoïde libre*.

Nous avons figuré plus haut cet ovaire, en forme de *M* (*Fig. 224*). Il est situé dorsalement au-dessus du tube digestif, en arrière des centres nerveux du Copépode. Les deux branches de cet *M* s'appuient à droite et à gauche sur le tube digestif et renferment des ovogonies. C'est dans la partie impaire, centrale, extrémité de l'ovaire, que nous trouvons le bloc gonial chromatique (*Fig. 238*).

À ce stade, ce bloc est identique au bloc gonial du mâle adulte. Il se compose de quelques cellules, une dizaine tout au plus, soudées les unes aux autres. Ce sont ces ovogonies que j'appelle chromatiques. Elles ont absolument même aspect, mêmes réactions vis-à-vis des colorants, que les spermatogonies primordiales du bloc gonial chromatique mâle.

Nous trouvons de même, au voisinage du bloc gonial chromatique femelle, les ovogonies du stade prochromosomes, et les gonies primaires quiescentes.

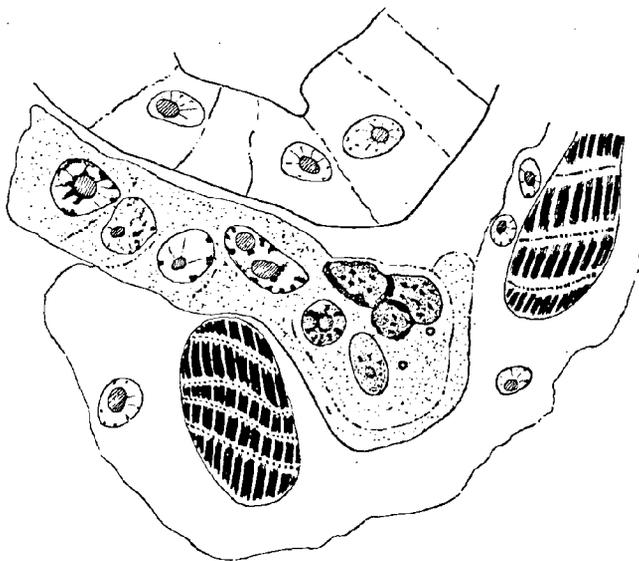


Fig. 238. — *Lerna branchialis* sur *Pleuronectes fesus*. Jeune femelle au stade *Chalimus*. Coupe dans l'ovaire montrant une branche ovarienne et le bloc gonial formé de trois cellules goniales chromatiques coalescentes (Fixation Helly).

Les ovogonies à prochromosomes sont peu analysables, car les cellules sont petites et les prochromosomes très nombreux, 30 ou 32, nombre diploïde pour *Lerna branchialis*.

Les ovogonies primaires quiescentes montrent un gros nucléole simple ou double. Leur chromatine dispersée reste en relation intime avec ces nucléoles.

Ces cellules sont absolument semblables aux spermatogonies primaires que nous avons décrites et figurées au chapitre spermatogénèse.

Je n'ai pas vu, chez les *Lerna* du stade Cyclopoïde, de mitoses d'ovogonies primaires, source d'ovogonies secondaires, car, à ce stade, l'ovaire comprend très peu de cellules et son développement est ralenti, sinon arrêté.

## b. Ovaire du stade pennelloïde.

Après sa migration, l'ovaire, en place dans l'abdomen, va se développer rapidement, et de nombreuses mitoses vont s'observer dans les deux branches ovariennes latérales, qui, maintenant, s'allongent beaucoup. Il se forme ainsi des ovogonies secondaires et, sans doute, tertiaires.

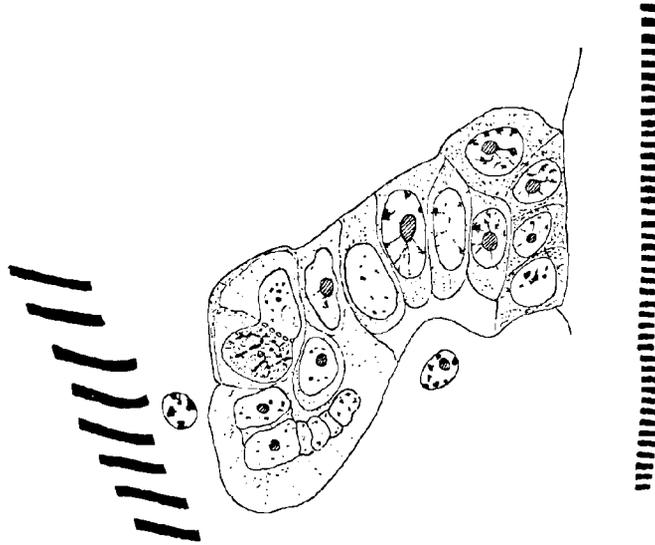


Fig. 239. — *Lernæa branchialis* (du Flet). Jeune femelle au stade *Chalimus*. Coupe dans l'ovaire (la coupe montre une cellule goniale en contact avec une cellule goniale chromatique) (Fixation Alcool-Formol-Ac. acétique).

## 6. OVAIRE DE LA LERNEE ADULTE

a. *Morphologie et anatomie.* — J'ai choisi, pour l'étude du Copépode adulte, *Lernæa luscii* (Fig. 240), espèce parasite de *Gadus luscus*, très abondante à Wimereux, et notablement plus grêle que *L. branchialis*, parasite de la Morue.

Ces Lernées ont été fixées vivantes, soit au Bouin alcoolique (Duboscq-Brazil), soit à l'Alcool-Formol-Acide acétique. Afin d'obtenir des coupes correctes en série, je fus obligé de pratiquer, comme pour les autres Copépodes, la double inclusion celloïdine-paraffine. Si, en effet, le segment génital déformé, relativement mou, est recouvert par une très fine chitine, il n'en est pas de même de la partie rectiligne thoracique, formant pédoncule d'attache, ni de la zone improprement appelée cépha-

lique (en réalité thoracique dorsale), emprisonnée dans les tissus de l'hôte. Ces régions, protégées par une très forte épaisseur de chitine jaunâtre, dure et cassante, ayant l'aspect de celluloid, sont très dures à couper.

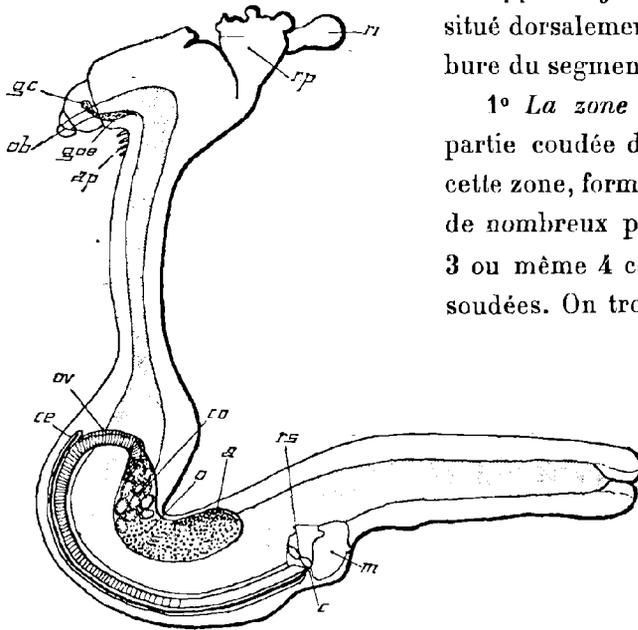


Fig. 240. — *Lernæa luscii* (sur *Gadus luscus*). Jeune femelle n'ayant pas encore pondu. Longueur totale : 12 mm. *ob*, orifice buccal; *gc*, ganglions cérébroïdes; *gce*, ganglions œsophagiens; *ri*, racine d'implantation impaire; *rp*, racine d'implantation paire; *ap*, appendices thoraciques en régression; *a*, apex de l'ovaire (partie impaire); *o*, ovaire à grosses ovogonies; *co*, ovaire à cordons ovariens; *ov*, oviducte avec ovocytes empilés; *c*, carrefour génital gauche; *rs*, réceptacle séminale en bissac; *m*, massif glandulaire du pertuis de ponte gauche; *ce*, glande cémentaire accolée à l'oviducte.

trouver cependant, chez les jeunes Lernées qui n'ont pas encore pondu, une ou deux mitoses goniales dans toute une glande renfermant plusieurs milliers de cellules.

3° *Zone des cordons ovariens*. — Elle est située contre la zone précédente. Les cordons ovariens ont un rachis commun central, comme chez *Congericola* et chez *Lepeophtheirus*. Le passage des ovogonies primaires aux cordons ovariens est assez difficile à mettre en évidence. Il semble bien cependant que, dans cette zone de transition, il y ait de l'amitose par fragmentation, car on passe brusquement d'énor-

*Appareil génital*. — Chez l'adulte, l'ovaire est situé dorsalement, au voisinage du centre de courbure du segment abdominal. Il comprend :

1° *La zone impaire goniale* située dans la partie coudée du segment génital. Il y a, dans cette zone, formant la partie apicale de la glande, de nombreux petits blocs goniaux, formés de 2, 3 ou même 4 cellules ovogoniales chromatiques soudées. On trouve, autour de ces ilots goniaux, de nombreuses petites ovogonies primaires.

2° *Zone à ovogonies primaires*. — Formant deux branches issues de la zone centrale précédente. Ces deux branches sont bourrées : 1° de petites ovogonies primaires; 2° de grosses ovogonies primaires; 3° de quelques blocs goniaux entraînés dans cette zone et en dégénérescence.

Chez l'adulte, les petites ovogonies primaires ne se divisent plus, comme elles le faisaient au stade pennelloïde.

Par extraordinaire, on peut

mes cellules, les grosses ovogonies primaires, à de très petites cellules, cellules bordant le cordon ovarien.

Les cellules du cordon ovarien se trouvent à un stade qu'il est difficile de rapporter à un stade classique connu de la méiose. Nous discuterons cette question plus loin.

4° *Oviducte*. — Il fait suite à la zone des cordons. L'oviducte va gagner la région ventrale et longer ensuite la grande courbure. Nous y trouvons les ovocytes qui, fortement tassés, figurent une pile de disques. C'est dans cet oviducte que se passent tous les stades de la vitellogénèse.

5° *Glandes cémentaires*. — Accolé à chaque oviducte, nous remarquons un long tube cémentaire. Oviductes et canaux cémentaires gagnent la région du carrefour génital, sans se quitter.

6° *Réceptacle séminal*. — Formation impaire, en forme de bissac, il résulte de la soudure et de la réunion des deux réceptacles séminaux de la très jeune Lernée. Aux deux extrémités du bissac se trouvent les deux carrefours génitaux.

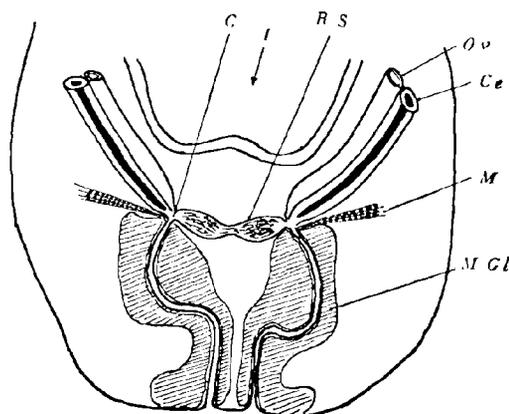


Fig. 241. — Carrefour génital de *Lernæa lusci*. *c*, carrefour; *ce*, glande cémentaire; *i*, intestin; *m*, muscle rétracteur du carrefour; *o*, orifice de pont; *ov*, oviducte; *rs*, réceptacle séminal en bissac; *mgl*, massifs glandulaires.

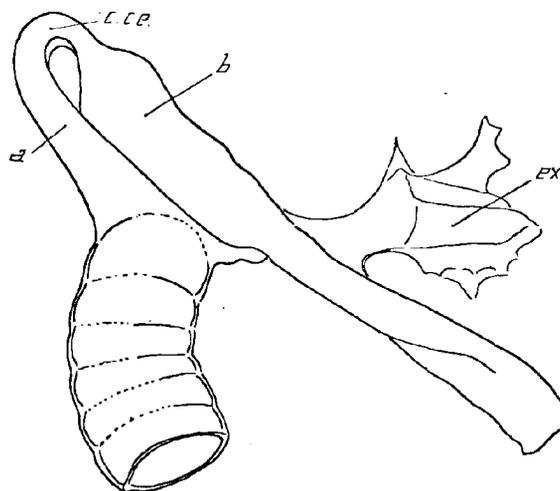


Fig. 242. — *Lernæa branchialis*. Sommet d'un sac ovigère. *c. c. c.*, crochet cémentaire formant anneau; *a*, base de ce crochet; *b*, extrémité de ce crochet; *ex*, excès de substance cémentaire écoulé à l'extérieur et solidifié.

7° *Carrefours génitaux* (Fig. 241). — A chaque carrefour aboutissent trois conduits : oviducte, canal cémentaire, col du réceptacle séminal. C'est en ce point que l'ovocyte sera fécondé lors de la ponte et sera englobé dans la sécrétion cémentaire, sécrétion durcissant au contact de l'eau de mer, et formant le tube ovigère. Les deux tubes ovigères, au moment de la ponte, s'intriquent, se mêlent, et forment une masse pelotonnée renfermant 500 à 1.000 œufs. Le pédoncule d'attache, extrémité d'un tube ovigère, n'a pas la forme d'un crochet, comme chez *Congericola* et *Lepeophtheirus*, mais figure une boucle, le surplus de la sécrétion ayant débordé ici, et s'étant écoulé au dehors (Fig. 242).

#### b. *Etude cytologique.*

*Ovogonies chromatiques.* — Elles se présentent sous l'aspect de petits blocs goniaux (Fig. 243), tout à fait comparables à l'unique bloc initial gonial chromatique que nous avons trouvé chez la jeune femelle, au sommet de l'ovaire.

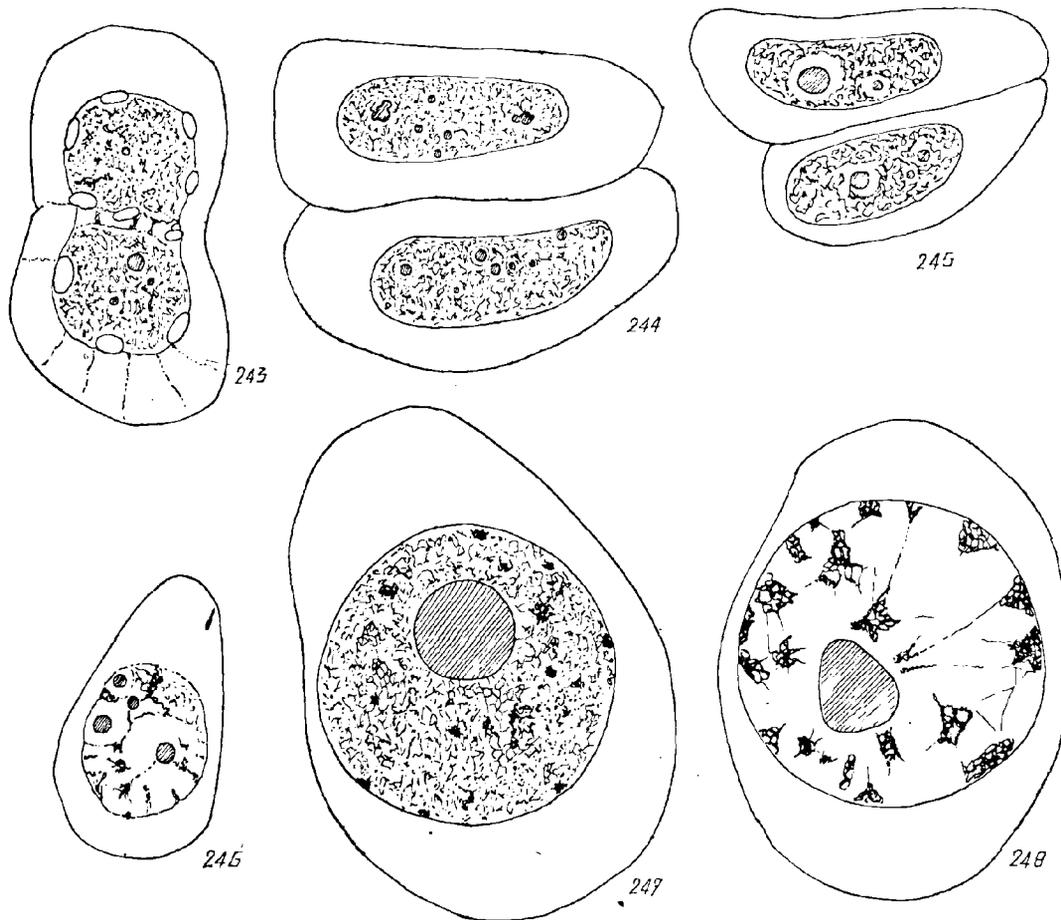
Au stade cyclopoïde libre, il n'est pas rare de trouver plusieurs de ces groupes goniaux qui s'éparpillent, semblent se multiplier dans la glande où ils se disséminent et où on les retrouve un peu partout dans la zone apicale très étendue à ce moment. Ils sont même parfois entraînés dans la zone à grosses ovogonies primaires, mais dans cette zone, les gonies chromatiques sont en nette dégénérescence.

Je ne décrirai pas ce type de gonies, l'ayant déjà fait chez le mâle et chez la femelle.

*Ovogonies primaires.* — Deux types : 1° *Les petites ovogonies primaires* : diamètre du noyau 5 à 6  $\mu$ . Elles semblent dériver des cellules précédentes (Fig. 244, 245, 246). On les trouve surtout au sommet de l'ovaire, dans la partie impaire. Ces petites ovogonies ne se divisent pas chez la Lernée adulte. Par extraordinaire, elles peuvent cependant se diviser par mitose régulière, mais je le répète, un tel fait est tout à fait exceptionnel. Ces petites ovogonies dont le noyau renferme 1 ou 2 nucléoles ont une chromatine du type poussiéreuse.

2° *Les grosses ovogonies primaires.* — Diamètre du noyau : 12 à 14  $\mu$  (Fig. 247, 248). Elles se trouvent dans les deux branches latérales, et semblent dériver des petites ovogonies primaires. On trouve en effet tous les termes de passage entre petites ovogonies primaires et grosses ovogonies primaires. Les grosses ovogonies primaires ne possèdent qu'un seul gros nucléole. Leur chromatine passe pendant leur évolution par différents stades : stade à chromatine poussiéreuse avec quelques centres de condensation (Fig. 247); stade demi-poussiéreuse; stade à préprochromo-

somes (*Fig. 248*) et stade ultime à prochromosomes. A ce dernier stade, le nucléoplasme est hyalin. Le nombre de prochromosomes est assez élevé, 30 ou 32, je crois, ce qui représenterait le nombre diploïde. La condensation de chromatine étant pous-



*Fig. 243 à 248. — Lernæa luscii.* Jeune femelle n'ayant pas encore pondu.  
 243, Cellules goniales primordiales. 2 cellules en contact. Il semble y avoir une multiplication amitotique. — 244, Cellules goniales primordiales isolées, montrant de nombreux petits nucléoles. — 245, Stades plus avancés : les nucléoles se rassemblent et fusionnent. — 246, Autre stade : petite ovogonie primaire. — 247, Grosse ovogonie primaire. Stade à chromatine poussiéreuse et alvéolisée (c'est le début de la formation des prochromosomes). — 248, Grosse ovogonie primaire. Stade prochromosomes (au stade suivant chaque prochromosome montre nettement sa structure bipartite).  
 (Fixation Duboscq-Brasil). G  $\times$  = 3.200.

sée au maximum, chaque prochromosome se résout en un couple de chromosomes et l'on a ainsi des prochromosomes du type double : type Copépode (*Fig. 249*).

Certaines grosses gonies primaires, peuvent rester en liaison réciproque par un fin pédicule pendant toute leur évolution (Fig. 250). On trouve même parfois de

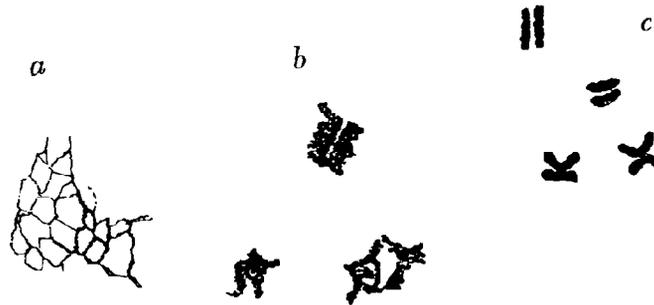


Fig. 249. — *Lernæa lusci*. Jeune femelle n'ayant pas encore pondu. Isolement des prochromosomes chez les grosses ovogonies primaires. *a*, stade chromatine demi poussièreuse ; *b*, stade à préprochromosomes ; *c*, stade à prochromosomes nettement individualisés.

véritables chapelets de grosses ovogonies, où les noyaux, en liaison, ont des aspects cytologiques différents, indiquant ainsi un manque de synchronisme dans le dévelop-

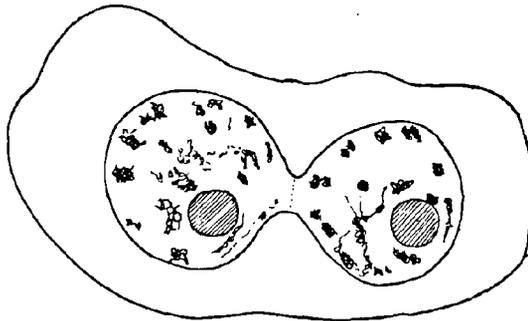


Fig. 250. — *Lernæa lusci*. Jeune femelle. Fausse amitose goniale. 2 grosses ovogonies primaires au stade prochromosomes simulant une amitose. En réalité ces deux cellules proviennent directement de deux ovogonies restées en coalescence, et prouveraient seulement une origine amitotique (On peut trouver des chapelets formés de plusieurs gros éléments réunis). G =  $\times 1.600$ .

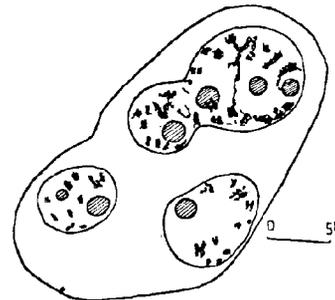


Fig. 251. — *Lernæa lusci*. Jeune femelle n'ayant pas encore pondu. Début de cordon ovarien : amitoses goniales. Syncytium commun, le rachis n'est pas encore formé. G =  $\times 1.600$ .

pement d'éléments frères. Ces fausses amitoses augmentent encore la difficulté d'étude de ce matériel, en ce qui concerne la filiation des éléments.

*Zone des cordons ovariens.* — Cette zone est contiguë à la zone précédente sur

une large surface, mais, malgré cela, les termes de passage sont difficiles à saisir. Les éléments des cordons ovariens avoisinant directement les grosses ovogonies, sont petits, leur diamètre étant de 5 à 6  $\mu$ . Parfois, on peut trouver, égarée dans un cordon, une grosse ovogonie, mais ce fait est assez rare. A mon avis, le passage grosse ovogonie, à gonies cordonales, se fait par amitose (Fig. 251). La chromatine des grosses ovogonies, du stade prochromosomes, va s'organiser en petits chromosomes flexueux. Puis la grosse cellule se fragmente par amitose, et les noyaux résultant de cette fragmentation vont former ainsi un cordon plein avec rachis central. Chaque noyau cordonal possède, à sa naissance, un ou deux petits nucléoles et une chromatine figurant nettement de courts chromosomes (Fig. 252). Il est d'ailleurs difficile de compter le nombre de ces derniers. Il semble y en avoir beaucoup, une trentaine, mais cela tient peut-être à la nature double du chromosome de Copépode. Puis, peu à peu, l'aspect filamenteux de la chromatine disparaît, et fait place à un aspect en réseau, et les nucléoles disparaissent (Fig. 253). C'est un tel aspect que présente la majorité des noyaux des cordons ovariens. A la sortie de l'ovaire, même aspect encore, mais, plus bas dans l'oviducte et chez la jeune

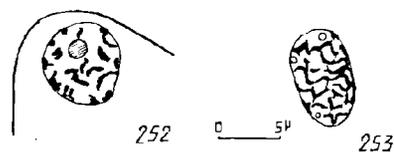


Fig. 252, 253. — *Lernæa lusci*.  
Jeune femelle.

252, Ovocyte d'origine amitotique au début du cordon ovarien. — 253, Ovocyte d'un cordon ovarien. Nucléoles minuscules.

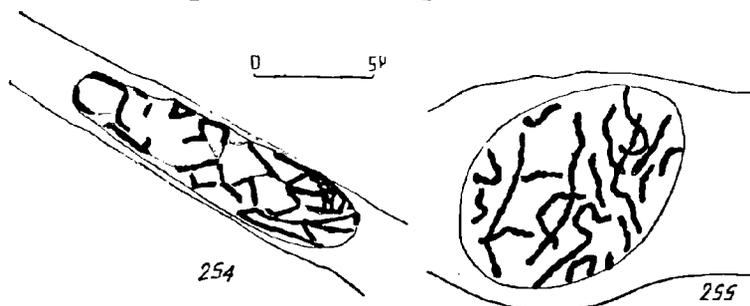


Fig. 254, 255. — *Lernæa lusci*. Jeune femelle n'ayant pas encore pondu.

254, Ovocyte du début de l'oviducte (coupe optique). — 255, Ovocyte dans l'oviducte, avant la vitellogénèse (coupe optique : il y aurait 32 chromosomes).

femelle, parmi les ovocytes empilés, on peut trouver quelques figures montrant une contraction synaptique plus ou moins nette (Fig. 254). Cependant de telles figures proviennent peut-être, à l'instar de ce que nous avons trouvé chez les Caligides, d'un premier lot gonial normal, et tous les noyaux d'origine amitotique formant le lot suivant ne présenteront peut-être jamais, comme chez les Caligides, les phénomènes du début de la méiose, c'est-à-dire les stades leptotène, contraction synaptique et pachytène.

## CHAPITRE IX

### EXTRUSIONS NUCLÉOLAIRES CHEZ *CHONDRACANTHUS CORNUTUS* (O. F. MÜLLER)

---

#### 1. L'ovaire de *Chondracanthus*.

L'ovogénèse chez *Chondracanthus cornutus*, parasite de la cavité branchiale du Flet, se présente sous l'aspect classique et montre par conséquent la succession de stades bien connus. Il n'y a pas, au cours de cette ovogénèse, formation de cordons ovariens, soit par divisions amitotiques comme nous en trouvons chez les Caligides et chez les Lernéides, soit par mitoses normales d'ovogonies comme chez *Congericola*.

L'ovaire de *Chondracanthus* est constitué par deux glandes ovoïdes en position antéro-dorsale, comme chez tous les Copépodes. Dans cet ovaire, certains ovocytes grossissent très rapidement : ce sont les ovocytes véritables, qui montrent rapidement une vitellogénèse. D'autres ovocytes les accompagnent dans l'oviducte, évoluent normalement jusqu'au stade de repos strepsiténique, mais aucune vitellogénèse ne s'y manifeste. Ces cellules, très grandes d'ailleurs, pourront pendant un certain temps jouer un rôle trophique, rôle d'attente ; ce seraient de fausses cellules nourricières, susceptibles, je crois, d'évoluer ultérieurement en véritables ovocytes.

Donc les deux oviductes sont constitués par deux tubes, avec nombreux cæcums latéraux bourrés d'énormes ovocytes véritables en vitellogénèse, accompagnés d'ovocytes trophiques peu nombreux.

Notons également que les spermatozoïdes, ou spermies, trouvés dans les réceptacles séminaux de *Chondracanthus cornutus*, sont très petits, piriformes, rappelant grossièrement les spermatozoïdes d'*Ascaris*.

Ces deux faits : ovogénèse classique sans cordons ovariens, spermies piriformes éloignent nettement *Chondracanthus* des autres Copépodes parasites étudiés dans ce travail.

Je n'insisterai donc pas sur cette ovogénèse, mais je m'attacherai à exposer, dans ce chapitre, un phénomène nettement analysable chez *C. cornutus* : le phénomène d'extrusions nucléolaires chez les ovocytes trophiques, en attente de vitellogénèse. Ce phénomène d'extrusion est une des formes de l'hyperactivité chromatinienne qui existe chez les Copépodes parasites. Nous avons vu d'autres formes de cette hyperactivité chez les Caligides.

## 2. Historique relatif aux extrusions nucléolaires.

La question du nucléole, a dit avec raison WILSON, « est encore l'une des plus obscures de la cytologie animale et végétale ». De nombreux auteurs se sont en effet attachés, sans grand succès, à la question, faute de matériel convenable.

Actuellement cependant, on admet l'existence de deux types différents de nucléoles : le plasmosome ou nucléole vrai et le karyosome ou nucléole chromatique. Dans certains cas, ces deux nucléoles peuvent être accolés : l'amphinucléole des Mollusques et des Annélides en sont des exemples. Dans la plupart des cas cependant, on ne trouve dans le noyau qu'un seul type de nucléole. La colorabilité du nucléole est variable, mais, si toujours à un moment donné de son existence, il est fuchsinophile (oxyphile ou acidophile pour les auteurs), il pourra être basophile à un autre moment. Le nucléole serait donc composé d'une substance fondamentale, une « plastine » (pyrénine de SCHWARZ), fuchsinophile, qui, par imprégnation de chromatine basophile, deviendrait un nucléole basophile ou chromatique. Par conséquent, d'après les conceptions modernes, le nucléole fuchsinophile, contiendrait les sels protéiques de l'acide nucléique et pourrait, en s'imprégnant d'acide nucléique, évoluer vers le nucléole chromatique plus acide et par suite basophile. Le nucléole, ou partie du nucléole, nous montrerait en définitive les différentes phases d'une transformation chimique allant d'un sel protéique basique, à l'acide nucléique pur, en passant par tous les stades intermédiaires de sels protéiques acides.

Depuis quelques temps, on essaie de définir la fonction du nucléole vrai (plasmosome) et on lui assigne un rôle important dans les processus sécréteurs de la cellule.

Les décharges nucléolaires, c'est-à-dire fragments de nucléoles et même nucléoles entiers passant dans le cytoplasme, sont connues depuis très longtemps et les données de cet ordre sont très nombreuses. Certaines cependant reposent sur des erreurs évidentes d'interprétation, de sorte qu'il règne encore, même actuellement, un certain scepticisme concernant de telles émissions.

Deux types d'émission nucléolaires ont été signalés chez les Protozoaires, d'abord

par GRÜBER (1884), puis par R. HERTWIG (1889-1904), par EICHORN (1902), émissions appelées chromidies et formant chez *Actinosphaerium* le réseau chromidial. MESNIL (1905), pour distinguer les deux types de chromidies des Protozoaires, leur réserve le nom de trophochromidies, évitant ainsi leur confusion avec les idiochromidies, ou chromidies génératives capables de reconstituer de petits noyaux véritables. GOLDSCHMIDT et ses élèves (WASSILIEFF, POPOFF, BUCHNER) (1904) étendent cette notion d'émission nucléolaire aux Métazoaires. Pour ces derniers auteurs, le noyau des Métazoaires serait susceptible d'excréter, dans des conditions physiologiques normales, ou pathologiques parfois, la trophochromatine sous forme de grains de chromatine basophile (basichromatine). Ce sont ces grains plus ou moins volumineux, dispersés dans le cytoplasme, soit à l'état isolé, soit groupés en trainées réticulées, que l'on aura décrit comme chondriosomes, pseudo-chromosomes, appareil de Golgi, Nebenkern, ergastoplasma, kinoplasma, etc.

Certains auteurs, CHATTON (1910), DANGEARD (1910), MASCRÉ (1921) ont fait de nombreuses réserves sur ces faits. Sans nier l'existence d'émissions de chromatine, ces dernières auraient un caractère exceptionnel, et rentreraient dans le cadre des phénomènes de cytomyxie. En tout cas, le chondriome et l'appareil de Golgi ne seraient pas des dérivés du noyau.

GULLIERMOND, très sceptique sur ces questions, dit : « Il est certain que dans beaucoup de cas, les prétendues chromidies expulsées par le noyau sont des chondriosomes ou des plastes mal fixés et altérés ; dans d'autres cas, il ne s'agit même que de tractus cytoplasmiques surcolorés sur une plus ou moins grande étendue. La théorie chromidiale généralisée ne présente plus qu'un intérêt historique et les phénomènes d'émission de chromatine par le noyau peuvent être considérés comme tout à fait exceptionnels ».

Cependant GULLIERMOND admet la sécrétion, par le noyau, de certaines substances dérivées de l'acide nucléique : les grains de sécrétion du canal déférent, formés de matière du groupe des nucléines, selon WINWARTER, et les rhabdites des Turbellariés qui, d'après PRENANT (1909), seraient des combinaisons calciques de nucléoprotéides.

SCHREINER (1915, 1916) voit dans les émissions nucléolaires l'origine des graisses et de la mucine, ce qui est loin d'être prouvé.

NOKABARA (1917, 1918) y voit l'origine de granules albuminoïdes. HOSSELET (1931) étudiant les Insectes, apporte de fortes présomptions en faveur d'une régénération du chondriome actif à partir de ces extrusions ; toutefois son matériel nous paraît moins favorable que le nôtre pour une démonstration rigoureuse.

Ce qui précède prouve que la question nécessite des recherches nouvelles.

Comme le dit avec juste raison WILSON, les extrusions n'ont pas été démontrées sur le vivant. Cependant on peut les mettre en évidence après coloration vitale (nucléo-rouge de DEHORNE et HOSSELET).

S'il est indéniable qu'un fixateur ne respecte pas une cellule dans son intégrité absolue, on peut, je crois, faire confiance actuellement à certaines fixations qui conservent les cytoplasmes sous une forme très proche de la réalité. Il ne faut pas que le mot artefact, revenant sans cesse, comme un leit-motiv, paralyse les chercheurs et menace d'engendrer une stérilité scientifique, en matière de cytologie.

Le fixateur de choix, qui respecte le mieux toute la cellule est actuellement le Zenker-formol, c'est-à-dire le Helly. Cette fixation pourra être utilement suivie d'un traitement par l'acide osmique, qui augmente l'insolubilité du chondriome et facilite les colorations ultérieures qui seront ainsi plus brillantes et plus contrastées. Nous savons que l'acide osmique agissant seul est déplorable, et, ajouté à un fixateur quelconque, possède une tendance trop marquée à désintégrer le chondriome. L'acide osmique est un insolubilisant avant tout, ce n'est pas un fixateur cytoplasmique.

Les extrusions nucléolaires, à mon avis, rentrent dans le cadre des phénomènes métaboliques cellulaires fondamentaux : tous les noyaux font de l'émission à degrés divers. Les substances émises se dissolvant dans le cytoplasme à une vitesse proportionnelle à leur surface, on conçoit que les petites émissions passent inaperçues. D'ailleurs elles ne franchissent pas la membrane nucléaire.

Il est cependant indéniable que, sous l'effet de certaines influences, soit pathologiques, soit de nature encore inconnue (Copépodes parasites), exaspérant la cellule et surexcitant son métabolisme, les émissions seront plus importantes et partant, plus visibles.

Les matériels où les émissions s'observent nettement sont cependant nombreux, je n'en veux pour preuves que la longue liste des espèces où elles furent signalées :

Ovocyte de Mammifères (LAMS et DOORNE, 1907).

Ovocyte de Poissons (CHAMPY).

Ovocyte de *Ciona* (FAURÉ-FRÉMIET), *Ciona*, *Molgula*, *Ascidia* (LOYEZ, 1909), *Ascidia* (HIRSCHLER, 1916).

Ovocyte de *Protobalanus Kœhleri* (CAULLERY et MESNIL).

Ovocyte de *Gastéropodes Pulmonés* (GATENBY, 1920 a, 1920 b).

Ovocyte de Iule et de *Lithobius* (FAURÉ-FRÉMIET).

Ovocyte de *Tegenaria* (VAN DER STRICHT).

Ovocyte de *Blatta* et d'Hyménoptères (HOBGEN, 1920).

Glandes séricigènes de Phryganides (HOSSELET, 1931).

etc.

On remarque que, dans cette liste, les émissions furent surtout signalées chez les ovocytes, grosses cellules, à gros noyau par conséquent.

Les extrusions ne s'observent pas uniquement chez les cellules reproductrices femelles, mais c'est certainement là qu'elles se verront le mieux, parce que les substances extrusées, dont les masses sont, chez une espèce donnée, proportionnelles à la masse du noyau, seront plus volumineuses.

J'ai pu faire l'étude des extrusions nucléolaires chez *C. cornutus*, matériel de choix en ce qui concerne ces phénomènes, et j'ai pu me rendre compte que toutes les cellules de ce Copépode : ovocytes en vitellogénèse, ovocytes trophiques en attente, au stade de prévitellogénèse ou stade de repos strepsiténique, cellules digestives, cellules hypodermiques, cellules glandulaires de la glande cémentaire, cellules musculaires, etc., présentent toutes des extrusions tout à fait comparables. En somme, les phénomènes d'émission ne sont pas l'apanage exclusif d'un type de cellule, mais : chez un animal donné toutes les cellules ont un type identique d'extrusion.

Il suffira donc, pour analyser facilement ces émissions, de s'adresser aux cellules les plus grandes.

Nous allons maintenant étudier en premier lieu le phénomène d'émission chez l'ovocyte de *Chondracanthus*, puis chez la cellule digestive, où l'existence d'un chondriome apical abondant nous permettra d'envisager les rapports possibles entre chondriome et extrusions.

### 3. Extrusions chez les ovocytes en attente de vitellogénèse.

Nous avons dit plus haut que ces ovocytes accompagnent les énormes ovocytes en voie de vitellogénèse. Ces ovocytes trophiques sont relativement peu nombreux, deux ou trois de ces derniers s'accolant à chaque grand ovocyte. Ces cellules ont un diamètre de 50  $\mu$  et leur noyau un diamètre de 15 à 18  $\mu$ . Leur cytoplasme est transparent, sans vitellus. Elles sont toutes bloquées au stade de repos préstrepsiténique, stade de prévitellogénèse. A mon avis, ce ne sont pas des cellules nourricières car elles pourraient évoluer ultérieurement en ovocytes véritables. Cependant je les appelle trophiques, parce qu'elles émettent dans l'oviducte des produits visibles qui pourront être utilisés par les ovocytes véritables.

Le fait caractéristique du comportement de ces cellules, c'est l'abondance de leurs volumineuses extrusions, semblables à de véritables décharges de chromatine, décharges se succédant sans interruption l'une après l'autre. C'est ce *cycle de décharges nucléolaires* que nous allons étudier.

La *figure 256 a*, montre le début du cycle. Le nucléole spumeux est sphérique, mais montre, à côté d'une zone centrale franchement fuchsinophile, une zone externe plus basophile, violette : mélange de rouge de fuchsine et de bleu d'azur de méthylène. Les chromosomes, peu chromophiles à ce stade (repos strepsiténique), se distinguent cependant et se colorent en gris ; dans leurs mailles se montrent de rares points azurophiles. Le nucléoplasme est transparent, homogène, sans réaction colorée. La membrane nucléaire nous montre un fait intéressant : elle n'est pas la simple surface limite entre deux substances, nucléoplasme et cytoplasme, mais elle est réellement *double*, épaissie par place, et renfermant certains produits fuchsinophiles s'agglomérant souvent en petites sphères, à l'intérieur même de la double membrane.

Le cytoplasme de la cellule est légèrement basophile. Tout contre la paroi externe, la fin d'un cycle de décharge précédent se distingue sous forme d'une expulsion de chromatine à l'extérieur de la cellule. Nous étudierons cette expulsion véritable plus loin.

La *figure 256 b* nous montre un nucléole déformé par l'accumulation externe d'une substance nettement basophile cette fois. Dans le cytoplasme, nous trouvons le stade ultime d'une extrusion précédente, stade que nous étudierons à la fin du cycle.

Dans la *figure 256 c*, nous voyons l'extrusion au moment même de l'émission. Le centre de l'émission de couleur violette (bleu + fuchsine) atteint la double membrane nucléaire. Autour de ce centre, l'émission est bleu azur, réaction de la chromatine. Cette extrusion bleu azur semble être refoulée vers l'extérieur par une substance franchement fuchsinophile, formant une *barrière* entre le nucléoplasme et l'extrusion, substance que j'appelle substance isolante.

Dans la *figure 256 d*, l'extrusion gagne le cytoplasme. Le centre de l'émission est toujours violet, son pourtour bleu, mais la zone extrême est formée d'un réseau fuchsinophile, se résolvant assez rapidement en granules rouges.

Une certaine portion de la substance azurophile s'est infiltrée à l'intérieur de la double membrane nucléaire. La substance isolante s'est étendue parallèlement à la substance bleue, mais à l'intérieur du noyau.

La *figure 256 e* nous montre une forte épaisseur de substance isolante fuchsinophile, s'étalant à l'intérieur de la membrane nucléaire. Cette substance isolante,

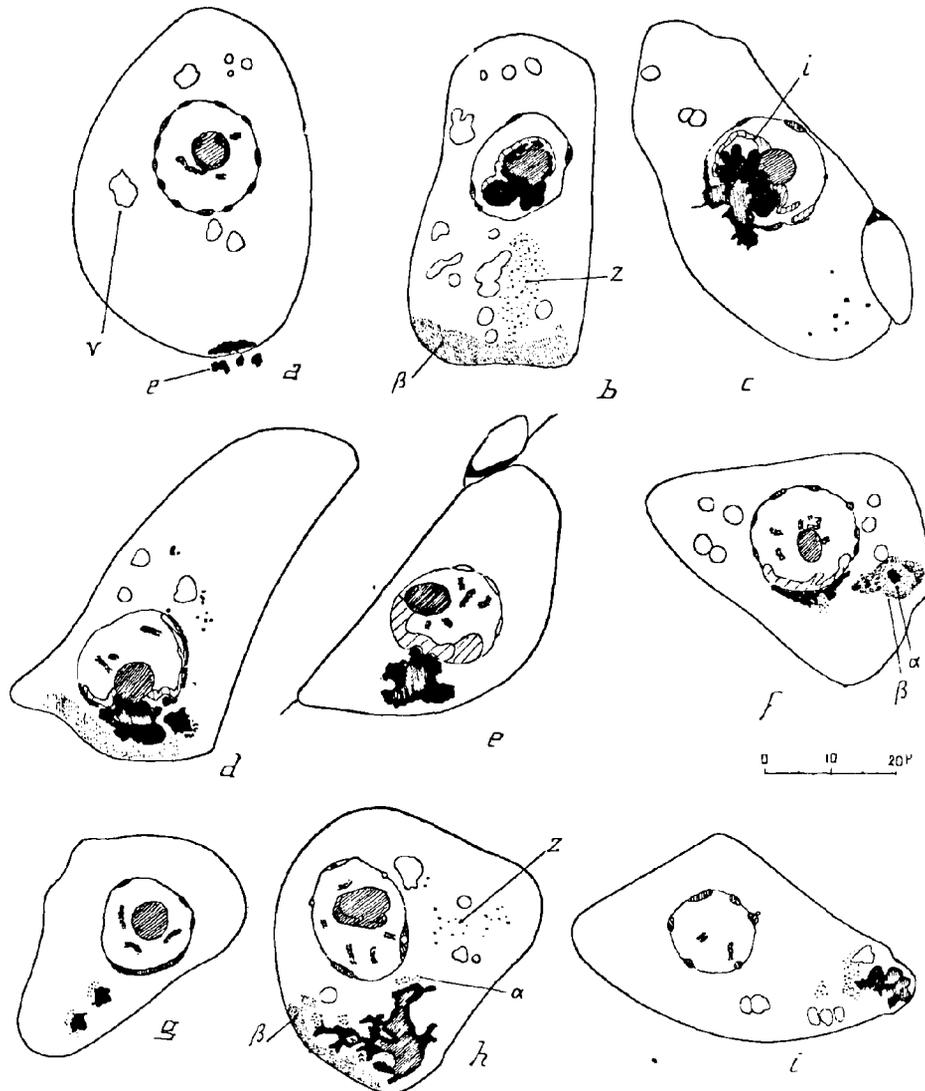


Fig. 256. — Cycle de décharge nucléolaire chez *Chondracanthus cornutus*.

Ovocyte en attente de vitellogénèse.

fig. a, début d'un cycle et fin du cycle précédent. Nucléole sphérique; e, expulsion nucléolaire à l'extérieur de la cellule; v, vacuole; fig. b, nucléole déformé par un excès de substance nucléolaire acide; Z, zone à chondriome; fig. c, extrusion nucléolaire; i, substance isolante fuchsinophile qui refoule l'extrusion; fig. d, extrusion refoulée. Un peu de substance extrusée s'est infiltrée dans la membrane nucléaire; fig. e, gros épanchement de substance isolante fuchsinophile; fig. f, désintégration de l'extrusion en deux substances:  $\alpha$ , grains fuchsinophiles qui persistent;  $\beta$ , substance azurophile (acide nucléique) qui diffuse; fig. g, grosse infiltration dans la membrane nucléaire, donnera les calottes partielles que l'on voit dans la figure suivante; fig. h, arborisations de la substance extrusée; Z, zone à chondriome; fig. i, expulsion de l'excès de substance extrusée.

dans les figures *c*, *d*, *e*, s'appuie nettement sur le nucléole. Dans la figure *b* cette même substance se devine autour d'une moitié de l'extrusion.

*Figure 256 f.* — La substance isolante abandonne le nucléole, qui à ce stade est redevenu sphérique, état primitif du début d'un cycle. Sa réaction colorée, uniforme, est d'une fuchsinophilie prononcée mélangée de basophilie faible. La substance isolante  $\alpha$ , de son côté, une fuchsinophilie franche. Les extrusions, dans leur marche vers l'extérieur de la cellule, commencent à se dissoudre en se résolvant en deux substances : l'une rouge  $\alpha$ , qui persistera sous forme d'un granulé fuchsinophile, et l'autre bleu  $\beta$  se dissolvant entièrement dans le cytoplasme en lui donnant toutefois une réaction azurophile.

*Figure 256 g.* — L'extrusion a été moyenne. Une partie de l'émission s'est infiltrée dans la double membrane nucléaire ; ou bien n'a pas franchi la membrane nucléaire qui s'est reformée derrière elle, grâce à la substance isolante formant deuxième membrane. Un fait, en tout cas, est certain : il reste une calotte de substance nucléolaire dans la membrane nucléaire ; cette calotte va se fragmenter, isolant des calottes partielles plus petites, et, au centre de chacune de ces calottes (*Fig. 256 h*), s'isolera un gros point rouge : c'est la substance fuchsinophile nucléolaire  $\alpha$  qui persiste ici, comme elle persistera au pourtour des émissions intra-cytoplasmiques.

*Figure 256 h.* — Cette figure nous montre le sort d'une extrusion très importante. Il faut bien dire que la substance nucléolaire émise gonfle beaucoup dans le cytoplasme ; elle gonfle et se ramifie en arbuscules. Son centre, ou son axe, non désintégré encore, reste de nature nucléolaire et se colore en violet. Son pourtour se dissocie en deux substances  $\alpha$  et  $\beta$  déjà vues plus haut.

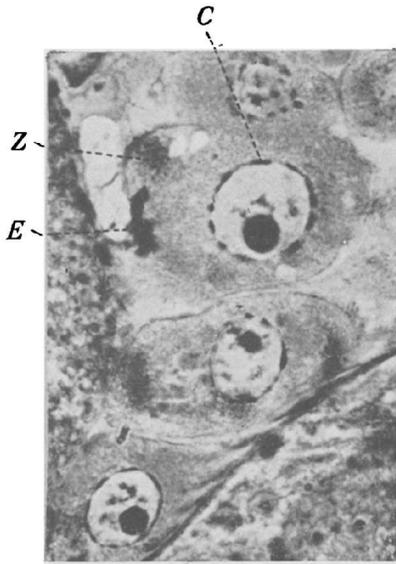
Dans le cas d'extrusions faibles, l'émission n'atteint pas le bord externe de la cellule et disparaît entièrement dans le cytoplasme, mais, dans le cas de fortes extrusions, le bord extérieur sera atteint par l'extrusion en marche.

C'est ce que montre la *figure 256 i* : la substance nucléolaire atteint le bord de la cellule et sortira. Cependant une grande partie de cette substance nucléolaire s'est décomposée au cours de la migration en deux substances  $\alpha$  et  $\beta$ . La substance azurophile  $\beta$  se dissoudra partiellement dans le cytoplasme, mais son excès sera éliminé à l'extérieur, en même temps que le centre de l'émission.

Les *figures c* et *e* nous montrent de telles éliminations, sorties définitivement et bordant une grande vacuole. La substance rejetée, très basophile, doit être, à mon avis, très voisine de l'acide nucléique, acide fabriqué en excès par le noyau.

Quel est le sort réservé à la substance  $\alpha$ , formant les granules fuchsinophiles ?

Reprenons la *figure 256 b*. Nous voyons : 1° Une zone externe à droite de la figure, à cytoplasme azurophile, azurophilie résultant de la diffusion dans le cytoplasme de



*Fig. 257.* — *Chondracanthus cornutus*. Photographie d'ovocyte en attente de vitellogénèse montrant des extrusions nucléolaires.

*C*, croûtes périnucléaires ; *E*, extrusion sur le point d'être expulsée. Au-dessus de l'extrusion zone à chondriome *Z*.  $G = \times 910$ .

la substance  $\beta$ , acide nucléique. Entre le noyau et cette zone, une plage à granules fuchsinophiles et à vacuoles. Ces granules vont-ils former du chondriome ? Le chondriome des ovocytes, que j'ai appelés trophiques, est peu abondant, et, malgré la fixation employée, le Helly, ne se manifeste pas autrement que par les granules cités. Pour résoudre la question, il faut nous adresser à d'autres cellules, les cellules digestives, par exemple, possédant un chondriome typique apical bien analysable. Les rapports réciproques entre chondriome et extrusions dans les cellules digestives, bien que sortant un peu du cadre de notre sujet, seront envisagés plus loin.

En résumé, dans les ovocytes trophiques au stade de repos strepsiténique, l'activité du noyau se manifeste par des extrusions trop importantes pour le métabolisme propre du cytoplasme, extrusions dont la plus grande partie sera rejetée au dehors et inemployée dans l'économie de notre ovocyte en attente de vitellogénèse. Ces substances, tout comme les extrusions provenant de certains tissus glandulaires, passeront dans les liqui-

des organiques et pourront être utilisées ailleurs, de sorte que nos ovocytes jouent un rôle trophique à ce stade.

#### 4. Extrusions nucléolaires chez les ovocytes en vitellogénèse.

Les ovocytes en voie de vitellogénèse, montrent, comme toutes autres cellules, des extrusions que nous allons analyser rapidement (*Fig. 258, 259*).

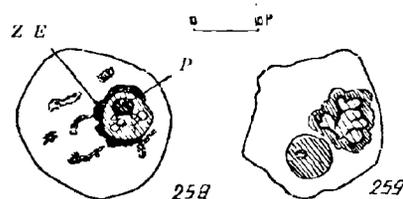
Les filaments chromosomiques au stade strepsiténique sont peu visibles, difficilement colorables, d'ailleurs, à ce stade. Cependant on distingue assez souvent, sur ces filaments mêmes, des granules prenant le bleu, et parfois de plus rares granules prenant le rouge. Ces chromosomes restent en contact par une de leurs extrémités

avec le nucléole, fait classique, mais qui laisse à penser qu'une partie, sinon tout l'ensemble de la substance nucléolaire, est d'origine chromosomique. C'est d'ailleurs la partie externe du nucléole, partie plus nettement azurophile, qui est en contact étroit avec les chromosomes. Le nucléole sphérique n'est pas homogène. Il reste spumeux le plus souvent. Un pôle bleu se manifeste sur ce nucléole. Ce pôle bleu est un amas sphérique de substance azurophile, qui constituera l'émission. Ce pôle grossit, donne souvent des croûtelles en forme de calottes qui se transforment en une substance mamelonnée fuchsinophile  $\alpha$ , commençant à se désintégrer à l'intérieur même du noyau; la substance azurophile  $\beta$  (acide nucléique) se diffusant rapidement dans le nucléoplasme ovocytaire, ce dernier prend de ce fait une réaction beaucoup plus azurophile que celle des ovocytes trophiques. Si la substance  $\beta$  reste dans le noyau, par contre, la substance  $\alpha$  fuchsinophile est expulsée en dehors de la membrane nucléaire. Elle pourra se déceler encore près de la limite de cette membrane, mais se perdra rapidement entre les volumineux grains de lécite.

Donc, dans le cas des ovocytes en vitellogénèse, les extrusions, importantes d'ailleurs, sont utilisées entièrement et ne passent pas au dehors de l'ovocyte.

##### 5. Extrusions chez les cellules digestives de *Chondracanthus cornutus*.

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, le phénomène d'extrusions nucléolaires chez l'ovocyte de *C. cornutus*. Le noyau des autres tissus donne également des extrusions qu'il est inutile d'analyser en détail, puisque d'après la règle énoncée plus haut, toutes les cellules chez une espèce, ont un type identique d'extrusion. Cependant le stade initial de l'extrusion dans les petits noyaux de divers tissus est, en lui-même, intéressant. Il se forme, dans le nucléole fuchsinophile, une enclave où se loge une petite sphère azurophile (le pôle bleu vu précédemment chez les ovocytes en vitellogénèse) (*Fig. 258*). De telles figures rappellent très nettement l'amphinucléole des Mollusques avec son petit nucléole emboîté et également sidérophile. Signalons également le fait important suivant : chez les cellules glandulaires hypo-



*Fig. 258, 259.* — *Chondracanthus cornutus*. Noyau de l'ovocyte en voie de vitellogénèse : Extrusion nucléolaire. 258, Début d'une extrusion; P, pôle bleu; ZE, zone externe nucléolaire en relation avec les chromosomes. — 259, La désintégration de l'extrusion commence dans le nucléoplasme.

dermiques l'extrusion passe toute entière en bloc dans la cavité sanguine où on la retrouve.

Abordons maintenant l'extrusion chez la cellule digestive et suivons chez cette dernière le sort ultime de l'extrusion.

Les stades initiaux de l'émission et la sortie nucléaire étant semblables aux stades précédemment décrits chez les ovocytes, nous ne les décrivons plus.

L'épithélium digestif de *C. cornutus* est hautement cylindrique et le noyau est situé à la base même de la cellule. L'émission partant donc de cette base cheminera vers la lumière du tube intestinal, traversant sans se désagréger la cellule dans sa plus grande longueur. Elle arrive ainsi à l'extrémité apicale de la cellule, précisément dans la zone à chondriome apical. Au centre de cette zone se remarque une vacuole. C'est autour de cette vacuole que le bloc extrusé se désagrège totalement, en se résolvant en un réseau bleu (substance  $\beta$  azurophile, vraisemblablement l'acide nucléique) et un réseau rouge (substance  $\alpha$  franchement fuchsinophile). Le réseau bleu diffuse rapidement et disparaît, le réseau fuchsinophile s'organise en gros filaments semblables à du chondriome épais. Certaines cellules digestives possèdent ainsi un chondriome apical remarquablement fuchsinophile, de formation toute récente, tandis que d'autres cellules, voisines, ont un chondriome très pâle, peu colorable, de formation ancienne.

La formation de chondriome neuf, actif, aux dépens d'extrusions nucléolaires avait déjà été signalée par HOSSELET (1931), mais le matériel choisi, les Phryganides, se prêtait mal à une démonstration rigoureuse. Dans le noyau des glandes salivaires et des cellules nourricières ovariennes des Phryganes, il n'y a pas, en effet, un gros nucléole unique donnant nettement une seule extrusion que l'on puisse suivre, mais bien de nombreux petits nucléoles ne donnant pas d'extrusions directes.

Chez *Chondracanthus*, au contraire, un seul gros nucléole, donne une unique émission, émission directe, grosse masse très chromophile, facile à suivre dans tout son parcours à travers le cytoplasme. Cette masse se désagrège seulement dans la zone à chondriome, en donnant un réseau fuchsinophile qui se fragmente, en s'organisant sur place en bâtonnets courts ayant absolument l'allure de chondriocoques. Il faut insister également sur le fait que ce nouveau chondriome est beaucoup plus fuchsinophile que le chondriome ancien.

Nous concluons en disant que : *si le chondriome neuf, récent, n'est pas formé en totalité par les extrusions nucléolaires, ces dernières y participent pour beaucoup.*

## 6. Conclusions générales du chapitre IX.

Si, dans l'état actuel de nos connaissances concernant la chimie cellulaire, nous essayons de faire concorder les doubles points de vue chimique et morphologique, voici quelles seront nos conclusions :

Le noyau d'une cellule à l'état qu'on appelle quiescent (état de repos mitotique),

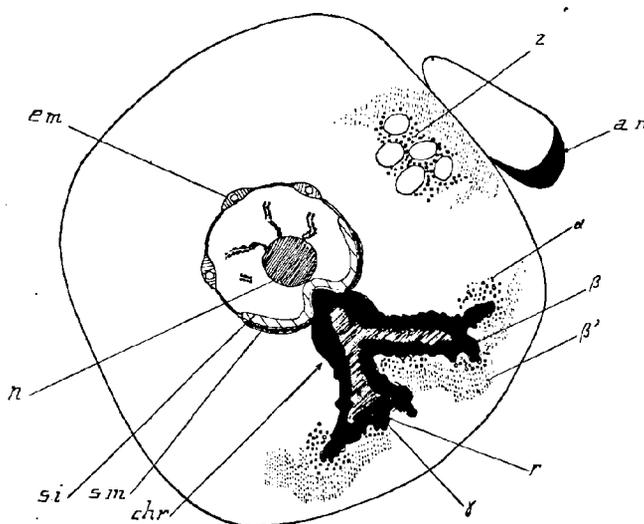


Fig. 260. — Interprétation de l'extrusion nucléolaire.

*n*, nucléole : complexe où dominent les protéines basiques ; *chr*, extrusion nucléolaire ; *r*, extrusion en désintégration = réseau chromidial ;  $\alpha$ , nucléoprotéides très basiques ou même protéines (réaction franchement fuchsinophile) ;  $\beta$ , substance très acide voisine de l'acide nucléique (réaction très azurophile) ;  $\gamma$ , substance extrusée : nucléoprotéides acides non saturés : complexe où domine l'acide nucléique en excès, se désintègre en  $\alpha$  et  $\beta$  ; *sm*, substance extrusée dans l'épaisseur de la membrane nucléaire (azurophile) ; *si*, substance isolante : protéines du noyau, resteront dans le noyau (fuchsinophile) ; *em*, extrusion désintégrée dans l'épaisseur même de la membrane nucléaire : la sphérule est fuchsinophile ; *an*, acide nucléique éliminé au dehors de la cellule ; *z*, zone de chondriome actif, élaboré, du moins en partie aux dépens de la substance  $\alpha$  ; nombreuses vacuoles dans cette zone.

est en état d'équilibre physico-chimique instable. La trame chromosomique vivante, invisible peut-être, est le lieu d'élaboration continue d'une substance, l'acide nucléique (acide tétrabasique à quatre fonctions acides dues à l'acide phosphorique) à réaction azurophile, qui se combinerait avec diverses protéines nucléaires, substances très fuchsinophiles, pour donner des complexes, les nucléoprotéides, esters possédant toute une gamme possible d'acidité, gamme due aux saturations variables des quatre fonctions acides.

Ces substances complexes s'écoulent le long du chromosome qu'ils imprègnent et constituent la chromatine, substance non définie, par conséquent, chimiquement. L'excès de ces substances, continuant lentement à se saturer, peut s'agglomérer en une masse unique : le nucléole. Dans la cellule au stade quiescent, les chromosomes sont en contact direct, au moins par l'une de leurs extrémités avec ce nucléole. Dans le cas de chromosomes non organisés, c'est-à-dire formant réseau, le réseau reste en contact étroit avec le nucléole. C'est d'ailleurs ce qui caractérise le stade quiescent à mon avis. Le nucléole grossit de plus en plus, jusqu'au moment où un déséquilibre se produit. Deux solutions s'offrent alors : 1° une division cellulaire ou 2° une extrusion. Notons que ce n'est pas seulement le facteur visible, dimension du nucléole, qui intervient dans la rupture d'équilibre, mais, en fait, le facteur quantité d'acidité. Le nucléole au moment d'une extrusion est au total plus acide, qu'à tout autre moment, et c'est d'ailleurs la partie externe la plus acide, de formation récente, qui sera extrusée, sous forme de nucléoprotéides acides non saturés. Parvenue dans le cytoplasme, l'émission se désintègre en acide nucléique presque pur qui diffuse dans la cellule et en protéines basiques, substances très fuchsinophiles, prenant part à la formation du chondriome. Remarquons que certains biochimistes ont effectivement trouvé l'acide nucléique dans le protoplasma.

Notons également le rôle important joué par la membrane nucléaire vis-à-vis des extrusions. Cette membrane retient une fraction de l'émission lorsque cette dernière est importante et sa totalité lorsqu'elle est faible.

Dans le cas de très fortes extrusions, une partie de celles-ci passe directement à l'extérieur de la cellule et se retrouve dans le sang et liquides organiques de l'animal.

---

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

---

### 1° *Morphologie et biologie de quelques Copépodes parasites.*

Les recherches entreprises m'ont permis : 1° de réviser complètement le cycle de *Lepeophtheirus pectoralis* et 2° de préciser celui de *Lernæa branchialis* ; j'ai pu montrer que le stade pupe décrit par CH. BR. WILSON n'existe pas.

Au point de vue de l'anatomie microscopique, j'ai précisé celle de *Clavella* et celle de *Lernæa*. L'appareil génital femelle des genres *Notodelphys*, *Doropygus*, *Clavella*, *Congericola*, *Lepeophtheirus*, *Lernæa*, a été décrit et analysé complètement. L'appareil génital mâle des genres *Lepeophtheirus* et *Lernæa* a été étudié de même. J'ai précisé le phénomène de la descente de l'ovaire chez la jeune *Lernæa* passant du stade cyclopoïde libre au stade pennelloïde.

Les mécanismes de la ponte, du verrouillage, et de l'abandon spontané des sacs ovigères ont été expliqués et démontrés chez le genre *Congericola*. Les pièces de cet appareil ont été trouvées identiques chez *Lepeophtheirus*, et, à mon avis, sont également homologues chez tous les genres de Copépodes à sacs ovigères.

Les facteurs indispensables à l'obtention des pontes expérimentales chez *Lepeophtheirus pectoralis* ont été mis en évidence. Les pontes ainsi provoquées m'ont fourni un matériel précieux pour l'étude des derniers stades de la méiose (stades de maturation de l'ovocyte), et pour l'examen des premiers stades embryonnaires.

### 2° *Extrusions nucléolaires chez Chondracanthus cornutus (O. F. MÜLLER).*

L'hyperactivité chromatinienne, de règle chez les Copépodes parasites, se manifeste chez *C. cornutus* sous forme d'extrusions nucléolaires importantes. Ces extrusions se produisent dans les cellules de tous les tissus, mais sont particulièrement analysables, dans le tissu germinale, chez certains ovocytes en attente de vitellogénèse. J'ai analysé complètement ce phénomène d'extrusion qui donne des figures particulièrement démonstratives, et j'en ai tiré des conclusions que l'on trouvera à la fin du chapitre traitant cette question.

3° Spermatogénèse. — J'ai étudié la spermatogénèse chez *Lepeophtheirus pectoralis*, et chez *Lernæa branchialis*. Si les éléments germinaux de *Lernæa*, très petits, se prêtent mal à une étude poussée, ceux de *Lepeo-*

*phtheirus* permettent par contre l'étude sérieuse des stades (Fig. 261).

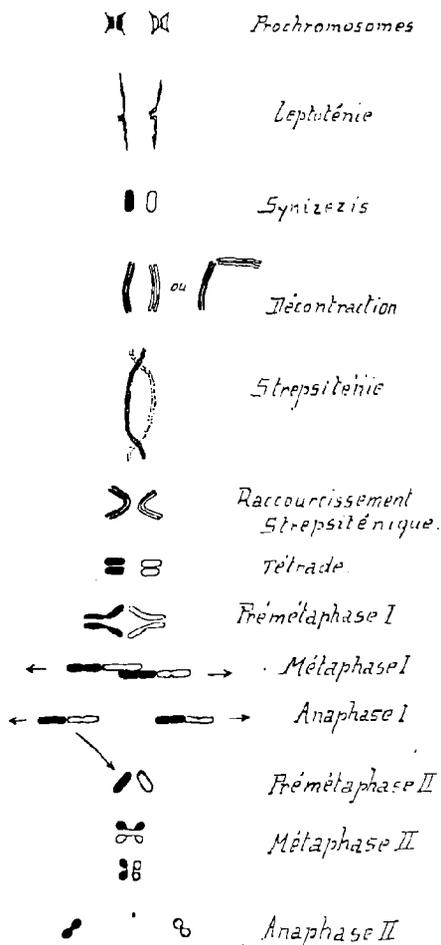


Fig. 261. — Schéma résumant les divers stades de la méiose au cours de la Spermatogénèse de *Lepeophtheirus pectoralis*.

phtheirus permettent par contre l'étude sérieuse des stades (Fig. 261). Les phénomènes de la spermatogénèse semblent à première vue classiques chez cette espèce. Cependant la connaissance des stades avoisinant le synizezis, chez la femelle (Fig. 165) est un guide précieux pour l'interprétation des stades analogues du mâle. Chez la femelle, en effet, les premiers stades de la méiose, permettent une analyse particulièrement poussée.

Au stade de synizezis, chez le mâle comme chez la femelle, les chromosomes homologues d'un couple se rapprochent, voisinent, mais ne s'apparient pas intimement, et il n'y a pas de synapse à proprement parler. Il n'y a donc ni para-, ni métagynèse, mais un simple rapprochement très normal si on considère que les conjoints voisinent toujours à tous moments et dans toutes cellules.

Le stade de décontraction montre de gros filaments, épais, qui ont l'allure pachyténique, mais, en réalité, il y a  $2n$  filaments déjà fissurés, comme l'ont démontré les partisans de la métagynèse. La disposition d'un filament par rapport à son conjoint est excessivement variable, avec cependant simple tendance au parallélisme.

La strepsiténie est normale, de même le dégagement des tétrades. Ces tétrades auraient la valeur de ditétrades, si on considère l'hiatus chromosomique ou « Querkerbe », mais celui-ci ne peut être mis en évidence chez *Lepeophtheirus*, et cela n'a, à mon avis, qu'un intérêt bien secondaire.

J'ai insisté spécialement sur la formation des plaques I, et sur la disposition des tétrades perpendiculairement au plan équatorial. Cette disposition devrait normale-

ment faciliter la séparation anaphasique, la surface de rupture étant réduite; mais, en réalité, on constate, d'après les figures mitotiques, que l'anaphase se fait difficilement. Je l'explique en admettant que les tétrades métaphasiques se séparent par glissement tangentiel suivant leur grand axe. Nous avons vu, au cours de l'ovogénèse, que les tétrades, par contre, se couchent tangentiellement à la plaque I, et que l'anaphase I se fait sans difficulté aucune.

La question de l'hétérochromosome, chez *Lepeophtheirus*, n'a pas été élucidée complètement. Cet hétérochromosome ne présente pas d'hétéropycnose aux stades « pachytènes » et strepsitènes, donc n'est pas comparable à celui des Hémiptères et Orthoptères. J'ai démontré cependant, chez *Lepeophtheirus pectoralis*, l'existence d'un chromosome *s* simple, dont le comportement, différent de celui des autres autosomes doubles, au cours de la méiose, peut le faire homologuer à un hétérochromosome spécial.

*En résumé, la spermatogénèse de Lepeophtheirus pectoralis est du type Ascaris. Les 2n (= 15) chromosomes deviennent 4n, en puissance, au stade contraction.*

Je présume ce schéma valable pour tous les autres Copépodes.

*Éléments en dégénérescence.* — MAC GLENDON avait signalé la présence, au cours de la spermatogénèse chez *Pandarus sinuatus*, de spermatides qui avortaient et subissaient une dégénérescence spéciale, en se transformant en éléments nutritifs.

J'ai retrouvé, chez *Lepeophtheirus*, de tels éléments avortés. J'ai démontré leur origine et leur comportement: leur naissance se place à la mitose I, franchie péniblement et suivie d'une interphase déséquilibrée. Ces *spermatocytes II* anormaux gonflent beaucoup et entrent rapidement en pycnose. Ils contribueront à former la sphère réfringente que l'on trouve au centre de chaque réservoir séminal, et ne semblent pas jouer un rôle spécialement nutritif. Les spermatozoïdes se trouvent plongés dans un liquide renfermant de nombreuses inclusions glandulaires, provenant, soit du testicule, soit du spermiducte. Il y a de fortes présomptions pour que ces dernières inclusions soient trophiques.

*4° Premiers stades goniaux, dans la spermatogénèse et dans l'ovogénèse.*

Au sommet du testicule, chez *Lepeophtheirus* et chez *Lernæa*, au sommet de l'ovaire chez *Notodelphys*, *Doropygus*, *Congericola*, *Lepeophtheirus*, *Lernæa*, j'ai démontré l'existence de cellules spéciales, « Apicalzelle » des auteurs allemands formant « Keimpolster », formations trouvées déjà chez les Copépodes libres ou semi-parasites. J'ai démontré qu'il existe tous les stades de transition entre ces cellules apicales ou gonies primordiales chromatiques et les gonies primaires quiescentes, en passant par le stade à prochromosomes (stade de la pseudo-diacinèse des auteurs).

Je n'ai pu malheureusement déceler l'origine exacte des cellules chromatiques. Chez les très jeunes individus, il existe seulement 2 ou 3 gonies chromatiques. On peut en trouver déjà chez le Nauplius. D'après PEDASCHENSKO, il y aurait, chez l'embryon de *Lernæa*, quatre initiales génitales, dont deux de potentialité mâle et deux de potentialité femelle. Deux cellules représentatives d'un sexe subsisteraient, les deux autres dégénéralent. A mon avis, ces dernières représentent sans doute les premières cellules chromatiques qui vont persister longtemps.

Les premiers stades goniaux peuvent être schématisés par la série suivante : *Gonie chromatique*, *Gonie à prochromosomes*, *Gonie primaire quiescente*.

Le stade initial de la série étant, soit la gonie chromatique, soit plutôt la gonie à prochromosomes, mais il faut noter encore qu'il n'y a jamais de mitoses dans cette zone apicale.

Chez les individus âgés, certaines gonies chromatiques dégèrent indubitablement et donnent ainsi une masse équivalente à la « degenerating mass » que CHAMBERS trouve chez les *Cyclops* âgés.

5° *Ovogénèse et amitoses dans la lignée germinale de Lepeophtheirus pectoralis*. — L'ovogénèse, chez *Lepeophtheirus*, diffère si l'on s'adresse à la jeune femelle, ou bien si l'on s'adresse à la femelle adulte (*Fig. 262*).

Chez la très jeune femelle, la phase goniale de l'ovogénèse ainsi que la méiose sont classiques. Le stade de contraction « synaptique » est très analysable et éclaire d'un jour nouveau cette période de la mitose hétérotypique.

Cependant, déjà chez la très jeune femelle, les premières mitoses goniales évoluent vers l'amitose, et montrent des pseudo- ou kryptomitoses.

Chez la femelle immature et chez l'adulte, il peut exister encore des kryptomitoses, mais elles sont excessivement rares. Le plus souvent, le noyau gonial primaire se contente de s'accroître de façon exagérée, montre de nombreux centres nucléaires (caractérisés par des nucléoles) et devient un polykaryon. Ce polykaryon se divisera par la suite, par fragmentation.

Les produits issus de ces polykaryons paraissent se trouver au moment de la fragmentation, au stade de repos strepsiténique ; ces ovocytes ont donc sauté les stades de début de la méiose, c'est-à-dire la leptoténie, le synizeis et la « pachyténie ». Cet ensemble de stades sautés forme ce que les auteurs ont appelé la prophase hétérotypique.

Les produits germinaux d'origine amitotique ont, malgré les anomalies précédentes, toutes les chances d'être viables, puisqu'on les trouve jusqu'à l'extrémité

même de l'oviducte où on peut les identifier. Ils sont prêts à remplacer le lot d'ovocytes en vitellogénèse, lot utilisé à la première ponte.

Ces amitoses goniales sont le résultat d'une activité chromatiniennne, qui ira en s'exaspérant au fur et à mesure du vieillissement de l'animal. Cette activité chromatique nous conduit d'abord à un simple syncytium (mise du cytoplasme en commun).

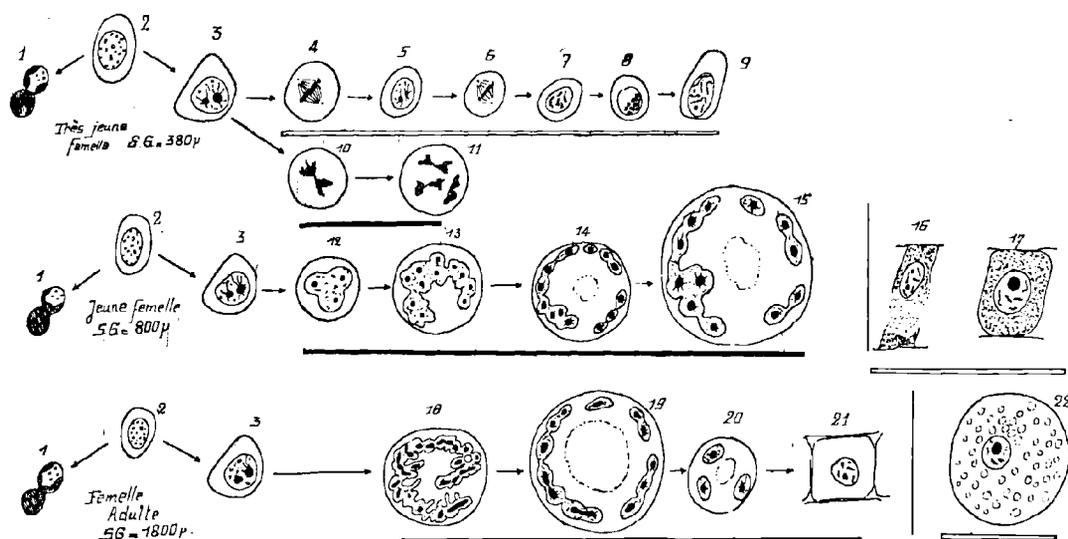


Fig. 262. — Tableau résumant l'Ovogenèse de *Lepeophtheirus pectoralis*.

Le premier lot normal est souligné par un double trait. Le lot suivant d'origine amitotique est souligné par un trait noir.

1, Gonies chromatiques ; 2, Gonie à prochromosomes ; 3, Ovogonie primaire quiescente ; 4, Première mitose goniale ; 5, Ovogonie secondaire ; 6, Deuxième mitose goniale ; 7, Leptoténie ; 8, Contraction ou Synizezis ; 9, Décontraction ; 10, Pseudomitose ; 11, Kryptomitoses ; 12, Stade de début d'un Polykaryon ; 13, Polykaryon, stade de formation du rachis ; 14, Polykaryon, rachis constitué ; 15, Polykaryon ovocyttaire ; 16, Ovocyte, décontraction ; 17, Ovocyte en attente de vitellogénèse, préstrepsitène ; 18, Polykaryon à synnucléoles ; 19, Polykaryon ovocyttaire ; 20, Ovocyte stade X ? ; 21, Ovocyte en attente de vitellogénèse, préstrepsitène ; 22, Ovocyte en vitellogénèse.

C'est le stade de la formation de cordons ovocytaires avec rachis central (*Congericola*, *Lernæa*, *Lepeophtheirus*, *Lecithomyzon*). Puis, à son tour, le nucléoplasme est mis en commun : Formations que j'ai appelées polykaryons, qui se fragmenteront ensuite par amitose. Puis, dernier stade, mise en commun de la substance nucléolaire elle-même, avec formation de nucléoles en boudin moniliforme, diverticulé même, chevauchant sur plusieurs cellules, accompagnés d'extrusions nucléolaires abondantes.

*En résumé, l'amitose par fragmentation de polykaryon, phénomène de multiplication intense, peut donc se produire dans la lignée germinale. Les ovocytes qui en résultent, sautant les premiers stades de la méiose, seront viables.*

Ces phénomènes seraient à comparer avec les phénomènes d'amitoses trouvés par CHILD, dans la lignée germinale des Cestodes.

Il est difficile de démasquer la cause essentielle d'une telle activité chromatinienne, la nourriture absorbée, pourtant si spéciale, ne pouvant à mon avis être incriminée ; de même le passage successif d'un parasite sur différents hôtes ne peut être mis en cause, car, si le Cestode *Moniezia* et le Copépode *Lernæa* vivent successivement sur deux hôtes différents, le Copépode *Lepeophtheirus* parcourt son cycle complet sur un seul hôte : le Flet.

On pourrait penser que les phénomènes d'amitose qui se produisent dans la lignée germinale viennent à l'encontre de la théorie moderne de l'hérédité, le chromosome étant, et toute l'école de MORGAN l'a suffisamment démontré, le support concret des gènes. L'amitose n'exclut, j'insiste sur ce point, aucunement le phénomène de répartition des chromosomes. Rien ne prouve que la distribution de la chromatine au cours des amitoses goniales ne se fait pas suivant certaines lois compatibles avec la théorie actuelle de l'hérédité. La présence des gènes n'est pas liée étroitement à la présence de chromosomes bien définis et bien réguliers : il suffit de songer à la cellule quiescente, qui ne montre pas de chromosomes nettement définis ; personne ne songe pourtant à nier, dans une telle cellule la présence de gènes, base de l'hérédité.

6° *Synizezis*. — Quels sont les arguments qui font de cette « étape synaptique », ou prophase hétérotypique des auteurs une mitose spéciale, avortée ?

a) Le balancement chromatine-substance nucléolaire (voir le diagramme fig. 1). Ce diagramme montre que toute la prophase hétérotypique a la valeur d'un cycle mitotique complet.

b) On ne peut expliquer le stade de repos strepsiténique si on considère l'étape de contraction comme une simple prophase. Ce stade existe pourtant dans toutes les ovogénèses et dans toute spermatogénèse non accélérée.

c) La persistance des  $2n$  chromosomes au stade de contraction, persistance démontrée indubitablement chez *Lepeophtheirus pectoralis* femelle.

d) La fissuration de ces  $2n$  chromosomes au stade de contraction. Les  $2n$  chromosomes ont à partir de ce moment la valeur de  $4n$ .

e) Quand les mitoses goniales sont d'un type fruste (cas des polykaryons qui se

fragmentent chez *Lepeophtheirus* femelle) la mitose spéciale que constitue la contraction n'existe pas.

Pour ces motifs, je propose de diviser nettement la mitose hétérotypique en deux parties, séparées par le stade quiescent de repos préstrepsiténique, l'étape de la contraction étant considérée comme une mitose spéciale qui n'aboutit pas : elle met un terme aux mitoses goniales, mais double en puissance le nombre des chromosomes.

---

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

### I. — COPEPODES ET MÉIOSE

1911. AMMA (K.). — Ueber die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. — *Arch. f. Zellforsch.*, 6.
1933. BLOCH et GALLIEN. — Sur la position systématique du genre *Lecithomyzon* et de *L. mænadis* (Bl. et G.). Copéode parasite de la ponte de *Carcinus mænas*. — *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. 58.
1900. BOUIN. — Mitoses spermatogénétiques chez *Lithobius forficatus*. Etudes sur les variations du processus mitotique. Comm. prélim. — *C. R. 13<sup>e</sup> Congrès int. Méd. Paris, Hist. Emb.*
1907. BRAUN (H.). — Ueber die spezifischen Chromosomenzahlen der Gattung *Cyclops*. — *Zool. Anz.*, 32.
1909. BRAUN (H.). — Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung *Cyclops*. — *Arch. f. Zellforsch.*, 3.
- 1926-1927. BREHM. — *Copepoda* in KÜKENTHAL. — *Handbuch der Zoologie*, 3, 1.
1914. BREMER. — Zwei Fälle von Pseudohermaphroditismus bei *Diaptomus vulgaris*. — *Zool. Anz.* Bd. 44.
1910. BUCHNER (P.). — Von der Beziehung zwischen Centriol und Bukettstadium. — *Arch. für Zellforsch.*, Bd. 5.
1902. CAULLERY et MESNIL. — Sur *Staurosoma parasiticum* Willt. Copéode gallicole parasite d'une Actinie. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 134.
1914. CAULLERY et MESNIL. — Sur deux Monstrillides parasites d'Annélides (*Polydora giardi* et *Syllis gracilis* Gr.). — *Bull. scient. France et Belg.* (7), t. 48.
1919. CAULLERY et MESNIL. — *Xenoceloma brumpti*, Copéode parasite de *Polycirrus arenivorus*. — *Bull. Biol. France-Belgique*, t. 53.
1892. CANU (E.). — Les Copépodes du Boulonnais. — *Trav. Lab. Marit. Wimereux*, t. VI.
1885. CARNOY. — La cytodiérèse chez les Arthropodes. — *La Cellule*, vol. 1.
1912. CHAMBERS (R.). — Egg maturation, chromosomes and spermatogenesis in *Cyclops*. — *Univers. Toronto Stud. Biol.*, Ser. 14.
1912. CHAMBERS (R.). — A discussion of *Cyclops viridis* Jurine. — *Biol. Bull.*, 22.
- 1908-1909. DUESBERG. — La spermiogénèse chez le rat. — *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 2.
1930. EICHHORN. — Sur la notion de prochromosomes et de chromocentres. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 104.
1914. FASTEN. — Fertilisation in the parasitic Copepod *Lernæopoda edwardsii* Olson. — *Biol. Bull. Woods Hole*, vol. 27.

1913. FUCHS (Karl). — Die Zellfolge der Copepoden. — *Zool. Anz.*, Bd. 42.
1914. FUCHS (Karl). — Die Keimblätterentwicklung von *Cyclops viridis* (Jurine). — *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, Bd. 38.
1866. GERSTAECKER. — *Copepoda*. — *Bronn's Thierreich*, V, pt 2.
1886. GILSON. — Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. — *La Cellule*, t. 1 et 2.
1882. GIARD. — Sur un Copépode parasite de l'*Amphiura squamata*. — *C. R. Acad. sci.*, t. 104.
1909. GRÉGOIRE. — Les phénomènes synaptiques de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée ? *La Cellule*, 1909, t. 25.
1910. GRÉGOIRE (V.). — Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique (Second mémoire). — *La Cellule*, t. 26.
1913. GRÉGOIRE. — La télophase et la prophase dans la caryocinèse somatique. — *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 156.
1879. GRUBER (Aug.). — Beiträge zur Kenntniss der Generationsorgane der freilebenden Copepoden. — *Zeit. f. wiss. Zool.*, 32 Bd.
1882. GIESBRECHT (W.). — Beiträge zur Kenntniss einiger Notodelphiden. — *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, 3 Bd.
1896. GIESBRECHT und SCHMEL. — *Copepoda*. — *Das Tierreich*, 6 Lief.
1891. HAECKER (V.). — Die Richtungskörperbildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Preliminary. — *Ber. Nat. Ges. Freiburg. Biol. Centralbl.*, 11.
1892. HAECKER (V.). — Die heterotypische Kernteilung im Cyclus der generativen Zellen. — *Ber. Nat. Ges. Freiburg*, 6.
1892. HAECKER (V.). — Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. — *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, t. 5.
1892. HAECKER (V.). — Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von *Cyclops*. — *Arch. f. Micr. Anat.*, 39.
1893. HAECKER (V.). — Das Keimbläschen, seine Elemente und Lagerveränderungen. I. Ueber die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen. — *Arch. f. micr. Anat.*, 41 Bd.
1894. HAECKER (V.). — Ueber generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kerntheilungsbilder. — *Arch. f. micr. Anat.*, 43 Bd.
1895. HAECKER (V.). — Die Vorstadien der Eireifung. — *Ebenda*, 45.
1895. HAECKER (V.). — Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. — *Ebenda*, 46.
1897. HAECKER (V.). — Die Keimbahn von *Cyclops*. — *Ebenda*, 49.
1908. HAECKER (V.). — Bemerkungen zu den Demonstrationen von H. MATSCHECK und J. SCHILLER : Ueber die Vierergruppen der Copepoden unter künstlichen und natürlichen Bedingungen. — *Verhandl. deutsch. Zoolog. Gesellsch.*, 1908.
1924. HEBERER. — Die Spermatogenese der Copepoden. I. Die Spermatogenese der Centropagiden, nebst Anhang über die Oogenese von *Diaptomus castor*. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 123.
1924. HEBERER (G.). — Die Spermatogenese der Copepoden. I. Die Spermatogenese der Centropagiden, nebst Anhang über die Oogenese von *Diaptomus castor*. — *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 123.

1925. HEBERER (G.). — Die Furchungsmitosen von *Cyclops viridis* J. und das Chromosomen-individualitätsproblem. — *Zool. Anz*, Bd. 63.
1926. HEBERER (G.). — Beiträge zur Biologie der freilebenden Copepoden der Umgebung von Halle a. d. S. — *Zeitschr. f. Naturwiss.*, 87.
1926. HEBERER (G.). — Zur Kenntniss der männlichen Generationsorgane der Cyclopiden. — *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch.*
1927. HEBERER (G.). — Die Idiomerie in den Furchungsmitosen von *Cyclops viridis* Jurine. — *Zeitsch. f. mikr. anat. Forsch.*, 10.
1930. HEBERER (G.). — Die Structur der Oocyten von *Eucalanus elongatus* (Dana), mit Bemerkungen über den Bau des weiblichen Genitalapparates. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, 136.
1931. HEBERER (G.). — Genese und Bau der Copepodengemini. — *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch.*
1932. HEBERER (G.). — Untersuchungen über Bau und Funktion der Genitalorgane der Copepoden I *Copepoda Calanoidea*. — *Zeitsch. f. mikr. anat. Forsch.*
1932. HEBERER (G.). — Die Spermatogenese der Copepoden II. Das Conjugations und Reduktionsproblem in der Spermatogenese der Calanoiden Copepoden, mit einem Anhang über die Spermatogenese von *Sapphirina ovatolanceolata*. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. 142.
1908. HEGNER (R.). — An intra-nuclear mitotic figure in the primary oocyte of a Copepod *Canthocamptus staphylinus*. — *Biol. Bull.*, vol. 14.
1879. HEIDER. — Die Gattung *Lernanthropus*. — *Arb. Zool. Ins. Wien.*, 2 Bd. 3 Hft.
1883. HERMANN (S.). — Sur la spermatogénèse des Crustacés Podophthalmes, spécialement des Décapodes. — *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 97.
1908. HERTWIG (R.). — Ueber neue Probleme der Zellenlehre. — *Arch. f. Zellf.*, Bd. 1, 1908.
1931. HILTON (Irène). — The Oogenesis of *Calanus finmarchicus*. — *Quart. Journ. micr. Sc.*, N. S., vol. 74.
1892. ISHIKAWA (A.). — Studies in reproductive Elements I Spermatogenesis, etc., in *Diaptomus*. — *Journal Coll. Sc. Japan*, vol. 5.
1915. KORNSHAUSER (S. J.). — A cytological study of the semiparasitic Copepod : *Hersilia apodiformis* (Phil.) with some general considerations of Copepod-chromosomes. — *Arch. f. Zellf.*, 13.
1903. KOLTZOFF. — Untersuchungen über Spermien und Spermio-genese bei Decapoden, Vorläufige Mitteilung. — *Anat. Anz.*, Bd. 24.
1910. KRIMMEL. — Die Chromosomenverhältnisse in generativen und somatischen Zellen bei *Diaptomus caeruleus* nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane. — *Zool. Anz.*, 35.
1911. KRUGER (P.). — Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Harpacticiden, nebst biologischen Beobachtungen. — *Arch. f. Zellf.*, 6.
1903. LABBÉ (Alphonse). — Sur la spermatogénèse des Crustacés Décapodes. — *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 137.
1904. LABBÉ (A.). — Sur la formation des tétrades et les divisions de maturation dans le testicule de Homard. — *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 138.
1920. LADREYT. — Evolution des cellules géantes normales de l'épithélium intestinal, avec quelques considérations sur certaines questions de cytologie et de physiologie générales (Deuxième note). — *Bull. Inst. Océanog. Monaco*, n° 366.

1911. LAWSON, ANSTRUTHER (A.). — The phase of the nucleus, known as synapsis. — *Trans. R. Soc. Edinburgh*, vol. 47.
1914. LEDER. — Ueber die Augen der Pontelliden und die Frontalorgane der Copepoden. — *Zool. Anz.*, Bd. 44.
1920. LEIGH, SCHARPE (W.) HAROLD. — *Clavella iadda* n. sp. A parasitic Copepode of *Gadus morrhua*. Including some further remarks upon *C. sciatherica*, with a detailed account of the renal excretory system. — *Journ. mar. biol. Ass. Plymouth*, N. S., vol. 12.
1902. LERAT (Paul). — La première cinèse de maturation et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. — *Anat. Anz.*, 21 Bd.
1906. MAC CLENDON (J. F.). — On the development of the parasitic Copepoda Part. I. — *Biol. Bull.*, 12, n° 1.
1907. MAC CLENDON (J. F.). — The spermatogenesis of *Pandarus sinuatus* (Say). — *Ibid.*, 13.
1910. MAC CLENDON (J. F.). — Further studies on the gametogenesis of *Pandarus sinuatus* (Say). — *Arch. für Zellforsch.*, 5.
1910. MAC CLENDON. — Further studies on the gametogenesis of *Pandarus sinuatus* (Say). — *Biol. Bull.*, 13.
1901. MALAQUIN (A.). — Le parasitisme évolutif des Monstrillides. — *Arch. Zool. exp.*, t. 9, n° 1.
1909. MATSCHECK (H.). — Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. — *Zool. Anz.*, 34.
1910. MATSCHECK (H.). — Ueber Eireife und Eiablage bei Copepoden. — *Arch. für Zellforsch.*, 5.
1916. MESNIL et CAULLERY. — Notes biologiques sur les mares à Lithothamnion de la Hague II. Sur l'habitat d'un Copépode semiparasite *Mesnilia martinensis* Canu. — *Bull. Soc. Zool. France*, t. 40.
1909. MOROFF. — Oogenetische Studien. I Copepoden. — *Arch. für Zellforsch.*, 2.
1905. MICULICICH (M.). — Zur Kenntnis der Gattung *Brachiella* (Cuv.) und der Organisation der Lernæopodiden. — *Zool. Anz.*, Bd. XXVIII.
1895. MRAZEK (A.). — Ueber *Baculus* (Lub.) und *Hessella* (Br.). Ein Beitrag zur Anatomie der Lernæiden. — *Verlag der König. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften*.
1893. PEDASCHENKO (D.). — Sur la segmentation de l'œuf et la formation des feuilletts embryonnaires chez la *Lernæa branchialis* (Preliminary). — *Revue Sci. Nat. Petersbourg*, t. 37.
1898. PEDASCHENKO (D.). — Embryonal Entwicklung und Metamorphose von *Lernæa branchialis*. — *Trav. Soc. Imp. Nat. Petersbourg*, vol. 26.
1914. PELSENEER (P.). — Ethologie de quelques *Odostomia* et d'un Monstrillide parasite de l'un d'eux. — *Bull. Scient. France-Belgique* (7), t. 48.
1929. PELSENEER (P.). — Copépodes parasites de Mollusques. — *Ann. Soc. R. Zool. Belgique*, t. 59.
1905. PÉREZ (Ch.). — Sur l'*Hersiliodes pelseeneeri* Canu. — *C. R. S. Biol. Paris*, t. 58.
1910. QUIDOR. — Sur la protandrie chez les *Lernæopodidæ* (Chez les genres *Anchorella*, *Brachiella*, *Lernæopoda*, le même animal est successivement mâle et femelle). — *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 150.
1894. RUCKERT (J.). — Zur Eireifung bei Copepoden. — *Anat. Hefte*, 1 Abth., 4 Bd.
1894. RUCKERT (J.). — Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten *Cyclops-Lies*. — *Arch. Micr. Anat.*, 45 Bd.

1895. RUCKERT (J.). — Zur Kenntnis des Befruchtungsvorganges. — *Sitz.-Ber. Akad. München*, 25 Bd.
1895. RUCKERT (J.). — Zur Befruchtung von *Cyclops strennuus*. — *Anat. Anz.*, 10 Bd.
1896. RUCKERT (J.). — Nochmals zur Reduktionsfrage. — *Arch. f. Micr. Anat.*, 47 Bd.
1908. SCHILLER. — Ueber künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei *Cyclops*. — *Arch. für Entw.-Mech.*, t. 27.
1896. SCHIMKEWITCH. — Studien über parasitische Copepoden. — *Zeits. f. wiss. Zool.*, 61 Bd.
1899. SCHIMKEWITCH. — Einige Worte über die Entwicklung der parasitischen Copepoden. — *Zool. Anz.*, 22 Bd.
1912. SCOTT (Thomas et Andrew). — The british parasitic Copepoda, Londres (*Ray Society*).
1903. STEPHAN. — Nouveaux types de processus paraévolutif de spermatogénèse. — *C. R. Soc. Biol.*, Paris, t. 55.
1902. STEUER. — *Mytilicola intestinalis* n. g. n. sp. aus dem Darne von *Mytilus galloprovincialis* Lan.
1903. STEUER (A.). — *Mytilicola intestinalis* n. g. n. sp. — *Arb. Zool. Inst. Wien*, 15 Bd.
1896. STEUER (H.). — Bemerkungen über die männlichen Geschlechtsorgane von *Cyclops viridis* und anderer Copepoden. — *Verh. d. bot.-zool. Ges. Wien*, 46.
1931. STELLA. — La citologia delle cellule sessuali di alcuni Cyclopidi in relazione con la loro sistemica. — *Internat. Revue gesamt. Hydrobiol.*, 26.
1885. URBANOWITZ. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Copepoden. — *Kosmos*, 10 Jahrg.
1904. VOINOV. — Sur une disposition spéciale de la chromatine dans la spermatogénèse du *Gryllus campestris*, reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogénèse. — *Arch. Zool. exp.* (4), t. 2.
1927. VON FEJERVARY. — Theoretische über Tetradengenese, Dyadenvaleanz und das Wesen der pseudomitotischen Reduktion. — *Zool. Anz.*, Bd. 72.
1909. YAMANOUCI (S.). — Mitosis in Fucus. — *The Bot. Gazette*, vol. 47.
1917. WILSON (Ch. Br.). — North American Parasitic Copepods belonging to the *Lernæidæ*, with a revision of the entire family. — *Proc. U. S. Nation. Mus.*, vol. 53.
1905. WILSON (Ch. Br.). — North American Parasitic Copepods belonging to the Family *Caligidæ*, Pt. I. — *Proceedings U. S. Nat. Museum*, XXVIII.
1928. WILSON (E.). — The cell in development and heredity. *The Macmillan Company, New-York*.
1905. WOLF. — Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden.

## II. — AMITOSE

1903. CAMINITI. — Beitrag zur Kenntniss der directen Kerntheilung. — *Arch. f. path. Anat.*, Bd. 174.
1906. CHILD (C. M.). — Studies on the relation between Amitosis and Mitosis. I. Development of the Ovaries and Oogenesis in *Moniezia*. II. Development of the testes and spermatogenesis in *Moniezia*. — *Biol. Bull.*, t. 12.
1907. CHILD (C. M.). — Nuclear division in the somatic structures in *Moniezia*. General discussion and conclusions concerning Amitosis and Mitosis in *Moniezia*. — *Biol. Bull.*, t. 13.

1911. CHILD. — The method of cell division in *Moniezia*. — *Biol. Bull.*, vol. 21.
1912. CHILD. — Amitosis and mitosis in normal and regulatory growth. — *Proc. 7 th. intern. Zool. Congr.*, Boston, 1907.
1903. CONKLIN. — Amitosis in the Egg Follicle Cells of the Cricket. — *Amer. Natural.*, vol. 37.
1914. DES CILLEULS. — Recherches sur la signification physiologique de l'amitose. — *Arch. Anat. microsc.*, t. 16.
1911. FOOT and STROBELL. — Amitosis in the ovary of *Protenor belfragei* and a study of the chromatin nucleolus. — *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 7.
1907. GLASER. — Pathological amitosis in the Food Ova of *Fasciolaria*. — *Biol. Bull.*, vol. 13.
1908. GLASER. — A statistical study of mitosis and amitosis in the entoderm of *Fasciolaria tulipa*, var. *distans* (more than 98 0/0 of all divisions are amitotic). — *Biol. Bull.*, vol. 14.
1926. GUIEYSSE-PELLISSIER. — Hypertrophies nucléaires, noyaux informes, amas de noyaux. — *Arch. Anat. micr.*, t. 22.
1913. HARMAN (M.). — Method of cell division in the sex cells of *Tænia tæniæformis*. — *Journ. of Morph.*, vol. 24.
1898. KARPOV. — Sur la division directe des noyaux dans les cellules des tissus. — *Ann. Ins. Econ. rur. Moscou-Physiol. russe*, vol. 1.
1904. KELLOG. — Amitosis in the Egg follicle Cells of Insects. — *Science*, N. S., vol. 19.
1906. KUNSTLER. — Noyaux uni- et plurisphérulaires. — *C. R. Soc. Biol.*, Paris, t. 60.
1916. MACKLIN. — Binucleate and multinucleate cells in tissue cultures (Nuclear amitosis). — *Anat. Record*, vol. 16.
1916. MACKLIN. — Amitosis in cells growing *in vitro*. — *Biol. Bull.*, vol. 30.
1908. MARSCHALL. — Amitose in the Malpighian Tubules of the walkingstick (*Diaphoromera femorata*). — *Biol. Bull.*, vol. 14.
1901. MRAZEK. — Über abnorme Mitosen im Hoden von *Astacus*. — *Sitzgsber. K. böh. Ges. Wiss. (Math. nat., Cl.)*.
1927. MAWRODIADI. — Über die Uebergansforme von den Mitosen zur Amitose. — *Zeitsch. micr. anat. Forsch.*, Bd. 11.
1908. MAXIMOV (Alex.). — Über Amitose in den embryonalen Geweben bei Säugetieren. — *Anat. Anz.*, Bd. 33.
1927. MURRAY (James). — Nuclear degenerations following multipolar mitotic cell division. — *Journ. R. micr. London*, 1927.
1904. NEMEC (B.). — Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 39.
1926. NEMEC (B.). — Multipolare Teilungsfiguren und vegetative Chromosomenreduktion. — *Biol. gen.*, Bd. 2.
1910. NOVIKOFF. — Zur Frage nach der Bedeutung der Amitose. — *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 5.
1904. OSBORN (H. L.). — Amitosis in the embryo of *Fasciolaria*. — *Amer. Natural.*, vol. 38.
1904. PACAUT. — Sur la présence de noyaux géminés dans les cellules de divers tissus chez le cobaye. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 138.
1905. PACAUT. — L'amitose et les noyaux géminés dans les épithéliums stratifiés normaux des Mammifères. — *C. R. Ass. des Anat.*, t. 7.
1905. PACAUT. — Sur quelques formes anormales de l'amitose dans les épithéliums de revêtement des Mammifères. — *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 140.

1904. REGAUD (Cl.). — Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. — *Arch. Anat. micr.*, t. 4.
1910. REGAUD (Cl.). — Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. — *Arch. Anat. micr.*, t. 11.
1909. RETTERER (Ed.) et LELIÈVRE (Aug.). — Mitoses et amitoses lors de la rénovation de l'utérus. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 67.
1911. RICHARDS (A.). — The method of cell division in *Moniezia* (in the development of the female sex organs). — *Biol. Bull.*, vol. 20.
1899. RUDNEW. — Einige Thatsachen zur Frage über die genetische Beziehung zwischen Amitose und Mitose. — *Physiol. russe*, vol. 1.
1909. SCHILLER. — Ueber künstliche Erzeugung « primitiver » Kernteilungsformen bei *Cyclops*. — *Arch. Entw.-Mech.*, Bd. 27.
1902. SCHIMKEWITSCH. — Über directe Theilung unter künstlichen Bedingungen. — *Biol. Centralbl.*, 22 Bd., n° 19.
1914. TOBIAS. — Ueber den Einfluss erhöhter Temperatur auf den Kernteilungsmodus von *Cyclops*. — *Arch. f. Mikr. Anat.*, 84.
1904. WASIELEWSKY. — Über amitotische Kernteilung. — *Arch. Ver. Freunde. Nat. Mecklenburg*, Jahrg 58.
1910. WIEMAN. — The degenerated cells in the testis of *Leptinotarsa signalicollis*. — *Journ. of Morph.*, vol. 21.
1905. ZARNIK (B.). — Ueber funktionelle directe Kernteilungen. — *Sitz.-Ber. phys. med. Ges. Würzburg*, 1905.

### III. — EXTRUSIONS NUCLÉOLAIRES

1904. BOVERI. — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substance des Zellkerns. Iena, 1904.
1903. BOVERI. — Über die Constitution der chromatischen Kernsubstanz. — *Verh. deutsch. Zool. Ges.*, 13.
1909. DOBELL (C. Clifford). — Chromidia and the binuclearity Hypothese. A review and a criticism. — *Quart. Journ. micr. Sci.*, N. S., vol. 53.
1896. FOOT (K.). — Yolk nucleus and Polar rings. — *Journ. of Morph.*, XII.
1904. GLASER. — Excretory activities in the Nuclei of Gasteropode Embryos (*Proc. Amer. Soc. Zool.*). — *Amer. Natural*, vol. 38.
1924. HOSSELET. — Sur l'hypoderme et son chondriome dans le genre *Cyclops*. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 91.
1931. HOSSELET. — Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes. — *Arch. Zool. exp. et générale*, t. 72.
1899. MONTGOMERY. — Comparative cytological studies with special reference to the morphology of the nucleolus. — *Journ. of Morph.*, XV.
1930. HORNING. — Chromidial extrusion and its relationship to atypical nuclear phenomena in tumour cells. — *Austr. Journ. exp. biol. med. Sci.*, vol. 7.
1908. JORDAN. — The relation of the nucleolus to the chromosomes in the primary oocyte of *Asterias forbesii*. — *Publ. Carnegie Inst. Washington*, n° 402.

1918. KESTIVEN-LEIGHTON. — The origin of yolk in the ova of an endoparasitic Copepode (*Ubius*). — *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, vol. 43.
1930. RADU. — Les émissions nucléaires dans le canal déférent de l'*Armadillidium vulgare*. — *C. R. Soc. Biol.*, Paris, t. 105.
1908. WALKER and EMBLETON. — Observation on the nucleoli in the Cells of *Hydra fusca* (extrusion of nucleoli from the ecto- and endoderm). — *Quart. Journ. Exper. Physiol.*, London, vol. 1.
-



## DEUXIÈME THÈSE

---

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° Fixation de l'azote par les Légumineuses.

2° La transgression crétacée dans le Boulonnais.

VU ET APPROUVÉ :

Lille, le 28 avril 1937.

A. MAIGE

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Lille, le 29 avril 1937.

*Le Recteur de l'Académie de Lille,*

*Pour le Recteur : Le Doyen Délégué,*

A. MAIGE

---

---

SORTI DES PRESSES DE  
L'IMPRIMERIE BARNÉOUD  
= LAVAL (FRANCE) =

---

---