

Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 43 (1917-1918)

Artikel: Recherches sur le développement des cestodes
Autor: Rosen, Félix
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-88609>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 10.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES CESTODES

1. Le cycle évolutif des Bothriocéphales

Etude sur l'origine des Cestodes et leurs états larvaires

par

Dr Félix ROSEN

Laboratoire de zoologie de l'Université de Neuchâtel



INTRODUCTION

Les recherches présentées dans ce mémoire font la suite de mes « Recherches expérimentales sur le cycle évolutif du *Dibothriocephalus latus* », travail paru il y a une année dans ce même bulletin. Les recherches en question ont élucidé le développement de ce parasite, en établissant l'existence de deux hôtes intermédiaires, dont le premier est : *Cyclops strenuus* ou *Diaptomus gracilis*.

Une fois le cycle d'un des Bothriocéphales élucidé, il était évident que l'évolution des autres espèces¹ s'effectue de même par une triple migration. Le premier hôte intermédiaire pouvait être d'une espèce ou d'un genre différent, mais son existence était hors de doute. En effet, le développement embryonnaire de tous les Bothriocéphales aboutit au stade homologue d'une coracidie ; le développement ultérieur devrait donc correspondre. Si je me suis intéressé, malgré cette certitude, à leur évolution, j'ai eu d'autres raisons : par la mise en lumière des procercoïdes des différents Bothriocéphales, j'avais l'espoir d'établir entre eux des relations intéressantes et de pouvoir les comparer avec les stades inter-

¹ des Bothriocéphales segmentés.

médiaires des autres cestodes. La suite a pleinement justifié mes prévisions. Et quoique ces recherches soient loin d'être accomplies, je veux néanmoins donner déjà un aperçu sommaire des résultats obtenus.

L'exposé de mes expériences commencera par la nouvelle description du cycle évolutif du *D. latus*. On remarquera que la morphologie de l'oncosphère, du procercoïde et du plérocercocœide se présentera sous un autre aspect. Le développement du procercoïde en plérocercocœide, accompagné de nouveaux détails œcologiques, sera exposé de même pour la première fois. En plus, je donnerai ici les raisons méthodologiques qui ont dirigé mon travail.

A mon grand regret, je suis obligé de déclarer nulle et non avenue la publication sur le même sujet, parue il y a une année¹, à cause des faits exposés dans l'annexe.

Quelques mots de reconnaissance à ceux qui m'ont aidé à mes recherches.

Avant tout, je veux exprimer ma profonde gratitude à M. le prof. O. FUHRMANN, qui m'accueillit avec une large hospitalité dans son laboratoire. Je n'ai pas besoin d'ajouter combien de précieux conseils et d'importantes indications ont accompagné cette hospitalité. Mais je veux souligner le fait que, grâce à la bienveillance que M. FUHRMANN m'a témoignée, le laboratoire de zoologie de Neuchâtel est devenu mon second foyer.

Les dessins, qui accompagnent ce travail et dont la beauté rivalise avec l'exactitude, sont dus au crayon de M. TH. DELACHAUX, que je remercie chaleureusement.

Je remercie encore M. A. MONARD, l'assistant au laboratoire, qui a eu l'obligeance et la patience de me prêter son concours pour la rédaction française de ce mémoire.

Si, malgré les temps difficiles, j'ai pu jouir d'un matériel énorme et varié pour mes recherches et expériences, c'est grâce à M. Ch. SEINET, auquel j'exprime toute ma gratitude.

¹ Le cycle évolutif du *Dibothriocephalus latus*. Recherches expérimentales et observations par C. JANICKI et F. ROSEN. Bull. soc. neuch. sc. nat., t. XLII, 1917.

HISTORIQUE

Tout récemment encore, le cycle évolutif des bothriocéphales était un problème. Pourtant l'histoire de leur développement a attiré depuis longtemps l'attention des savants. L'objet principal de leurs recherches était le *Dibothriocephalus latus*, en sa qualité de parasite de l'homme. Cependant, ces nombreuses recherches n'ont apporté de lumière qu'en un point : en établissant que le *D. latus* passe dans l'homme, le chien et le chat par l'ingestion de poissons, dont plusieurs espèces sont de sûrs porteurs de son scolex, le plérocercœide. Mais la manière dont ces poissons se trouvaient infectés, ou, autrement dit, le chemin pris par les embryons hexacantes pour se développer ultérieurement, restait inconnu.

Un grand nombre d'investigations n'aboutirent à rien ; soit qu'on cherchât à infecter les poissons par les embryons hexacantes, soit que l'on se basât sur la supposition de l'existence d'un premier hôte intermédiaire — les recherches restèrent infructueuses. Et, jusqu'à ce jour, l'histoire du développement des autres bothriocéphales est également demeurée un problème, certains cas étant même aujourd'hui moins connus.

Après maintes investigations, je suis arrivé, grâce à des recherches expérimentales, à résoudre ce problème, en découvrant le *premier* hôte intermédiaire. Il me fut alors possible d'observer le développement de l'oncosphère, qui aboutit dans ce premier hôte au stade, que j'ai nommé *procercoïde*. En infectant ensuite les poissons de ces procercoïdes, je pus alors suivre leur développement en plérocercœide et fermer ainsi le cycle évolutif des bothriocéphales.

Arrivé au but après tant de recherches infructueuses, il me semble opportun de tracer en quelques lignes leur histoire, — d'éclaircir ainsi le problème et d'en rendre la solution plus compréhensible.

* * *

Les bothriocéphales ne furent décrits et distingués des ténias qu'à la fin du XVI^{me} et dans le courant du XVII^{me} siècle. Déjà à la fin du XVIII^{me}, avant même que les recherches d'anatomie pure arrivent à leurs fins, fut exécutée

la première expérience helmintologique dans le but d'élucider le développement de ces parasites.

En 1790, le Danois ABILDGAARD, dépassant de beaucoup son temps, put démontrer le développement *partiel* d'un bothriocéphale. Il s'agissait d'un parasite d'oiseau, le *Schistocephalus dimorphus* dont l'épinoche héberge le plérocercœide. Au lieu de se livrer aux spéculations d'usage dans ce temps-là sur la *generatio equivoqua* des cestodes, ABILDGAARD, saisissant *expérimentalement* le problème, démontra que le parasite hébergé par l'épinoche se développe en un ver adulte dans l'intestin des oiseaux. CRÉPLIN confirma cette expérience en 1829, et quand V. SIEBOLD, en 1835, eut découvert l'oncosphère des ténias, CRÉPLIN réussit alors à élever dans l'eau les embryons d'un bothriocéphale (*Bothrioccephalus ditremus*) qu'il nomma « infusorielle Junge » (1837). Il constata encore que ces embryons, contrairement à ceux des ténias, ont des coques munies d'un couvercle, et que les embryons de ces derniers ne se développent pas dans l'eau. Il ressort du travail de WAGENER¹ que CRÉPLIN fut aussi le premier à connaître et à élever les « larves ciliées » des Ligules et des Triaenophores. *Les deux faits principaux du développement des Cestodes étaient ainsi découverts* et permettaient de nouvelles recherches : d'un côté les embryons hexacantes (oncosphères ou « larves ciliées »), se développant des œufs des Cestodes, et de l'autre un stade intermédiaire, devant être transporté dans un autre animal pour s'y développer en un adulte à organes sexuels mûrs. Mais un temps considérable s'écoula jusqu'à ce que ces faits fussent reconnus.

C'est seulement en 1847 et en 1850, grâce aux recherches de E. BLANCHARD et P.-Y. VAN BENEDEN que l'on a commencé à envisager le développement des Cestodes comme comportant deux hôtes successifs. Par des *observations* détaillées sur les Cestodes des poissons, tous deux parvinrent à la conviction que le développement de ces parasites s'effectue au cours de migrations successives dans des animaux différents. Mais la nature même de leurs recherches, *purement d'observations*, ne leur fournissant pas de preuves tangibles, empêchait toute certitude. Il restait trop de lacunes pour mettre fin aux controverses.

Il a fallu les expériences classiques de KÜCHENMEISTER (1850-1860) pour élucider la question et faire ressortir en

¹ Die Entwicklung der Cestoden, 1854.

même temps, que l'expérience helminthologique est le moyen fondamental des recherches sur le développement des Cestodes. Grâce à ses expériences, la migration des Cestodes d'un animal à un autre fut reconnue comme la condition normale de leur développement, et, depuis, cette donnée est devenue une acquisition certaine de la science. Et c'est KÜCHENMEISTER lui-même qui a montré le chemin à suivre pour élucider le développement des Bothriocéphales. Les observations sur un bothriocéphale des ours blancs, sur la répartition géographique du *D. latus* et la nourriture des hôtes qu'il fréquente, l'amènèrent à conclure que les scolex de ce parasite doivent exister dans les poissons (1861). Et même il émit la supposition que le *Dibothriocephalus latus* se développe à l'instar des autres Cestodes dans deux hôtes intermédiaires successifs (1878) ¹.

Dès lors, la plupart des recherches sur le développement des bothriocéphales furent restreintes à celles du *D. latus*, et dès lors l'histoire du problème des bothriocéphales n'est presque plus que l'histoire des recherches sur le développement de ce parasite.

Parmi les savants qui étudièrent cette question, il faut nommer en premier lieu SCHUBART qui, en 1850, réussit à élever les embryons hexacantes du bothriocéphale de l'homme. Puis, en 1859, après les expériences de KÜCHENMEISTER, un médecin de Saint-Pétersbourg, KNOCH, essaya de résoudre le problème.

Ignorant la découverte de SCHUBART, il réussit à élever les embryons du *D. latus* et entreprit ensuite une série de recherches pour en reconnaître le sort ultérieur. Il tenta d'abord, mais sans succès, d'infecter avec ces embryons toute une série d'animaux aquatiques, crustacés, insectes, amphibiens, et surtout des poissons, trouvant dans ces derniers une quantité de scolex de bothriocéphales. Puis il tâcha d'infecter des chiens et des chats avec ces scolex ² et conclut que le résultat était négatif, voyant après un certain temps que le chien ne rendait pas de cucurbitains !!! ³. L'infection des poissons par les embryons hexacantes (« larves ciliées ») et celle des chiens par les scolex des bothriocéphales ne lui ayant pas donné de résultats, KNOCH conclut que les

¹ Die Parasiten des Menschen, p. 246.

² Ces scolex provenaient de la cavité coelomique et de la *paroi stomacale* de *Lota vulgaris*.

³ Les connaisseurs du problème verront combien KNOCH était près de la solution partielle du problème.

bothriocéphales devaient, à l'encontre des autres Cestodes, accomplir leur développement depuis l'embryon jusqu'à l'adulte dans le même animal. Les expériences qu'il entreprit alors sur les chiens, dans cet ordre d'idées, semblèrent confirmer ses suppositions, car il retrouva dans le sujet quelques bothriocéphales. Mais ses démonstrations étaient fort sujettes à caution, ses expériences étant conduites sans la rigueur nécessaire et ses observations présentées sans le sens critique le plus élémentaire. Un hôte intermédiaire étant déjà connu chez quelques bothriocéphales (*Schistocephalus dimorphus* et *Trianophorus nodulosus*), et KNOCH même ayant découvert des scolex de Bothriocéphales dans les poissons¹, il est étonnant que les affirmations de cet auteur aient tout de même trouvé une adhésion chez quelques savants, quoique plusieurs, et parmi les plus compétents, demeurassent sceptiques.

La question du développement des bothriocéphales restait donc ouverte². LEUCKART chercha alors à contrôler expérimentalement les assertions de KNOCH et essaya sans aucun résultat d'infecter de jeunes chiens, et de s'infecter lui-même, avec des embryons et des « larves ciliées ». Puis, certain de l'existence d'un hôte intermédiaire, il tenta d'infecter, avec ces mêmes « larves », de jeunes truites, mais en vain, car, malgré le nombre immense des embryons et larves ciliées employées, il ne trouva aucune trace d'infection. A cette époque, des stades intermédiaires de *Caryophyllaeus* ayant été découverts chez les Tubificides, LEUCKART supposa que l'hôte intermédiaire des Bothriocéphales devait être recherché non dans les Poissons, mais chez des Invertébrés (1876). Les recherches de VOGT (1878) sur les *Mollusques*, *Gammarus*, *Cyclops*, *Daphnies* et *larves d'insectes* n'aboutirent à rien de positif. Et VOGT mentionna une croyance populaire des riverains du Léman, que le parasite est transmis à l'homme par les poissons, ajoutant que quelques-unes de ses observations semblaient confirmer la chose.

Enfin, en 1882, MAX BRAUN soumit à une analyse approfondie les scolex des Bothriocéphales trouvés dans les poissons et réussit ensuite de ses expériences à démontrer que par l'ingestion de ces scolex l'homme, le chien et le chat acquièrent le parasite en question. Il établit que les hôtes intermédiaires du *D. latus* sont les *Esox*, les *Lota* et les *Perca*,

¹ Scolex ressemblent fortement à la tête de *Dibothriocephalus latus*.

² Les recherches de BERTOLUS, parues simultanément avec celles de KNOCH, n'ont pas donné plus de résultats.

découverte confirmée peu après par des expériences faites en Italie, en Suisse et au Japon.

Toute l'attention des savants fut désormais fixée sur le mode d'infection du poisson. KNOCH et LEUCKART avaient déjà tenté d'infecter des poissons avec des « larves ciliées », mais sans résultat. La découverte certaine du poisson comme hôte intermédiaire du *D. latus* incita alors LEUCKART à de nouvelles expériences cette fois sur des brochets, mais toujours en vain. De même, peu de temps après (1885), SCHAUINSLAND chercha, mais sans y réussir, à infecter des lottes ; ce fut le dernier essai¹. Depuis lors, le problème n'avança pas ; la supposition que peut-être le Bothriocéphale se développe successivement dans deux hôtes intermédiaires fut abordée ici et là, puis de nouveau abandonnée ; en un mot, on errait dans l'obscurité.

MATÉRIEL D'EXPÉRIENCE

Le Coracidium

Le matériel nécessaire à mes expériences se composait forcément des embryons hexacantes sortis de l'œuf. Je veux donc donner un aperçu des moyens d'obtenir ce matériel et quelques détails sur l'organisation de la larve.

Le développement des « œufs » de Bothriocéphales permet de distinguer deux groupes de ces parasites ; les uns dont les embryons ne se développent qu'après leur arrivée dans l'eau, et les autres dont le développement embryonnaire s'accomplit déjà dans le corps maternel.

L'embryon des espèces du premier groupe se compose : 1° d'une coque épaisse, munie d'un couvercle polaire ; 2° d'un grand nombre de cellules vitellogènes sous-jacentes ; 3° de l'œuf proprement dit enveloppé de ses cellules. Le développement embryonnaire, au cours duquel la cellule ovulaire, par divisions successives, donne naissance à un embryon couvert de cils vibratiles, commence dès que l'œuf est arrivé dans l'eau. Le développement accompli, l'embryon,

¹ A propos de recherches récentes de GALLI-VALERIO et JANICKI, voir l'annexe.

encore entouré de son enveloppe, éclot dans l'eau, et le tout se meut lentement grâce aux cils de l'enveloppe.

L'embryon des espèces du deuxième groupe se compose des mêmes éléments que celui du premier groupe. Seulement la coque en est mince, sans couvercle, et le vitellus est moins abondant.

Le développement embryonnaire s'accomplit dans l'utérus des proglottis. L'œuf, minuscule d'abord, grandit rapidement pendant que la coque s'amincit progressivement. A la fin du développement, c'est un embryon homologue à celui du premier groupe, mais il n'est pas cilié. Ces embryons, enveloppés de leurs coques, sont expulsés de l'hôte avec les excréments et arrivent dans l'eau.

Jusqu'à présent, les embryons du premier groupe étaient appelés « larves ciliées », tandis que ceux du deuxième groupe n'avaient pas eu de terme spécial. Je propose d'appeler ces deux genres du nom commun de *coracidium*¹.

Pour se procurer les coracidies nécessaires à l'expérience, il faut naturellement avoir à sa disposition des parasites adultes. On se les procurera dans les Poissons, sauf le *D. latus* et quelques autres ; par la macération des proglottides, les œufs seront libérés en quantités inouïes. Mais tandis que dans les espèces du deuxième groupe on obtiendra des coracidies déjà développées enfermées dans leur coque, on n'obtiendra dans les espèces du premier groupe que des « œufs » non développés. Ceux-ci devront donc être élevés dans l'eau. La vitesse de leur développement dépendant de la température (DONADIEU) et de la teneur en oxygène (LEUCKART), on pourra l'accélérer en les cultivant dans des récipients plats (plaques de Petri, par exemple), favorisant l'oxygénisation de l'eau et en les exposant à une température douce (16-20°). Dans ces conditions, on obtient des coracidies après huit à quinze jours d'élevage. Les « œufs » du *D. latus* et des Ligules, par exemple, sont plus difficiles à obtenir, car ils habitent le premier l'homme, les seconds les oiseaux sauvages. Dans ce cas, si l'on ne peut se procurer un ver adulte, on tentera d'obtenir les « œufs » en traitant les excréments (DONADIEU - *Ligula*², JANICKI - *D. latus*). Ce dernier procédé se base sur le fait que, contrairement aux œufs des Ténias, ceux des Bothriocéphales sont expulsés du

¹ Coracidium = Κοραδίον = petite fille ; voir partie générale p. 287.

² Pour obtenir les « œufs » de Ligules on infecte tout simplement des canards domestiques.

proglottis déjà dans l'hôte et sortent disséminés dans les excréments. A cause de leur poids spécifique élevé, on peut les séparer du reste des excréments par des lavages et décantations successifs ; le résidu de ces opérations se composera en grande partie d'« œufs » de Bothriocéphales. On dispose ce résidu dans les plaques de Petri et on le traite comme dans le cas précédent¹. Ce procédé de lavage des excréments donne, à vrai dire, des résultats tout à fait satisfaisants ; toutefois, si on peut se procurer des proglottis mûrs, on arrivera à des résultats tout aussi satisfaisants, avec combien plus de facilité et de propreté.

Le cycle évolutif du *Dibothriocephalus latus*.

Dans la partie historique (cf. aussi l'annexe) de ce mémoire, on a pu voir que le problème des Bothriocéphales demeurait obscur. Leur coracidie se développe-t-elle directement dans le poisson en plérocercœide, ou bien existe-t-il deux hôtes intermédiaires ? Les deux questions, les deux possibilités ont dû être abordées.

Il fallut élucider d'abord la première question. Après tant de tentatives précédentes, demeurées vaines, une rigoureuse minutie pouvait seule en justifier de nouvelles. C'est dans cet esprit que j'entrepris une série de recherches qui commencèrent avec le *D. latus*.

1. *Tentatives d'infection directe des poissons par les Coracidies*

(Novembre 1916-avril 1917)

Presque toutes les espèces de poissons connues comme porteurs du plérocercœide du *D. latus* furent soumises à ces expériences :

1. *Trutta fario* ; 2. *Salmo salvelinus* ; 3. *Esox lucius* ; 4. *Perca fluviatilis* ; 5. *Lota vulgaris*.

¹ L'élevage des coracidies, dans ce cas, dure un peu plus longtemps. (20 jours environ.)

Tous ces poissons étaient de jeunes exemplaires de 5 à 15 cm. de longueur, dont l'âge variait de quelques mois à une année. Ils furent installés dans dix aquariums, sans aucun appareil d'aération de l'eau, mais richement munis de plantes leur assurant l'oxygène nécessaire.

Deux tentatives d'infection des poissons avec les coracidies furent entreprises en novembre et décembre 1916 pendant dix jours chacune. Pour augmenter la possibilité d'infection, je ne me suis pas seulement contenté de peupler l'eau des aquariums de quantités considérables de coracidies, mais j'ai employé les procédés suivants :

Les coracidies écloses dans des récipients plats se rassemblent à la surface et se groupent à la périphérie du liquide. Je plaçai donc des poissons dans ces petits cristallisoirs, abondamment pourvus de coracidies, et je les y laissai jusqu'à ce que l'épuisement de l'oxygène les oblige à monter à la surface, vers la périphérie. Le contact avec les coracidies était ainsi assuré.

En même temps, je fus frappé du fait que la teneur en calcium varie considérablement de l'un à l'autre des différents lacs suisses. Ainsi le lac des Quatre-Cantons en est très pauvre, le Léman et le lac de Neuchâtel en sont riches. (Quatre-Cantons 7-9 mmg., Léman 170 mmg., Neuchâtel 135 mmg. par l.). Les poissons du lac des Quatre-Cantons n'étant pas, contrairement à ceux des lacs romands, infectés de scolex de bothriocéphales, je pensai à un rapport possible entre cette richesse en chaux et l'existence des plérocercoides, *ces derniers étant munis de nombreux corpuscules calcaires*.

J'ajoutai même dans quelques aquariums du chlorure et du carbonate de calcium pour *maintenir* approximativement une teneur en chaux égale à celle de l'eau du lac de Neuchâtel. Mais des analyses et des renseignements chimiques concernant les différents lacs de la Suisse et de l'Italie septentrionale, recueillis à Lausanne par l'intermédiaire de MM. Galli-Valerio et Janicki, ne donnèrent que des résultats contradictoires. Il fallut donc abandonner cette supposition.

Les examens de poissons qui suivirent ces essais d'infection directe furent faits avec un soin minutieux. Pendant les trois semaines suivantes, les intestins des poissons furent d'abord examinés à l'état frais. Ensuite le canal digestif entier, coloré par l'hémalun, fut monté en préparations totales. Comme *ultima ratio*, j'ai employé *des coupes de paraffine*. Après trois mois de pareilles recherches, le résultat fut ex-

traordinairement pauvre. Ici et là, une formation suspecte pouvait à la rigueur être prise pour une oncosphère en développement, mais bientôt il me fallut reconnaître que ce rayon d'espoir n'était qu'un mirage. •

Ces trois mois d'essais d'infection écoulés et l'examen des intestins n'ayant même pas donné un point d'appui pour une infection effective, je me décidai à commencer l'examen de la cavité générale et de la musculature des poissons. Il était après tout possible que, malgré toute apparence, un autre chemin d'infection existât, un lieu de prédilection par exemple, qui permettait aux coracidies de pénétrer quand même dans les poissons pour s'y développer jusqu'au stade de plérocercœide. J'examinai donc la cavité générale et la musculature des poissons *à l'état frais d'abord* ; puis *toute* la musculature fut colorée et montée en préparation. Il va de soi que les autres organes des poissons, branchies, peau, etc., furent aussi l'objet d'un examen attentif.

*Malgré tous les soins apportés à ces recherches, la longue durée des expériences et les conditions particulièrement favorables dans lesquelles furent tentés les essais d'infection directe des poissons, le résultat fut négatif*¹.

2. Recherches d'un deuxième hôte intermédiaire

(Mai-juillet 1917)

Il ne restait donc qu'à chercher la solution du problème en supposant un cycle évolutif à deux hôtes intermédiaires, inconnu jusqu'ici chez les Cestodes, c'est-à-dire l'existence d'un autre groupe d'animaux dans lesquels la coracidie pénètre d'abord, s'accroît et se développe ensuite jusqu'au jour où elle peut à son tour infecter les poissons, connus comme porteurs de plérocercœides. Les espèces dans lesquelles on trouve les plérocercœides étant très carnassières, je supposai que ce premier hôte intermédiaire pouvait fort bien être un poisson blanc. L'infection directe des poissons indiqués plus haut paraissant de moins en moins probable, je commençai, en décembre 1916 déjà, des essais d'infection de divers poissons blancs (*Abramis brama*, *Alburnus lucidus*, *Leuciscus rutilus*). Mais des recherches très exactes semblables aux premières ont montré que je m'engageais dans

¹ Malgré ces recherches, les résultats obtenus ne me parurent pas absolument probants. Un léger doute persista jusqu'au jour où le problème fut définitivement résolu.

une mauvaise voie. Les poissons blancs éliminés ainsi du cercle des possibilités, il fallait chercher le premier hôte intermédiaire parmi les divers Invertébrés servant de nourriture à nos poissons.

Quoique les expériences et les recherches sur les Invertébrés fussent plus simples à mener à bien, le nombre considérable d'espèces à examiner pouvant toutes fort bien entrer en ligne de compte, rendait au premier abord la tâche des plus ardues et le problème singulièrement compliqué.

Il n'existait pas, à vrai dire, de ligne directrice. Personne jusqu'ici n'avait émis de supposition à ce sujet ; *aucun fait* même ne permettait d'en faire. Seule une considération générale me vint en aide et donna un plan et une orientation à mes recherches : On sait en effet que les parasites, surtout dans les stades intermédiaires, sont des organismes ayant rarement comme hôtes *plusieurs* espèces animales. Cependant, si le cas se présente, les divers hôtes appartiennent généralement à des espèces très voisines. Partant de ce principe, il a fallu déterminer la nature des aliments envisagés comme *communs* à tous les poissons connus comme porteurs de plérocercoides. Ce procédé devait donner quelques lignes directrices, naturellement générales, mais tout de même importantes. Ne pas être obligé d'expérimenter sans aucune orientation était déjà un soutien appréciable pour les recherches, un appui moral pour l'expérimentateur.

Toutefois, en face de cette situation difficile, accrue encore par les dimensions minimales de la coracidie (48 μ), il semblait indiqué de chercher un autre point de départ. En partant des faits connus : du poisson et de la « larve » du bothriocéphale qu'il contient, on pouvait essayer d'arriver à la solution du problème. En effet, la réflexion a pu suggérer qu'en partant du plérocercocide connu, on devait, en examinant les poissons, arriver à découvrir son origine. BRAUN déjà indiqua cette voie en interprétant les parasites de la paroi stomacale du poisson, découverts par KNOCH, comme étant des plérocercoides de *D. latus* en migration. Il semblait donc, au premier abord, que la meilleure méthode de recherches était de remonter ce chemin de migration. Mais jusqu'où ? *Là résidait toute la difficulté*. Comme on s'en souvient, mes recherches sur l'infection du poisson par la coracidie ont apporté une base solide à la supposition qu'il existe deux hôtes intermédiaires. Découvrir ce premier hôte, et le parasite qu'il abrite, était dès lors le but d'une recherche intégrale. La tâche consistait donc à poursuivre le plérocercocide de la

paroi stomacale jusqu'à l'intérieur du canal intestinal *et là le retrouver dans son hôte*. Mais un peu de réflexion m'a montré qu'en comparaison avec le premier, ce chemin n'était pas rationnel.

Qu'on réfléchisse ! Mes expériences avaient déjà abouti à la constatation que l'hôte intermédiaire devait être recherché parmi les invertébrés, animaux qui, par milliers, constituent l'aliment *quotidien* des poissons. D'autre part, le nombre des plérocercoides trouvés dans les poissons est relativement petit (de 0 à 30). En prenant 5 comme moyenne, et en comparant ce nombre avec celui des animaux — hôtes intermédiaires possibles qui ont servi de nourriture au poisson — on constatera combien sont rares les hôtes infectés du parasite recherché. Trouver ce parasite dans l'intestin même doit être une rareté, le trouver là *encore dans son hôte*, — une rareté exceptionnelle¹. Aussi je me décidai à suivre le chemin difficile des expériences éliminatoires plutôt que celui de l'observation directe des poissons qui semblait à première vue promettre le succès.

Le chemin choisi, je cherchai à soumettre la nourriture des poissons en question à une analyse. Me basant sur le fait mentionné que les hôtes intermédiaires à chercher devaient être de la même espèce ou tous d'espèces voisines, je cherchai à établir la nourriture *commune* à tous ces poissons. De précieux renseignements me furent communiqués par M. le professeur FUHRMANN, et les données de la littérature spéciale me fournirent des points de repère importants, quoique je m'aperçus bientôt qu'il subsistait encore des lacunes dans ce domaine. Ajoutons encore que la nourriture varie suivant l'âge du poisson et que l'influence possible de l'âge sur *l'infection* était ignoré. Tout au plus pouvait-on déduire, du fait que l'on n'a pas trouvé de plérocercoides de moins de 6 mm. dans les poissons, que l'infection doit se faire pendant son jeune âge (supposition qui ne s'est d'ailleurs pas justifiée). En se basant sur nos connaissances actuelles de la nourriture des jeunes poissons, je dressai une table des espèces animales les plus connues leur servant de nourriture. Il en ressortit que quatre groupes d'animaux, pouvant

¹ La suite a donné raison à mes réflexions. Après avoir découvert les hôtes intermédiaires, mes recherches ultérieures m'ont obligé d'examiner, dans un autre but il est vrai, des milliers de ces hôtes et des milliers d'intestins de poissons ; jamais je n'ai découvert le procercoïd ni dans les hôtes, ni dans l'intestin même du poisson.

être considérés comme nourriture *commune* des poissons en question, entraient en ligne de compte. Ce sont :

- 1° le plancton ;
- 2° les larves d'insectes (chironomides et *Corethra*) ;
- 3° les Gammarides ;
- 4° les Oligochètes.

Ces quatre groupes devaient, avant tout, être soumis aux expériences. Le procédé était clair et simple. Chacun d'eux devait être soumis à un essai d'infection, et, si les résultats étaient négatifs, être éliminé pour faire place à un autre groupe. J'espérais, par ce procédé d'élimination, sinon tomber directement sur l'hôte intermédiaire, du moins rétrécir peu à peu le cercle des possibilités et approcher de plus en plus de la solution.

Selon leur habitat, les quatre groupes en question pouvaient être divisés en deux sections : 1° les animaux de fond ; 2° le plancton.

Par laquelle fallait-il commencer ? Les faits parlaient tantôt pour l'une, tantôt pour l'autre. En prenant en considération l'organisation, le genre de vie et le caractère pélagique de la

Coracidie

il semblait au premier abord plausible de rechercher le premier hôte intermédiaire parmi les organismes du plancton se rapprochant biologiquement le plus de la coracidie. Mais si, d'autre part, on se basait sur le genre de vie des

poissons

de graves objections se présentaient contre le plancton. En effet, un des poissons les plus infectés, la *Lota vulgaris*, animal de fond, ne semble pas se nourrir de plancton, alors que les corégones, mangeurs de plancton par excellence, ne sont en général pas connus comme porteurs de plérocercoides, — fait sur lequel KNOCH a déjà attiré l'attention. Les expériences sur le plancton faites par KNOCH d'abord, VOGT ensuite et JANICKI enfin, ont donné des résultats négatifs. Aussi commençai-je par les animaux de fond ¹.

¹ Le matériel employé pour ces recherches provenait du lac de Neuchâtel. Les gammarides furent pêchés à l'embouchure des ruisseaux exceptés les *Niphargus*, qui furent dragués à différentes profondeurs, de même que les larves d'insectes et les oligochètes.

a) *Expériences sur les animaux de fond.*

En premier lieu, les Gammarides furent soumis à l'expérience¹, puis les larves d'insectes, et enfin les Oligochètes. Dès le deuxième jour après l'essai d'infection, tous, sauf les Oligochètes, furent examinés de la façon suivante : la partie postérieure du corps était coupée, la partie antérieure soigneusement fendue ; la tête détachée du corps entraînait alors l'intestin qui est très fin et parfaitement transparent. Celui-ci était aussitôt soumis à un examen : à l'état frais d'abord, puis fixé et coloré, et finalement *emparaffiné et coupé*. Le reste du corps était toujours examiné à fond quoiqu'il présentât peu de chances de renfermer des oncosphères. Les résultats de ces recherches furent négatifs. Le dernier mot appartenait toujours aux coupes de paraffine, où aucune larve ne pouvait échapper à l'œil, et cependant le microscope ne révéla rien. Ici et là, on apercevait dans l'intestin une coracidie déjà attaquée par les sucs digestifs. Les jeunes Oligochètes, à cause de leur transparence parfaite, ne furent examinés qu'à l'état vivant, avec les mêmes résultats négatifs. (Les recherches en question furent poursuivies de fin mai à fin juin 1917.)

Les animaux de fond ainsi éliminés, je me tournai vers le plancton. M. le professeur FUHRMANN m'ayant alors indiqué que beaucoup de Copépodes sont les hôtes intermédiaires des Cestodes, ce renseignement m'encouragea à de nouvelles recherches. C'est ainsi que commencèrent, le 17 juin 1917, mes expériences sur le plancton qui furent heureusement couronnées de succès.

b) *Expériences sur le plancton.*

(17 juin-fin août 1917.)

Le matériel nécessaire fut pêché le 19 juin dans le lac de Neuchâtel, en partie près du bord, non loin des égoûts, en partie dans la région pélagique de la surface à une profondeur de 70 m. Il fut réparti dans des bocaux de 2 et 4 litres

¹ JANICKI m'avait indiqué que les intestins des lottes regorgent surtout de *Gammarus* et d'*Asellus* ; c'est pourquoi je choisis le *Gammarus* en premier lieu (l'*Asellus* n'habite pas le lac de Neuchâtel).

et, du 19 au 25 juin, le plancton ainsi réparti fut soumis à l'infection d'un très grand nombre de coracidies. Les recherches commencèrent le 20 juin avec les *Daphnia*, *Leptodora* et *Bytotrephes*, toujours sans résultat. Je commençai alors à considérer les Copépodes qui me causèrent au début une nouvelle déception. Une espèce littorale, le *Cyclops viridis*, qui ne craint pas les eaux sales et vit en abondance à l'embouchure des égouts, semblait tout indiquée pour entrer en contact avec les coracidies et s'en « nourrir ». Les recherches, hélas ! donnèrent un résultat tout à fait négatif. Les coracidies étaient bien absorbées, mais retrouvées un peu plus tard à moitié digérées dans l'intestin. Les *Cyclops oithonoïdes*, *C. macrurus*, *C. vernalis* et *C. Leuckarti* donnèrent aussi des résultats négatifs.

Le 24 juin enfin, j'entrepris l'étude du *Cyclops strenuus*, espèce des plus communes et des plus répandues dans tous les lacs.

Tout d'abord, je ne remarquai rien de particulier. Les nombreuses gouttelettes de graisse qui remplissent le corps de ces crustacés empêchaient d'ailleurs une observation très détaillée. En faisant rapidement partir l'eau de dessous le couvre-objet, de sorte que par sa pression il écrasât légèrement l'animal en faisant sortir les gouttelettes de graisse, l'examen n'eut plus d'obstacle. Mon étonnement fut immense lorsqu'en examinant à un plus fort grossissement (Apochr. 3 mm. et Ocul. 8 Zeiss) quelques-unes de ces « gouttelettes graisseuses », je constatai que plusieurs n'étaient rien d'autre que des oncosphères, toutes déjà dans la cavité du corps du cyclops. L'un après l'autre, tous les exemplaires se montrèrent infectés et contenaient d'une à huit ou dix oncosphères. Il n'y avait plus aucun doute, je me trouvais en présence du premier hôte intermédiaire, ou en tous cas d'une espèce très voisine du véritable hôte. Il s'agissait d'être prudent avant d'affirmer trop catégoriquement que la solution définitive du problème était enfin trouvée, car les *Diaptomus gracilis* se révélèrent aussi infectés, moins souvent, mais tout aussi fortement que les *Cyclops strenuus*. Disons dès maintenant que ces deux espèces sont bien les premiers hôtes intermédiaires du *D. latus*. Mais avant de suivre le développement de l'oncosphère dans l'un d'eux, le *Cyclops strenuus*, examinons d'abord la coracidie elle-même.

a) **La Coracidie.**

La coracidie éclore se présente sous la forme d'une sphère très régulière de 40 à 42 μ de diamètre. Par un long séjour dans l'eau, elle se gonfle et atteint, 3 ou 4 jours après l'éclosion, 48 et même 55 μ . La coracidie se compose de deux parties : 1° l'oncosphère qui seule possède le pouvoir d'infection et forme plus tard le procercoïde ; 2° l'enveloppe embryonnaire qui disparaît après la pénétration de la coracidie dans l'hôte (fig. 1, pl. I).

L'oncosphère ¹ a 22 à 30 μ de diamètre. Elle se compose d'un nombre assez considérable de cellules (20 à 25 sur une coupe optique) enveloppées d'une fine membrane. Les limites des cellules ne peuvent être distinguées que fort difficilement sur le vivant. Seuls les noyaux sont clairement visibles. La plus grande partie de ces cellules sont des corps homogènes peu réfringents. *Pourtant 2 à 3 cellules se distinguent des autres par les granulations caractéristiques de leur plasma.* Ces granulations possèdent des mouvements de trépidation et de tournoiement, et j'attire ici déjà l'attention sur elles ². En un des points de l'oncosphère, caractérisé par une transparence plus grande des tissus, on remarque trois paires de petits crochets dont chacun mesure la moitié du diamètre de l'oncosphère. Ils se meuvent fortement et, au premier abord, on pense à la présence de fibrilles musculaires. Mais seule l'extrême contractibilité du plasma de l'oncosphère provoque ces mouvements. La position des crochets (fig. 1) est la suivante : la hampe est à l'intérieur, les crochets proprement dits sortent de l'oncosphère, en s'appuyant sur la membrane de celle-ci par la dent du milieu. L'oncosphère étant entourée de l'enveloppe embryonnaire, ces crochets s'enfoncent en retirant avec eux une partie de la membrane de l'oncosphère. Il se forme alors trois invaginations au-dessus des crochets, invaginations qui paraissent être tout d'abord des formations spéciales à l'intérieur de l'oncosphère.

Directement appliquée à l'oncosphère se trouve l'enveloppe embryonnaire. Elle présente un épithélium formé d'une seule couche de cellules alvéolaires dont les contours, ainsi que ceux des noyaux, ne sont que faiblement visibles. Cet épithélium est recouvert intérieurement et extérieurement par une membrane ; la *membrane extérieure est fortement*

¹ Je donne ici une description plus complète que dans mon premier travail.

² Voir « l'intestin rudimentaire des Cestodes », p. 279.

cutinisée et enveloppée d'une couche de granulations réfringentes. De la base de cette cuticule s'élèvent les cils vibratiles *partant des corpuscules basaux* ; ces cils traversent la cuticule et se prolongent librement à l'extérieur dans un rayon de 35 μ . Ils sont régulièrement distribués, tous de même longueur et au nombre de 600 environ.

b) Développement de l'oncosphère dans le premier hôte intermédiaire.

Après que la larve ciliée a pénétré dans le *Cyclops*, elle perd son enveloppe embryonnaire et l'oncosphère contractile cherche à se fixer sur les parois de l'estomac en y projetant vigoureusement la paire centrale de ses crochets. Par des contractions suivies et à l'aide des paires latérales de crochets, l'oncosphère se pousse lentement à travers la paroi intestinale jusqu'à ce qu'elle ait gagné la cavité générale où elle reste fixée par ses crochets à la paroi extérieure de l'intestin ; elle perd alors peu à peu sa contractibilité. Toute cette traversée s'est faite si rapidement que six heures après l'absorption des coracidies par le *Cyclops* il est rare d'en trouver encore dans l'intestin.

Le développement de l'oncosphère consiste tout d'abord dans une augmentation de taille pendant laquelle sa forme devient de plus en plus ovale. Dès le sixième ou huitième jour (la rapidité du développement est très irrégulière), l'oncosphère, qui mesurait au début 24 μ , a atteint 100 à 150 μ . Aussitôt qu'elle a atteint 200 μ , ce qui arrive du huitième au douzième jour, les principales transformations commencent à s'effectuer (fig. 2). Tout le corps montre alors un jeune tissu parenchymateux formé de petites cellules à gros noyaux. La membrane de l'oncosphère est transformée en cuticule et quelques rares corpuscules calcaires apparaissent çà et là ; les musculatures transversale et longitudinale commencent à se former.

Aux deux extrémités du corps apparaissent des formations différentes.

Le pôle caractérisé par la présence des crochets possède déjà un tissu plus clair et tout à fait homogène ; au cours du développement ultérieur, cette extrémité se détache peu à peu du reste du corps par un étranglement de plus en plus accentué, et lorsque la larve est âgée de 12 à 15 jours et mesure 0,35 à 0,40 mm., ce pôle prend la forme d'une sphère reliée au corps par un étroit pédoncule (fig. 2, pl. I). Cet

appendice sphérique terminal présente une forme à peu près identique à la forme de départ : l'oncosphère. Les seuls caractères qui le distinguent de l'oncosphère sont : la cuticule déjà fortement épaissie, une plus forte taille et la présence acci-

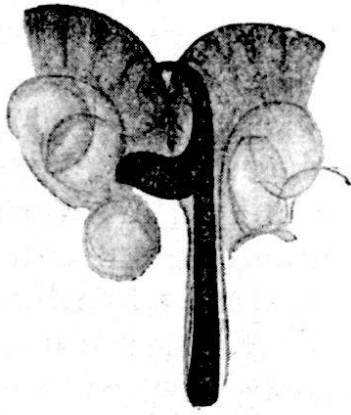


Fig. 1.

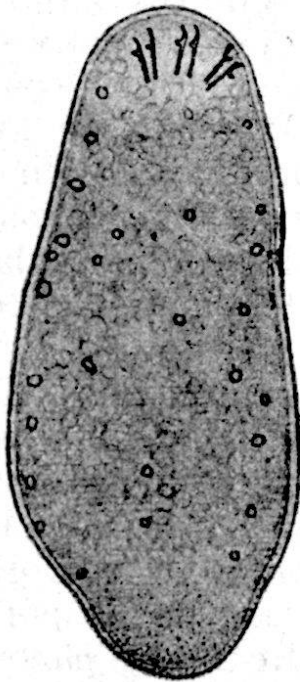


Fig. 2.

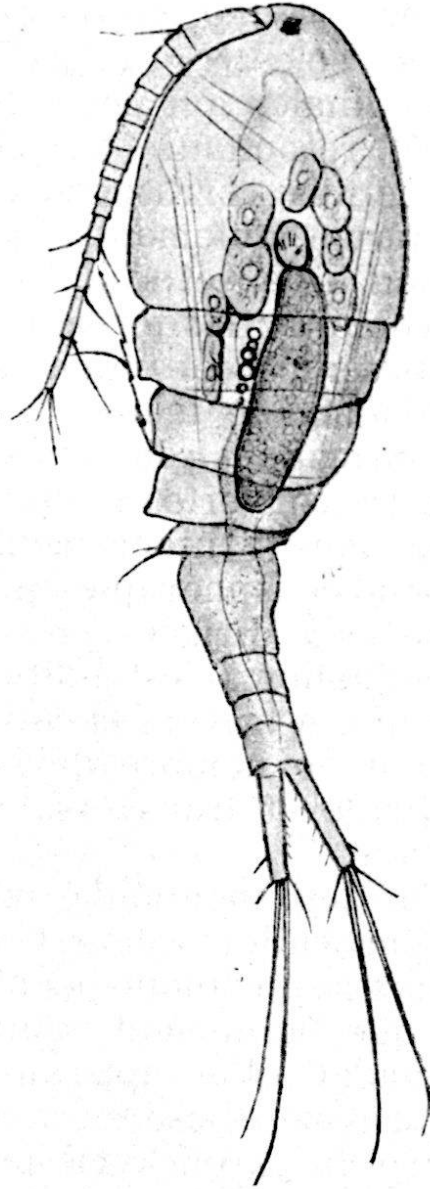


Fig. 3.

dentelle d'un ou deux corpuscules calcaires. On a l'impression d'une formation en voie de dégénérescence. Cet appendice sphérique reste longtemps sans changement et ce n'est qu'une dizaine de jours plus tard, lorsque la larve a atteint de 0,5 à 0,6 mm., que l'étranglement cuticulaire sépare complètement l'appendice du reste du corps ; l'appendice se dé-

compose alors peu à peu et les crochets de l'oncosphère, perdant leur appui dans ce tissu dégénéré, s'éliminent.

Examinons maintenant l'autre pôle de la larve, celui qui subit les transformations les plus considérables. Parallèlement au développement de l'appendice sphérique, on commence à distinguer au pôle opposé un tissu plus serré que dans le reste du corps et une musculature plus prononcée. La cuticule est déjà recouverte, mais, à cet endroit seulement, de fines soies (fig. 2) ; autour du pôle apparaissent des raies longitudinales qui ne tardent pas à s'accentuer et se laissent bientôt reconnaître comme des conduits glandulaires avec leur cellule correspondante. Le sommet même du pôle se transforme lentement. Une dépression d'abord faible s'accroît peu à peu et s'approfondit jusqu'à former une invagination conique ; les formations glandulaires disposées en rosace aboutissent à cet enfoncement. (Fig. 2, pl. I.)

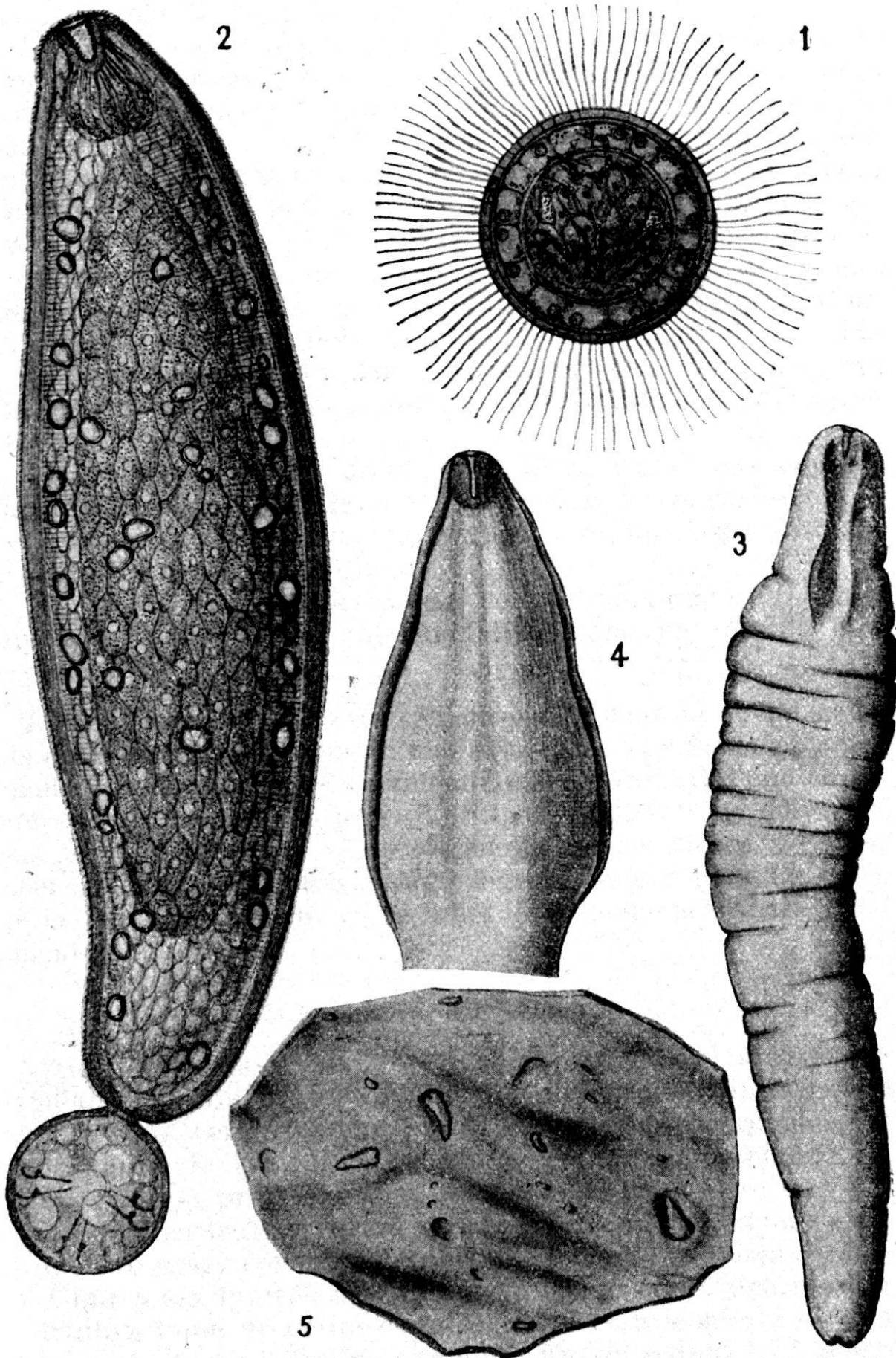
Pendant ce temps, le corps entier a subi d'importantes transformations ; la cuticule s'est renforcée considérablement et s'est recouverte presque entièrement de soies, qui sont plus fortes dans l'enfoncement terminal et plus petites près de l'appendice sphérique qui en est privé. Elles sont un peu recourbées, dirigées en arrière sur le corps, en avant dans l'invagination, c'est-à-dire en harmonie avec leur direction générale. A travers la cuticule, les corpuscules calcaires apparaissent en nombre déjà considérable ; la musculature longitudinale et transversale est déjà développée et en pleine fonction.

J'ai déjà mentionné la trouvaille remarquable de cellules très particulières dans l'oncosphère. Elles n'ont pris que peu de part au développement ultérieur de l'oncosphère et ne se sont que faiblement multipliées. A la fin du développement seulement, elles apparaissent en nombre ; on voit alors le parenchyme divisé en deux parties : une partie périphérique formée du parenchyme proprement dit et une *partie centrale composée de ces cellules particulières à gros corpuscules*. Cette masse centrale occupe à peu près les trois quarts du corps à partir de l'invagination. Elle est piriforme, sa partie

PLANCHE I. (Figures 1-4, d'après le vivant.)

1. Coracidium, qui vient d'éclore ($\times 600$).
2. Procercoïde extrait de la cavité coelomique du *Cyclops str.* 40 jours après l'infection ($\times 340$).
3. Plérocercocœle de la cavité coelomique du brochet ($\times 15$).
4. Le même. Tête vue de côté ($\times 45$).
5. Fragment de la paroi stomacale de la *Lota v.*, infecté des plérocercocœles d'âges différents ($\times 1, 5$).

I. *Dibothriocephalus latus*.



rétrécie vers l'invagination. La figure 2, pl. I, illustre cette courte description. (La nature de ces cellules sera soumise à un commentaire dans la partie générale.)

Tel est le développement de l'oncosphère dans son premier hôte intermédiaire. Il s'accomplit entièrement en deux ou trois semaines, et le parasite ainsi formé à partir de l'oncosphère qui mesurait $24\ \mu$, mesure maintenant 0,5 à 0,6 mm. Il est libre dans la cavité de son hôte (fig. 3) dans lequel il commence déjà à accomplir de légers mouvements qui s'accroissent de plus en plus avec le temps. Extrait de son hôte, il exécute de forts mouvements péristaltiques, de même que des déplacements assez considérables, l'invagination en avant. Il change continuellement de forme, passant de l'ovoïde à un ellipsoïde aplati, affectant même des contours très bizarres. L'invagination terminale s'invagine et se dévagine alternativement.

Un plus long séjour dans son hôte ne paraît pas amener d'autres modifications dans l'organisation du parasite qu'un accroissement de cellules particulières granuleuses formant la partie centrale de l'animal.

J'ai déjà nommé *procercoïde*, cette formation du *D. latus* dans son premier hôte intermédiaire, nom qui semble être accepté dans la science.

De toutes les oncosphères qui pénètrent dans la cavité générale du premier hôte, deux au plus arrivent à leur développement complet; toutes les autres s'arrêtent au stade primitif d'une oncosphère de 0,12 mm. à peu près. Il est extraordinaire que, plusieurs mois après l'infection, ces oncosphères soient encore vivantes, fixées sur la paroi externe du tube digestif de leur hôte. Chassées par la pression hors du corps, elles exécutent encore des mouvements de reptation.

c) Infection du poisson.

Après avoir poursuivi le développement de l'oncosphère jusqu'au stade de procercoïde, il restait encore à infecter un des poissons connus comme porteurs de plérocercoides, et fermer ainsi le cycle évolutif du *D. latus*. L'expérience fut tentée, pour la première fois, le 6 août 1917.

Six petites truites furent placées dans un aquarium avec un nombre assez considérable de *Cyclops* et *Diaptomus* infectés. Cinq à six heures après l'ingestion de ces crustacés par les truites, l'une de celles-ci fut ouverte et le contenu de son estomac et de ses intestins examiné. En regardant très atten-

tivement l'estomac, la région des appendices pyloriques et même l'intestin grêle, on constatait la présence de procercoïdes libres, se détachant peu, à cause de leur transparence, des tissus intestinaux. Quelques-uns portaient encore l'appendice caudal. Mon attention fut tout d'abord attirée par ceux-ci, et je puis indiquer que le procercoïde avec ou sans appendice semble posséder le même pouvoir d'infection. La suite des expériences a donné un tableau complet du sort des procercoïdes dans l'estomac du poisson. Libérés par la digestion du Cyclops, les procercoïdes se meuvent tout d'abord quelque temps dans l'estomac du poisson ; puis ils s'arrêtent et exécutent de forts mouvements péristaltiques contre la muqueuse stomacale. Dès que la fixation est effectuée, les parasites se contractent, prennent une forme plus ramassée et, par des mouvements lents, mais continus, pénètrent dans la muqueuse. Ici s'arrêtent les observations directes sur le mode de pénétration. Pour savoir la suite, il est nécessaire d'avoir recours à la macération ou à l'emparaffinage et aux coupes. Le deuxième jour après l'infection, les procercoïdes, toujours fortement contractés, sont enfoncés dans la sous-muqueuse ; libérés au moyen d'une aiguille, ils ne se meuvent plus aussi activement que dans l'intestin du poisson. L'invagination terminale, elle aussi, est presque immobile ; des mouvements lents et rares témoignent seulement de la vitalité des procercoïdes. Le troisième ou même le quatrième jour après l'infection, on les voit encore à travers la sous-muqueuse ; plus tard, ils disparaissent à l'intérieur des tissus. Le cinquième ou le sixième jour après l'infection, la pénétration dans la musculature de l'estomac est achevée. Huit jours plus tard, on trouve les parasites dans la zone périphérique de cette musculature. Aucune enveloppe ne les entoure.

Comment s'opère la sortie du plérocercœide dans la cavité du corps ? Arrivé à la périphérie de la musculature, il s'arrête et grandit encore sensiblement. Par suite de cette croissance, il se forme une *protubérance à la surface de l'intestin*, correspondant à la forme et la grandeur du parasite. Elle grandit avec celui-ci en s'amincissant de plus en plus et *finit par crever en libérant ainsi le parasite* qui émigre alors à l'intérieur de la cavité coelomique (pl. I, fig. 5). De là, il pénètre dans la musculature du corps ou dans les viscères ¹.

¹ BRAUN a vu dans la mucoité stomacale des lottes des trous qui contenaient des plérocercœides de *plus d'un cm. de longueur*. Envisageant l'impossibilité du développement de ces plérocercœides dans la cavité stomacale du poisson, il a supposé que la coracidie se développe dans un autre animal jusqu'à l'état de ces jeunes

Les procercoïdes peuvent aussi passer directement du tube digestif dans ses organes accessoires ; c'est ainsi que des procercoïdes furent trouvés dans le foie de la *Trutta fario* six jours après l'infection.

Le temps total nécessaire au parasite pour arriver à l'extérieur de la paroi stomacale varie suivant l'âge du poisson. Les temps que j'ai indiqués ci-dessus ne se rapportent qu'aux poissons de quelques mois. Mais plus le poisson avance en âge et plus la musculature stomacale est épaisse, plus le temps de pénétration augmente. De 12 à 14 jours dans les jeunes poissons, il peut s'élever à des mois dans les poissons âgés. La vitesse de pénétration dépend aussi de l'épaisseur de l'endroit où le parasite se fixe dans l'intestin. Le procercoïde augmentant de taille pendant le temps nécessaire à la migration, *la grandeur du parasite présent dans des parois intestinales et dans la cavité du corps diffère considérablement*, non seulement d'une espèce de poisson à une autre, ou d'un individu à l'autre, mais encore dans le même poisson.

d) **Le développement du procercoïde en plérocercocœde.**

Le procercoïde ayant pénétré dans la musculature stomacale du poisson subit les modifications qui le conduiront à l'état final de son développement dans ce deuxième hôte intermédiaire, état connu sous le nom de *plérocercocœde*. Les modifications subies par le procercoïde sont beaucoup moins prononcées que je ne le pensais d'abord ². *Tous les caractères du procercoïde restent présents, mais s'accroissent davantage*. Les soies cuticulaires subsistent, se renforcent et s'épaississent. Les formations cuticulaires du plérocercocœde décrites jusqu'à présent comme formations papillaires ne sont autre chose que *les soies présentes déjà dans le procercoïde, mais agrandies et épaissies*.

L'invagination terminale persiste et est, relativement au procercoïde, fortement développée (fig. 3 et 4, pl. I). *Elle représente une troisième bothridie*.

plérocercocœdes qui à leur tour infectent les poissons. Cette juste supposition était néanmoins fondée sur des faits inexacts. Ces jeunes plérocercocœdes provenaient sans doute d'un autre poisson digéré par la lotte. Quant aux *perforations* de la paroi stomacale extérieure que BRAUN a supposées et que JANICKI, en suivant ses traces, a même cru voir, elles sont dues sans doute, ainsi que le lecteur le voit, à des causes étrangères au plérocercocœde.

² La supposition exprimée dans mon premier travail concernant la disparition de soies cuticulaires et de l'invagination terminale du procercoïde pendant sa migration est contredite par mes nouvelles observations.

Les caractères qui distinguent le plérocercœide du procercoïde consistent : 1° en caractères déjà présents dans le procercoïde, mais qui, par un développement intensif, changent le caractère extérieur du parasite, et 2° en formations nouvelles.

Les caractères de la première catégorie consistent tout d'abord en un grossissement général de l'animal. L'épaississement de la cuticule et la multiplication énorme des corps calcaires donnent au plérocercœide son *aspect* extérieur caractéristique.

Les formations nouvelles consistent dans l'apparition et le développement rapide des deux bothridies ainsi que des systèmes nerveux et excréteur (dans le procercoïde il n'y a aucune trace visible de ces systèmes). Les bothridies dorsale et ventrale s'aperçoivent au commencement comme de légères dépressions sur les côtés du parasite ; puis elles s'approfondissent et s'allongent. Elles commencent tout près de l'ouverture de l'invagination terminale et atteignent une longueur moyenne de 7 à 8 fois cette dernière. La forme extérieure du scolex et de ses bothridies est extrêmement variable, étant donnés sa grande mobilité et ses mouvements *péristaltiques*. La musculature du parenchyme s'associe et s'adapte à la forme et à la fonction des bothridies. Elles sont pourvues en outre, comme l'invagination terminale, de *cellules glandulaires*.

Le système excréteur apparaît après la pénétration du procercoïde dans la musculature stomacale. Dans le parenchyme apparaissent des lacunes claires qui se réunissent peu à peu et forment un système excréteur finement ramifié. Les anastomoses sont si nombreuses et si compliquées qu'il est impossible de fixer le nombre des vaisseaux longitudinaux.

Le cycle évolutif de *Triaenophorus nodulosus*.

(2 mars-30 avril 1918)

Le *Triaenophorus nodulosus* adulte vit dans l'intestin du brochet (*Esox lucius*). L'infection se produit par l'ingestion de perches et de truites, dont le foie héberge le plérocercœide de ce parasite. L'infection a lieu en été, la maturité ne s'accomplit qu'à la fin de février. Puis à la fin de juin les

parasites sont éliminés du brochet avec les excréments, et le canal digestif se peuple de nouveaux plérocercoides par l'ingestion de perches (l'hôte intermédiaire principal).

A la fin de février, le dernier proglottis du parasite contient des « œufs » mûrs, qui, cultivés dans des plaques de Petri (18°), donnent naissance après 8 jours à une coracidie.

La Coracidie.

Aussitôt éclore, la coracidie nage vivement grâce à ses cils, sans accomplir les mouvements de rotations constatés chez celle du *D. latus*. Au commencement, elle ne mesure que 30 μ , mais par un séjour dans l'eau (24 h.) elle se gonfle tellement que son diamètre atteint même 65 μ (fig. 1 et 2, pl. II).

La coracidie est formée d'une oncosphère entourée d'une enveloppe embryonnaire. L'oncosphère se compose d'un certain nombre de cellules homogènes et de nouveau, comme chez le *D. latus*, de 3 cellules granuleuses, très réfringentes. Ces granulations sont de même très mobiles. Trois paires de crochets, très minces, se trouvent dans un des secteurs de la sphère. L'oncosphère accomplit déjà dans l'intérieur de l'enveloppe embryonnaire des mouvements plus prononcés que celle du *D. latus* et se détache souvent de l'enveloppe. Celle-ci est composée d'une seule couche de cellules dont les limites ne se distinguent pas. Elle est bordée d'une membrane interne et d'une membrane externe, cette dernière cutinisée. De sa base, commençant par des corpuscules basaux, s'élèvent les cils qui, traversant la cuticule, se prolongent à l'extérieur. Tandis que chez le *D. latus* ces cils sont de grandeurs égales et régulièrement distribués, chez la coracidie du *T. nodulosus* ces cils ont une disposition particulière. Au pôle opposé aux crochets se trouve une touffe à pointe fine de soies de différentes longueurs qui dans le mouvement est dirigée en avant. A gauche et à droite de cette touffe, les cils sont disposés symétriquement d'après leur grandeur, mais dans des directions divergentes ; leur longueur diminue à mesure que l'on s'approche du pôle opposé¹. Pendant le gonflement produit par le long séjour dans l'eau, l'enveloppe embryonnaire se décompose ; ses cellules dispersées se trouvent en quelques points entre l'oncosphère et la cuticule distendue. La touffe

¹ Cette distribution des cils explique la façon dont nage la coracidie.

des cils ne s'aperçoit plus ; les mouvements se réduisent à une oscillation continue (fig. 2, pl. II).

Cette structure et ce genre de vie de la coracidie, tout à fait semblables à ceux du *D. latus*, avaient fait prévoir que le premier hôte intermédiaire était sinon le même, du moins un très proche parent de l'hôte intermédiaire du *D. latus*. Et, effectivement, le *Cyclops strenuus*, avec le *C. fimbriatus*, se montrèrent les premiers hôtes intermédiaires du *Triano-phorus nodulosus*.

Infection du premier hôte intermédiaire.

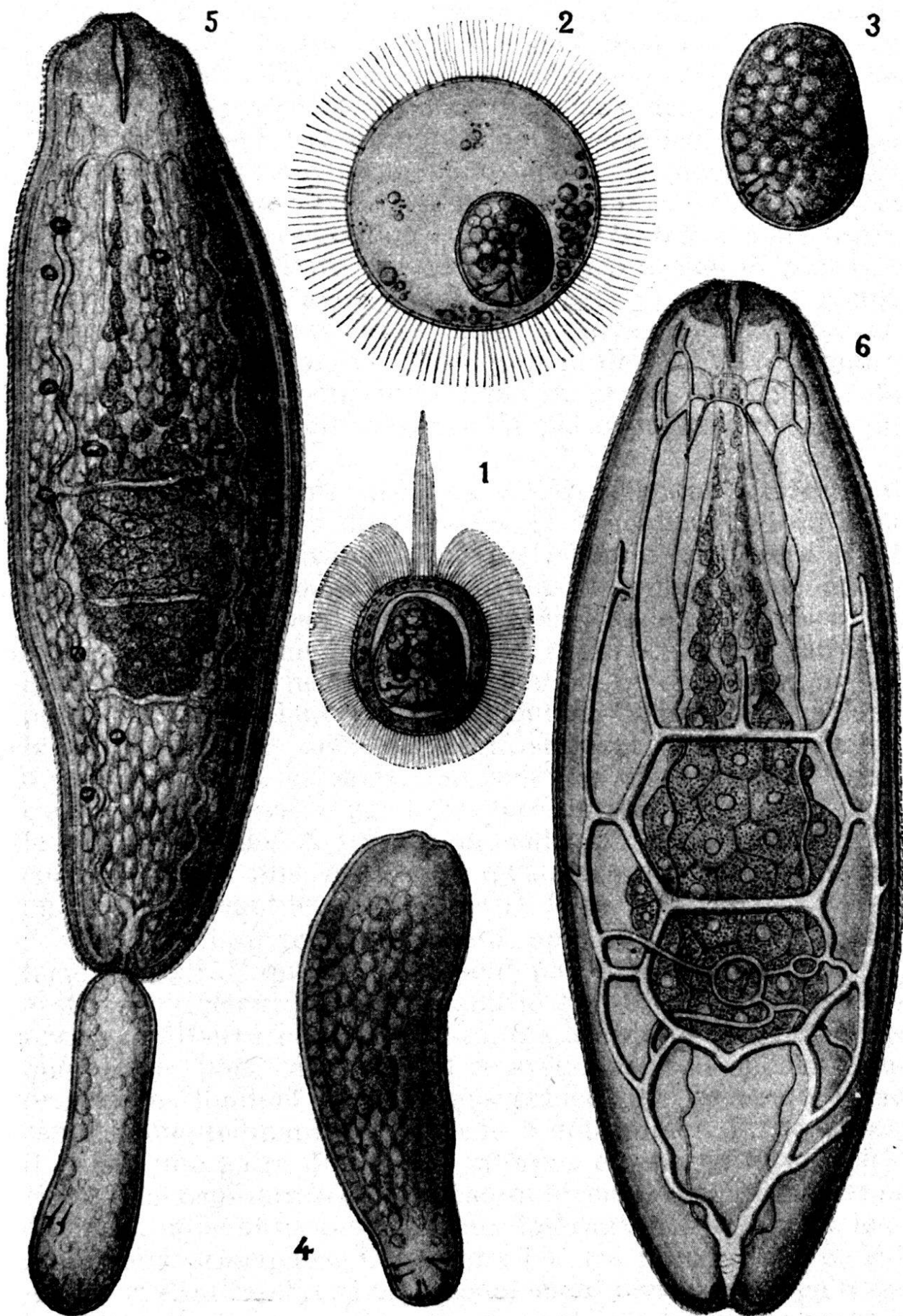
(2-30 mars 1918)

Après que la coracidie a pénétré dans un *Cyclops*, elle perd son enveloppe embryonnaire, et l'oncosphère, très contractile, traverse très tôt la paroi intestinale. Deux heures après l'infection, on en trouve déjà dans la cavité générale. Contrairement à celle du *D. latus*, elle flotte librement dans cette cavité et conserve sa contractilité pendant tout le développement. L'oncosphère se développe rapidement, non pas qu'elle augmente de taille plus vite que celle du *D. latus*, mais du fait que sa différenciation commence très tôt. Déjà au cinquième ou sixième jour après l'infection, l'oncosphère (fig. 3, pl. II) accomplit de forts mouvements de déplacement pendant lesquels on voit s'accroître la différenciation en deux extrémités. Au dixième jour, l'oncosphère ayant 0,25 mm. (fig. 4, pl. II), montre déjà la formation de l'appendice caudal qui, surtout pendant les mouvements, s'étrangle et se distingue mieux. Au pôle opposé, à la place de l'invagination future, apparaît une légère dépression. Quelques rares corpuscules calcaires transparaissent à travers la membrane de l'oncosphère transformée en cuticule. Dans le cours du développement s'accroissent d'une part l'appendice caudal, de l'autre l'invagination terminale. Le premier avec ses crochets embryonnaires est caractérisé par son tissu tout à fait homogène. Il prend, pour sa formation, une partie plus importante du corps que chez le *D. latus*. Sa séparation du reste du corps

PLANCHE II. (D'après le vivant.)

1. Coracidium qui vient d'éclore ($\times 600$).
2. Le même deux jours après l'éclosion ($\times 600$).
3. Oncosphère de la cavité cœlomique du *C. fimbriatus* cinq jours après l'infection ($\times 340$).
4. La même âgée de huit jours ($\times 340$).
5. Procercoïde extrait de la cavité cœlomique du *C. fimbriatus* ($\times 340$).
6. Le même. Système vasculaire ($\times 380$).

II. *Triaenophorus nodulosus*.



achevée, il est plus volumineux et demeure plus longtemps contractile que ce n'est le cas chez *D. latus*. Il s'allonge et se contracte, prend tantôt la forme figurée dans la planche (pl. II, fig. 5), tantôt une forme sphérique comme chez le *D. latus*. Dans l'hôte, sa forme est allongée et j'ai pris cette « queue à l'*Archigetes* » comme base aux dessins.

Parallèlement à la formation de l'appendice se développe l'invagination terminale au pôle opposé. La dépression déjà mentionnée s'approfondit en un canal mince. Elle est plus profonde que l'invagination conique du *D. latus*, mais beaucoup plus étroite. Dans ses environs apparaissent bientôt une série de cellules glandulaires, qui (observées sur le vivant) n'atteignent pas, avec leurs canaux, l'invagination. Elles ne possèdent ni la forme en rosette, ni la densité et le nombre si caractéristiques pour le *D. latus*. A droite et à gauche de l'invagination, on voit marquée la place où les crochets du scolex se formeront.

Pendant le temps que ces différenciations s'effectuent aux deux extrémités du parasite, la formation entière s'est développée considérablement. La cuticule renforcée s'est munie d'un revêtement de soies, plus fortement développées et très régulièrement distribuées sur toute la surface du corps, que ce n'était le cas chez le *D. latus*. Depuis l'invagination terminale jusqu'à l'invagination qu'on remarque au pôle opposé pendant l'étranglement de l'appendice caudal, le revêtement de soies est régulièrement et uniformément distribué. Toutes les soies sont courbées dans le même sens, c'est-à-dire en arrière sur la surface du corps, en avant dans les invaginations. A travers la cuticule transparaissent les corps calcaires plus nombreux qu'auparavant, mais toutefois en moindre quantité que chez le *D. latus*.

Dans le tissu parenchymateux apparaissent ici et là des lacunes claires, qui se réunissent peu à peu et forment un système excréteur finement ramifié (fig 6, pl. II). De nombreux capillaires et anastomoses, ces dernières limitant quelquefois des îlots, caractérisent ce système. Trois anastomoses principales limitent trois champs principaux. Le nombre des canaux longitudinaux est difficile à déterminer. En tous cas, il existe une paire de canaux internes et une paire périphérique. Les capillaires longitudinaux forment-ils des vaisseaux distincts, ou sont-ils des rameaux latéraux des 4 canaux longitudinaux principaux, je ne veux pas me prononcer à ce sujet. Le réseau capillaire est spécialement bien développé dans la région de l'invagination où on peut le poursuivre jusqu'à

la cuticule. Les deux canaux longitudinaux périphériques et les deux internes, moins forts, aboutissent à une vessie finement ciliée. Un peu avant la vessie se détachent des deux canaux périphériques des rameaux latéraux remontant vers l'invagination terminale et qui sont réunis par des canaux transversaux d'un côté à la cuticule, de l'autre aux deux vaisseaux périphériques. Ici et là on aperçoit dans les canaux des *mouvements vibratiles*, sans pouvoir cependant discerner les cils qui les produisent.

Le tissu entier du procercoïde se compose, comme chez le *D. latus*, de deux parties différentes, d'une partie périphérique de parenchyme proprement dit, et d'une *partie centrale* de cellules à gros corpuscules. Comme chez le *D. latus*, les trois cellules granuleuses de l'oncosphère n'ont pris, au commencement, qu'une très faible part au développement et n'apparaissent en grand nombre qu'à la fin du développement dans le premier hôte, formant cette partie centrale du parasite. Elle occupe à peu près les deux tiers de la longueur de l'animal ; elle est moins volumineuse et située moins en arrière que chez le *D. latus* (voir p. 279).

Le parasite loge le long du tube digestif du *Cyclops*, dans la cavité générale, accomplit de lents mouvements péristaltiques et de déplacement. Extrait de son hôte, il devient très mobile. Son pôle, à l'état dévaginé, est très pointu. Il mesure alors 0,5 mm. environ.

Ce stade terminal du développement de l'oncosphère du *T. nodulosus* dans le *Cyclops* se désignera, comme chez le *D. latus*, sous le nom de *procercoïde*¹.

L'infection du poisson

par le procercoïde fut essayée et réussie comme chez le *D. latus*. Je ne veux donner pour le moment que quelques indications générales.

Une quantité de jeunes perches furent nourries de *Cyclops* infectés et examinées ensuite. Sept heures après l'ingestion, on trouve déjà des procercoïdes libres dans tout l'intestin. Mais tandis que le procercoïde du *D. latus* s'attaque tout de suite à la paroi stomacale (intestinale) et au foie et y pénètre, le procercoïde du *T. nodulosus* demeure quelques jours dans le canal intestinal. Là, en même temps que le parasite, s'accroissent *le revêtement de soies, la cuticule et*

¹ De toutes les oncosphères qui, lors d'une forte infection du cyclops, ont pénétré dans la cavité générale, trois au plus arrivent au stade de *procercoïde*.

l'invagination (celle-ci faiblement). Puis il émigre dans le foie des perches, où, comme le *D. latus*, il poursuit son développement. La différence consiste en ce que le procercoïde du *T. nodulosus* est isolé du poisson par un kyste bien formé, tandis qu'il n'en existe pas chez le *D. latus*.

Pendant le développement en plérocercœide, *aucun des caractères du procercoïde ne se perd. Les soies persistent, mais sans s'émousser*¹; *elles augmentent considérablement de taille*. Comme chez le *D. latus*, ce revêtement de soies fut tenu pour des formations papillaires ou analogues à des papilles. Les fins capillaires du système excréteur, qui aboutissent à la cuticule, furent pris pour les canaux spéciaux en relation avec ces papilles.

L'invagination subsiste, mais son canal, conservant à peu près son diamètre primitif, devient plus étroit par rapport à la grandeur du parasite. Elle fonctionne comme une troisième bothridie.

La cuticule elle-même, quoique renforcée, reste plus transparente que chez le *D. latus*; le nombre des corpuscules calcaires et leur grandeur sont moindres que chez ce dernier.

Les acquisitions nouvelles du parasite sont : les deux bothridies, les deux paires de crochets et le système nerveux.

Dans le foie de *Perca fluviatilis*, le *T. nodulosus* se développe jusqu'à une longueur de 4 à 5 cm.².

Le cycle évolutif de *Abothrium infundibuliformis*.

(15 avril-30 juillet)

Après avoir élucidé le cycle évolutif de deux Bothriocéphales à coracidies ciliées, j'ai entrepris des recherches sur le développement d'un Bothriocéphale à coracidie non-ciliée, *Abothrium infundibuliformis*.

Ce parasite vit à l'état adulte dans les appendices pylo-

¹ Comme c'est le cas chez *D. latus*.

² Les jeunes plérocercœides que j'ai trouvés en automne 1917 dans l'intestin du brochet, c'est-à-dire à la même époque que les plérocercœides décrits ici, ne mesuraient que 2-3 cm. Je suppose donc qu'avant la production des proglottis, la partie postérieure du plérocercœide se résorbe. La supposition de WAGENER de l'absorption de « l'appendice caudal » du plérocercœide dans l'intestin des brochets serait donc justifiée avec cette correction qu'il ne s'agit pas de l'appendice caudal du procercoïde, inconnu de WAGENER.

riques de *Trutta lacustris*. Le poisson s'infecte en général à la fin de l'été par l'ingestion de perches dans lesquelles vit le parasite à l'état de plérocercœide. La maturité sexuelle de l'*Abothrium* ne s'accomplit dans la Truite qu'à fin mars ou commencement d'avril. Puis au mois d'août suivant, le parasite commence à se décomposer et est éliminé de la Truite avec les excréments. Le canal digestif de la Truite se peuple en même temps, par l'ingestion de perches, de nouveaux plérocercœides.

Quoique la coracidie de l'*Abothrium* ne soit pas ciliée, j'ai essayé quand même d'en infecter les *Cyclops* pour rechercher l'hôte intermédiaire chez cette espèce.

Mes expériences, faites en avril 1918, ont établi que *Cyclops strenuus* et *Cyclops serrulatus* sont les premiers hôtes intermédiaires de l'*Abothrium infundibuliformis*.

La Coracidie.

Le développement embryonnaire de l'*Abothrium* s'accomplit dans l'utérus du proglottis. Le terme de cette évolution est une coracidie homologue à celle du *D. latus* et du *T. nodulosus*, mais dépourvue de cils. Les embryons contenus dans les coques sont expulsés dans l'intestin du poisson par l'ouverture de l'utérus ou éliminés à l'extérieur avec les proglottis. Quelque temps après l'arrivée des embryons au fond de l'eau, la coque se rompt en deux moitiés égales et libère la coracidie qui flotte non loin du fond.

La coracidie se compose d'une enveloppe embryonnaire et d'une oncosphère. La première est, comme chez les autres bothriocéphales, une simple couche de cellules épithéliales, dont les limites et les noyaux sont bien distincts. L'oncosphère, enveloppée par cet épithélium, se compose de nombreuses cellules homogènes et de deux ou trois cellules caractérisées par un plasma à granulations, lesquelles sont moins réfringentes que chez les *D. latus* et *T. nodulosus*. Trois paires de crochets caractéristiques sont situés à l'un des pôles. Pendant que chez le *D. latus* l'oncosphère conserve, tant qu'elle est dans son enveloppe embryonnaire, une forme sphérique, — que chez le *T. nodulosus* elle n'accomplit que de légères variations de forme, elle est chez l'*Abothrium* extraordinairement mobile et change de forme et de position dans son enveloppe embryonnaire (fig. 1 et 2, pl. III). La coracidie est considérablement plus grande que celle du *D. latus* et du *T. nodulosus* ; elle mesure 0,070 mm.

Infection du premier hôte intermédiaire.

Les coracidies, avec ou sans leur coque, sont happées par les Cyclops. Dans le premier cas, la coque se rompt en deux moitiés dans l'intestin de l'hôte intermédiaire. Après la dissolution de l'enveloppe embryonnaire, l'oncosphère libre pénètre à travers les parois intestinales dans la cavité générale. Là se passe son développement en procercoïde, qui s'accomplit dans ses grandes lignes comme chez les *D. latus* et *T. nodulosus*. L'oncosphère libre dans la cavité générale du *Cyclops* est très mobile ; de même chez le *T. nodulosus*, elle se livre à des mouvements péristaltiques et de déplacement. Au commencement, la croissance est très rapide ; mais au moment de la transformation en procercoïde elle se ralentit considérablement. Déjà au cinquième ou sixième jour, le parasite mesure de 0,1 à 0,15 mm., et l'on aperçoit, dans l'état d'extension de l'oncosphère, habituelle chez cette espèce, les deux pôles qui se transformeront plus tard en appendice sphérique et scolex. Quand le parasite, deux ou trois semaines plus tard, mesure 0,3 mm. (sans l'appendice caudal), la différenciation des deux pôles en appendice caudal et en futur scolex est accomplie (fig. 3 et 4, pl. III).

L'appendice caudal, formé d'un tissu peu réfringent, donne l'impression d'une formation en dégénérescence. Une part de la totalité du corps beaucoup plus grande encore que chez le *T. nodulosus*, contribue à sa formation. Il se distingue déjà à première vue par son aspect dégénéré et par l'absence de contractions quelconques. Parallèlement à la formation de l'appendice caudal s'effectue la différenciation du pôle opposé. Mais au lieu d'une invagination il s'y forme une évagination pointue, pourvue d'une rangée de fibres musculaires.

Pendant que s'accomplissent ces différenciations aux deux pôles, le corps entier grossit. La cuticule s'est peu à peu renforcée, mais sa surface ne s'est pas revêtue de soies ; les corpuscules calcaires ne sont que peu nombreux, les musculatures longitudinale et transversale se sont développées. Le système excréteur commence à apparaître. Hors de l'hôte, le parasite exécute de faibles mouvements péristaltiques et de déplacement ; l'évagination s'aplatit et s'invagine *légèrement* puis se dévagine de nouveau. (Dans l'eau, hors de l'hôte, le parasite se décompose très rapidement¹).

¹ La division du tissu chez ce procercoïde n'est pas représentée dans le dessin et j'ai omis exprès d'en parler, pour des raisons qui ne peuvent être exposées pour le moment.

Le développement du procercoïde en plérocercœide.

Par suite du manque de matériel, je ne pus installer les expériences d'infection des poissons. Mais des recherches effectuées sur de jeunes perches en automne 1917 m'ont donné les résultats suivants :

Après sa libération par l'ingestion des *Cyclops*, le procercoïde ne pénètre que rarement de l'intestin dans ses organes accessoires. Parmi ceux-ci, je n'ai pu constater, comme lieu de pénétration, que le foie de toutes jeunes perches. Plus tard, le développement se passe sans que le parasite soit isolé par un kyste. Mais dans la plus grande partie, les procercoïdes restent dans l'intestin des perches. La structure du procercoïde correspond à cette conduite. Il ne possède ni revêtement de soies, ni invagination bothridienne pouvant lui faciliter la pénétration dans les tissus.

Le développement en plérocercœide (fig. 5 et 6, pl. III) est tout aussi peu une transformation que chez *D. latus* et *T. nodulosus*¹. L'évagination s'*aplatit* et forme comme un petit chapeau dont le sommet, comme dans le procercoïde, peut prendre une forme pointue. Les deux bothridies, par des dépressions légères, se forment peu à peu. Dans la suite, ces dépressions s'approfondissent tellement qu'il ne subsiste entre elles qu'un pont étroit de tissu très dense. Par un effet de réfringence, les parois des bothridies étant très minces, ce pont ressort nettement et donne au scolex un aspect caractéristique. Dans la suite, des fibres musculaires apparaissent dans les parois des bothridies, se développent surtout à leur base et les font saillir hors du scolex.

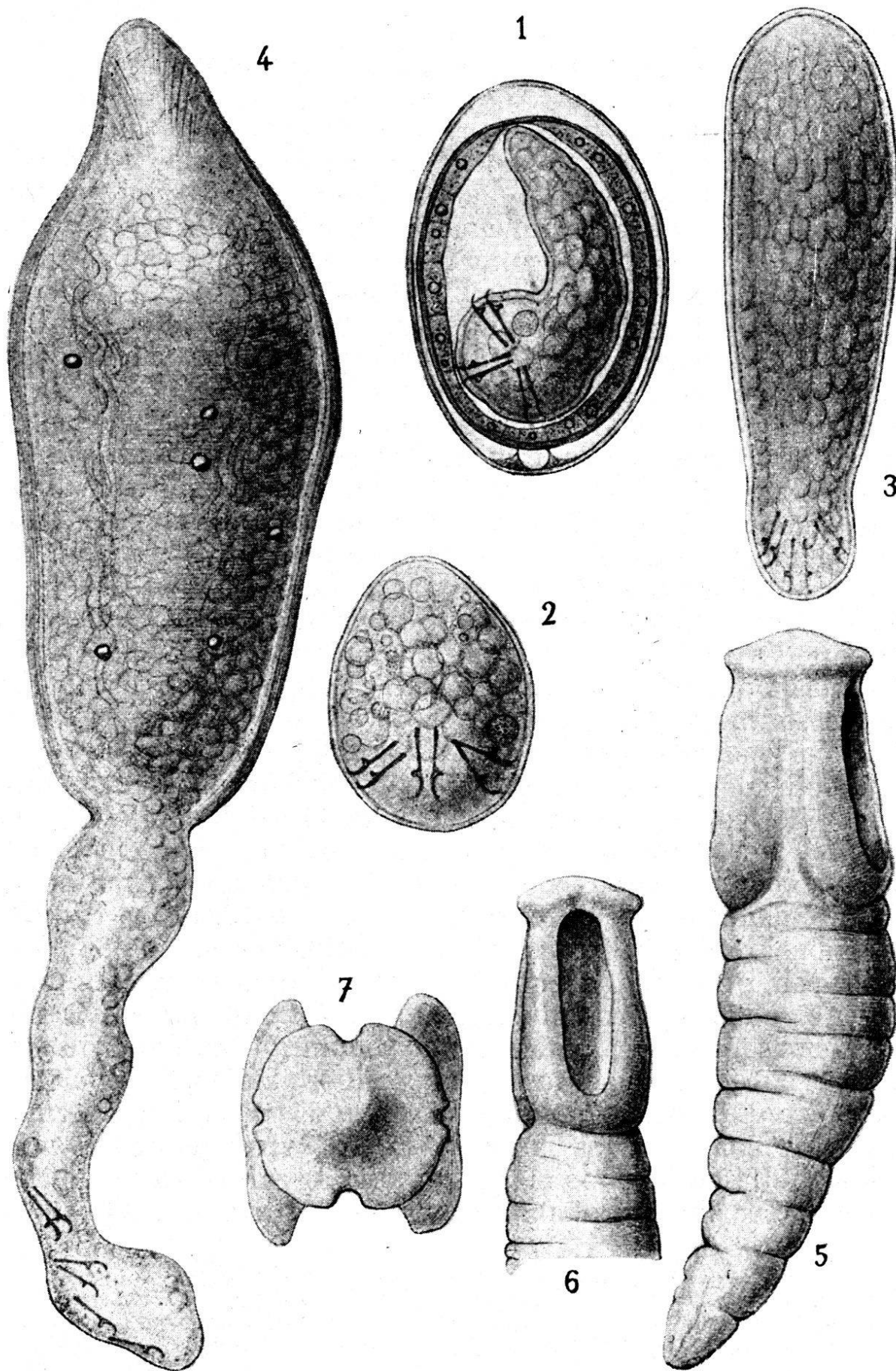
Dans le scolex du parasite adulte, on peut voir distinctement que les deux bothridies se prolongent jusqu'au chapeau formé par l'évagination (fig. 7, pl. III).

¹ Les dessins ne soulignent pas mon point de vue. Il faut voir les deux stades du développement à l'état vivant pour se rendre compte des faits.

PLANCHE III. (D'après le vivant.)

1. Coracidium dans sa coque (× 600).
2. L'oncosphère, libérée de l'enveloppe embryonnaire (× 600).
3. Oncosphère de la cavité cœlomique du *C. serrulatus* huit jours après l'infection (× 340).
4. Procercoïde extrait du *C. strenuus* (dévaginé) (× 340).
5. Plérocercœide de l'intestin de la perche (avec la dévagination en chapeau) (× 90).
6. Le même. Tête vue de face (× 90).
7. Adulte, sommet du scolex vue du haut (× 30).

III. Abothrium infundibuliformis.



CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

L'intestin rudimentaire des Cestodes.

Un des plus importants caractères systématiques des cestodes est l'absence totale de l'intestin, conséquence du parasitisme intestinal. Il devient donc intéressant de signaler ici la présence d'une ébauche d'intestin, ainsi que son développement passager au cours de l'ontogénèse.

En examinant de nouveau le développement du *D. latus* au cours de l'hiver 1917-1918, mon attention fut attirée par des cellules de l'oncosphère d'un aspect particulier. Il s'agit de 2 à 3 cellules situées à l'intérieur de l'oncosphère, qui tranchent nettement sur les autres cellules homogènes par la présence de nombreux corpuscules, accomplissant sans cesse des mouvements d'oscillation. Ces mouvements deviennent plus prononcés aussitôt que l'oncosphère sort de son enveloppe. Je cherchai à savoir si les oncosphères des autres Cestodes en possèdent de pareilles ; je constatai leur présence non seulement chez le *Tripanophorus* et l'*Abothrium*, mais même chez *Ichtyotaenia perca* et *I. torulosa*. Comme je l'ai décrit dans la partie spéciale, ces cellules apparaissent en nombre une fois le procercoïde développé et occupent la partie centrale du parasite. Le vrai parenchyme n'est présent qu'à la périphérie. Les figures reproduites ici donnent une juste idée de ce phénomène. Si j'ajoute que les *Ichtyotaenia* mentionnés montrent le même phénomène, il est évident qu'un tissu si constant doit avoir une signification importante. D'après sa forme et sa situation, en prenant en considération le caractère de ses cellules, on peut difficilement repousser l'opinion qu'il s'agit ici de l'intestin rudimentaire des Cestodes¹. Le fait que les cellules glandulaires groupées autour de l'invagination terminale ont le même caractère, avec cette restriction qu'elles seules possèdent un canal excréteur, pourra à peine être opposé à l'opinion émise. Que l'épithélium intestinal, privé de sa fonction, se soit transformé en partie en formations glandulaires, cela est bien possible. Mais, d'autre part, je n'ai aucune donnée sur le fait que ces glandes

¹ Quand je fis part de cette trouvaille à M. le prof. FUHRMANN, il attira mon attention sur l'étude de MRAZEK sur le *Caryophyllaeus*, où cet auteur mentionne l'existence d'un complexe cellulaire central chez le procercoïde de ce parasite qu'il interprète comme un intestin rudimentaire. (Centr. f. Bakt., Park I, Abt. XXIX, Bel. 1901.)

proviennent des cellules caractéristiques de l'oncosphère ¹.

Plus un procercoïde (ou plérocercœide d'Ichtyotaenia) séjourne dans le Cyclops, plus s'accroît cet intestin rudimentaire. Chez le *D. latus*, que j'ai étudié le plus en détail à ce point de vue, j'ai pu constater la dislocation de ces cellules pendant son développement en plérocercœide.

Le développement des Cestodes.

Les conceptions sur le développement des Cestodes ont subi à travers les temps maintes transformations. Quand les expériences de KÜCHENMEISTER (1851-54) ont apporté la preuve définitive que les embryons des Cestodes pénètrent tout d'abord dans un hôte intermédiaire, puis passent dans l'hôte définitif pour accomplir leur évolution, on a conçu ce développement comme une alternance de générations. La vésicule, issue de l'oncosphère, était considérée comme produisant par bourgeonnement endogène le scolex, qui à son tour par bourgeonnement donnait naissance à des proglottis — animaux sexués. Pourtant on découvrit bientôt des Cestodes primitifs, *Archigetes*, *Caryophyllaeus*, *Ligula*, qui jetèrent — et pour cause — un jour nouveau sur ce développement. L'*Archigetes* paraissait être le parasite le plus primitif, étant sans aucune segmentation et atteignant son plein développement dans la cavité du corps d'un invertébré, son hôte unique. On a supposé qu'il s'agissait d'une larve de Caryophyllide, dont le *Tubifex*, autrefois hôte intermédiaire, était devenu l'hôte définitif. Le *Caryophyllaeus*, à son tour, marquait un pas en avant. Non segmenté comme l'*Archigetes*, il accomplit son développement déjà par migration d'un hôte intermédiaire (*Tubifex*) à un hôte définitif (poisson blanc). La « larve », se développant dans l'hôte intermédiaire, possède bien les organes sexuels, mais ne devient adulte qu'après la migration dans l'intestin de l'hôte final. Chez la *Ligula* enfin, on a constaté une multiplication des organes sexuels sans segmentation extérieure. Le scolex primitif d'*Archigetes* et la transformation directe de l'extrémité antérieure de la « larve » des Caryophyllides en scolex chez l'animal sexué, ont contribué à éclaircir et à changer l'idée qu'on se faisait du bourgeonnement endogène du scolex. La connaissance de la

¹ L'oncosphère d'*Amphilina* ne pourra plus dorénavant occuper une place spéciale parmi celles des autres Bothriocéphales. Quant à la nature des cellules particulières de l'oncosphère de ce parasite, l'étude du développement encore inconnu pourra seul nous apporter une solution.

Ligula qui, par sa segmentation uniquement interne (sans formation du proglottis), conduit des Cestodes non segmentés aux Cestodes segmentés, a remis en question l'idée du bourgeonnement du proglottis, ainsi que l'idée de la polyzootie de ces parasites. Mais les complications dans la formation du scolex chez plusieurs Cestodes ont maintenu la conception d'un bourgeonnement et la supposition que les Cestodes segmentés forment une colonie a trouvé jusqu'ici ses défenseurs¹.

Toutefois, récemment encore, on a cru pouvoir établir une distinction entre le développement des Bothriocéphales et celui des Ténias. Sans connaître le développement ultérieur de l'oncosphère chez les premiers, on a supposé que la transformation de l'oncosphère en scolex est directe, tandis qu'on conservait, pour les Ténias, la conception du bourgeonnement. C'est ainsi qu'en 1915 encore BRAUN écrit² :

« Demnach kann man in der Entwicklung der Finnenstadien zwei Modi unterscheiden : in dem einem Falle wandelt sich die Oncosphaera direkt in den Scolex um... ; in dem andern Falle entsteht der Scolex erst sekundär im umgewandelten Körper der Oncosphaera der selbst späterhin zugrunde geht und den Scolex als den Erzeuger des Bandwurmes allein übrig lässt. »

Le premier cas de BRAUN n'était qu'une construction théorique fondée sur une transformation inconnue de l'oncosphère des Bothriocéphales en un plérocercœide. Mes recherches ont montré que cette supposition était inexacte et que le développement des Bothriocéphales correspond à celui des Ténias. De même, et définitivement je pense, la conception du bourgeonnement des scolex disparaîtra ; car tous ceux qui ont suivi le développement de l'oncosphère en procercoïde, et qui jettent un regard sur les mêmes phénomènes chez les Ténias, doivent reconnaître qu'il s'agit dans le développement du scolex de la transformation d'une forme larvaire, l'oncosphère.

Mais une analyse critique du développement des Cestodes par rapport aux conceptions courantes et à la terminologie est nécessaire depuis que j'ai démontré l'existence du stade de procercoïde. Je veux essayer d'exprimer ma pensée d'une façon aussi simple que possible.

¹ De ce fait, il est à peine étonnant qu'une recherche de URAZEK pouvait paraître il y a deux ans, dans laquelle l'auteur combat l'idée du bourgeonnement du scolex avec un riche matériel et des arguments impressifs.

² Die tierischen Parasiten des Menschen, Würzburg, 1915, p. 225.

L'origine des Cestodes.

En élucidant le cycle évolutif des Bothriocéphales segmentés, j'ai montré chez ces parasites un nouveau stade intermédiaire, le *Procercoïde*. Ce stade, par sa formation si caractéristique, éclaircit d'une façon particulière le développement des Bothriocéphales non segmentés. L'*Archigetes*, le *Caryophyllaeus* et surtout le *Cyathocephalus* (segmenté seulement intérieurement) — pour ne parler momentanément que de ceux-ci — peuvent dorénavant être soumis à une analyse approfondie, qui donnera à son tour l'explication du développement de tous les Cestodes.

Les faits suivants concernant les parasites ci-dessus mentionnés sont déjà connus.

L'*Archigetes* habite dans la cavité coelomique du *Tubifex*, son hôte unique, et y devient adulte. Le *Caryophyllaeus* n'accomplit son développement qu'ensuite d'une migration : dans la cavité du corps de *Tubifex*, le *Caryophyllaeus* atteint un stade semblable à l'*Archigetes* adulte, et après la migration dans l'intestin de certains poissons, devient apte à la production des éléments sexuels. De même le développement de *Cyathocephalus* s'accomplit par migration de la cavité coelomique de *Gammarus* dans l'intestin des poissons (*Lota vulgaris*). Les organes sexuels de l'*Archigetes* et du *Caryophyllaeus* sont simples, tandis que ceux de *Cyathocephalus* sont déjà segmentés. L'*Archigetes* et les stades intermédiaires des deux autres parasites, habitant la cavité coelomique, *montrent une concordance frappante avec les procercoïdes des Bothriocéphales segmentés*. Toutefois les premiers possèdent les organes sexuels, tandis que les derniers *ne possèdent pas même l'ébauche de ceux-ci*.

Ces faits permettent tout d'abord de considérer l'*Archigetes* comme un Bothriocéphale primitif, qui devient adulte au stade de procercoïde, le *Caryophyllaeus* et *Cyathocephalus*, comme les Bothriocéphales dont les procercoïdes ne deviennent adultes qu'après la migration (passif) dans l'intestin d'un poisson. Le *Cyathocephalus* apparaît comme le parasite qui montre le plus distinctement le passage des Cestodes simples aux Cestodes segmentés. D'une part ce parasite n'est pas encore extérieurement segmenté, quoique les organes sexuels le soient déjà ; d'autre part son développement montre des états primitifs, rappelant ceux de l'*Archigetes* et du *Caryophyllaeus* : au stade du procercoïde, il possède déjà les organes sexuels, son unique bothridie n'est que l'invagination termi-

nale du procercoïde¹. Enfin les Bothriocéphales segmentés. Leur développement s'accomplit par une triple migration. Le procercoïde de la cavité coelomique de *Cyclops* se développe tout d'abord en plérocercocœide dans la cavité du corps (ou les annexes de l'intestin) des poissons, puis le plérocercocœide, en passant (passivement) dans l'intestin de l'hôte final, devient adulte en produisant des proglottis — les éléments sexuels.

En se basant sur ces faits, je soumettrai à l'analyse la question de l'origine des Cestodes.

Il existe deux conceptions sur le développement du parasitisme chez les Cestodes. Les uns supposent que les parasites intestinaux et leurs hôtes aujourd'hui définitifs sont phylogéniquement les plus anciens ; les autres, au contraire, considèrent comme tels les stades aujourd'hui intermédiaires de ces parasites (plérocercocœides, cysticerques, etc.). Pour les premiers, les formes vivant dans la cavité coelomique des hôtes intermédiaires sont des adaptations ultérieures de parasites tout d'abord uniquement intestinaux. Pour les autres, par contre, le parasitisme intestinal est une accentuation, une adaptation plus adéquate au parasitisme tout d'abord coelomique.

Sans exposer ici les raisons présentées en faveur de ces deux conceptions, je veux essayer, à la suite de mes recherches, de jeter un jour nouveau sur cette question.

1. Les procercoïdes décrits dans ce mémoire et les stades correspondants de *Caryophyllaeus*, *Cyathocephalus* et *Archigetes* montrent que, malgré des différences (relativement petites), une grande uniformité caractérise ce stade. Si on veut considérer ces formes comme des adaptations secondaires de parasites tout d'abord intestinaux — l'uniformité du procercoïde paraît étrange. Qu'un processus d'adaptation chez des parasites aussi différents que par exemple le *D. latus* et le *T. nodulosus* conduise à des formes si semblables de procercoïdes est difficile à admettre.

2. Si vraiment les stades intermédiaires des Cestodes sont des adaptations de parasites tout d'abord intestinaux, il serait étrange que cet état secondairement acquis persistât justement, tandis que l'état primitif de ver intestinal disparaissait (*Archigetes*). Un fait d'autant plus étrange que

¹ Contrairement à l'opinion des auteurs qui considèrent cette invagination comme le résultat de la réunion apicale de deux bothridies.

3. l'*Archigetes*, comme le montrent les procercoïdes des Bothriocéphales segmentés, ne devrait pas être muni à ce stade-là d'organes sexuels, c'est-à-dire que l'espèce aurait dû les acquérir.

La présence des organes sexuels dans les procercoïdes des *Caryophyllaeus* et *Cyathocephalus*, tandis que les Bothriocéphales segmentés¹ en sont privés, illustre et confirme la justesse de ma pensée. L'uniformité du procercoïde d'un côté, la différence dans le développement des organes sexuels de l'autre côté², n'est guère compréhensible si on veut considérer ces stades comme des formes secondairement acquises. Par contre, si on considère les états intermédiaires comme primitifs, le fait devient compréhensible que les Bothriocéphales segmentés ne possèdent *plus* d'organes sexuels, tandis que les Bothriocéphales primitifs, moins modifiés par le parasitisme, les possèdent encore.

4. Je n'insiste pas sur la présence d'une ébauche de l'intestin dans le procercoïde, qui, s'il s'agit vraiment de cela, montrerait clairement et sans équivoque que ce stade est primitif et pas secondaire.

5. D'un autre côté donner *Fecampia* en exemple suffira pour me faire comprendre. Ce Turbellaire Rhabdocèle est celui où l'endoparasitisme a atteint son plus haut degré ; *et c'est justement dans la cavité du corps des crabes et isopodes que Fecampia habite à l'état adulte.*

Ensuite de ces considérations, la question de l'origine des Cestodes est tranchée.

Si le stade de procercoïde des Cestodes est vraiment phylogéniquement primitif, il ne peut demeurer aucun doute que leur origine doit être cherchée parmi les Turbellaires Rhabdocèles. L'habitat du procercoïde et le cas de Fecampia le démontrent.

Monozootic ou polyzootic ?

La question de savoir si un Cestode représente une colonie ou n'est qu'un seul animal a été peut-être une des plus discutées et des plus difficiles à résoudre. Les partisans des deux conceptions ont présenté des arguments importants, sans pouvoir trancher la question d'une façon décisive. Peut-

¹ *Ligule* y compris.

² Voir plus loin, le cas de *Cyathocephalus*.

être les considérations qui précèdent apaiseront-elles la discussion en apportant cette fois-ci des preuves sans équivoque.

J'ai déjà mentionné un Bothriocéphale primitif, le *Cyathocephalus*, qui montre le passage des Cestodes simples aux Cestodes segmentés. Son procercoïde présente des particularités encore plus remarquables¹. Comme on l'a vu, le procercoïde de ce parasite possède déjà de multiples organes sexuels. Or, pendant son développement, les ébauches des organes sexuels de tous les segments futurs apparaissent ensemble et ne forment qu'ensuite des segments sexuels distincts.

Si donc le procercoïde représente la forme originelle, la moins modifiée par le parasitisme, on est obligé d'admettre, en se basant sur le mode d'apparition des organes sexuels dans le procercoïde de *Cyathocephalus*, qu'un Cestode n'est qu'un seul animal.

Amphilina ; Gyrocotyle ; Ligula ; Schistocephalus.

J'ai mis intentionnellement hors de discussion les *Amphilina*, *Gyrocotyle*, *Ligula* et *Schistocephalus*. J'ajouterai maintenant quelques remarques sur des particularités intéressantes chez ces parasites. Je peux dire dès maintenant que la *Ligula* effectue une triple migration². Dans le premier hôte intermédiaire se développe un procercoïde semblable à ceux des Bothriocéphales segmentés.

Comme on sait, la *Ligula* atteint dans le coelome de son deuxième hôte intermédiaire (poisson blanc) un stade de développement qui correspond à l'animal adulte. Par l'ingestion de ces poissons infectés, la *Ligula* passe du coelome des poissons dans l'intestin de certains oiseaux, où, après quelques jours, elle produit les œufs et est ensuite expulsée³. Il en est de même pour le *Schistocephalus*, qui est segmenté

¹ Malgré tous mes efforts, je ne suis pas parvenu à obtenir des *Cyathocephalus* mûrs pour pouvoir entreprendre des expériences sur son développement. Mais il y a une douzaine d'années, a paru un travail de WOLFF, où l'auteur décrit quelques stades intermédiaires de *Cyathocephalus* de la cavité coelomique du gammarus. Les dessins qu'il donne suffisent tout à fait pour appuyer mes considérations. (Wolff. Zool. Anz. XXX. Bd. No 1/2 1916).

² Les recherches concernant *Ligula* ne sont pas encore terminées, par manque de matériel. L'automne prochain, j'espère pouvoir publier en détail les résultats de ces études.

³ On remarquera combien ces faits correspondent à la conception que le parasitisme intestinal est une adaptation ultérieure, surtout en mettant en parallèle *Amphilina*.

extérieurement déjà dans le deuxième hôte intermédiaire (*Gasterosteus*). Si on compare cette évolution avec celle des autres Bothriocéphales (qui accomplissent de même une triple migration) (*Dibothriocephalus*, *Triaenophorus*, etc.), la différence entre ces développements est frappante. Tandis que chez ces derniers le procercoïde se développe dans le deuxième hôte intermédiaire en un plérocercœide qui ne représente, d'après la terminologie courante, que le scolex du ver adulte, dans les genres susnommés le procercoïde saute le stade de plérocercœide, formation distincte dans l'un des hôtes intermédiaires, et se développe directement déjà dans la cavité coelomique du deuxième hôte en un parasite complet et même segmenté (*Schistocephalus*)¹.

A ce point de vue, on peut placer l'*Amphilina* et le *Gyrocotyle* près des Ligulides. Les « plérocercœides » de *Gyrocotyle*, vivant dans les Lamellibranches, leurs hôtes intermédiaires, sont des parasites déjà tout formés, et seule la production des œufs s'effectue dans l'intestin de l'hôte définitif. L'*Amphilina* devient même déjà mûre dans la *cavité coelomique de son deuxième hôte* et montre ainsi un état biologiquement plus primitif que le *Gyrocotyle* (cas analogues : *Archigetes*, *Caryophyllaeus*²).

Ces phénomènes de développement, particuliers chez ce groupe, me paraissent d'autant plus dignes d'attention qu'il s'agit ici de peu d'espèces qui montrent cette particularité parmi les espèces très nombreuses des Pseudophyllides.

Les états larvaires des Cestodes.

Jusqu'à présent, on a considéré les stades intermédiaires des Cestodes (Procercoïde - Plérocercœide, Cysticerque et Cysticercoïde) et même l'*Archigetes* comme des états larvaires. Cette importante question morphologique, une fois éclaircie, fera mieux ressortir les considérations précédentes, comme celles-ci à leur tour appuyeront ce qui suivra. Mais avant d'aborder cette question, il est nécessaire de considérer du même point de vue le premier état larvaire des Bothriocéphales :

¹ On peut voir, d'après ces faits, que la distinction entre le plérocercœide et le ver segmenté est moins profonde qu'on aurait pu le croire.

² Comme le développement d'*Amphilina* et de *Gyrocotyle* n'est que partiellement connu, cet exposé n'est basé que sur une analogie avec *Ligula*. Ce serait compréhensible sans autre, si je suppose chez *Amphilina* un, et chez *Gyrocotyle* deux hôtes intermédiaires.

La larve ciliée.

Le développement embryonnaire des Bothriocéphales aboutit à la formation d'une oncosphère qui, *entourée encore de son enveloppe embryonnaire ciliée ou non*, quitte la coque. On considère les premiers comme des larves (« larves ciliées »), les dernières comme de simples embryons. Cette distinction a été établie en se basant sur le fait purement extérieur que les « larves ciliées » mènent une vie libre. Mais comment arrive-t-il donc qu'un embryon encore renfermé dans son enveloppe embryonnaire soit nommé « larve » ? Le simple fait que dans ce cas particulier l'embryon, en dehors de la règle générale, sort de sa coque *avec son enveloppe* et mène une *vie libre en apparence* ne justifie aucunement ce terme. *L'oncosphère seule est la larve, et cela au moment où elle rejette l'enveloppe embryonnaire dans son hôte et devient vraiment libre.* Qu'on regarde la « larve » ciliée du *D. latus* et l'embryon de l'*Abothrium* et l'on se convaincra que la larve réelle est seulement l'oncosphère.

Il ne faut pas créer une séparation artificielle où règne une unité naturelle. C'est pourquoi j'ai réuni tous les embryons des Bothriocéphales sous le même terme de *Coracidie* et rien n'empêche d'appliquer le même terme aux « œufs » des proglottis mûrs des Ténias, ces derniers avec leurs enveloppes étant tout à fait homologues à la coracidie. Le terme d'« œufs », par contre, induit en erreur et doit être abandonné.

Le procercoïde et les plérocercoides représentent-ils des états larvaires ?

L'état larvaire se définit couramment comme un état d'animal jeune, caractérisé par la présence d'organes provisoires dits larvaires. Pour atteindre sa forme définitive, *l'animal subit des transformations profondes*, tandis que les jeunes des animaux, dont le développement s'accomplit sans un état larvaire, ressemblent déjà à l'adulte.

Or, les considérations précédentes sur l'origine des Cestodes ont montré qu'il existe toute une gamme de stades de passage entre les procercoïdes et les vers adultes. Parmi ces stades de passage, les « plérocercoides » de *Ligula* et *Schistocephalus* ne peuvent plus être considérés comme des états larvaires, et depuis peu ne le sont plus, à cause des faits si évidents cités plus haut. N'est-il donc pas étrange qu'on regarde

encore les procercoïdes et les plérocercoïdes des autres Bothriocéphales comme des larves ? Pourquoi, par exemple, considérer les procercoïdes de *Caryophyllaeus* et *Cyathocephalus* comme des larves, puisqu'ils possèdent à ce stade-là déjà les organes sexuels, comme c'est le cas chez les « plérocercoïdes » de *Ligula*. Pour quelle raison établir une distinction ? Et puisque cette distinction n'est pas possible, *pourquoi considérer comme des états larvaires les procercoïdes des Bothriocéphales segmentés qui ne possèdent plus les éléments des organes sexuels à cause de l'adaptation plus complète des adultes au parasitisme intestinal*. Le fait que la formation des éléments sexuels est réservée au stade final nous explique la disparition des organes sexuels ou de leur ébauche dans les stades intermédiaires.

D'autre part, les recherches présentées ici montrent clairement que le procercoïde (abstraction faite de l'appendice) se développe directement en plérocercoïde. Aucun de ses organes ne possède le caractère d'organe larvaire. Le procercoïde possède même une bothridie terminale, caractère de scolex¹, et devient par le perfectionnement de ses organes adhésifs et ensuite par le développement de ses organes sexuels parasite parfait. Et il existe une espèce de Cestode dont le développement aboutit en définitive au stade du procercoïde sexué. LEUCKART déjà le nomme *Archigetes*-l'ancêtre.

On m'objectera : et l'appendice caudal du procercoïde, n'est-il pas un organe larvaire ?

En premier lieu il n'est pas un organe, et s'il l'a été autrefois il n'est pas admissible qu'une réminiscence phylogénique soit employée pour créer une notion morphologique. Qu'un organe autrefois peut-être fonctionnel malgré le changement du genre de vie de l'animal persiste (*Archigetes*) ou apparaisse seulement au cours de son développement (procercoïde), ce n'est vraiment pas une raison pour le considérer comme un organe larvaire². Pour faire mieux ressortir

¹ Un bothriocéphale (*Scyphocephalus bisculatus*) de la collection de M. Fuhrmann et dont l'anatomie a été décrite par Riegenbach (Zool. Jahrb. 12. Bd. 1899) illustre d'une façon éclatante mon point de vue. Le parasite en question possède comme le *D. latus* trois bothridies. Mais tandis que chez ce dernier les bothridies dorsale et ventrale sont bien développées et l'invagination terminale n'est qu'une bothridie minuscule, chez *Scyphocephalus*, au contraire, l'invagination terminale représente la bothridie principale, et les deux autres bothridies sont faiblement développées. Dorénavant il n'y aura aucun empêchement de considérer le parasite en question comme un bothriocéphale.

² Voir les considérations de SPENGLER (Monozootie der Cestoden Zeitsche f. wiss. Zool. Bd. 82. 1905) à propos de l'appendice caudal. Il est, en effet, inadmissible de vouloir le considérer comme un « organe » homologue à la queue des cercaires chez les Trematodes. D'ailleurs l'appendice du procercoïde se résorbe dans le premier hôte intermédiaire.

ma pensée, je suis obligé d'analyser en détail le cas de l'*Archigetes*, qui fut le point de départ de toutes ces considérations.

L'*Archigetes* est envisagé comme une forme de Cestode ayant pris naissance par régression. On pensa même qu'il s'agit d'un Caryophyllide, dont le développement se termine dans la cavité du corps de l'hôte intermédiaire et qui devient sexué. D'où la dénomination de « larve » néothénique. Le fait que ce parasite, en opposition avec tous les Cestodes adultes¹, a son habitat définitif dans la cavité du corps et non dans l'intestin, est l'appui pour la conception de la régressivité de l'espèce. Examinons de près cette façon de voir.

Les procercoïdes décrits et figurés dans ce travail montrent qu'à chaque espèce de Bothriocéphale correspond un procercoïde caractéristique. Quand on compare l'*Archigetes* avec le procercoïde de *Caryophyllaeus*, il devient évident que le premier ne peut aucunement être considéré comme appartenant aux Caryophyllides. C'est une espèce « sui generis ». D'autre part, le fait que l'*Archigetes* est parasite de la cavité du corps n'est pas forcément la preuve d'un processus de régression. Ce fait montre seulement un état primitif, et, comme on a vu, donne une indication philogénique sur le développement du parasitisme chez les Cestodes (*Fecampia*). Mais la présence de bothridies chez un parasite cœlomique est vraiment à première vue inexplicable si le développement de l'*Archigetes* s'effectue vraiment dans un seul hôte².

Pour ne pas amener des discussions inutiles sur une question non encore susceptible d'être tranchée, je laisse de côté la question de savoir si le parasite en question représente une forme effectivement régressive ou non. Je veux retenir seulement que l'*Archigetes* est une espèce « sui ge-

¹ Sauf l'*Amphilina*.

² Cette dernière supposition, quoique paraissant probable, n'est pas la seule possible ; car il peut tout aussi bien s'agir ici comme chez les *Caryophyllaeus* et *Cyatocephalus*, d'un plérocercroïde primitif. Dans ce cas-là, les bothridies d'*Archigetes* s'expliqueraient d'elles-mêmes.

Dans la supposition du développement de l'*Archigetes* dans un seul hôte, le fait de la présence des bothridies n'est aucunement une preuve décisive pour une régression vraiment accomplie. Car si dans l'ontogénie c'est l'oncosphère qui, en traversant l'intestin du *Tubifex*, passe dans la cavité cœlomique et donne naissance au parasite *Archigetes* (dont les bothridies, par leur étrange présence, font penser à une régression de l'espèce), dans la phylogénie, le parasitisme précède la formation de l'oncosphère. Il y a dû y avoir, en premier lieu, une série d'adaptations au parasitisme, subies par une espèce non parasite, adaptations dont l'oncosphère est tout aussi bien le résultat que les bothridies. Les ancêtres de l'*Archigetes* n'étaient pas forcément dès le commencement des parasites du cœlome, et il est bien possible que pendant l'évolution de cette espèce vers le parasitisme, les organes de fixation conformes à l'endroit où le parasitisme a

neris » et que les nouveaux faits que j'apporte donnent une base solide à la conception que les états intermédiaires des Cestodes sont primitifs en relation avec des états aujourd'hui définitifs.

Qu'il y ait régression ou non, l'*Archigetes*, comme le montre le stade de procercoïde, est un parasite primitif d'un groupe qui s'adaptera au parasitisme intestinal (*Fecampia*, *Archigetes*, Procercoïde). Ce stade est ainsi, ou du moins était autrefois, définitif.

Si l'on prend en considération que le développement des parasites s'effectue d'une manière tout à fait particulière, que le parasitisme provoque souvent de telles modifications dans la forme extérieure des animaux, qu'on ne peut conclure de la parenté des espèces parasites et non parasites d'un même groupe qu'en se basant sur leur développement, il est inadmissible que chez les parasites par excellence, les Cestodes, un *Archigetes* soit considéré comme un état larvaire par rapport aux parasites modifiés grâce à l'habitat dans l'intestin. On serait encore autorisé de considérer l'*Archigetes* comme un phénomène néothénique, si vraiment il était un jeune stade de développement de *Caryophyllaeus*, devenu sexué. Mais ce n'est pas le cas. Au contraire c'est un fait que l'*Archigetes* existe comme tel, car personne n'a encore trouvé dans un intestin un parasite qui aurait pu être considéré comme l'adulte du « procercoïde » *Archigetes*. Comme l'anatomie, les faits de développement de Bothriocéphales (procercoïde) et la conception phylogénique (*Fecampia*) démontrent que l'*Archigetes* est un Bothriocéphale qui montre l'état primitif du parasitisme chez les Cestodes.

De ce point de vue on ne pourra pas considérer d'une façon différente le développement des Ténias. Car, comme on le voit, le développement de l'oncosphère en Cysticerque ou Cysticercoïde est tout à fait pareil à celui de l'oncosphère en procercoïde ou plérocercoïde :

commencé, se sont développés, organes qui étaient peut-être plus accentués encore. La présence des bothridies chez l'*Archigetes* ne sera une preuve sans équivoque de la régressivité de l'espèce, qu'autant qu'une base solide ne sera pas apportée à la conception que les cestodes sont dès l'origine des parasites intestinaux, conception qui, comme je l'ai montré, n'est pas justifiée.

On doit se garder d'admettre une « explication » qui est plausible comme une gouverne suffisante pour les phénomènes de la nature. Comme le cas le démontre, la pensée humaine peut s'accommoder de différentes « explications », mais les faits seuls peuvent déterminer le choix.

procercoïde — si on prend en considération les Bothriocéphales primitifs,

plérocercœide — si on prend en considération les Bothriocéphales segmentés.

L'appendice caudal *peut* se conserver et subir dans certains cas une transformation accusée (Cysticerques). Mais si l'on considère en même temps les plérocercœides de *Ichthyotaenia*, il sera difficile de vouloir distinguer les plérocercœides des cysticercoïdes ou cysticerques.

Je pense donc qu'il est plus conforme à la réalité

de ne considérer dans le développement des cestodes qu'un seul état larvaire : l'oncosphère libérée de son enveloppe embryonnaire. En émigrant dans le cœlome d'un animal, la larve — l'oncosphère — se transforme en un jeune parasite. Celui-ci devient adulte, soit

dans le même hôte (*Archigetes*)

soit

en passant dans l'intestin de l'hôte final (*Caryophyllaeus*, *Cyathocephalus*, *Ichthyotaenia*, *Tænia*)

ou enfin

en intercalant entre les deux encore un hôte intermédiaire (*la plupart des Bothriocéphales*).

Si les faits ne suffisent pas, si l'on veut absolument des preuves phylogéniques, je réponds

Fecampia-Archigetes; Archigetes-Procercoïde.

ANNEXE

Histoire d'une collaboration.

1. Il y a une année, j'ai publié dans ce même bulletin mes « Recherches expérimentales sur le cycle évolutif du *Dibothriocephalus latus* ». Le mémoire en question a comme titre général : « Le cycle évolutif du *Dibothriocephalus latus*, recherches expérimentales et observations », et porte à côté de mon nom celui de C. JANICKI, lequel a exposé dans une partie signée de son nom les résultats fragmentaires de ses observations sur la même question. Depuis lors, certains incidents se sont produits qui m'obligent à exposer ici l'histoire de cette publication pour mettre les choses au point.

En 1915, JANICKI (alors au laboratoire de Bâle) a eu l'heureuse idée de soumettre aux recherches le problème du développement du *Dibothriocephalus latus*. Après un an de préparatifs et d'essais, J. remarqua que les recherches destinées à résoudre le problème en question étaient tellement compliquées que seul un grand sacrifice de temps aurait permis de les exécuter, — un sacrifice auquel J. ne pouvait consentir. Il eut alors au printemps 1916 l'obligeance de s'adresser à moi en me proposant de m'occuper de ces recherches. Dans les publications, en cas de réussite de ma part, il m'a prié de mentionner le fait que lui-même m'avait conseillé d'entreprendre ce travail, et il ajoutait : « Je serais très content si au moins de cette façon mon nom est lié au problème. » (Lettre du 7 mars 1916.) Mais à ce moment je dus quitter la Suisse pour quelques mois ; il m'était donc impossible d'accepter à cet instant la proposition. Alors J., dans un louable effort, décida d'entreprendre quand même les recherches en question.

En automne de la même année, je revins en Suisse. Dans une entrevue avec J. à Lausanne, je le trouvai fort découragé : quoiqu'il eût réussi d'obtenir des quantités d'embryons de Bothriocéphales et d'élever les quantités de larves ciliées nécessaires à l'expérience, il n'avait obtenu que des résultats négatifs. Soit qu'il eût essayé d'infecter les poissons par les larves ciliées, soit que, supposant l'existence de deux hôtes intermédiaires, il eût tenté d'infecter le plancton, les résultats étaient demeurés nuls. Du reste J. attribuait une si faible importance au résultat de ses recherches, surtout en ce qui concerne les poissons, qu'il n'a pas même cru les pouvoir publier. Et vraiment, en voyant la façon

dont J. a procédé dans ses recherches, je me suis tout de suite aperçu qu'avec un matériel fixé au formol et examiné *in toto*, aucune conclusion précise n'était possible, en prenant en considération les dimensions de l'oncosphère — 27 μ !

C'est dans ces conditions que j'entrepris alors en automne 1916 mes recherches au laboratoire de zoologie de Neuchâtel où toutes les conditions favorables de travail se trouvaient réunies. Je commençai par les essais d'infection directe du poisson par la « larve ciliée ». *Et pendant le cours de ces recherches les opinions de J. changèrent suivant mes résultats.*

J'avais à peine commencé mon travail quand J. me notifia que son opinion concernant ses investigations avait changé. Il m'écrivit (lettre du 16 octobre 1916) : « Maintenant, en considérant plus froidement la série de mes expériences pendant l'été, j'incline à attribuer à mes résultats négatifs une plus grande importance qu'au mois de septembre, quand je me trouvais sous l'impression d'une expérience manquée, ... et j'ai l'intention, à l'encontre de ma décision première, de publier mes expériences (ce que M. Galli-Valerio m'a conseillé de faire dès le commencement¹). » Ces changements d'opinion m'ont montré encore davantage à quel point une recherche vraiment approfondie était nécessaire pour élucider cette question. D'autant plus que je savais que le changement d'opinions de J. était dû à l'influence de M. Galli-Valerio², qui depuis longtemps avait essayé mais vainement d'infecter les poissons et avait supposé, comme beaucoup de zoologistes, l'existence de deux hôtes intermédiaires chez les Bothriocéphales.

Mais au cours de mes recherches, un fait attira mon attention : la relation entre la quantité de calcium dans les lacs et l'existence de *Dibothriocephalus latus* (voir p. 250). J. abandonne tout de suite sa réserve et est tellement affecté de cette trouvaille que, par l'intermédiaire de M. Galli-Valerio, un chimiste de l'Université de Lausanne fait l'analyse des eaux des lacs suisses, tandis que M. Galli-Valerio demande des détails par écrit sur les lacs du Nord de l'Italie. Mais les analyses n'ont donné que des résultats contradictoires et il fallut abandonner cette supposition. J. commence de nouveau à être sceptique quant à la possibilité de l'infection directe des poissons par la larve ciliée, mais se montre pourtant très prudent : il devait tenir une conférence au congrès des zoologistes suisses à Lausanne le 29 décembre 1916 et m'écrivit préalablement (lettre du 19 décembre 1916) : « Si vous obtenez un résultat positif quelconque avant le congrès, je vous prie de bien vouloir m'en informer et j'abandonne alors ma conférence. »

¹ Les lettres de JANICKI sont écrites en partie en polonais, en partie en allemand. Je citerai toujours le texte original *en note* lorsqu'il s'agit de lettres allemandes.

² Dans le laboratoire duquel, à Lausanne, J. a fait ses recherches.

Tels étaient les opinions de J. sur l'infection directe des poissons jusqu'au mois de janvier 1917, au moment où mes dernières expériences n'avaient apporté aucun résultat positif (voir p. 251). J'informai J. de ce fait et c'est à cette époque seulement qu'il commence à rédiger le mémoire sur ses essais d'infection des poissons. Quel fut mon étonnement quand recevant en octobre 1917 les tirages à part de cette publication¹ je pus lire la dernière phrase de J. : Die vorstehenden Untersuchungen berechtigen zu der Schlussfolgerung dass *Trutta*, *Esox*, *Perca*, *Lota*, immun sind in Bezug auf Flimmerembryonen von *Dibothriocephalus latus* und das die Existenz eines unbekannten ersten Zwischenwirtes angenommen werden muss.

Dans tout ce mémoire ne se trouve aucune mention pour indiquer même légèrement à qui cette certitude était due.

2. Mes recherches sur l'infection directe des poissons par la « larve ciliée » m'ont donc apporté une base solide à la supposition que le cycle évolutif des Bothriocéphales nécessite deux hôtes intermédiaires. Au printemps 1917, je commençai à faire des préparatifs pour les recherches dans cet ordre d'idée. J., qui pendant l'hiver 1916-1917 avait définitivement abandonné les recherches en question, est revenu dès le mois d'avril 1917 de son projet et se mit de son côté au travail. Mais tandis que je suis resté convaincu que seulement par des expériences éliminatoires on pouvait arriver à la solution du problème (voir p. 252-253), J. — rendu prudent par ses recherches antérieures — a voulu chercher la solution par un procédé qu'il envisageait comme moins hasardeux : l'observation directe du poisson en partant d'un fait connu, le plérocercœide. Déjà les premiers pas dans cette voie lui inspirèrent de la confiance. Il trouva dans la paroi stomacale des poissons quelques jeunes plérocercœides (connus déjà de KNOCH et de BRAUN et que celui-ci avait interprétés comme des plérocercœides de *D. latus* en migration). J. était alors convaincu de pouvoir résoudre le problème en suivant cette voie. Il m'écrivit le 17 mai 1917 : « Je crois que toute l'énigme peut se résoudre par l'observation de l'estomac. La question est d'avoir un grand nombre de poissons de sources différentes et de la patience.² »

Mais le temps s'écoula et aucun fait nouveau n'est venu confirmer ce bel optimisme de J.

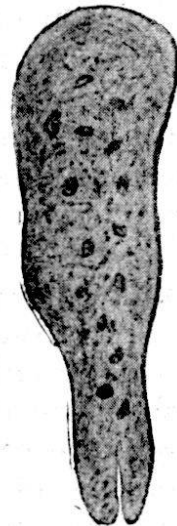
Entre temps, mes expériences avaient éliminé une quantité d'animaux qui pouvaient entrer en ligne de compte, et il ne res-

¹ C. JANICKI. Experimentelle Untersuchungen zur Entwicklung von *Dibothriocephalus latus*. I. Ueber negative Versuche, junge Forellen, Hechte und Barsche direkt mit Flimmerembryonen zu infizieren. Centrbl. f. Bakt. u. Parasitnk., vol. 79, 1917.

² « Ich glaube, dass das ganze Rätsel durch Studium des Magens zu lösen ist. Es ist eine Frage von genügend grossem Fischmaterial aus verschiedenen Quellen, und von Geduld. »

tait malgré toute apparence que le plancton parmi lequel j'espérais trouver l'hôte intermédiaire tant cherché. J. vint à ce moment à Neuchâtel et, dans une entrevue avec M. Fuhrmann et moi, la question fut envisagée de ce point de vue. Et pendant que j'installais les expériences sur le plancton, J. commençait à Lausanne l'examen approfondi des poissons de toute petite taille (perche de 7 à 12 cm. de longueur) dont le plancton forme la nourriture essentielle (20 juin 1917). Mes expériences ont bientôt porté des fruits : deux espèces de copépodes, un *Cyclops* et un *Diaptomus* se sont vraiment trouvés infectés par l'oncosphère. L'existence d'un premier hôte intermédiaire était établie et le premier hôte lui-même enfin trouvé. Il fallut quand même être prudent quant au dernier point, car quoique l'infection ait réussi, les espèces en question auraient pu ne pas être les vrais hôtes intermédiaires de *D. latus*, mais des espèces voisines.

J'informai J. quelques jours après (30 juin 1917) de ce fait important en ajoutant l'objection ci-dessus. Déjà le 2 juillet je reçus une réponse. J. me félicite et m'informe que ses dernières recherches sur les toutes jeunes perchettes, *entreprises après sa visite à Neuchâtel*, lui ont de même apporté un fait nouveau : Il a trouvé dans la mucosité de l'estomac de ces poissons quelques jeunes parasites qu'il considère comme étant probablement un tout jeune stade du plérocercœide de *D. latus*. Un petit dessin que je reproduis ici (en grandeur naturelle) était joint à une courte description de ce parasite que je cite textuellement : « Le dessin que j'ajoute illustre leur aspect général. La tête apparemment sans aucune différenciation, en tout cas sans aucune trace de ventouse ou de crochet. Dans la partie postérieure, un pore excréteur ; les corps calcaires très peu nombreux. Une grande mobilité. La cuticule dans la partie antérieure possède apparemment des soies rigides. ... J'incline fortement à interpréter ces formes comme de jeunes stades de *D. latus*. Autant que je peux me rendre compte, ces formes peuvent être encore de jeunes stades de *Triaenophorus nodulosus*. La *Ligule* est trop rare chez *Perca* pour entrer en considération. ... J'attends un éclaircissement de recherches ultérieures que j'entreprends maintenant rapidement. ... Mais même dans le cas d'une nouvelle désillusion, ne perdons pas courage pour continuer ¹. »



Mais aucun fait nouveau ne vint à l'aide de J. pour l'éclairer

¹ « Ihr allg. Aussehen ist aus nebenstehender Skizze ersichtlich. Kopf anscheinend ohne jegliche Differenzierung, auf jeden Fall ohne alle Spur von Saugnäpfen oder Hacken, am Hinterende ein Excretionsporus, Kalkkörperchen sehr spärlich. Grosse Beweglichkeit. Cuticula des Vorderkörpers anscheinend mit starren Härchen besetzt. ... Ich bin sehr geneigt diese Formen als Jugendzustände von *Bothr. latus* zu deuten. Soweit ich die Sachlage übersehe, könnten es event.

sur la nature des parasites qu'il avait trouvés. La lettre du 17 juillet en contient l'aveu : « Malheureusement, pas un seul fait nouveau. Est-ce l'influence de la saison ? Le premier jour, un résultat admirable et après rien, mais rien ! »

Entre temps, mes expériences aboutirent à un résultat clair : les oncosphères se sont développées dans le *Cyclops* et ont donné naissance à un jeune parasite. Le problème était résolu. Les *Bothriocéphales* ont deux hôtes intermédiaires, et dans le premier l'oncosphère se transforme en un jeune parasite, le procercoïde.

J'ai informé J. et il vint deux jours plus tard à Neuchâtel. Il admire mes démonstrations, me félicite. On parle de publier mes résultats aussitôt que l'infection des poissons par ce procercoïde sera effectuée. J. m'exprime son désir de contribuer à ma publication par la description de ses résultats fragmentaires. Je donne tout de suite mon consentement. On a vu de quelle façon J. l'a fait. Au lieu de dire tout clairement ce qui s'est passé, il préféra faire croire que ses recherches ont abouti quand même. Qu'on relise les mémoires en question pour voir toute l'énormité des assertions de J. (assertions qui sont néanmoins modestes en comparaison de ce que contenait son manuscrit ! Il a fallu supprimer bien des phrases et des affirmations).

En voyant le grand regret de J. et son désir ardent (et compréhensible) d'être associé à la solution du problème, — je donnai néanmoins mon consentement à la publication. Mais je fus mal récompensé. Voyant la facilité avec laquelle il avait obtenu mon consentement, J. désira avoir plus encore. Mais comment y arriver ? C'est sur ces faits que je suis obligé de donner des explications que, certes, j'aurais préféré taire.

J. voulant s'attribuer la découverte du procercoïde change tout simplement à mon insu le texte de *mon travail*¹ et en *envoie l'épreuve directement à l'imprimerie*. En même temps il m'écrit, *tâche d'expliquer sa façon d'agir en m'accusant de l'avoir trompé et exerce une pression de mauvais aloi pour me faire accepter les modifications de mon texte faites par lui*. Dès lors je rompis les relations avec J. et lui fis savoir que je publiais mon travail sans son « concours », *ses recherches n'ayant pas contribué à la solution du problème*. Malgré cela, J. revint à la charge à différentes reprises, *en s'excusant de ce qui s'était passé*. Mon silence le fit s'adresser à de tierces personnes pour me faire revenir sur ma décision et accepter sa « collaboration ». Je lui fis parvenir alors un petit document pour établir clairement que ses accusations n'étaient que de perfides insinuations, que ni sa

nur noch *Thriænoporus* — jugendzustände sein. *Ligula* ist wohl bei *Perca* zu selten, als dass man sie in Betracht zu ziehen hätte. ...Von einer weiteren Untersuchung, die ich mit Volldampf jetzt aufnehme erwarte ich Klärung. ...Aber auch im Fall, wenn uns etwa wieder eine Enttäuschung erwartet, sollten wir den Mut zur weiteren Fortsetzung nicht verlieren.»

¹ Changement qui consistait à *me faire dire* que c'est lui qui avait découvert le procercoïde.

publication sur les expériences d'infection des poissons¹, ni celle à venir², à laquelle je donnais toutefois mon consentement, ne sont des exposés véridiques des faits. J. n'a pas même essayé de se disculper et ce silence en dit long³.

J'aurais à ce moment oublié le passé si un nouvel acte de mauvaise foi de J. n'était survenu. Il a été fait à ce moment un compte-rendu de mon travail avec la « collaboration » de J. pour le *Correspondenz-Blatt für Schweizer Aerzte*. Cette fois-ci J. change tout simplement le texte *signé de mon nom* et, sans me présenter l'épreuve, l'envoie directement à la rédaction. Je ne sus de quoi il s'agissait qu'en recevant le tirage à part⁴. Je rompis et cette fois définitivement avec J., en lui signifiant que *je ne l'autorisais plus de faire état des résultats de mes recherches pour se faire passer comme collaborateur à la solution du problème*.

Je saisis l'occasion pour déclarer nulles et non avenues les publications en question.

J'aurais préféré que les incidents ci-dessus soient restés *intra muros*. Mais la conduite toute récente de J. m'oblige décidément à les publier comme un garde-à-vous pour le monde savant.

Au moment où les recherches, qui font le sujet de cette publication, étaient depuis longtemps achevées (seule l'étude de la *Ligule* en avait fait retarder la publication), j'ai eu connaissance d'un travail de J. paru en octobre dernier et intitulé : *Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen*. I. *Trienophorus nodulosus* (Pall.). (Corr.-Blatt für Schweizer Aerzte 1918.)

Qu'après tout ce qui s'était passé J. ait cru digne de poursuivre mes recherches, c'était son affaire personnelle. Mais que, *profitant de mon silence courtois*, il commence son travail en proclamant à tout le monde :

Durch *meine*⁵ und Rosen's Untersuchungen ist der Nachweis erbracht worden, dass im Entwicklungszyklus von *Dibothriocephalus latus* ein dreifacher Wirtswechsel stattfindet : Als erster

¹ C. JANICKI. Experimentelle Untersuchungen zur Entwicklung von *D. latus*. Centr. f. Bakt. u. Par., vol. 79, 1917. J'ajoute que les épreuves de ce travail furent corrigées par J., après qu'il ait eu connaissance de la réussite de mes expériences.

² C. JANICKI et F. ROSEN. Le cycle évolutif du *Dibothriocephalus latus* L. Recherches expérimentales et observations. Bulletin de la société neuchâteloise des sciences naturelles, t. XLII, p. 19-53, 1917.

³ Il m'est impossible de reproduire ici tous les documents écrits de la main de Janicki et qui sont en ma possession.

⁴ C. JANICKI et F. ROSEN. Der Entwicklungszyklus von *Dibothriocephalus latus* L. Experimentelle Untersuchungen und Beobachtungen. Corr.-Blatt für Schweizer Aerzte 1917, n° 45.

⁵ C'est moi qui souligne.

Zwischenwirt dienen Copepoden-arten (*Cyclops strenuus* oder *Draptomus gracilis*)...

cela dépasse tout de même les bornes de l'honnêteté la plus élémentaire et j'en laisse juges ceux qui auront eu la patience de me suivre jusqu'ici.

* * *

Encore quelques mots à propos de la publication de J. sur le *Triaenophorus nodulosus*.

J. donne la description suivante du développement du procercoïde en plérocercœide chez ce parasite : le procercoïde, après sa pénétration dans le foie du poisson, perd son revêtement de soies ; dans la cuticule apparaissent alors des formations nouvelles, les papilles, qui ont la fonction de produire le kyste. Une fois ce dernier produit, les papilles disparaissent et la cuticule du plérocercœide formé devient de nouveau lisse. Ces quelques observations — d'une pure fantaisie d'ailleurs — suffisent à J. pour construire un nouveau stade du développement des Cestodes, le « Mésocercœide » !

Comme je l'ai décrit dans le présent mémoire, le revêtement de soies du procercoïde reste présent pendant tout son développement en plérocercœide (*D. latus* et *T. nodulosus*). Aucune disparition des formations cuticulaires ne se produit pendant ce temps et les « papilles » de J. ne sont autre chose que ces soies. Le « Mésocercœide » avec les « Cystogenzotten » et « Cystogengranula » ne sont que les résultats d'une observation défectueuse. Preuve en est le fait qu'un fort revêtement de soies cuticulaires caractérise le plérocercœide de *T. nodulosus*¹, même après son passage dans l'intestin du brochet, tandis que J., au contraire, le décrit comme tout à fait lisse.

¹ De même que le plérocercœide du *D. latus*.

LITTÉRATURE

1. ABILDGAARD, P. C. Allgemeine Betrachtungen über Eingeweidewürmer. (Schriften der Naturf. Ges. zu Kopenhagen I. Bd. 1 Abth. 1793.)
2. CREPLIN, F. C. H. Novae observationes de entozoïs. Berolini 1829.
3. SIEBOLD, C. Th. v. Helmintologische Beiträge. (Archiv f. Naturg. I. Jahrg. 1. Bd. Berlin 1835.)
4. CREPLIN, F. C. H. Distoma (in Ersch und Gruber, allg. Encyclopaedie I. Sect. 1837.)
5. BLANCHARD, E. Recherches sur l'organisation des vers. (Annal. d. sc. nat. 3. Série Zool. T. VII et X 1847-1848.)
6. BENEDEN, P, J. VAN. Recherches sur la faune littorale de Belgique. Les vers Cestoides. (Nouv. mém. de l'Acad. Roy. de Belg. T. XXV 1850.)
7. KÜCHENMEISTER, F. Vorläufige Mittheilung. (Günsburg's Zeitschr. f. klin. Medezin. Jahrg II. Breslau 1851.)
8. Id. Ueber die Umwandlung der Finnen (*Cysticerci*) in Bandwürmer (*Taenien*). (Prag. med. Vierteljahrsschr. Jahrg 9. Bd. 33. 1852.)
- 8a. Ueber den Eisbärbandwurm im zoologischen Garten zu Dresden und ueber die Entstehung des *Bothriocephalus latus* des Menschen. (Deutsche Klinik Bd. XIII. 1861.)
9. WAGENER, G. R. Die Entwicklung der Cestoden. (Verh. d. K. Leop.-Carol. Acad. d. Naturw. Bd. XXIV Suppl. Breslau 1854.)
10. Id. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Haarlem 1857.
11. LEUCKART, R. Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Giessen 1856.
12. SCHUBERT. Embryonen von *Bothriocephalus latus*. (Bericht von VERLOREN auf der 33. Vers. d. Naturf. u. Aerzte in Bonn 1859.)
13. KNOCH, J. Die Naturgeschichte des breiten Bandwurms. (Mém. de l'Acad. imp. de St-Petersbourg. 7 Série T. V. 1863.)

14. BERTHOLUS. Note sur le développement du Bothriocéphale de l'homme. (Comp. rend. Acad. sc. Paris T. LVII 1863.)
15. LEUCKART, R. Die menschlichen Parasiten. (I. Band, Nachträgliche Zusätze p. 757-765. 1863.)
16. RATZEL, F. Zur Entwicklungsgeschichte der Cestoden. (Arch. f. Naturg. 34. Jahrg. Bd. I. 1868.)
17. SALENSKY, W. Ueber den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina. (Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. XXIV 1874.)
18. DONNADIEU, A. L. Contribution à l'histoire de la Ligule. (Arch. de zool. exp. et gén. T. V. 1876.)
19. LEUCKART, R. Die menschlichen Parasiten. (II. Band. Zusätze zum ersten Band p. 865-868. 1876.)
20. Id. *Archigetes Sieboldi*, eine geschlechtsreife Cestodenamme. (Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. 1878.)
21. VOGT, C. La provenance des entozoaires de l'homme et leur évolution. Genève 1878.
22. KÜCHENMEISTER, F. und ZÜRW, F. Die Parasiten des Menschen. 2 Auf. Lyszg. 1878-1881.
23. BRAUN, M. Zur Entwicklungsgeschichte des breiten Bandwurmes (*Bothriocephalus latus* Brem.). Würzburg 1883.
24. LEUCKART, R. Die Parasiten des Menschen. (2 Aufl. I. B. 1 Abt. p. 902-921. 1879-1886.)
25. SCHAUINSLAND, H. Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 19. 1885.)
26. MRAZEK, Al. Ueber die Larve von *Caryophyllaeus mutabilis*. (Centr. f. Bakt. Parsk. und Infkr. I. Abt. XXIX N° 11. 1901.)
27. Id. Cestoden-Studien. (Zool. Jahrb. B. 39. Heft 4. 1916.)
28. FUHRMANN, O. La nourriture de nos poissons. (Bull. suisse de Pêche et Piscicult. 1917, 6 et 7.)

Travaux sur *Fecampia* :

29. GIARD, A. Sur un Rhabdocoele nouveau, parasite et nidulant. *Fecampia erythrocephala*. (Compt. Rend. Ac. Sc. T. 103. p. 499., 1886.)
30. CAULLERY, M. et MESNIL F. Recherches sur les « *Fecampia* » Giard, Turb. Rhabd, parasites internes des crustacées. (Ann. d. Fac. d. Sc. de Marseille T. XIII, 1903.)