

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE QUELQUES FLAGELLÉS MÉSOPSAMMIQUES

par

Jean Dragesco

Laboratoire d'Evolution des Êtres Organisés, Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

Les sables littoraux, marins, saumâtres et dulcaquicoles constituent un biotope particulièrement favorable au développement d'une riche microflore interstitielle. Parmi les Protophytes qui recouvrent le sable, à marée basse, de taches vivement colorées, les Flagellés et notamment les Périidiniens représentent des groupes riches en espèces et peuvent constituer d'immenses concentrations monospécifiques (qu'on peut évaluer à environ 30 milliards d'individus sur un seul emplacement de la plage de Sieck, en Bretagne).

Onze espèces de Flagellés sont ensuite étudiés, sur le plan morphologique et cytologique en insistant, notamment, sur la structure des trichocystes muqueux et fibreux, des cinétides et des noyaux : *Pontosphaera roscoffensis* (Coccolithophoridae), *Euglena viridis* et *Trachelomonas abrupta* (Eugléniens), *Exuviella marina*, *Amphidinium klebsi*, *Amphidinium herdmani*, *Amphidinium pellucidum*, *Thekadinium kofoidi*, *Polykrikos lebouri*, *Gymnodinium arenicolus* n. sp., *Gymnodinium variable* (Périidiniens).

INTRODUCTION

Au cours d'une douzaine d'années de recherches sur les Ciliés mésopsammiques littoraux (marins, saumâtres ou dulcaquicoles), notre attention fut souvent attirée par les innombrables Flagellés qui peuplent le milieu interstitiel. Ce biotope nous semblait, alors, aussi riche en Flagellés qu'il l'est en Diatomées, Ciliés ou petits Métazoaires. Les quelques travaux antérieurs (E. Herdmann 1912-1924, M. Lebour 1925) n'ayant pas déclenché beaucoup de recherches dans ce domaine, nous avons attiré l'attention de notre collègue et ami E. Balech (1956) sur ce matériel. Le protistologue argentin a pu ainsi décrire toute une série de formes nouvelles de Périidiniens interstitiels.

Par la suite, nous n'avons pas résisté à l'envie d'observer, fixer et étudier *in toto* et sur coupes à la paraffine, les Flagellés les plus représentatifs ou, tout au moins, ceux que nous trouvions en très grande quantité. C'est ainsi que nous avons fini par accumuler quelques données morphologiques et cytologiques sur une douzaine d'espèces de Flagellés, dont 1 Coccolithophoridée, 2 Eugléniens et 8 Périidiniens.

Nous publions donc, aujourd'hui, le résultat de ces recherches tout en précisant que notre but essentiel est d'attirer l'attention des spécialistes sur un biotope d'une grande richesse qui mériterait une étude plus approfondie.

MATÉRIEL, TECHNIQUES, CONSIDÉRATIONS ÉCOLOGIQUES.

La grande majorité des espèces décrites ont été récoltées dans les sables fins des plages bretonnes : Roscoff, Goulven, Sieck, Plounéour-Trez. Les sables saumâtres se sont montrés tout aussi riches (Plounéour-Trez et Arcachon) et certaine espèce a même été retrouvée dans les sables dulcaquicoles du Lac Léman.

Les Protistes ont été étudiés d'abord sur le vivant puis par l'intermédiaire des colorations vitales ou post-vitales (vert de méthyle, rouge neutre, bleu de crésyl, bleu de méthylène, bleu de toluidine, Lugol, etc.). Les préparations *in toto* (après fixation variée et collage à l'albumine de Meyer) ont été traitées par le protéinate d'argent, la réaction nucléale de Feulgen, la coloration histochimique de Himes et Morriber et l'hématoxyline ferrique. Par ailleurs, des animaux inclus à la paraffine (après fixation par le Carnoy, le Nissenbaum, le sublimé acétique, le San Félice, le Bouin, le Champy et le Flemming) ont été coupés au microtome (à 2,5 et 5 μ) et colorés par l'hématoxyline ferrique, le Mann, le Mallory et le Protargol.

Enfin, quelques espèces ont fait l'objet de fixations et inclusions en vue de l'étude au microscope électronique (les résultats obtenus par ce moyen seront publiés ultérieurement).

C'est à Herdman (1922 à 1924) que nous devons les premières observations sur les taches colorées, brunes, jaunes ou vertes, qui recouvrent parfois les sables littoraux, à marée basse. Cet auteur avait remarqué que Périidiniens et Diatomées montrent une activité rythmique en fonction de la marée : ces Protistes viennent s'étaler sur le sable, à marée basse, après une certaine durée d'exposition à l'air et rentrent dans le sable dès que la mer remonte. Cette migration verticale est très typique et fortement tributaire aussi de l'éclairement. Herdman remarque encore que les concentrations les plus grandes s'obtiennent aux grandes marées de printemps ; d'après elle, le stimulus agissant serait de nature double : rythme de marée et phototropisme, jouant chacun un rôle tout aussi important. La protistologue britannique remarque encore que chaque espèce semble inféodée à un emplacement parfaitement défini ; toutes les expériences de transplantation ayant donné des résultats négatifs. Gadras (1962) reprend les observations de Herdman et précise que les concentrations les plus importantes se retrouvent de préférence sur les bords de ruissellements, les conditions les plus favorables au peuplement étant : une granulométrie appropriée, un emplacement abrité, mais largement exposé à la lumière et la présence d'une certaine quantité d'eau stagnante ou ruisselante. Si Herdman avait déjà signalé que les algues recueillies semblent conserver le rythme de marée au laboratoire, Gadras remarque avec raison que c'est à Fauré-Fremiet que

l'on doit les seules études précises sur ce problème. Ce rythme propre, adapté à celui de la marée, se remarque très bien chez *Chromulina psammobia* et continue *in vitro* pendant près d'une semaine : phototactisme positif et tendance à la dispersion dans l'eau aux heures correspondant à la marée basse, phototactisme négatif, thigmotactisme et tendance à descendre en profondeur aux heures de la haute mer.

Gadras remarque encore que les taches gymnodiniennes sont souvent monospécifiques et que la densité des Protistes peut devenir prodigieuse. Elle évalue à 2 g la masse humide de Gymnodiniens par litre de sable, ce qui correspond à environ 10.000 cellules par cm². Remarque intéressante du même auteur : les polysaccharides sécrétés par les *Amphidinium* et *Gymnodinium* peuvent constituer un facteur écologique important, en retenant une quantité d'eau assez considérable.

D'une façon générale, nos observations s'accordent avec celles de nos prédécesseurs : taches de couleurs très variées (suivant la flore en question) et souvent monospécifiques, rythme de marée et phototactisme se combinant pour entraîner une migration verticale des Protophytes, grande précision de la localisation de chaque espèce, importance de la granulométrie, de l'exposition et du ruissellement. Les apports d'eau douce, soit par ruissellement, soit par imbibition, constituent un autre facteur important, car la grande majorité des espèces que nous avons rencontrées sont des espèces nettement saumâtres. La disposition de certaines zones à Protophytes, sur des emplacements très précis, ne se distinguant en rien des régions avoisinantes (ayant même granulométrie, même exposition, même orientation) ne peut s'expliquer, à notre avis, que par des apports souterrains et localisés d'eau douce.

Nous devons signaler, par exemple, que sur l'immense plage de Sieck, en Bretagne, nous ne trouvons généralement aucune faunule mésopsammique intéressante. Cette plage, considérée par nos collègues MM. Swedmark et Lévi comme pratiquement azoïque, car extrêmement battue par les vagues et dépourvue de support organique, se montre la plus intéressante sur le plan de la densité en Périidiniens. Nous n'y avons trouvé pourtant que deux espèces, mais en quantité prodigieuse. Ces deux espèces sont toujours parfaitement pures et se retrouvent toujours aux mêmes emplacements précis. *Amphidinium herdmani* couvre plus de 200 m² de sable fin, à chaque marée basse. Nous évaluons la population totale à plus de 30 milliards d'individus, correspondant à environ 500 g de Périidiniens (humides). Fait plus étrange encore, à chaque marée haute ce sable est complètement remanié (sur une hauteur de plusieurs décimètres) et, pourtant, à la marée suivante les milliards d'*Amphidinium* sont toujours là ! Leur permanence ne peut s'expliquer que par une fort importante migration en profondeur. Sur cette même plage, nous trouvons, en quantité plus variable, le Périidinien *Thekadinium kofoidi* qui affectionne les flaques d'eau profonde, où il se multiplie par millions, mais reste aussi à l'état diffus dans le sable (il suffit de piétiner le sable aux endroits favorables pour voir se colorer en jaune toutes les empreintes de pas..., les Protistes sont probablement entraînés par l'eau qui afflue dans la cavité ainsi formée). La teneur en matières organiques est un autre facteur important à considérer.

Une bonne partie de ces Flagellés montrent des tendances saprobes indiscutables et pullulent dans les sables reposant sur une vase noire, très abondante.

Dans l'Aber de Roscoff le problème est tout différent : la grande multiplicité de microbiotopes fait que l'on ne trouve presque jamais de grandes concentrations monospécifiques mais plutôt des mélanges de nombreuses espèces (Péridiniens, Cryptomonadines, Diatomées). N'oublions pas, en outre, que les Péridiniens sont des animaux saisonniers et que c'est surtout au printemps et en été que nous avons connu des développements explosifs de certaines espèces (*Polykrikos* par ex.). D'autres, tels *Thekadinium kofoidi* et *Amphidinium herdmani*, supportent fort bien la saison froide.

A) COCCOLITHOPHORIDES

Pontosphaera roscoffensis Chadeaud et Feldman 1949.

C'est au mois d'août 1956 que nous avons eu la surprise de trouver dans le sable fin de l'Aber de Roscoff, une prodigieuse quantité de Coccolithophorides. Nous avons récolté le sable en question, pensant trouver des Péridiniens, car la surface était entièrement et régulièrement recouverte d'un enduit brunâtre. Il s'agissait d'un sable fin et légèrement saprobe. L'enduit brunâtre qui recouvrait les grains de sable, était constitué presque exclusivement de Coccolithophorides, qui nageaient rapidement dans le bocal de récolte. Ces Flagellés se sont conservés plusieurs journées au laboratoire et, durant les premières 24 heures, ils se sont divisés très activement.

L'observation sur le vivant montrait des cellules assez régulièrement ovalaires et d'une taille moyenne de 14 à 16 μ . Suivant Lecal-Schlender (1951) nous avons conclu à une *Pontosphaeroidae* car la cellule était entièrement recouverte de discolithes et ne montrait pas de bouche nettement différenciée. Un examen plus détaillé nous a fait penser que nous avions affaire à l'espèce *Pontosphaera roscoffensis*, découverte par Chadeaud et Feldmann (1949) dans la même localité. Bien que Magne (1954) n'ait signalé que des individus akontes, ceux que nous avons recueillis dans le sable montraient tous des flagelles actifs. La structure de ce Protiste correspond fort bien aux descriptions des auteurs. Les discolithes à bords épais ont un diamètre maximum de 2 à 2,5 μ . Vus au microscope électronique, ces discolithes montrent une structure relativement simple (Pl. I), rappelant un peu ceux de *P. caelamenisa* (Lecal-Schlender). Les discolithes sont jointifs et très réfringents et recouvrent toute la cellule, à l'exception de la plage buccale qui est parfois dénudée. Mais cela n'est pas constant. On n'observe aucune différenciation buccale particulière.

Dans chaque cellule, on rencontre deux chromatophores pariétaux, d'une couleur jaune-brun, épousant étroitement la face interne de la membrane mais s'écartant dans la région médiane, afin de faire place aux organites cellulaires. Ces plastes semblent non structurés sur le vivant mais, sur les coupes à la paraffine suivies d'une coloration

au trichromique de Mallory ou à l'hématoxyline de Heidenhein, montrent une structure feuilletée longitudinale. En accord avec Chadefaud et Feldmann, nous remarquons que chaque chromatophore porte un gros pyrénioïde sphéroïdal très sidérophile. La partie centrale de la cellule est occupée par une grosse vacuole à leucosine, dont le contenu se colore intensément par le fer et se montre, le plus souvent, sous l'aspect de deux masses ovoïdes, étroitement accolées. C'est au pôle postérieur que l'on trouve le noyau, sphérique, pourvu d'un gros nucléole (caryosome) sidérophile (remarquons à ce sujet, que si Lecal-Schlender signale toujours la présence de cet organite, Chadefaud et Feldmann l'ont déclaré manquant chez *P. roscoffensis*). Le noyau montre un contenu finement granulaire mais pas de chromosomes figurés. Autour du pôle apical, on remarque de petits corps sphériques, colorés intensément par l'hématoxyline et peut-être assimilables à des

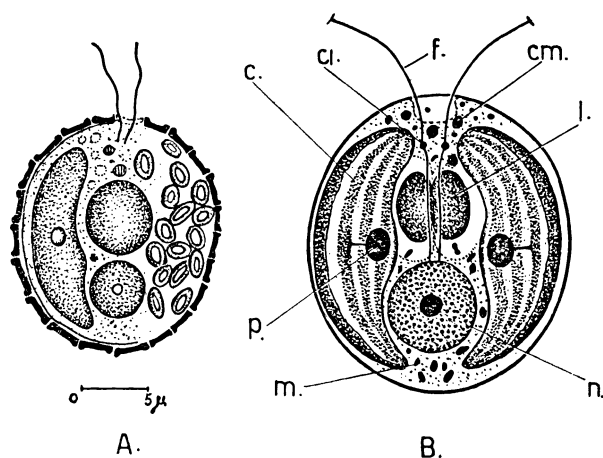


FIG. 1. — *Pontosphaera roscoffensis*, Chadefaud et Feldmann.

A : structure, sur le vivant (dessin schématique) : cocolithes, plastes avec pyrénioïdes, vacuole de leucosine, noyau ; B : détails cytotologiques (fixation au Champy, coloration à l'hématoxyline ferrique) : c, chromatophore (plaste) ; p, pyrénioïde ; l, leucosine ; n, noyau (avec endosome) ; f, fouets ; cl, blépharoplastes ; cm, corps mucifères (?) ; m, mitochondries (?).

corps mucifères. D'autres granulations sidérophiles pourraient être assimilées à des globules lipidiques, tandis que d'autres encore, parfois agglomérées en grappes, se colorent orthochromatiquement par le bleu de crésyl et pourraient être assimilées à des corps physoïdes. Plus intéressante est l'étude de la cinétide (nos observations concordent parfaitement avec celles de Lecal-Schlender). Les deux Flagellés homodynames atteignent deux fois et demi la longueur de la cellule. Ils s'insèrent sur deux puissants blépharoplastes et se continuent par deux fins rhizoplastes qui viennent mourir sur la membrane nucléaire. Certaines observations (sur préparations colorées par le Mann) nous laissent supposer la présence de blépharoplastes juxta-nucléaires (condyles à granules centrosomiens de Lecal-Schlender).

Cette description correspond très bien à l'espèce *P. roscoffensis* de Chadefaud et Feldmann, en dépit de la divergence concernant

l'existence d'un caryosome. Elle ressemble toutefois aussi à *Syracolithus roscoffensis* Dangeard ou à *Pontosphaera stagnicola* de Chodat.

On sait qu'il est relativement difficile d'obtenir des Coccolithophorides en division. La plupart des représentants du groupe sont planctoniques et leur survie au laboratoire est très limitée. Aussi avons-nous été très agréablement surpris de trouver de nombreux

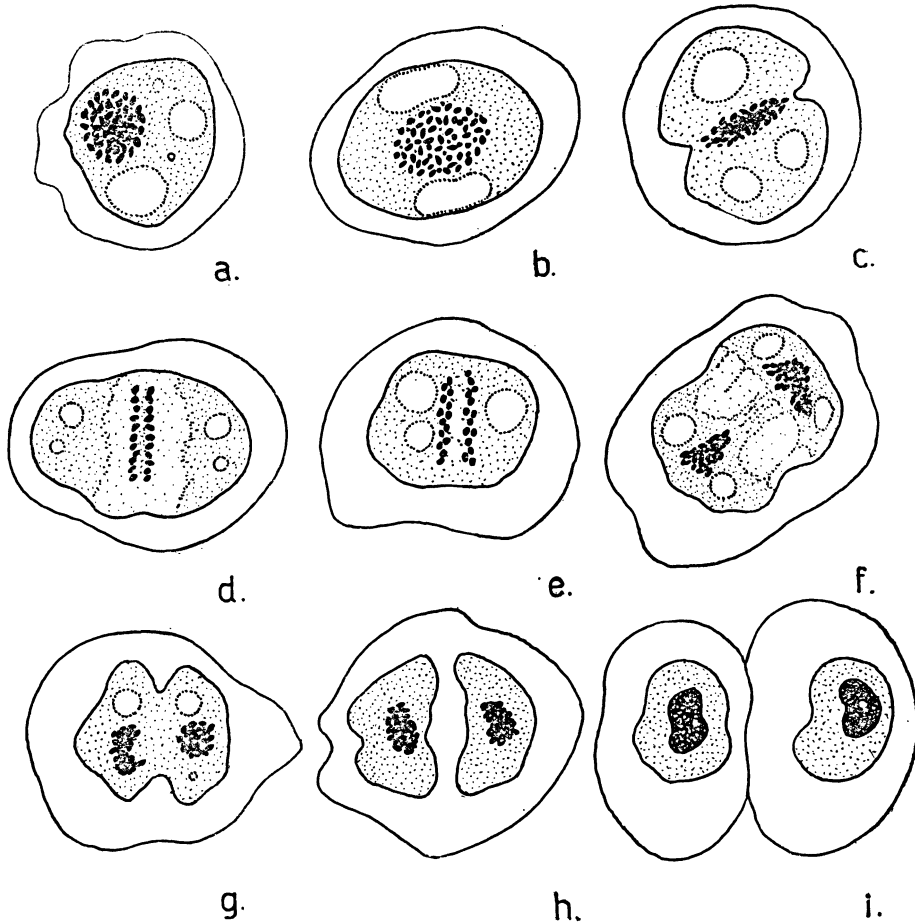


FIG. 2. — Mitose chez *Pontosphaera roscoffensis* Chadeffaud et Feldmann.

(Fixations au sublimé acétique, réactions nucléales de Feulgen)

a : début de prophase ; b : fin de prophase ; c : métaphase ; d : début d'anaphase ; e : anaphase ; f : télophase ; g : plasmodiérèse ; h : division terminée ; i : reformation des noyaux compacts, nouvelles coques.

individus en division, parmi les Flagellés recueillis sur le sable. Nous avons donc réalisé de nombreuses préparations, en utilisant la technique de Feulgen. Il est intéressant de comparer nos résultats à ceux obtenus par Mme Lecal-Schlender (1951), sur diverses autres espèces.

Bien entendu, la fixation entraîne aussi bien la disparition des coccolithes que la contraction du cytoplasme, qui s'écarte sensiblement de la membrane cellulaire. Le choix de la méthode de coloration a

permis de bien voir les chromosomes, mais s'est montré défavorable pour l'étude des autres organites cellulaires.

La division s'amorce par la disparition de la membrane nucléaire et l'individualisation des chromosomes. Ces derniers, au nombre d'une quarantaine, sont sphériques ou ovalaires et montrent une forte teneur en DNA. Lors de la prophase, les chromosomes, dont la taille ne dépasse pas 1,2 μ , se répartissent régulièrement et constituent une large sphère au centre de la cellule. Leur taille ne permet pas de distinguer s'ils sont ou non déjà fissurés. La métaphase se caractérise par l'étalement discoïdal de l'ensemble chromosomique. Bientôt, cette plaque équatoriale se dédouble et le début de l'anaphase nous apparaît sous la forme de deux disques chromosomiques qui s'écartent progressivement, tandis que des restes de fibres astériennes peuvent être aperçus entre les chromosomes.

A la télophase, les chromosomes granulaires se retrouvent réunis en paquet aux deux pôles opposés de la cellule, tandis que la cytodierèse s'amorce. Enfin, l'étranglement séparant les cellules filles s'accroît et nous finissons par obtenir deux petites cellules contiguës, dans une même membrane extérieure. Nous n'avons pas pu voir tous les stades terminaux, mais avons pu observer des cellules jumelles, dont les noyaux quiescents s'étaient reformés et qui avaient secrété, chacune, une nouvelle membrane. Les cellules qui viennent de se diviser sont d'une taille nettement plus petite que la normale, mais finissent par atteindre la taille habituelle.

Si nous comparons nos résultats à ceux de Lecal-Schlender (1951), nous y voyons des divergences dues surtout à l'utilisation de techniques très différentes. C'est ainsi que cet auteur insiste beaucoup sur la division du caryosome, organite très sidérophile mais Feulgen-négatif et qui nous a donc complètement échappé (à moins qu'il ne disparaisse au moment de la mitose, tout au moins dans ce cas particulier). De même, si Lecal-Schlender voit assez mal les chromosomes et parle d'une mitose ayant lieu à l'intérieur de la cavité nucléaire, nous voyons admirablement bien les chromosomes et même des rudiments de fuseau et il nous semble que la membrane nucléaire disparaît dès le début de la prophase. Pour conclure, nous disons que dans le cas de *P. roscoffensis*, nous avons affaire à une orthomitose à métaphase typique. C'est une mitose acentrique, à fuseau achromatique d'origine intranucléaire.

Euglena viridis Ehr.

Dans le sable très saprobe et saumâtre du haut de la plage de Plounéour-Trez, on pouvait observer, en très grande abondance, un Euglénien très actif et métabolique. Nous avons connu quelques hésitations quant à sa détermination exacte. Très proche de l'*Euglena pseudoviridis* de Chadefaud (1937), l'espèce se caractérise par un plastidome rayonnant autour d'un « paramylonherd » (amyloplaste incolore ou leucoplaste pour Chadefaud, pyrénoloïde pour d'autres auteurs). D'une longueur moyenne de 70 μ , ce Flagellé est fort métabolique et sa forme générale est cylindrique, arrondie antérieurement et sensiblement pointue postérieurement. La pellicule est fine et

montre la striation spiralée caractéristique (très bien mise en évidence par le Protargol). Le réservoir est vaste et le pharynx bien visible. Etroitement appliqué contre la paroi du réservoir, le stigma est très apparent et montre sa structure granulaire, bien connue. Les impré-

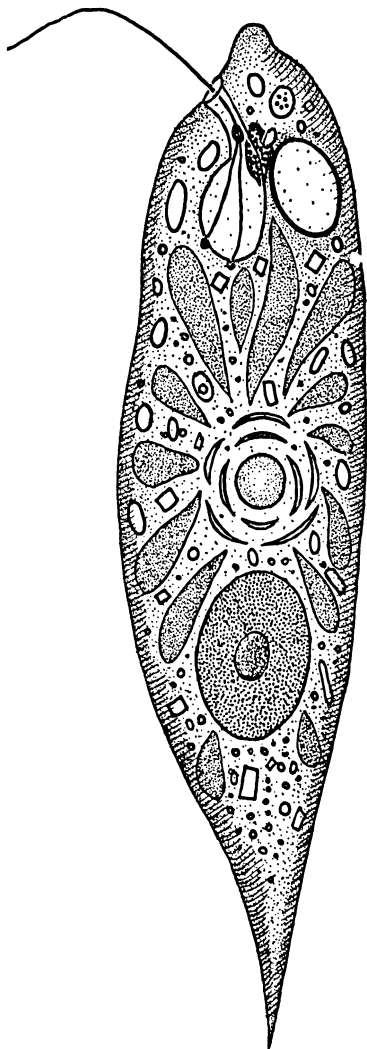


FIG. 3. — *Euglena viridis*
Ehrenberg.
Aspect général, semi-schéma-
tique, sur le vivant.

gnations argentiques mettent en évidence le très beau flagelle tracteur, le photorécepteur volumineux et la bifurcation conduisant aux deux blépharoplastes qui restent en contact étroit avec la paroi du réservoir. Dorsalement, par rapport au réservoir, on remarque une vaste vacuole pulsatile. Le cytoplasme est plutôt hyalin, mais encombré d'inclusions variées ; et, tout d'abord, de plastides de forme et de taille assez variables, mais généralement lancéolés ou fusiformes et nettement polarisés autour d'un gros granule central (paramylonherd). Le corps central est entouré d'écailles réfringentes, calottes de paramylon, présentant généralement une disposition concentrique. Dans le cytoplasme, on remarque encore des plaquettes de paramylon extraplastidial, des globules lipidiques, des vacuoles métachromatiques. L'appareil nucléaire est constitué par un gros noyau postérieur et ovale, montrant un gros caryosome central (Feulgen-négatif) et de fines granulations riches en ADN.

Cette description correspond aussi bien à l'*Euglena pseudoviridis* de Chadeffaud qu'à la classique *Euglena viridis* Ehrenberg telle que l'a décrite Dangeard (1902). Ainsi que le remarque Gojdics (1952), la seule différence nette consiste dans l'absence de corps mucifères dans l'espèce *E. pseudoviridis*. Quoique nous n'ayons pas essayé de mettre en évidence ces organites, nous ne pouvons affirmer qu'ils soient absents. Comme par ailleurs *E. viridis* est très fréquente et a été déjà signalée dans l'eau saumâtre par Conrad (1954), nous préférons consi-

dérer qu'il s'agit bien de cette dernière espèce.

Précisons, sur le plan écologique, que l'*E. viridis* semble pouvoir supporter de grandes variations de salinité car nous l'avons trouvée dans les milieux dulcaquicoles, saumâtres ou même franchement marins.

Trachelomonas abrupta Swirenko emend. Deflandre, 1926.

Ce fut avec une certaine surprise que nous aperçûmes, pour la première fois, quelques *Trachelomonas*, mélangés aux *Coccolithophorides* qui recouvraient le sable légèrement saumâtre, de certains emplacements de l'Aber de Roscoff. Vers la fin du mois d'août 1956, ces Eugléniens étaient devenus si nombreux qu'il devenait possible d'obtenir d'excellentes préparations. Par la suite, quoiqu'ils fussent toujours présents dans les sables saumâtres, leur nombre resta fort réduit. On peut donc considérer ce Flagellé comme endémique dans le mésopsammon de Roscoff et de Plounéour-Trez.

Les *Trachelomonas* étant pratiquement tous dulcaquicoles, on pourrait donc penser avoir affaire à une espèce distincte, caractérisée surtout par le biotope interstitiel. Toutefois, étant donnée la complexité déjà trop grande du genre, nous préférons, tout au moins pour l'instant, assimiler cet Euglénien au *Trachelomonas abrupta* de Swirenko (syn. *T. australis* Playfair).

D'une longueur moyenne de 30 μ , ce Flagellé se caractérise par une forme plutôt allongée et par une thèque brune, relativement épaisse. La description de Deflandre (1926) s'adapte parfaitement à notre Protiste : « loge ellipsoïdale-cylindrique, côtes peu arquées, parfois parallèles, en partie, pôles largement arrondis ; pore toujours dépourvu de col ». Une différence importante toutefois : Swirenko (*in* Deflandre 1926 et Hüber-Pestalozzi 1950) affirment que les 10 chromatophores sont dépourvus de pyrénôïde (tandis que, pour nous, les 10 plastes montrent, chacun, un volumineux pyrénôïde).

L'ouverture apicale est entièrement dépourvue de col, elle est large et très visible. La cellule qui ne remplit pas entièrement la coque, est entourée d'une membrane pourvue des striations spiralées, typiques chez les Eugléniens (ce détail est particulièrement bien visible, après imprégnation par le nitrate d'argent). Le pharynx-réservoir est étroit mais profond. On y remarque un puissant flagelle qui s'orne d'un photorécepteur et d'un blépharoplaste volumineux. Chose curieuse, nous n'avons pas pu mettre en évidence le second flagelle. Au niveau du photorécepteur, un stigma bien développé s'applique intimement à la paroi du goulet. Une dizaine de plastes, jaune-verts, discoïdes, se trouvent appliqués contre la membrane cellulaire et présentent une structure feuilletée (visible uniquement sur coupes à la paraffine colorées par le Mallory ou l'hématoxyline de Heidenhein). Chaque plaste s'orne d'un gros pyrénôïde sidérophile, porté par un pyrénophore achromatique. Les pyrénôïdes sont entourés par des écailles d'amidon.

Le noyau est tout à fait postérieur et de forme sphérique. Il montre un gros caryosome central et de fines granulations Feulgen-positives. Les coupes fines, colorées par l'hématoxyline ferrique montrent, dans quelques cas, de gros chromosomes flexueux au nombre d'une trentaine (il s'agit probablement de noyaux en prophase).

Dans le cytoplasme, les colorations mettent en évidence de minuscules dictyosomes et des corpuscules bactéroïdes (mitochondries ?). Pour ce qui est des détails concernant la cinétide, nous devons reconnaître n'avoir obtenu que peu d'images mettant en évidence un fila-

ment rhizoplastique ou un centrosome juxtanucléaire. Précisons que les colorations par le trichromique de Mallory teignent le photorécepteur en rouge mais le blépharoplaste en bleu.

La coque, elle-même, nous montre — sur coupe — une structure fine constituée par des tubes juxtaposés, dont le diamètre est de $0,8\ \mu$ et la lumière centrale de $0,3\ \mu$.

Le *Trachelomonas*, ainsi décrit, ressemble aussi à *T. hispida* (Perty) Stein var. *punctata* Lem. (tel que le décrit Carter 1937) car ce dernier possède des pyrénoides montés sur pyrénophore et un pore à parois épaisses. Mais la forme générale est beaucoup plus elliptique.

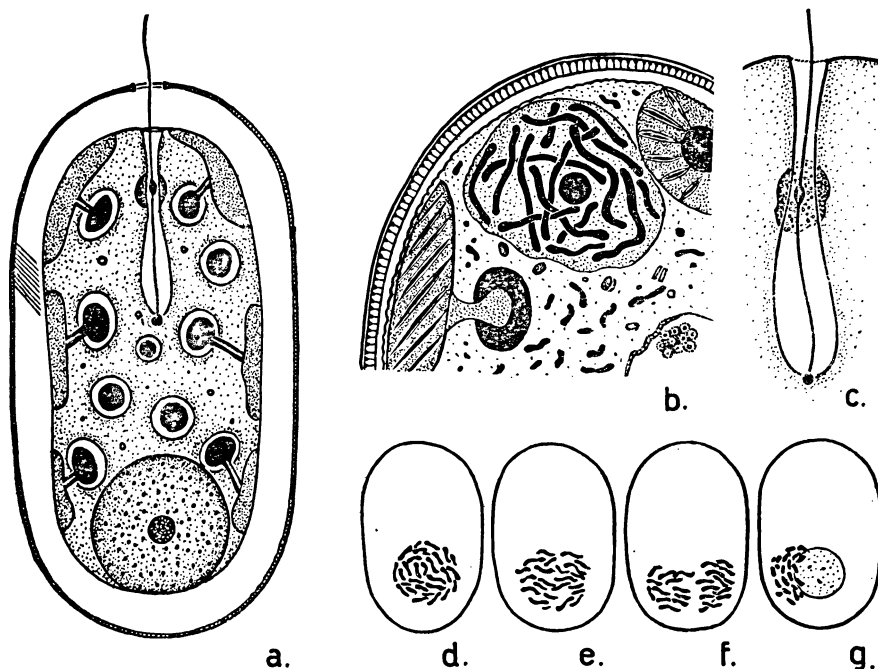


FIG. 4. — *Trachelomonas abrupta*, Swirenko emend. Deflandre.

a : aspect général, schématique (hématoxyline ferrique « in toto » ; b : détails (coupes à la paraffine) : structure de la thèque, plastes feuilletés, avec pyrénolide porté par pyrénophore, noyau avec nucléole et chromosomes épais (prophase ?), mitochondries, dictyosomes (?) ; c : détail du goulot : flagelle, photorécepteur, blépharoplaste, stigma ; d-f : quelques aspects de la mitose (Feulgen) ; g : noyau aberrant.

Il ressemble encore à *T. klebi* comb. Deflandre tel que le décrit Hüber-Pestalozzi (1950). Toutefois, Deflandre (1926) ayant admis que le nombre et l'aspect des pyrénoides n'est pas un bon critère systématique, nous préférons nous en tenir à notre première diagnose ; à moins qu'il ne s'agisse d'une nouvelle espèce, *T. arenicola*, caractérisée par la présence des pyrénoides et l'habitat interstitiel.

Sur des lames traitées par la réaction nucléaire de Feulgen, nous avons pu obtenir quelques aspects de la mitose de cet Euglénien. La prophase s'annonce par la disparition de la membrane nucléaire et l'individualisation des chromosomes. Ceux-ci se séparent ensuite en deux lots, grâce à un glissement latéral. On obtient alors deux groupes

chromosomiques distincts et, un peu plus tard, la plasmotomie a lieu par un clivage longitudinal. Nous avons observé, parfois, une image dont nous ignorons la signification : les chromosomes restent excentriques tandis qu'une volumineuse sphère Feulgen-négative se développe à la place du noyau.

Une fois de plus, si la technique de Feulgen nous a donné d'excellentes images des chromosomes, nous n'avons pas pu étudier le comportement du caryosome (tandis que Dangeard, en 1902, colorait admirablement cet élément, mais distinguait mal les chromosomes). Il s'agit, en fait, non pas d'une haplomitose suivant la conception de Dangeard (*in* Hollande, 1942) mais d'une vraie mitose, ainsi que le montre très bien Leedale (1958). Il y a permanence de l'endosome (caryosome) mais la séparation et la régrégation des chromosomes sont étagées dans le temps.

Exuviella marina Cienkowski, 1881

Cette espèce reste probablement la plus fréquente et la plus commune dans les sables marins de Bretagne ou des Landes. Mais ce n'est qu'au cours de l'été 1956 que nous avons pu assister à l'apparition soudaine de millions d'individus de ce Flagellé.

Ce Péridinien de 40 μ de long, présente un aspect assez aberrant : petite cellule ovalaire, de couleur jaunâtre, très aplatie latéralement et apparemment dépourvue de sillons. Une petite dépression antérieure marque le sulcus, les deux flagelles sont antérieurs et contigus.

Ce n'est pas sans quelques hésitations que nous nous sommes décidés à identifier ce Péridinien à *Exuviella marina* car, si les ressemblances sont nombreuses, les différences ne manquent pas d'être irritantes. C'est ainsi par exemple que, pour nous, les plastes sont nombreux et allongés et rayonnent autour d'un pyrénioïde sphérique (entouré d'une calotte constituée de plaquettes d'amidon), pour Lebour (1925) — qui a trouvé ce Flagellé dans le sable — il y aurait deux volumineux chromatophores et Carter (1937) n'y voit qu'un seul plaste pariétal. Ce dernier auteur figure, en outre, deux pyrénioïdes. Les chromoplastes sont de couleur brun-jaunâtre et ne montrent pas de structure feuilletée, après action de l'hématoxyline ferrique, sur coupes à la paraffine. Nous voyons encore une très large pusule antérieure, à systole très lente (tandis que Lebour et Carter figurent deux de ces vacuoles).

Les colorants vitaux mettent en évidence, assez difficilement d'ailleurs, quelques corps sphériques, qui finissent par être éjectés sous forme de sphérules ductiles qui se teignent très fortement en rouge (par le rouge neutre) ou en violet (par le bleu de crésyl). Bien souvent, les divers globules fusionnent et finissent par constituer de véritables enveloppes muqueuses. Ces corps mucifères (ou trichocystes muqueux) sont facilement mis en évidence par les imprégnations à l'argent (qui est réduit à leur niveau), par les colorations mitochondriales, suivant Altmann (signalons, à ce sujet, que Chatton et Grassé, 1929, ont décrit chez *Polykrikos schwartzi* des mitochondries périphériques qui ne sont rien d'autre que des trichocystes muqueux) et par bien d'autres colorations (ils se teignent en rouge par le trichromique de Mallory

et en noir intense par l'hématoxyline au fer). Les trichocystes fibreux sont bien plus difficiles à voir. C'est uniquement grâce aux coupes à la paraffine suivies de colorations à l'hématoxyline ferrique, que

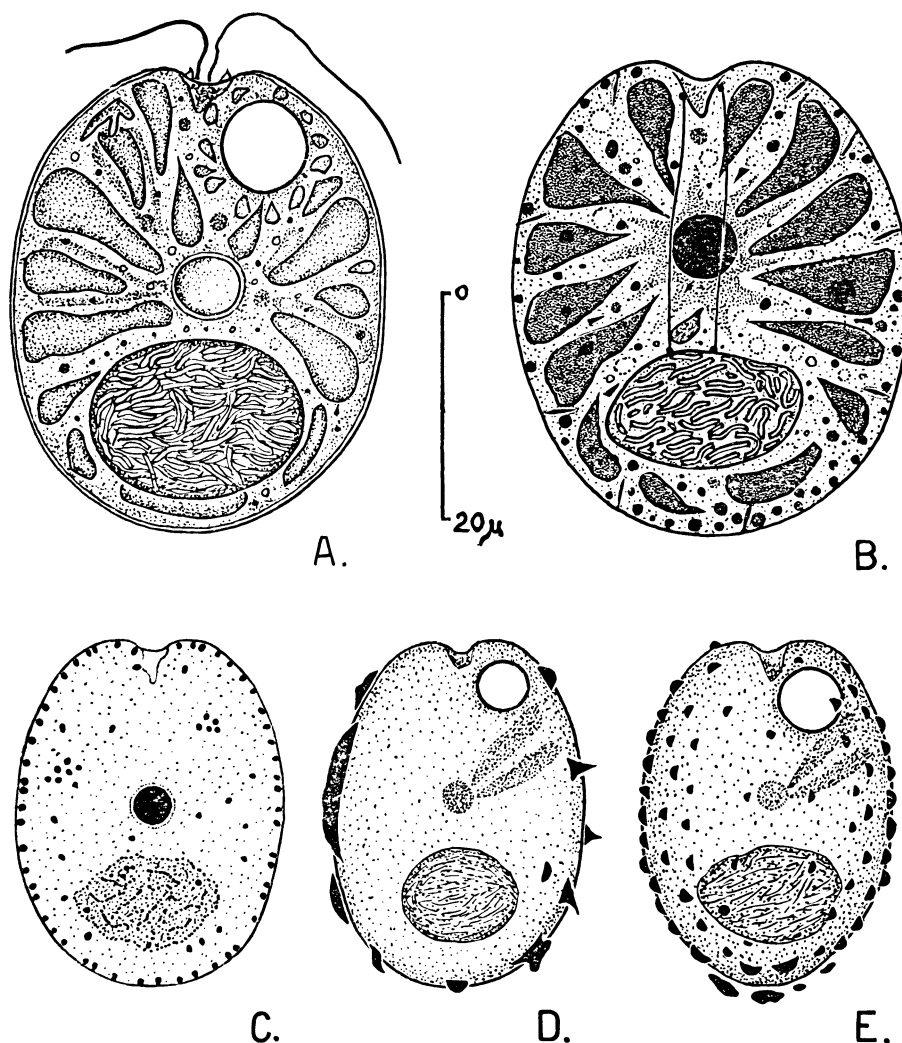


FIG. 5. — *Exuviella marina* Cienkowski.

A : aspect général, sur le vivant ; B : quelques détails cytologiques (coupes à la paraffine et coloration à l'hématoxyline ferrique) : trichocystes muqueux et fibreux, pyrénioïde central, noyau à chromosomes tubulaires, plastes, blépharoplastes, desmosomes et cinétosomes juxtanucléaires ; C : trichocystes muqueux (imprégnation à l'argent) ; D et E : aspects de l'expulsion et de la confluence des trichocystes muqueux, après action des colorants vitaux.

nous avons pu mettre en évidence ces fines navettes fusiformes, susceptibles de détente.

Le noyau est volumineux, ovulaire et très nettement postérieur. Il montre, sur le vivant, des chromosomes allongés, enchevêtrés et très nombreux. Les réactions nucléales de Feulgen et les colorations

au fer nous ont montré leur structure tubulaire (le cortex seul étant fortement colorable), déjà entrevue par Hovasse (1951).

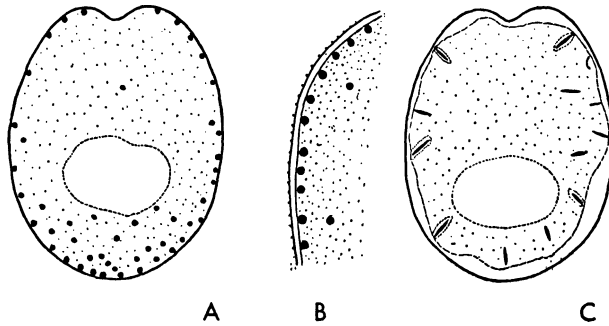


FIG. 6. — *Exuviella marina* Cienkowski, trichocystes.

A : trichocystes muqueux, mis en évidence par la fuchsine acide ; B : détail des mêmes, après imprégnation par l'argent (suivant Chatton et Lwoff) ; C : trichocystes fibreux en navettes (hématoxyline ferrique, sur coupes).

La cinétide est constituée par deux flagelles qui prennent naissance tout à fait antérieurement, sur les bords de l'échancrure sulcale. Les deux blépharoplastes se continuent par deux larges fibres rhizo-

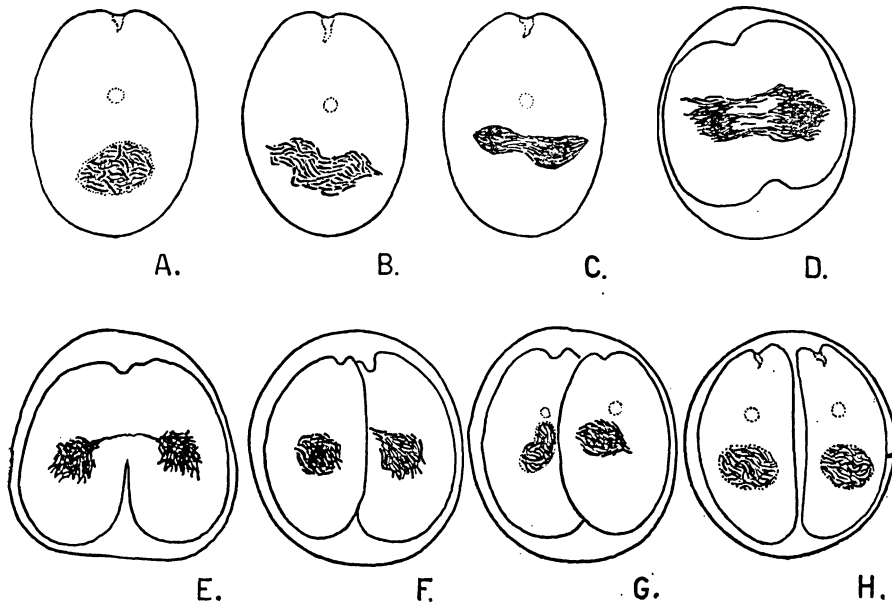


FIG. 7. — Division chez *Exuviella marina* (réaction nucléale de Feulgen).

A : début de prophase ; B : fin de prophase (« métaphase ») ; C : anaphase (début) ; D : fin d'anaphase ; E : télophase ; F : plasmotomie ; G-H : réorganisation de la membrane nucléaire.

plastiques qui finissent par atteindre le noyau, par l'intermédiaire de deux centrosomes (ou blépharoplastes) juxtanucléaires. Cette image correspond assez bien au schéma général donné par Chatton (1930).

Une divergence curieuse concerne la structure fine de l'enveloppe elle-même : suivant Lebour (1925) et Carter (1937), la coque serait perforée de nombreux pores. Nous les avons, nous-mêmes, mis en évidence et nous pensons que c'est à travers leur lumière que sont éjectés les trichocystes. Toutefois, Braarud, Markali et Nordli (1958) ont montré, grâce au microscope électronique, que la surface d'*Exuviella baltica* est hérissée d'épines ! La forme de Roscoff correspond très bien à l'*Exuviella marina* vue par Lebour (1925) à Port Erin. Elle diffère de *E. mariae-lebouriae* (Parke et Ballantine, 1957), car cette dernière possède une coque épaisse et de la plupart des autres espèces du genre, qui sont d'ailleurs beaucoup plus petites.

La division n'est pas très fréquente et a lieu surtout la nuit. Ayant réalisé un grand nombre de réactions nucléales de Feulgen, après fixation au sublimé acétique, il nous a été possible d'observer les principaux stades de la mitose de ce Péridinien. Il s'agit d'une pleuromitose (suivant Grassé, 1952) et plus précisément d'une dino-

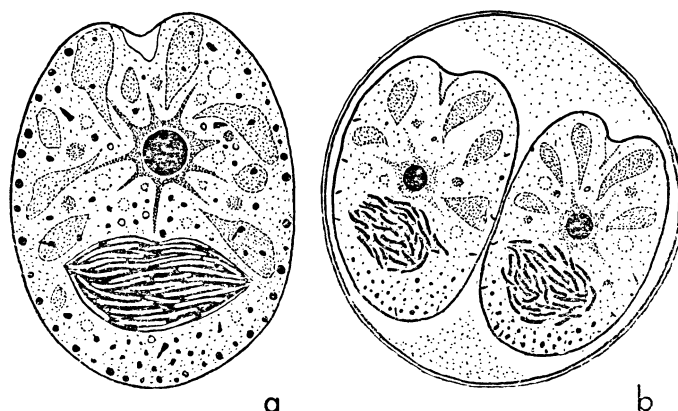


FIG. 8. — *Exuviella marina* Cienkowski

(coupes à la paraffine, colorées à l'hématoxyline ferrique)

a : prophase ; b : fin de la division.

mitose centromérienne (Cachon, 1959). Toutefois, les centromères ne sont sûrement pas seuls responsables de la séparation des chromosomes, car nos images nous montrent des aspects de restes fusoriaux. Les chromosomes sont toujours bien visibles, durant l'interphase. La prophase se traduit donc surtout par la disparition de la membrane nucléaire. Il n'est guère possible de distinguer de stade métaphasique classique, mais les chromosomes s'orientent parallèlement les uns aux autres (métakinèse de Skoczylas, 1959). Les chromosomes semblent ensuite s'étaler en un ensemble relativement plan puis le paquet chromosomique montre un début d'étranglement (le nombre et l'enchevêtrement des chromosomes ne permettent pas de voir à quel moment ils se sont fissurés). L'étranglement est suivi d'un étirement, les deux paquets de chromosomes ainsi séparés s'éloignent latéralement, tandis qu'apparaissent des fibrilles médianes à aspect fusorial (ainsi que l'a vu aussi Börger en 1910). Pendant ce temps, la plasmotomie se prépare et, pendant que les deux paquets de chromosomes continuent à s'éloigner, la cytodiérèse se poursuit et nous finissons par obtenir

deux *Exuviella* plus petites, enfermées dans une membrane commune (qui n'est autre que la coque originale, distendue). Cela a d'ailleurs été vu par les anciens auteurs qui ont estimé que les *Exuviella* se divisent à l'intérieur d'un kyste.

La coque, distendue, finira ensuite par se déchirer et les deux cellules retrouveront leur liberté.

Amphidinium pellucidum. Herman, 1922.

Dans quelques sables fins de l'Aber de Roscoff et parfois aussi, dans ceux de Plounéour-Trez, il nous a été possible d'observer un

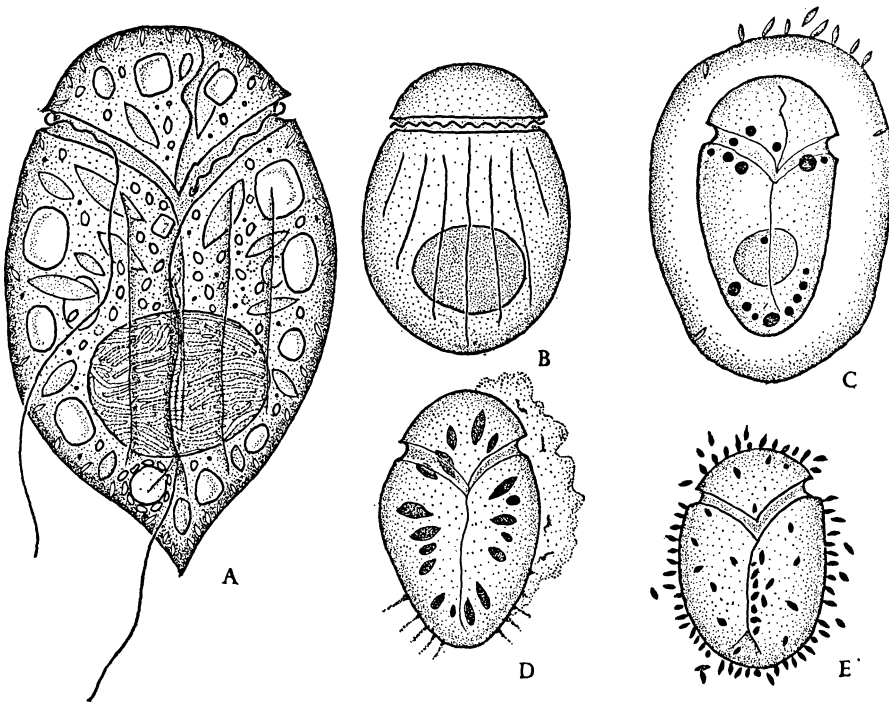


FIG. 9. — *Amphidinium pellucidum*, Herdman.

A : aspect général sur le vivant ; B : vue dorsale (schématique) ; C : gangue muqueuse et vacuoles métachromatiques (bleu brillant de crésyl) ; D : exsudat muqueux et leucoplastes (Lugol) ; E : expulsion des trichocystes muqueux (action du bleu de toluidine).

Péridinien incolore qui nous a paru être une nouvelle espèce d'*Amphidinium*. A la réflexion, toutefois, il nous a semblé préférable d'identifier ce Flagellé à l'espèce *A. pellucidum* de Herdman, auquel il ressemble beaucoup. Un léger doute persistant toutefois dans notre esprit, il semble raisonnable de donner une description assez précise de ce Flagellé : l'épicône est relativement petit et de forme nettement triangulaire ; le sillon transversal ou cingulum descend ventralement pour venir constituer une pointe assez aiguë au niveau du départ du sillon longitudinal (sulcus) ; ce dernier est partiellement recouvert d'un épaissement alaire de la thèque ; la coque est très fine et

montre, sur le vivant, plusieurs plis longitudinaux (3 à 4 ventralement et 6 à 8 dorsalement); très souvent, la forme générale apparaît lancéolée, par suite de l'existence d'une pointe antapicale (qui peut d'ailleurs faire souvent défaut). Cette particularité n'a jamais été signalée chez *A. pellucidum* (Herdman, 1922), toutefois l'auteur britannique signale que la forme du corps peut être très variable. De l'invagination postérieure de l'épicône s'élève un pli onduleux qui n'est, probablement, qu'une continuation du sulcus. Il faut remarquer ici que la thèque est très labile car, après fixation de l'animal, la forme générale change complètement, les sillons et plis s'effacent et l'animal gonfle considérablement. N'ayant pu disposer de grandes quantités d'*Amphidinium pellucidum*, il nous a été impossible d'étudier sa structure fine.

Précisons, toutefois, qu'il existe de nombreux leucoplastes incolores et lancéolés, de grandes plaquettes d'amidon de forme rectangulaire ou ovoïde, un ou plusieurs petits pyrénoides, des gouttelettes lipidiques et quelques autres inclusions. L'observation sur le vivant montre de nombreuses navettes réfringentes sub-cuticulaires, assimilables à des trichocystes muqueux. Car, aussi bien les colorants vitaux que le Lugol, mettent en évidence de nombreuses navettes, qui peuvent soit être éjectées sous forme figurée, soit constituer une véritable gangue muqueuse ductile, métachromatique. Le noyau est gros, ovulaire et nettement postérieur. Les chromosomes, épais, flexueux et tubulaires, restent parfaitement observables sur le vivant. La cinétide est constituée par un flagelle ondulant antérieur, qui entoure presque complètement le cingulum et un flagelle axial, postérieur, à moitié caché par l'aile rigide qui recouvre le sulcus. Les deux blépharoplastes sont voisins et situés au voisinage de la pointe cingulaire.

Remarquons encore que ce Péridinien mesure bien de 40 à 60 μ de long (ainsi que l'a vu Herdman) et que Conrad (1954) et Lebour (1925) l'ont trouvé, soit dans l'eau saumâtre, soit dans les sables marins.

L'*Amphidinium* de Roscoff se distingue, en fait, de l'espèce *pellucidum*, par la forme plus pointue de l'épicône, par la présence de la pointe caudale (inconstante) et l'existence de plis longitudinaux sur la thèque. Il s'agit peut-être d'une espèce nouvelle, qui mériterait d'être appelée *A. roscoffensis*.

Amphidinium herdmani Kofoid et Swezy, 1921.

Signalé comme appartenant à l'espèce *A. operculatum* par Herdman (1912), ce Péridinien a été d'abord revu par Kofoid et Swezy (1921) qui l'ont décrit comme une espèce nouvelle : *A. herdmani*. Retrouvée dans les sables de Port-Erin par Herdman (1922, 1924 a et b) cette espèce a été définie ainsi : d'une taille variant de 28 à 50 μ , ce Flagellé psammique montre une forme ellipsoïdale avec un net aplatissement dorsal-ventral. L'épicône est petit et triangulaire et les bords de sa région ventrale convergent, postérieurement, sous un angle de 70°. Le sulcus se continue jusqu'à l'antapex. On remarque encore des chromatophores jaune-bruns et un noyau postérieur en forme de large croissant. Cette espèce est extraordinairement abon-

dante dans les sables fins et quasi azoïques de la grande plage de Sieck (Bretagne). C'est en novembre 1963 que nous avons constaté, pour la première fois, que certaines parties de la plage montraient, à marée basse, des dizaines de mètres carrés recouverts d'un enduit brun-jaunâtre, entièrement constitué par ces Périidiniens.

Vu la densité de ces Flagellés et les énormes espaces qu'ils recouvrent, on peut estimer la population globale de Sieck à plusieurs dizaines de milliards d'individus. Il devient très facile, dans ces conditions, de pouvoir recueillir plusieurs grammes de ces Protozoaires. Fait plus étonnant encore, cette population est spécifiquement pure car aucun autre Protiste ne peut y être rencontré.

Il est inutile de décrire, par le détail, ce Périidiniien très caractéristique. Remarquons, toutefois, qu'il se distingue surtout par un épïcône très petit, plat et triangulaire (ressemblant à un chapeau), un cingulum débutant ventralement et ne faisant pas le tour complet de l'épïcône, un noyau en demi-lune ou en croissant et deux pusules très apparentes, voisines des blépharoplastes. Les plastes, de forme lancéolée, rayonnent autour du centre de la cellule (où il nous a été pourtant impossible de distinguer un pyrénioïde). Elles semblent donc polarisées autour d'une zone centrale qu'on pourrait appeler la zone pusulaire. Ces plastes sont d'un brun-jaunâtre assez vif. Les colorations à l'hématoxyline — sur coupes à la paraffine — mettent en évidence la structure feuilletée de ces organites. La disposition rayonnante et la couleur jaunâtre des plastes ont été vues aussi par Herdman, 1924, Lebour, 1925 et Gadras, 1960. Il existe deux sortes de trichocystes, qui semblent avoir échappé à tous les auteurs antérieurs [Gadras pense même que cet *Amphidinium* est susceptible de sécréter un mucilage diffus, à partir du cytoplasme et sans aucun support figuré] et, tout d'abord, des corps mucifères en navette (que l'on ne voit bien qu'après coloration par les colorants vitaux : bleu de crésyl et rouge neutre, ou post-vitaux : bleu de toluidine). Ces colorations mettent en évidence des sphérules relativement volumineuses, régulièrement disposées sous la cuticule, en files longitudinales. Ces sphérules gonflent légèrement et peuvent finir par être expulsées, pour constituer une gangue mucilagineuse. Ces trichocystes muqueux se colorent aussi, quoique plus difficilement, par le protéinate d'argent, mais semblent peu sidérophiles. Les trichocystes fibreux, quoique plus ténus, restent généralement mieux visibles. Perceptibles, sur le vivant, sous forme de bâtonnets incolores sous-cuticulaires, ils sont électivement imprégnés par le Protargol. Les imprégnations permettent de voir combien grande est leur densité. Ils garnissent l'ensemble de la surface des Flagellés, tout en montrant une certaine concentration au niveau du cingulum. Ces organites semblent être enfermés dans une vésicule incolore dont le contenu est nettement sidérophile. Précisons que l'existence de ces deux types de trichocystes a été, en outre, confirmée par la microscopie électronique.

Les observations vitales, les imprégnations à l'argent et les coupes à la paraffine mettent en évidence de nombreuses inclusions que l'on peut assimiler à des globules lipidiques et des réserves dont la nature reste indéterminée.

Admirablement visibles, sur le vivant, les deux pusules sont relativement volumineuses et leur systole est lente. Elles sont entou-

rées, en permanence, d'une fine couche de vacuoles satellites (visibles sur le vivant et confirmées par le microscope électronique). Ces deux pusules sont disposées ventralement, au niveau des blépharoplastes. Chose curieuse, elles semblent avoir échappé à nos prédécesseurs : Herdman (1922) les figure pourtant, à leur emplacement exact, mais les prend pour des inclusions. Lebour (1925) et Gadras (1960), ne les

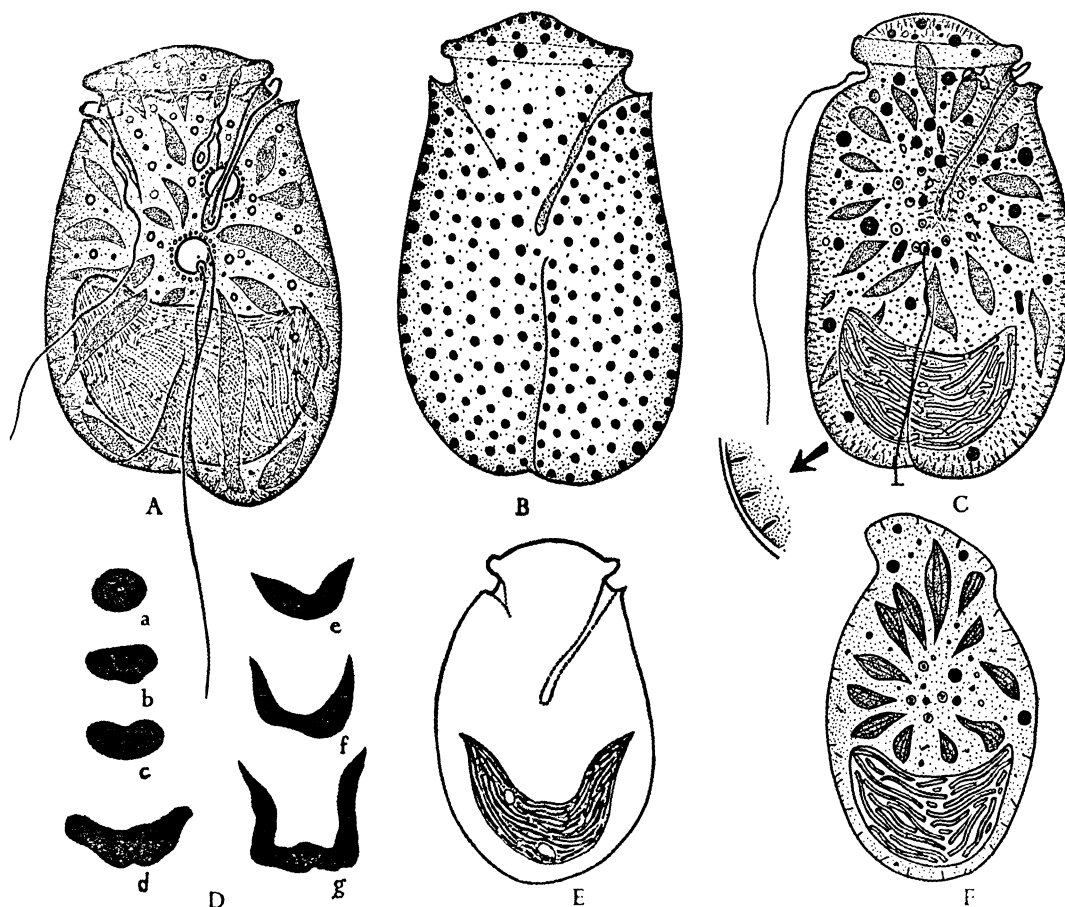


FIG. 10. — *Amphidinium herdmani* Kofoid et Swezy.

A : aspect général, sur le vivant ; B : trichocystes muqueux (corps mucifères), après action du bleu de crésyl ; C : trichocystes fibreux (en navette), colorés par le Protargol « in toto » ; D : Les divers aspects que peut présenter le noyau (réaction nucléaire de Feulgen) ; E : chromosomes et nucléoles (réaction nucléaire de Feulgen) ; F : coupes à la paraffine, colorées par l'hématoxyline : trichocystes, chromosomes, plastides, inclusions.

signalent pas du tout. (Il n'est toutefois absolument pas impossible que Gadras ait eu affaire à une sous-espèce de *A. herdmani*. En effet, les exemplaires des sables du Moustierlin ne mesuraient que 25 μ de long contre environ 40 μ pour ceux de Sieck).

En revanche, la forme si particulière du noyau a été bien précisée par tous les auteurs. L'aspect moyen est celui d'un croissant assez

large aux cornes émoussées mais l'examen d'un grand nombre d'individus montre qu'on peut rencontrer des noyaux aussi bien ovalaires qu'en forme de croissant très étiré, aux cornes pointues. Les chromosomes sont nombreux et de structure tubulaire (leur cortex est plus colorable que l'intérieur). Il existe deux nucléoles, généralement bien mis en évidence par la technique de Bodian (ainsi que l'a remarqué aussi Skoczylas 1959, sur *Ceratium*).

La cinétide est constituée par un flagelle antérieur (dont le blépharoplaste est ventral et presque central), qui entoure complètement le cingulum et un long fouet postérieur, qui prend naissance à partir d'un blépharoplaste central, à la naissance du sulcus.

En dépit de nombreuses fixations nocturnes, il nous a été impossible d'obtenir des stades de division chez *A. herdmani*.

***Amphidinium klebsi* Kofoid et Swezy, 1921.**

Nous avons trouvé cet *Amphidinium*, au cours de l'été 1956, dans les sables fins de l'Aber de Roscoff. D'une longueur moyenne de 55 μ , ce Péridinien n'est généralement pas très abondant mais, certains jours, nous avons pu en obtenir suffisamment pour pouvoir réussir des inclusions à la paraffine ou au métacrylate (cette espèce a fait l'objet d'une étude sur l'ultrastructure des chromosomes, Grassé et Dragesco, 1956). Nous ne nous attarderons pas à redécrire, par le détail, ce Flagellé car il est bien connu et se caractérise, surtout, par son petit épïcône en forme de langue ou opercule. L'hypocône est volumineux et ovalaire tandis que le cingulum, bien visible, descend légèrement du côté ventral, afin de s'unir au sillon longitudinal excentrique. L'observation, sur le vivant, montre tout d'abord l'existence d'un magnifique pyrénioïde central, de forme sphérique, recouvert de petites écailles d'amidon (confondu avec une pusule par Herdman). Autour de ce pyrénioïde, rayonnent de nombreux plastes, de forme lancéolée. Les coupes à la paraffine, suivies d'une coloration à l'hématoxyline ferrique, montrent une curieuse structure interne des plastes : chaque plaste semble constitué par trois feuillets, le feuillet central étant moins sidérophile que les lames externes. Les trichocystes muqueux, sous-cuticulaires, nous apparaissent sous la forme de nombreuses sphérules incolores, que l'on peut facilement mettre en évidence à l'aide de colorants vitaux (le bleu de crésyl et le rouge neutre teignent, très intensément, d'innombrables globules superficiels, disposés en rangées méridiennes à peu près régulières). Ces globules augmentent de taille sous l'action des colorants et finissent par faire extrusion, sous forme de bâtonnets pointus ou de tortillons malléables. Difficilement visibles *in toto*, les trichocystes fibreux peuvent être mis en évidence par les colorations à l'hématoxyline ferrique, sur coupes à la paraffine. Ils ont l'aspect de navettes ou de fins bâtonnets sidérophiles sous-cuticulaires. Le microscope électronique a confirmé l'existence de ces deux éléments. Bien d'autres inclusions cytoplasmiques peuvent être mises en évidence par l'observation sur le vivant ou les coupes à la paraffine : globules lipidiques, réserves indéterminées.

Le noyau est nettement postérieur et montre de fort beaux chromosomes.

La cinétide est constituée par un flagelle antérieur, entourant le cingulum sur plus de 270° et prenant naissance à partir d'un blépharoplaste situé à la jonction du sulcus et du cingulum. Le flagelle axial se détache d'un deuxième blépharoplaste, placé au-dessous du précé-

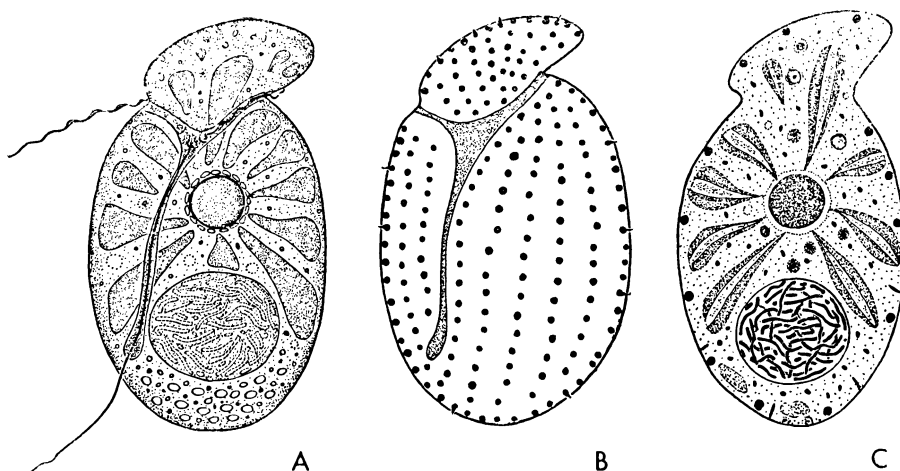


FIG. 11. — *Amphidinium klebsi* Kofoïd et Swezy.

A : aspect général, sur le vivant ; B : trichocystes muqueux, mis en évidence par le bleu de crésyl, structure générale (coupes à la paraffine et coloration à l'hématoxyline ferrique); pyrénioïde, plastes, noyau à chromosomes, trichocystes muqueux et fibreux, inclusions.

dent. Il suit le sulcus sur toute sa longueur. L'observation sur le vivant ne nous a pas permis de voir les pusules. Il en existe toutefois, au moins une, qui a pu être décelée grâce à la microscopie électronique (elle avait été signalée par Herdmann, 1922). Ce Péridinien n'a jamais

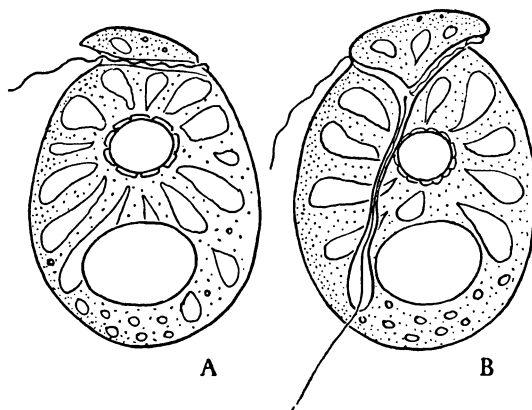


FIG. 12. — *Amphidinium klebsi* Kofoïd et Swezy.

Figures schématiques, sur le vivant; A : vue dorsale; B : vue ventrale.

été très abondant. Aussi, nous était-il impossible d'en étudier la division.

La description que nous venons de donner nous semble pouvoir s'appliquer à l'*Amphidinium klebsi* de Kofoïd et Swezy (1921). Il est, toutefois, proche de l'*A. operculatum* Herdman, mais ce dernier pré-

sente moins de plastes et son épïcône est plus petit. En fait, *A. klebsi* semble assez variable. Les individus vus à Roscoff correspondent bien à ceux décrits par Herdman (1922, 1924), Conrad (1954), Lebour (1925) et Thompson (1950). Il a été trouvé aussi bien dans l'eau douce que dans l'eau saumâtre et dans les sables marins. Carter (1937), toutefois, figure 2 vacuoles et des chromatophores soudés en manteau. *Amphidinium massarti* (Biecheler, 1952) a un pyrénôïde excentrique tandis qu'*A. carteri* (Hulburt, 1952) présente un seul chromatophore et ne mesure que 12 à 15 μ .

Thekadinium kofoidi Kofoid et Skogsberg, 1928.

Cette espèce semble très étroitement localisée à la vaste plage, quasi azoïque, de Sieck (Bretagne). Nous la retrouvons régulièrement depuis 1962, dans certaines cavités remplies d'eau de mer, à marée basse. Le peuplement reste pourtant très variable, la densité maxima ayant lieu au printemps. L'espèce est facilement reconnaissable sur le terrain car, contrairement aux autres Périidinien psammiques, elle forme des revêtements de couleur très sombre (presque noirs). Au mois de mars 1962, ce Protozoaire pouvait être obtenu par millions. L'animal est suffisamment bien connu pour qu'il soit inutile d'en donner ici une description trop approfondie. Nous ne nous sommes pas attachés à l'étude détaillée de la tabulation mais, plutôt, à l'observation des détails cytologiques.

D'une longueur moyenne de 45 μ (30 à 35 μ seulement chez Kofoid et Skogsberg), ce Périidinien est aplati latéralement et recouvert d'une thèque relativement épaisse, ornée, par endroits, de quelques dents irrégulières (notamment sur l'épïcône et sur les bords du cingulum ; des dents plus apparentes garnissent les bords antapicaux de la gouttière sulcale). L'épïcône est petit, aplati et de forme triangulaire. Les coques, vidées de leur contenu, montrent une très nette tabulation (que nous n'avons pas essayé de préciser, d'ailleurs).

Les plastes, de couleur brune, sont en forme d'écaille ou de fer de lance et rayonnent à partir d'un pyrénôïde sphérique central, recouvert d'écailles d'amidon. Les colorations à l'hématoxyline mettent en évidence une structure feuilletée. La pusule, volumineuse, se voit particulièrement bien sur le vivant et sa position est nettement antérieure. Les colorants vitaux mettent parfaitement en évidence de nombreux trichocystes muqueux, sous-cuticulaires, qui gonflent sous l'action de ces réactifs, tout en montrant une métachromasie violette (par le bleu de crésyl). Ces corps mucifères se colorent aussi bien par le protéinate d'argent que par l'hématoxyline ferrique. Dans les deux cas, il apparaissent sous la forme de corps sous-cuticulaires parfaitement sphériques. Lorsqu'on réussit à imprégner à l'argent la coque vide (séparée de la cellule), on remarque qu'il existe de nombreux pores, ouvertures circulaires, présentant la même localisation générale que les trichocystes. Ces perforations, que nous avons rencontrées aussi chez *Exuviella*, doivent être fréquentes chez les Périidinien. Les trichocystes muqueux sont vraisemblablement expulsés à travers ces ouvertures. Visibles uniquement sur coupes fines, les trichocystes du type fibreux apparaissent sous forme de baguettes

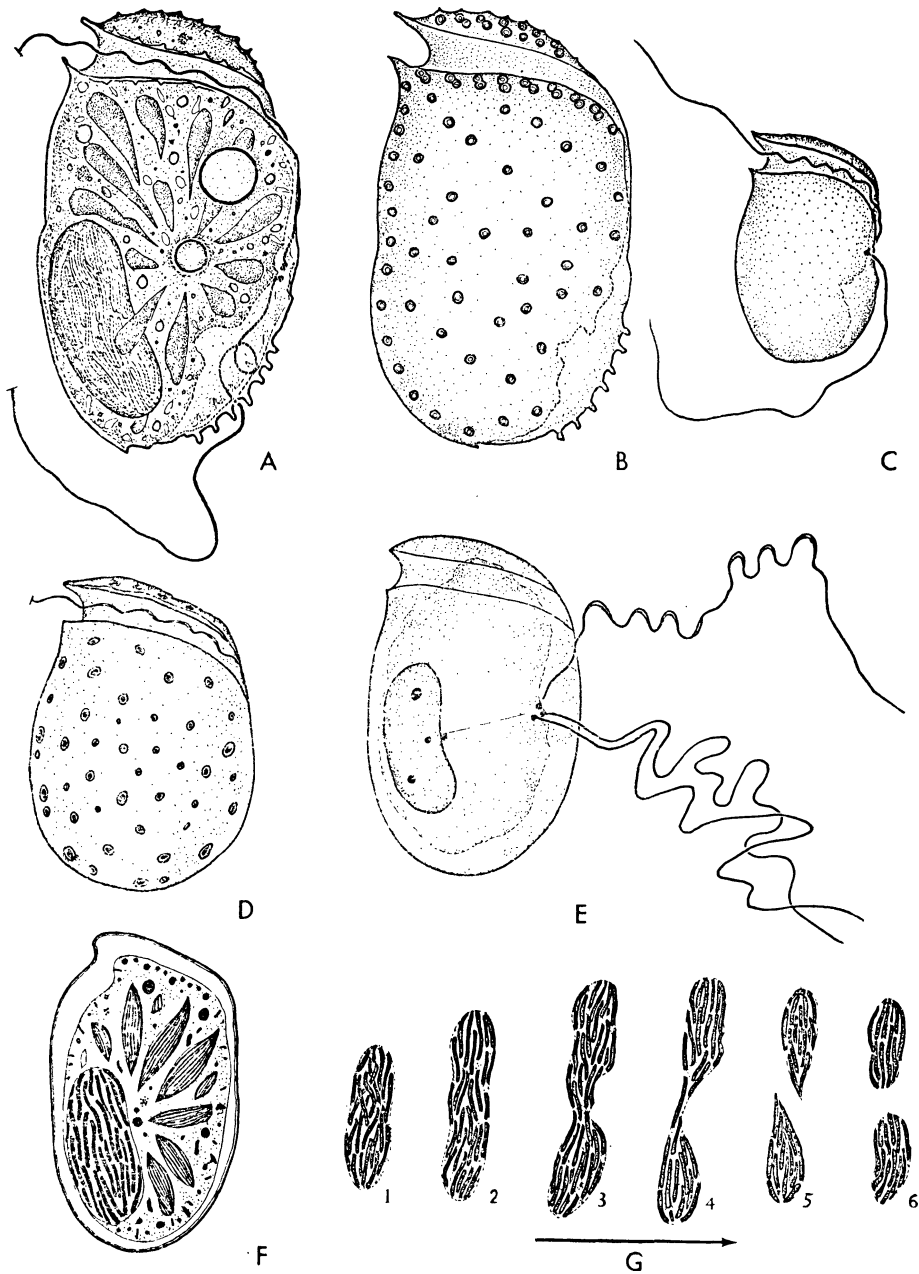


FIG. 13. — *Thekadinium kofoidi*, Kofoid et Swezy.

A : aspect général, sur le vivant ; B : coque vide, colorée par le Protargol et montrant les pores trichocystaires ; C : aspect normal des flagelles (Protargol) ; D : trichocystes muqueux, mis en évidence par le bleu de crésyl ; E : cinétide (individu à trois flagelles imprégné par le protéinate d'argent) : fouets, blépharoplastes, rhizoplastes, centrosome juxtanucléaire (?) ; F : structure fine (coupes à la paraffine et coloration à l'hématoxyline ferrique) : noyau, plastes, trichocystes ; G : division nucléaire (réaction nucléale de Feulgen) ; 1 : prophase (métaphase) ; 2-3 : anaphase ; 4-5 : télophase.

fusiformes, très fortement colorables par le fer. Nous supposons que ces organites bénéficient de pores cuticulaires plus fins (les observations au microscope électronique confirment cette manière de voir).

Le noyau est volumineux et de forme allongée. Il montre de longs chromosomes flexueux et tubulaires (les images obtenues en microscopie électronique nous ont prouvé que ces chromosomes sont, en fait, constitués par un faisceau de très fines fibrilles, enroulées en spirale). En optique photonique, on voit toujours un cortex plus colorable que l'intérieur, d'où cette impression de tube, signalée déjà par Hovasse (1933).

L'étude d'une importante population nous a permis de déceler une grande variabilité dans le nombre des chromosomes. Les images observées ne peuvent s'expliquer qu'en admettant l'existence d'une forte polyploïdie, habituelle chez cette espèce, et cela en accord avec les observations de Cachon (1959) sur d'autres Péridiniens. Dans le noyau, on observe aussi de 1 à 3 nucléoles, bien mis en évidence par la technique de Bodian. En dépit de l'étude d'un très grand nombre de préparations, il nous a été impossible d'obtenir tous les stades de la division nucléaire. La répartition des chromosomes se fait suivant le schéma classique chez les Péridiniens.

L'appareil cinétique est, normalement, constitué par deux flagelles d'une assez grande longueur. Le flagelle antérieur est issu d'un blépharoplaste ventral et central, réuni au noyau par une fine fibrille rhizoplastique. Le flagelle postérieur prend naissance à partir d'un blépharoplaste très voisin, pratiquement accolé au précédent. Bien souvent, ce flagelle est doublé par un deuxième fouet longitudinal, surnuméraire, qui s'orne d'un troisième blépharoplaste. Il semble, toutefois, que l'un seulement de ces deux grains flagellaires puisse être le point de départ d'une fibrille rhizoplastique. Entz et Sebestyn (1934) ont déjà signalé, sur *Gymnodinium coronatum* var. *intermedium*, l'existence d'un dédoublement du flagelle postérieur chez certains individus, par ailleurs absolument normaux.

Polykrikos lebourae Herdman, 1923.

Ce magnifique Péridinien, déjà signalé dans le sable par de nombreux auteurs, est en fait un Protiste largement répandu dans divers biotopes côtiers.

Trouvé dans les sables de Port-Erin par Herdman (1922), il fut d'abord identifié à *Polykrikos schwartzi*. Deux années plus tard, la protistologue britannique l'éleva au rang d'espèce nouvelle, se distinguant de la plupart des autres espèces du genre (car ses 8 zoïdes sont accompagnés par 2 noyaux seulement). Nous l'avons retrouvé, après Lebour (1925), Hulburth (1952) et Balech (1956) dans la plupart des sables fins, aussi bien à Roscoff qu'à Plounéour-Trez ou Arcachon. Il est toutefois relativement rare d'en recueillir d'énormes quantités. Deux fois, seulement, avons-nous pu en observer de grandes concentrations, en août 1956. Quoique décrit par plusieurs observateurs, *P. lebouri* est encore mal connu car les controverses le concernant ont été relativement nombreuses.

Pour le décrire brièvement, nous nous contenterons de reprendre ici les termes de Balech (1956) : « colonie ovoïde, assez large, constituée par 8 zoïdes, signalés par 8 sillons transversaux (cingulum). Le plus petit des zoïdes est l'antérieur, le plus large le quatrième ». Le sulcus est très peu marqué et matérialise une face ventrale qui se distingue de la face dorsale par une plus grande convexité. Les plastes, de couleur jaunâtre, sont discoïdes et pourvus d'un pyrénioïde central (plastés à différenciation centrale chromophile de Hovasse, 1930, sur *Polykrikos hartmani*).

Nos observations sont en parfait accord avec celles de Balech (1956) mais en contradiction avec les affirmations de Lebour (1925) et Chatton (1938) qui pensaient que ce Péridinien est dépourvu de chromoplastes. Comme, d'autre part, Hulburth (1952) le décrit aussi avec des chromatophores, nous sommes bien obligés de conclure, avec Balech, que ce Protiste peut se présenter sous les deux formes (d'autant plus qu'il est généralement prédateur, ingérant, de préférence, d'autres Péridiniens, ainsi que l'a remarqué Lebour et que nous l'avons constaté nous-mêmes). C'est d'ailleurs aussi l'opinion de Herdman (1924) qui pense avoir observé les deux formes.

Il existe de très nombreux corps mucifères (ou trichocystes muqueux) qui sont très difficilement visibles sur le vivant mais qu'il est facile de mettre en évidence en faisant appel aux colorants vitaux. Le rouge neutre, comme le bleu de crésyl, entraîne l'éjection de grosses navettes ductiles et gonflables (colorées en rose par le bleu de crésyl), qui finissent par confluer en une vaste enveloppe mucilagineuse, qui entoure le Flagellé de toutes parts. (Cette gangue muqueuse est mise en évidence aussi par le vert de méthyle acétique). Le Protargol les colore intensément en noir, aussi bien à l'état quiescent qu'après allongement interne, partiel. On voit ainsi que leur distribution est irrégulière ; ils sont beaucoup plus denses le long du sulcus. Ces trichocystes n'ont pas la forme sphérique habituelle mais sont plutôt lancéolés à l'état normal. Les coupes à la paraffine (suivies de colorations à l'hématoxyline ferrique) les montrent aussi, mais moins distinctement, par suite de leur éjection partielle dans les liquides fixateurs (ce qui a induit en erreur Chatton et Grassé, 1929, qui, sur *P. schwartzi*, ont pris ces formations pour des mitochondries périphériques). Hovasse (1951) a d'ailleurs obtenu les mêmes images et les a interprétées correctement (remarquons encore que c'est à Fauré-Fremiet (1912) que nous devons les premières observations sur la décharge des trichocystes des *Polykrikos*). Il est curieux de constater que la plupart des auteurs ont vu ces formations, que certains les ont confondues avec les trichocystes fibreux, mais que peu ont réalisé qu'il s'agit, en fait, de deux structures tout à fait différentes mais remarquablement constantes. Hovasse (1951), toutefois, a parfaitement distingué cette dualité mais a appelé les trichocystes fibreux : *trichites*, terme qui devrait être réservé aux systèmes fibrillaires à caractère squelettique (non susceptible de détente).

Biecheler (1952) décrit sur divers Péridiniens et avec beaucoup de détails, la morphologie et les modalités d'éjection des trichocystes muqueux, mais passe souvent sous silence les trichocystes fibreux.

Ces derniers existent pourtant, chez *P. lebouri*. Ils sont visibles sur le vivant mais difficilement et surtout en éclairage à contraste

de phase. Parfaitement mis en évidence par l'hématoxyline ferrique sur coupes à la paraffine, ils ont l'aspect de très fines navettes sidérophiles. Nous avons pu observer l'explosion de ces organites sous l'action des fixateurs. Ainsi que nous l'avions déjà vu sur *Oxyrrhis marina* (Dragesco, 1952), les navettes éjectent de longs filaments colorables en rose par la technique de Mann, qui finissent souvent en masse irrégulière. Nous savons que ces longues fibrilles ont une ultra-structure tout à fait voisine de celle que nous connaissons chez

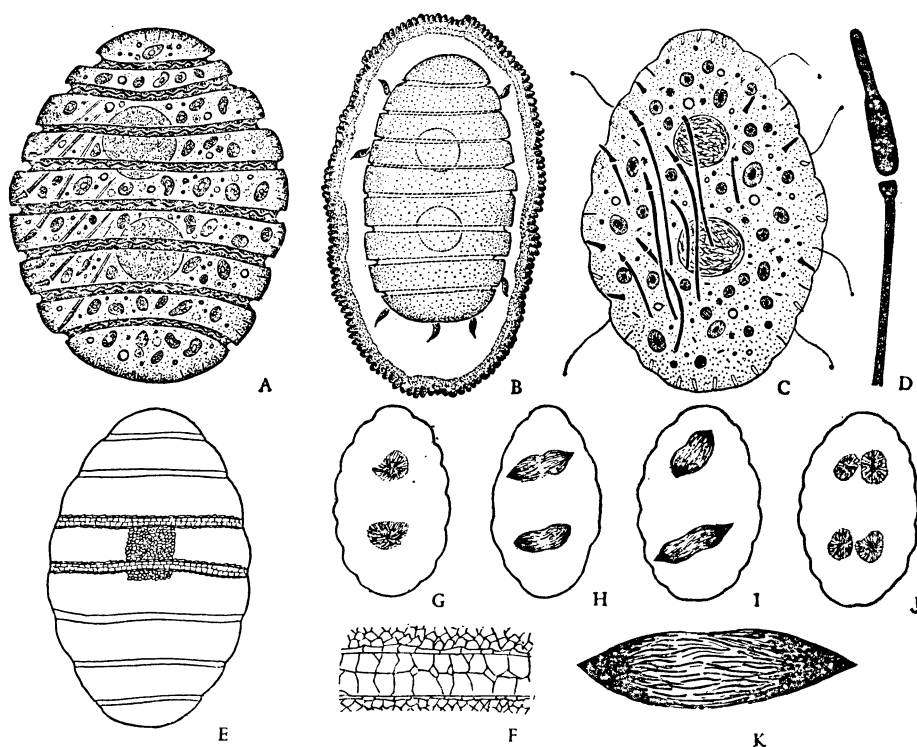


FIG. 14. — *Polykrikos lebourae*, Herdman.

A : aspect général, sur le vivant (vue latérale) : plastes à pyrénolide, trichocystes et cnidocystes, noyaux, flagelles transversaux (contraste de phase); B : trichocystes muqueux éjectés et gangue muqueuse (après action du bleu de crésyl); C : structure fine (coupes à la paraffine et coloration à l'hématoxyline ferrique) : plastidome, noyaux, cnidocystes (avec cnidoplaste), trichocystes muqueux et fibreux, inclusions diverses; D : cnidocyste (détail); E : réseau argyrophile superficiel (imprégnation suivant Chatton et Lvoff); F : détail de l'argyrome; G-I : quelques aspects de la division nucléaire; K : noyau en anaphase (réaction nucléaire de Feulgen).

de nombreux Infusoires Ciliés (Dragesco, 1952). Les trichocystes fibreux des Péridiniens sont, à notre avis, bâtis sur le même type de structure que les trichocystes sous-cuticulaires des Paramécies, ainsi que l'a d'ailleurs très bien pressenti Krüger en 1934. La plupart des individus observés à Roscoff montraient de beaux et nombreux cnidocystes qui n'ont pas été signalés par Herdman (1924), Lebour (1925), Hulburth (1951) et Balech (1956). Comme, d'autre part, nous les avons parfaitement vus sur l'immense majorité des individus étudiés, il faut

admettre que nous avons affaire à des structures pouvant parfois faire défaut (car des organites aussi volumineux n'auraient pu échapper à un observateur aussi habile que Balech... ; nous-mêmes avons été parfois dans l'impossibilité de les mettre en évidence car certains individus en étaient dépourvus).

Absence ou présence de plastes et de cnidocystes semble indiquer que ce Flagellé est très polymorphe ou même que l'on a confondu deux espèces distinctes sous la même dénomination de *P. lebouri*.

Les cnidocystes sont de forme lancéolée et très sidérophiles. On les voit, généralement, sous l'aspect d'une dualité : cnidocyste et cnidoplaste (ce dernier est un long bâtonnet, légèrement arqué). En

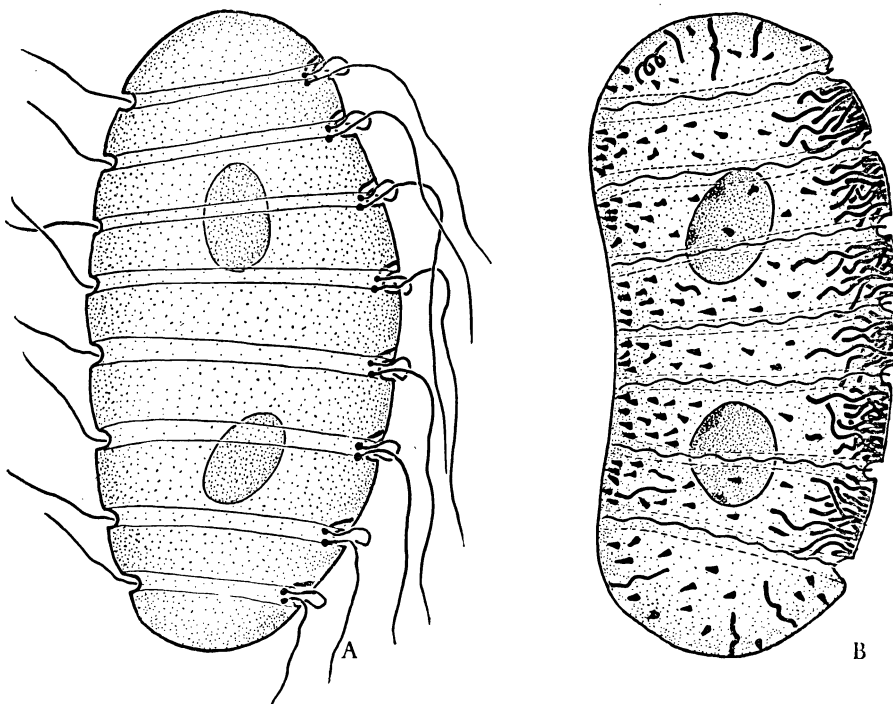


FIG. 15. — *Polykrikos lebourae*, Herdman.

A : cinétide (imprégnation par le protéinate d'argent) : flagelles, blépharoplastes, anneau péri-flagellaire (?); B : trichocystes muqueux, imprégnés par le Protargol (les trichocystes bordant le sillon ventral ont explosé à l'intérieur de l'animal).

dépit de nombreuses observations, il nous a été impossible de voir la structure fine de ces éléments, qui semblent être d'ailleurs d'un type primitif, très proches des cnidocystes de *Polykrikos hartmani* (Hovasse, 1930).

Les noyaux, au nombre de deux, sont sphériques, centraux et légèrement dorsaux. Ils montrent un enchevêtrement de très nombreux chromosomes, beaucoup plus fins que chez tous les autres Péridiniens étudiés par nous.

La cinétide est constituée par huit paires de flagelles. Ces derniers ne sont pas toujours très faciles à observer et, sur le vivant, on ne

voit généralement que quatre des fouets longitudinaux (ainsi que le remarque Balech, 1956). De bonnes préparations au Protargol nous ont montré l'ensemble de ces 16 fouets, ainsi que les blépharoplastes respectifs. Chatton et Grassé (1929) ont cru voir un parabasal associé aux blépharoplastes de *Polykrikos schwartzi*. Par la suite, ces auteurs ont admis que la structure observée correspondait probablement à une pusule. Nous avons imprégné par le Protargol un court bâtonnet argentophile, associé aux blépharoplastes antérieurs. Suivant Hovasse (1951), il s'agirait plutôt d'un anneau péri-flagellaire. Nous n'avons pas pu mettre en évidence les fibrilles rhizoplastiques qui devraient réunir les blépharoplastes aux noyaux.

L'imprégnation argentique, suivant Chatton et Lwoff, met en évidence, sur la surface de *P. lebourei*, un réseau argentophile (ou argyrome ?) très complexe, qui a déjà été bien décrit par Chatton et Hovasse (1934) et Biecheler (1952) sur d'autres Péridiniens. Les mailles de ce réseau sont plus serrées sur la prosomère et l'opisthomère que sur les mésomères (cingulum).

Quelques stades de la division de ce Péridinien ont pu être aussi observés. La prophase se caractérise par la disparition de la membrane nucléaire et une orientation rayonnante des chromosomes. Intervient ensuite un glissement vers deux pôles opposés, avec élongation progressive des deux lots de chromosomes. Les deux noyaux-fils s'individualisent avant le début de la plasmotomie.

Gymnodinium arenicolus n. sp.

Ce Péridinien est peut-être le plus intéressant de tous ceux que nous avons étudiés. Il s'agit, en effet, d'un Flagellé doué d'une ubiquité extraordinaire. A moins d'une erreur d'identification de notre part, ce Protiste a été retrouvé, au cours des huit dernières années, dans les biotopes psammiques les plus variés : sables marins de Roscoff, sables saumâtres de Plounéour-Trez et sables dulcaquicoles du lac Léman ! Ce joli Péridinien serait donc complètement euryhalin, indifférent aux plus grandes variations de salinité. Dans la plupart des cas, ce *Gymnodinium* recouvre le sable d'un enduit brun, régulier. On peut ainsi l'obtenir en quantités absolument prodigieuses. A Excenevex, il recouvre le fond sableux du Léman sur des centaines de mètres carrés.

La détermination exacte des *Gymnodinium* n'est pas tâche aisée. Aussi avons-nous échoué à identifier notre Péridinien à l'une des espèces existantes du genre. Nous préférons donc, tout au moins provisoirement, décrire ce Péridinien comme étant nouveau.

De taille très variable (30 à 70 μ de long), *G. arenicolus* est plat, de forme ovulaire ou légèrement rectangulaire et de couleur vert-brunâtre. La thèque est assez épaisse et divisée en deux parties, sensiblement égales, par un cingulum profond. Le sulcus se prolonge jusqu'à l'apex mais la moitié apicale n'est pas toujours très nette et disparaît sous légère compression. Les plastes sont nombreux, de forme lancéolée et rayonnent autour d'un pyrénocône central qui n'est d'ailleurs peut-être pas constant. Dans leur ensemble, les plastes sont assez transparents et ne nous ont pas montré de structure feuilletée, après coupes à la paraffine et coloration à l'hématoxyline. Il existe de

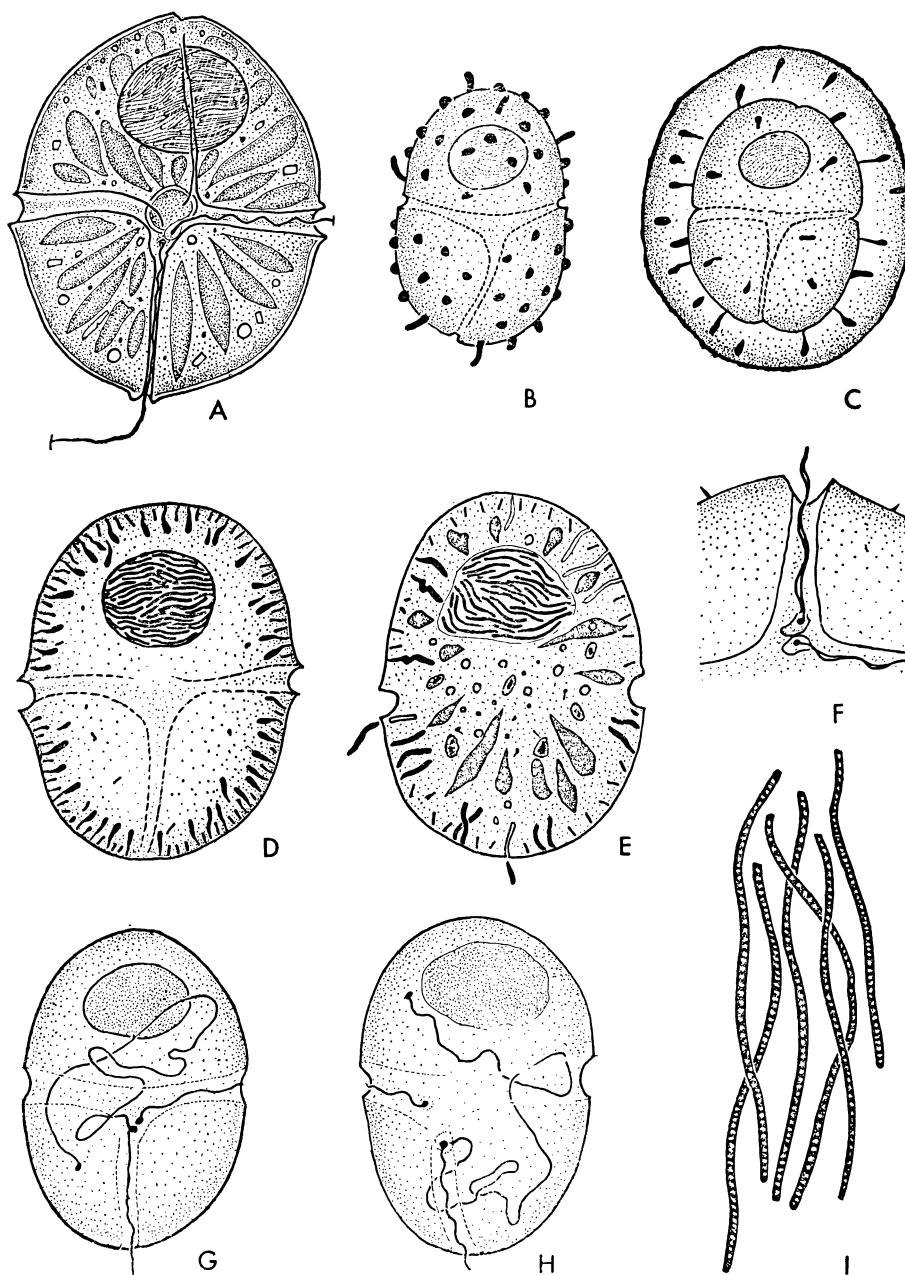


FIG. 16. — *Gymnodinium arenicolus* n. sp.

A : aspect général, sur le vivant ; B : trichocystes muqueux, après coloration par le rouge neutre ; C : les mêmes, après action du bleu de crésyl brillant (avec formation d'une gangue muqueuse) ; D : trichocystes muqueux et fibreux colorés par la fuchsine basique, « in toto » ; E : structure fine, d'après des coupes à la paraffine, colorées à l'hématoxyline ferrique : trichocystes muqueux (gonflés par la fixation et parfois éjectés), trichocystes fibreux, plastes, chromosomes, vacuoles, inclusions ; F : flagelles et blépharoplastes (Protargol) ; G-H : mystérieuse fibrille interne, émise par le blépharoplaste postérieur (Protargol) ; I : chromosomes (Feulgen).

nombreuses pusules centrales que nous n'avons pas vues sur le vivant, mais qui ont été mises en évidence par le microscope électronique.

Les trichocystes muqueux sont particulièrement volumineux. Ce sont des navettes sous-cuticulaires, régulièrement distribuées et facilement mises en évidence par les colorants vitaux. Peu colorables à l'intérieur de la cellule, ces organites finissent par être rejetés à l'extérieur, où ils se teignent intensément (métachromasie violette par le bleu de crésyl). Ils constituent ainsi de longs bâtonnets ductiles qui fusionnent pour réaliser une gangue muqueuse continue autour du Protiste. Ainsi que le remarque Gadras (1960), ce rejet de trichocystes pourrait être déterminé par des différences de pression osmotique.

Ces mêmes organites s'imprègnent par le Protargol et donnent parfois des résultats positifs après traitement par la réaction nucléale de Feulgen (ainsi que l'a déjà remarqué Hovasse, 1951) ; Gadras (1960) a montré d'ailleurs, sur *Amphidinium britannicum*, que les trichocystes muqueux présentent une réaction aldéhydique, indépendamment de tout traitement préalable. Sur coupes colorées par le protéinate d'argent, les trichocystes muqueux apparaissent sous la forme de longs bâtonnets sinueux (ils sont, probablement, à moitié éjectés vers l'intérieur). Les trichocystes fibreux sont petits et difficilement visibles sur le vivant. Le Protargol et l'hématoxyline ferrique les mettent, toutefois, en évidence, sous l'aspect de fins bâtonnets, régulièrement implantés sous la cuticule. Ces bâtonnets éjaculent vers l'extérieur, de fins filaments du même type que ceux de *Polykrikos* ou *Oxyrrhis* (Dragesco, 1952). Le noyau est apical (dans l'épicône) et relativement volumineux. On y voit de nombreux chromosomes flexueux, allongés et enchevêtrés. Les réactions nucléales de Feulgen et les coupes colorées à l'hématoxyline montrent, le long de chaque chromosome, une structure périodique, qui correspond à la structure spiralée observée en microscopie électronique (Grassé et Dragesco, 1956). Stosch (1959) avait déjà signalé cette apparence sur *Prorocentrum* et Cachon (1959) précise que « les grains et bandes que l'on observe sur les chromosomes ne sont pas des chromomères mais les boucles des filaments chromatiques ».

La cinétide est constituée par un flagelle antérieur qui prend sa naissance à l'intersection du sulcus et du cingulum et n'entoure ce dernier que sur une petite partie de la circonférence totale. Son blépharoplaste est parfaitement visible et fort volumineux. Le flagelle postérieur, issu d'un blépharoplaste contigu, montre une particularité tout à fait inattendue : une longue fibrille se détache du cinétosome et pénètre à l'intérieur de la cellule où elle s'entortille en tous sens et finit brusquement par un bouton argyrophile. Cette immense « racine ciliaire » a pu être observée sur des centaines d'individus. Son bouton terminal (rappelant un blépharoplaste) ne rejoint par le noyau mais finit n'importe où dans le cytoplasme. Plus longue que le flagelle lui-même, cette formation ne correspond à aucune structure connue. Elle n'est observable que par une seule technique : imprégnation par le Protargol, après fixation par le Carnoy ou le Nissenbaum (toute autre fixation donne des résultats négatifs).

Il est incontestable que le *Gymnodinium* que nous venons de décrire ressemble à plusieurs des espèces connues du genre. Nous

l'avons rapproché d'abord de *G. mirabile* de Pénard, parce qu'il vit aussi dans le Léman, mais la taille de ce dernier est plus grande et son noyau ne se trouve pas dans l'épicône. *G. splendens* de Lebour, vu aussi par Conrad, ne possède pas un sulcus qui monte jusqu'à l'apex. *G. viride* de Pénard, vu aussi par Thompson et quelques autres auteurs, montre une tache oculaire et sa taille est plus petite. Notre forme rappelle encore *G. placidum* Herdman et *G. uberrimum* (Allman) Kofoid et Swezy mais l'identité n'est jamais complète (Schiller, 1937). Pour finir, nous rappellerons ainsi les principales caractéristiques de *G. arenicolus* : forme quadrangulaire aplatie, cingulum divisant la cellule en deux moitiés (épicône et hypocône égaux), sulcus montant jusqu'à l'apex, noyau dans l'épicône, plastès vert-bruns, rayonnants autour du centre cellulaire.

Gymnodinium variable, Herdman, 1924.

Ce petit Péridinien est assez fréquent à Roscoff et se trouve souvent mélangé à l'espèce précédente (*G. arenicolus*). De petite taille ($L = 25$ à 36μ), il se caractérise par un cingulum médian assez pro-

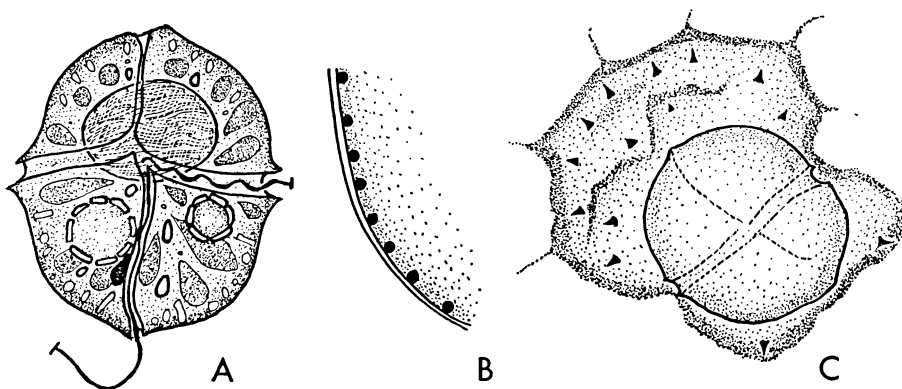
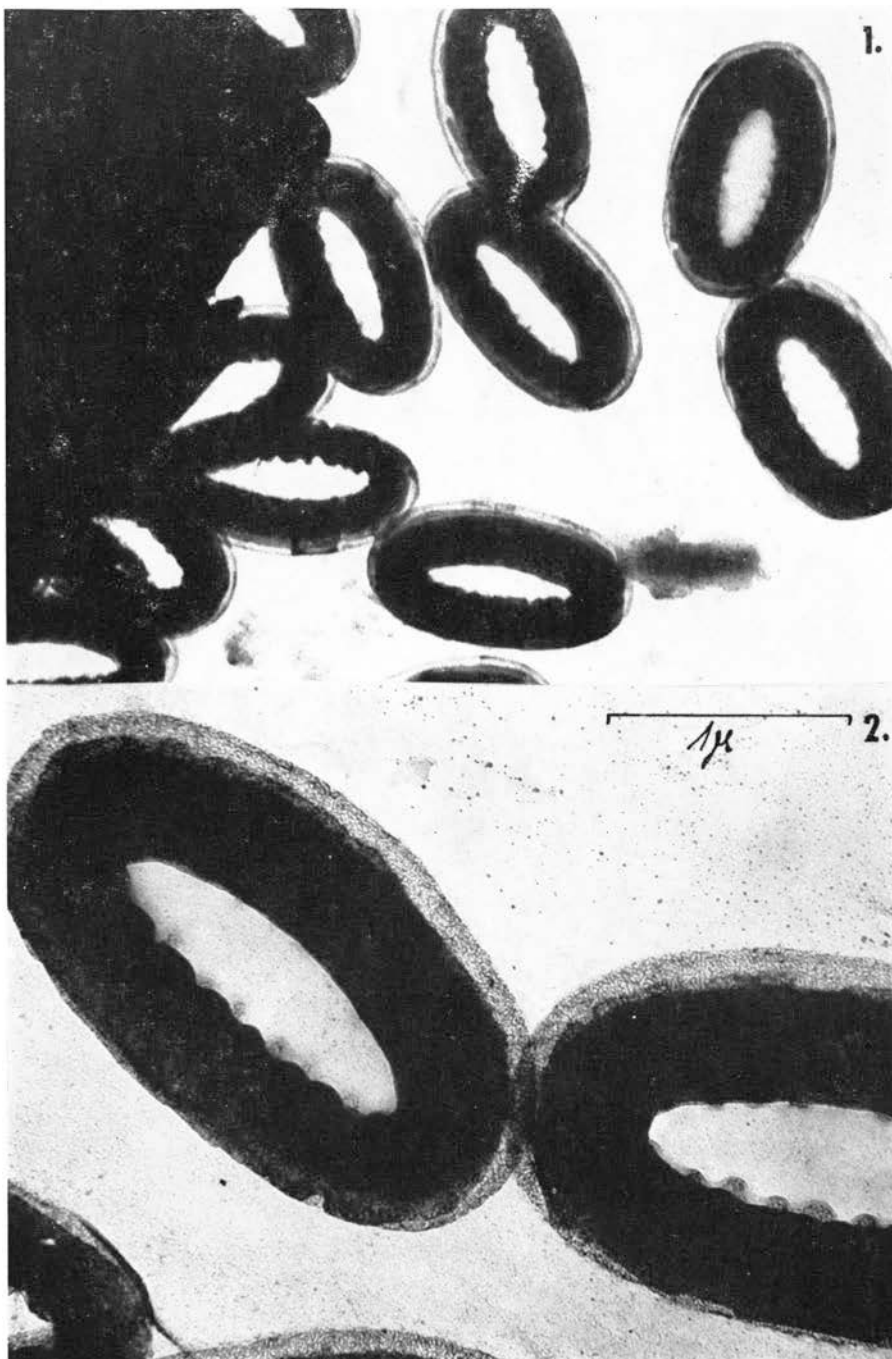


FIG. 17. — *Gymnodinium variable* Herdman.

A : aspect général, sur le vivant : noyau, plastès, trichocystes, stigma, pyrénoides ; B : trichocystes muqueux, colorés par la fuchsine basique ; C : éjection des trichocystes muqueux et début de la formation de la gangue mucilagineuse (bleu de crésyl brillant).

fond, un sulcus atteignant l'apex de la cellule, un noyau volumineux, situé dans l'épicône, des plastès lancéolés et assez petits de couleur plutôt verte, une grosse tache oculiforme postérieure et un ou deux pyrénoides entourés d'amidon. On remarque, en outre, des plaquettes de paramylon et des trichocystes muqueux subcuticulaires, colorables par les colorants vitaux.



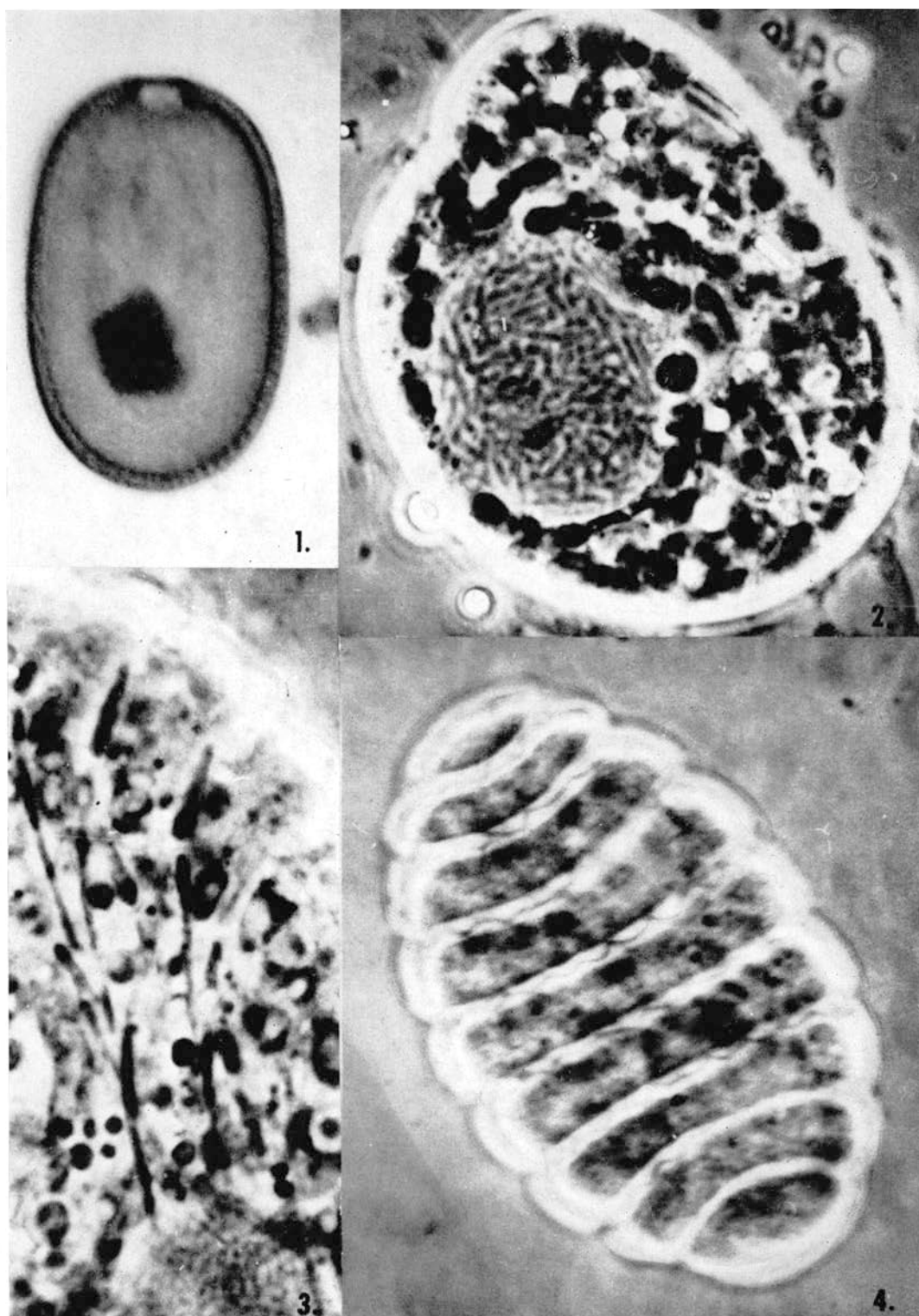
J. DRAGESCO

PLANCHE I

Les Coccolithes de *Pontosphaera roscoffensis* (microscopie électronique)

1. Vue d'ensemble [Grossissement = 17.000].
2. Détail [Grossissement = 38.000].

Images directes par transmission (sans ombrage).



J. DRAGESCO

PLANCHE II

Summary

The littoral, marine, briny and *fresh-water* sands constitute a biotope particularly favorable to the development of a rich interstitial microflora. Among the protophytes which cover the sand at *low* tide, with highly colored spots, the Flagellates, and notably the Peridinians, represent groups rich in species and can constitute immense monospecific concentrations (e.g., evaluated at 30 billion individuals on a single location of the beach at Sieck, in Brittany).

Eleven species of Flagellates have thus been studied, from a morphological and cytological approach (including, particularly, the structure of mucoid and fibrous trichocysts, the "kinetides", and the nuclei): *Pontosphaera roscoffensis* (Coccolithophorid), *Euglena viridis*, *Trachelomonas abrupta* (Euglenoid), *Exuviella marina*, *Amphidinium klebsi*, *Amphidinium herdmani*, *Amphidinium pellucidum*, *Thekadinium kofoidi*, *Polykrikos lebouri*, *Gymnodinium arenicolum*, *Gymnodinium variabile* (Peridinians).

Zusammenfassung

Die marinen, Brackwasser- und Süßwassersande stellen ein besonders günstiges Biotop dar für die Entwicklung einer reichen interstitiellen Mikroflora. Unter den Protophyten, die während der Ebbe den Sand mit lebhaften Farbflecken belegen, sind die Flagellaten, und speziell die Peridinen als artenreiche Gruppen vertreten, die sehr grosse monospezifische Anhäufungen bilden können, die man an einem einzigen Fundort des Strandes von Sieck, in der Bretagne, auf ungefähr 30 Milliarden Individuen schätzen kann.

Es wurden 11 Arten von Flagellaten morphologisch und zytologisch, insbesondere in Bezug auf die Struktur der Trichozysten (Spindeltrichozysten und Tektinstäbchen), der Kinetide und der Kerne: *Pontosphaera roscoffensis* (Coccolithophoride); *Euglena viridis* und *Trachelomonas abrupta* (Eugleniae), *Exuviella marina*, *Amphidinium klebsi*, *Amphidinium pellucidum*, *Thekadinium kofoidi*, *Polykrikos lebouri*, *Gymnodinium arenicolum* n. sp., *Gymnodinium variabile* (Peridinen).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BALECH, E., 1956. — Etude des Dinoflagellés du sable de Roscoff. *Rev. Alg.* (N. sér.), II (1/2), pp. 29-52.
- BIECHELER, B., 1952. — Recherches sur les Péridiniens. *Bull. Biol. France Belgique* (suppl.), XXXVI, pp. 1-49.
- BORGERT, A., 1910. — Kern und Zellteilung bei marinen Ceratien-Arten. *Arch. f. Protistenk.*, 20, pp. 1-46.
- BRAARUD, T., MARKALI, J. et NORDLI, E., 1958. — A note on the thecal structure of *Exuviella baltica* Lohm. *Nyt. Mag. for Botanik*, 6, pp. 43-46.
- CARTER, N., 1937. — New or interesting algae from brackish water. *Arch. f. Protistenk.*, 90, pp. 1-68.
- CACHON, J., 1959. — Contribution à l'étude des Péridiniens parasites. Cytologie, Cycles évolutifs. *Thèse. Paris* (manuscrit).

PLANCHE II

Quelques Flagellés mésopsammiques

1. Coque de *Trachelomonas abrupta* (la cellule est contractée par le fixateur, noyau coloré par la réaction nucléaire de Feulgen). Grossissement = 2.600.
2. Chromosomes de *Gymnodinium arenicolum* n. sp. (compression et contraste de phase). Grossissement = 2.100.
3. Cnidozystes de *Polykrikos lebourae* (sur le vivant, contraste de phase). Grossissement = 2.600.
4. Flagelles transversaux de *Polykrikos lebourae* (sur le vivant, contraste de phase). Grossissement = 1.500.

- CHADEFAUD, M., 1935. — Le cytoplasme des Algues. *Rev. Alg.*, VIII, pp. 1-286.
- CHADEFAUD, M., 1937. — Recherches sur l'anatomie comparée des Euglènes. *Le Botaniste*, XXVIII, pp. 85-185.
- CHADEFAUD, M. et FELDMANN, J., 1949. — Sur une Coccolithophoracée des bacs de l'aquarium de la Station Biologique de Roscoff. *Bull. Mus. Paris* (2^e série), 21, pp. 617-621.
- CHATTON, E., 1914. — Les cnidocystes du Péridinien *Polykrikos schwartzi*. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 54, pp. 157-194.
- CHATTON, E., 1930. — Essai d'un schéma de l'énergie, d'après une image objective et synthétique : le Dinoflagellé *Polykrikos schwartzi* Bütschli. *Arch. Zool. Ital.*, XVI, pp. 169-188.
- CHATTON, E., 1933. — *Pheopolykrikos beauchampi*, nov. gen. nov. sp. Dinoflagellé polydinite autotrophe dans l'étang de Thau. *Bull. Soc. Zool. T.V.*, LVIII, pp. 251-254.
- CHATTON, E., 1952. — Classe des Dinoflagellés (Péridiniens). In *Traité de Zoologie* de P.P. Grassé, éd. Masson, Paris.
- CHATTON, E. et GRASSÉ, P.P., 1929. — Le chondriome, le vacuome, les vésicules osmio-philes, le parabasal, les trichocystes et les cnidocystes du Dinoflagellé *Polykrikos schwartzi* Bütschli. *C.R. Soc. Biol.*, C, pp. 281-284.
- CHATTON, E. et HOVASSE, R., 1934. — L'existence d'un réseau ectoplasmique chez les *Polykrikos* et les précisions qu'il fournit à la morphologie péridinienne. *C.R. Soc. Biol.*, CVV, pp. 1036-1039.
- CHODAT, R. et ROSILLO, A.R., 1925. — Sur une Coccolithophoridée d'eau douce. *C.R. Soc. Phy. et Hist. Nat. Genève*, 42, pp. 51-53.
- CONRAD, E., 1926. — Recherches sur les Flagellates de nos eaux saumâtres : 1^o Dinoflagellates. *Arch. F. Protistenk.*, 55, pp. 63-100.
- CONRAD, W. et KUFFERATH, H., 1954. — Recherches sur les eaux saumâtres des environs de Lilloo. *Inst. Roy. Sc. Nat. (Bruxelles)*, Méni N° 127, 346 pp.
- DANGEARD, P.A., 1902. — Recherches sur les Euglénien. *Le Botaniste*, 8^e série, pp. 197-357.
- DANGEARD, P., 1934. — Sur l'épiphytisme d'une Coccolithinée rencontrée à Roscoff. *P.V. Soc. Lin. Bordeaux*, pp. 1-3.
- DEFLANDRE, G., 1926. — Monographie du genre *Trachelomonas* Ehr. *Thèse Paris*.
- DRAGESCO, J., 1952 a. — The mucoïd trichocysts of Flagellates and Ciliates. *Proc. Soc. Protozool.*, V, 5, p. 15.
- DRAGESCO, J., 1952 b. — Le Flagellé *Oxyrrhis marina*, Cytologie, Trichocystes, position systématique. *Bull. Micr. Appl. (Paris)*, 3, pp. 148-157.
- DRAGESCO, J. et HOLLANDE, A., 1964. — Sur la présence de trichocystes fibreux chez les Péridiniens ; leur homologie avec les trichocystes fusiformes des Ciliés. *C.R. Acad. Sc. Paris* (sous presse).
- ENTZ, G. et SEBESTYN, O., 1934. — Über ein *Gymnodinium* mit drei Geisseln. *Arb. Abt. Mug. Biol. Forsch. (Tihany)*, VII, pp. 19-56.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1913. — Sur les nématocystes et les trichocystes de *Polykrikos*. *Bull. Soc. Zool.*, T., 38, pp. 289-290.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1950. — Rythme de marée d'une *Chromulina* psammobie. *Bull. Biol. France Belgique*, 84, pp. 207-214.
- GADRAS, R., 1960. — Sur quelques microbiocénoses psammiques. Diplôme Et. Sup. (manuscrit) Paris.
- GRASSÉ, P.P., 1952. — Protozoaires, Généralités. *Traité de Zoologie*, V.I., Paris, 1071 pp., éd. Masson.
- GRASSÉ, P.P. et DRAGESCO, J., 1956. — L'ultrastructure du chromosome des Péridiniens et ses conséquences génétiques. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 245, pp. 2447-2452.
- HERDMAN, E.C., 1921. — Notes on Dinoflagellates and other organisms causing discolouration of the sand at Port-Erin. *Trans. of the Liverpool Biol. Soc.*, XXXV, pp. 59-64.
1922. — Ibid. II. — XXXVI, pp. 15-30.
- 1924 a. — Ibid. III. — XXXVIII, pp. 58-64.
- 1924 b. — Ibid. IV. — XXXVIII, pp. 75-840.
- HOLLANDE, A., 1942. — Etude cytologique et biologique de quelques Flagellés libres. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 83, pp. 1-268.
- HOVASSE, R., 1933. — Quelques données nouvelles sur *Polykrikos hartmani*. *Bull. Soc. Zool.*, LVIII, pp. 353-356.
- HOVASSE, R., 1951. — Contribution à l'étude de la cnidogenèse chez les Péridiniens. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 87, pp. 219-334.
- HULBURTH, E.M., 1925. — The Taxonomy of unarmored Dinophyceae of shallow embayments of Cape Cod, Mass. *Biol. Bull.*, 112, pp. 189-219.

- HÜBER-PESTALOZZI, G., 1950. — Das Phytoplankton des Süßwassers *Schweizerbartische Verlag, Stuttgart*, 3, 310 pp.
- KOFOÏD, C.A. et SWEZY, O., 1921. — The Free Living Unarmored Dinoflagellatae. *Mém. Univ. Calif.*, 562 pp.
- KOFOÏD, C.A. et SKOGSBERG, 1928. — The Dinoflagellata: The Dinophysidae. *Mem. Comp. Zool. (Harvard Col.)*, 51, 766 pp.
- KRÜGER, F., 1954. — Bemerkungen über Flagellaten-Trichocysten. *Arch. f. Protistenk.*, 83, pp. 321-333.
- LECAL-SCHLANDER, J., 1951. — Recherches morphologiques et biologiques sur les Coccolithophorides nord-africains. *Ann. Inst. Océan.*, XXVI, pp. 255-362.
- LEEDALE, G.F., 1958. — Nuclear structure and Mitosis in the Eugleninae. *Arch. f. Mikrobiologie*, 32, pp. 32-64.
- MAGNE, F., 1952. — Sur la cytologie d'une Chrysophycée marine vivant en aquarium, *Ochrosphaera neapolitana* Schussing. *Rev. Gén. Botanique*, 59, pp. 1-10.
- MAGNE, F., 1954. — Les Chrysophycées marines de la Station Biologique de Roscoff. *Rev. Gén. Botanique*, 61, pp. 1-27.
- PARKE, M. et BALLANTINE, D., 1957. — A new marine Dinoflagellatae *Exuviella mariae-lebouriae*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 36, pp. 643-650.
- PAULSEN, O., 1949. — Observations on Dinoflagellates. *Det. Kong. Danske Viedensk. Selsk. Biol. Skriften*, VI (4), pp. 1-67.
- PENARD, E., 1891. — Les Péridiniacées du Léman. *Bull. Soc. Bot. Genève*, 6, pp. 1-63.
- SCHILLER, J., 1930. — Coccolithineae in Dr L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Akademische Verlag, Leipzig.
- SCHILLER, J., 1937. — Dinoflagellatae (Peridineae) in Dr L. Rabenhorst's Kryptogamen - Flora, Akademische Verlag, Leipzig (vol. I : 167 pp. ; vol. II : 590 pp.).
- SKOCZYLAS, O., 1959. — Über die Mitose von *Ceratium cornutum* und einiger anderen Péridineen. *Arch. f. Protistenk.*, 103, pp. 193-229.
- THOMPSON, R.H., 1947. — Fresh-Water Dinoflagellates of Maryland. *State of Maryl. Board of Nat Res.*, 67, pp. 1-68.
- THOMPSON, R.H., 1950. — A new Genus and New Records of Fresh-water Pyrrophyta in the Desmokontae and Dinophyceae. *Lloydia*, 13, pp. 277-299.
- WOŁOSZYŃSKA, J., 1920. — Dinoflagellatae Polskiego Bałtyku i Blot nad Piásnica. *Arch. Hydrob. Rybact.*, 3, pp. 153-278.