Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 44 (1918-1919)

Artikel: Recherches sur le développement des cestodes
Autor: Rosen, Félix
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-88615

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: 10.12.2025

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

RECHERCHES

SUR

LE DÉVELOPPEMENT DES CESTODES

II. Le cycle évolutif de la Ligule

et quelques questions générales sur le développement des Bothriocéphales

PAR

Dr Félix ROSEN

Laboratoire de zoologie de l'Université de Neuchâtel

Dans mes recherches sur le cycle évolutif des Bothriocéphales, j'ai écrit à propos de la Ligule : « *Je peux dire dès maintenant que la* Ligula *effectue une triple migration.* Dans le premier hôte intermédiaire se développe un procercoïde semblable à ceux des Bothriocéphales segmentés. » J'exprimais à ce propos l'espoir de publier bientôt en détail les résultats de mes observations [1].

La *Ligula simplicissima* vit à l'état adulte dans l'intestin des oiseaux aquatiques (*Colymbus cristatus*, *Anas boschas*, *Mergus merganser*, etc.). L'infection se produit par l'ingestion du poisson blanc (*Gobio fluviatilis*, *Abramis brama*, *Leuciscus rutilus*, etc.) dont la cavité cœlomique héberge ce parasite à l'état de plérocercoïde. Autant que l'examen de ces

[1] Les recherches en question étaient faites en partie déjà en automne 1918. Je n'ai pas pu alors publier en détail les résultats de ces recherches, étant donné le manque de matériel et surtout le fait que l'infection du poisson n'était pas réalisée.

Depuis lors, ayant eu bonne connaissance de mon travail dès le 24 décembre 1918, Janicki a publié, au mois de juillet 1919, une note sur la Ligule (*Corr.-Blatt für Schweizer-Aerzte,* nº 25) en se gardant bien de mentionner ce fait. Le procédé est d'autant plus digne d'être souligné, que J. a fait ses expériences *après* l'apparition de mon travail (le 15 janvier 1919 seulement). — Par hasard, et comme c'était le cas avec le Triænophore, un malheur lui est arrivé. En poursuivant le développement de l'oncosphère dans un copépode (*Diaptomus gracilis*), qui n'est pas le véritable hôte intermédiaire (j'ai eu soin de ne pas le nommer dans mon travail précédent !), il n'a pu observer qu'un procercoïde anormal (v. p. 268).

oiseaux et de ces poissons a pu me convaincre, l'infection a lieu pendant toute l'année. Une fois arrivé dans l'intestin des oiseaux, le parasite devient mûr dès le troisième jour et la production des œufs commence. Eliminés avec les excréments, ils tombent dans le lac, se développent ensuite et donnent naissance à des coracidies ciliées. Le parasite lui-même ne séjourne que deux à trois jours encore dans l'intestin des oiseaux, puis il est expulsé avec les excréments : d'où la difficulté, pour procéder à des expériences, de trouver des oiseaux infectés et surtout une Ligule justement en possession des œufs mûrs. Dans le laboratoire, cultivés dans les plaques de Petri à une température moyenne de 20-22°, le développement embryonnaire s'accomplit dans une dizaine de jours.

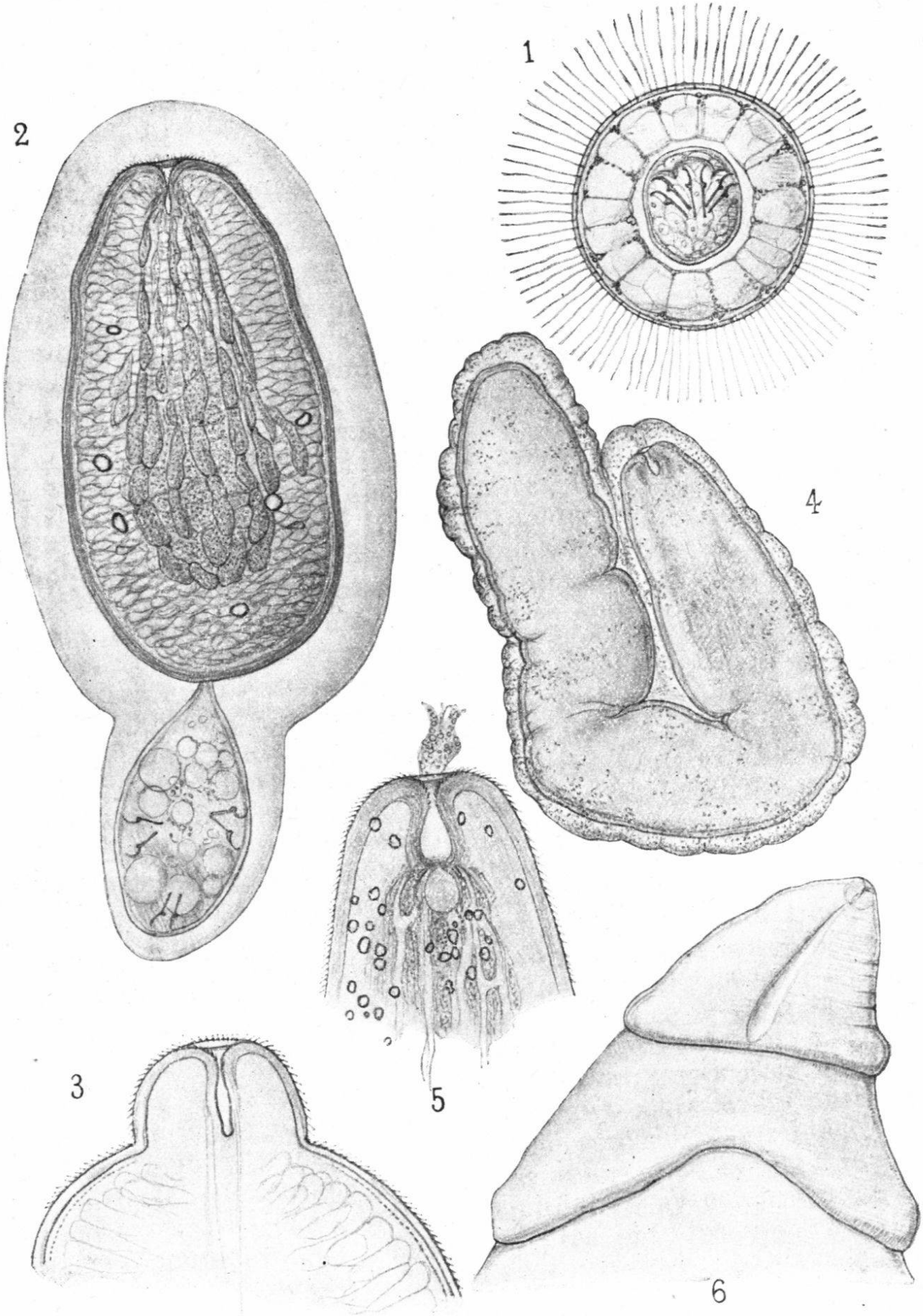
La Coracidie.

Aussitôt éclose, la coracidie nage dans l'eau grâce aux cils, régulièrement distribuées à sa surface. Son mouvement est très lent, même en comparaison avec celle de *D. latus*. Comme celles d'autres espèces de Bothriocéphales, elle se gonfle par un séjour prolongé dans l'eau et atteint un diamètre de 50 μ. Elle ressemble le plus à la coracidie du *D. latus*, mais est pourtant encore plus délicate et plus transparente (fig. 1).

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 *3 cellules granuleuses, très réfringentes*, dont les granulations sont mobiles. Trois paires de crochets se trouvent dans un des secteurs de la sphère. Ils sont fixés comme le montre fig. 1, p. 23 (resp. 259) loc. cit. L'oncosphère, encore entourée de l'enveloppe embryonnaire, accomplit de faibles mouvements, qui s'accentuent lors de sa libération. Cette enveloppe est com-

PLANCHE (dessinée d'après le vivant par M. Th. Delachaux).

1. Coracidium qui vient d'éclore (× 580).
2. Procercoïde extrait de la cavité cœlomique du *Cyclops strennus* (× 400).
3. Le scolex du procercoïde en mouvement (× 570).
4. Le procercoïde après sa pénétration dans la cavité du corps du poisson (× 80).
5. Le scolex du même avec réceptacles glandulaires, montrant l'élimination de gouttelettes par la bothridie (× 250).
6. Le scolex de l'adulte (× 8).


1
2
3
4
5
6

posée d'une seule couche de cellules dont les limites se distinguent facilement. Elle est bordée d'une membrane interne et d'une membrane externe, cette dernière *cutinisée*. Sous la cuticule se trouvent *des corpuscules basaux* d'où s'élèvent les cils, qui traversent la cuticule et se prolongent à l'extérieur. Ces cils sont de grandeur égale et régulièrement distribués.

Cette structure et ce genre de vie de la coracidie, tout à fait semblables à celle du *D. latus*, avait fait prévoir que le premier hôte intermédiaire était probablement le même que celui du *D. latus*. Effectivement, *Cyclops strenuus* et *Diaptomus gracilis* se sont trouvés infectés. Mais, comme je l'expliquerai plus loin, seuls *les Cyclops doivent être envisagés comme les hôtes intermédiaires des Bothriocéphales.*

Après que la coracidie a été avalée par un *Cyclops*, elle perd son enveloppe embryonnaire. L'oncosphère délivrée devient très mobile et traverse rapidement la paroi intestinale (voir la description de ce phénomène p. 22, resp. 258, loc. cit.). Quelques heures après l'infection, on en trouve déjà dans la cavité générale. Là se passe son développement en procercoïde, qui s'accomplit dans ses grandes lignes comme chez les autres Bothriocéphales *segmentés*. Le dixième jour après l'infection, le parasite mesure $0^{mm},2$. On aperçoit alors, dans l'état d'extension de l'oncosphère, ses deux pôles qui se transforment en appendice sphérique et en scolex avec l'invagination terminale. Dix jours après, la différenciation des deux pôles est accomplie. L'appendice caudal (muni des crochets embryonnaires) s'étrangle de plus en plus. Sa séparation du reste du corps achevée (un tout fin pédoncule lie l'un à l'autre), il reste mobile et se présente tantôt sous la forme sphérique, tantôt sous la forme d'un ellipsoïde, cette dernière étant très caractéristique pour l'espèce (fig. 2). Parallèlement à la formation de l'appendice se développe la bothridie apicale. La faible dépression du sommet marquée déjà dès le dixième jour après l'infection, s'approfondit en un canal aussi large que celui de *D. latus*, mais moins profond. Autour de cette dépression apparaissent des raies longitudinales, qui ne tardent pas à s'accentuer et se laissent reconnaître comme des conduits glandulaires avec leurs cellules correspondantes. Ces dernières, plus grandes que chez les autres procercoïdes connus, sont groupées autour de la bothridie et y aboutissent. Une particularité du procercoïde de la *Ligula* c'est qu'au milieu de ce groupement se trouve un réceptacle avec un court canal, qui semble être en contact

d'un côté avec les glandes, de l'autre avec la bothridie (voir fig. 5). Je suppose que ce réceptacle est en rapport avec la formation également particulière à cette espèce, d'une *enveloppe mucilagineuse*, qui se forme à la fin du développement du procercoïde (fig. 2).

Arrivé au terme de son développement, le procercoïde ressemble beaucoup à celui de *D. latus*. La cuticule s'est renforcée considérablement et s'est recouverte entièrement de soies rigides, qui sont plus grandes autour de la bothridie terminale et deviennent de plus en plus petites en s'approchant de l'appendice caudal, qui en est privé.

Recourbées et dirigées en arrière sur le corps, en avant dans l'enfoncement terminal, ces soies sont d'une grandeur toute particulière autour du scolex, dépassant par leurs dimensions celles de tous les procercoïdes décrits déjà précédemment.

A travers la cuticule, on aperçoit les corpuscules calcaires en nombre très restreint et en grande partie de dimensions minimes. La musculature longitudinale et transversale est bien développée.

A la fin du développement, les *trois cellules particulières* de *l'oncosphère* se multiplient considérablement. On voit alors le parenchyme divisé en deux parties : une périphérique, formée du parenchyme proprement dit, et une partie centrale composée de cellules à gros corpuscules. Cette masse centrale occupe à peu près les trois quarts du corps. Elle est piriforme, sa partie rétrécie tournée vers le scolex. (Quant à la nature de cette partie centrale, j'ai exprimé déjà l'idée qu'il s'agit de l'intestin rudimentaire des cestodes (loc. cit. p. 43, resp. 279). La structure particulière du procercoïde de la Ligule semble confirmer particulièrement ce point de vue.)

Tel est le développement de la Ligule dans son premier hôte intermédiaire. Il s'accomplit en trois semaines environ et le parasite ainsi formé à partir de l'oncosphère, qui mesurait 25 μ à peu près, mesure maintenant $0^{mm},35$-$0^{mm},4$. Entouré de son enveloppe mucilagineuse, il flotte dans la cavité de son hôte. Extrait de celui-ci et délivré de son enveloppe, il exécute de forts mouvements péristaltiques, de même que des déplacements assez considérables, le scolex en avant (fig. 3). Il change de forme, passant de l'ovoïde à l'ellipsoïde, la bothridie s'invagine et se dévagine alternativement, en un mot il présente toutes les particularités des autres procercoïdes.

La quantité de parasites logés dans la cavité d'un *Cyclops* ne dépasse pas 3 (forte infection).

L'infection du poisson

par le procercoïde de la *Ligula simplicissima* a été essayée et réussie comme chez les *D. latus* et *T. nodulosus*. Voici à ce sujet provisoirement quelques détails.

Un petit nombre de jeunes goujons *(Gobio fluviatilis)* furent nourris de *Cyclops infectés*. Ayant très peu de matériel à disposition, je ne les ai examinés que 17 jours après l'infection, au moment ou j'espérais trouver les parasites à la périphérie de la musculature stomacale. Mais c'était trop tard et je ne les retrouvai que dans la cavité du corps. Ils mesuraient 2-2^{mm} $^1/_2$ de longueur et leur aspect général était *toujours celui d'un procercoïde*. L'invagination terminale était mieux développée, plus large et plus profonde ; le système excréteur déjà fortement ramifié ; les corpuscules calcaires considérablement multipliés ; le revêtement de soies cuticulaires *toujours présent*, mais difficile à constater à cause des gouttelettes réfringentes qui les masquent (voir plus loin), comme c'est le cas chez *Tr. nodulosus*. Le parasite marque avec évidence la division du tissu en une partie centrale composée de cellules à gros corpuscules et en une partie périphérique formée du parenchyme proprement dit. La cuticule se renforce toujours de plus en plus. Trois à quatre mois après l'infection, les deux bothridies — la dorsale et la ventrale — apparaissent.

A part le fait que le parasite, quoique *déjà dans la cavité du corps du poisson, présente encore l'état d'un procercoïde* (le *D. latus* ne pénètre dans la cavité du corps qu'en état de plérocercoïde), une autre particularité le caractérise encore : la Ligule est entourée d'un mucus épais et sa superficie, surtout à la partie antérieure, est couverte de gouttelettes d'apparence graisseuse. Il est évident que cette enveloppe homogène est formée par la production constante de ces gouttelettes produites par les glandes du parasite [1]. Il est assez remarquable que cette élimination se fait surtout par la bothridie terminale. Peu à peu, quand le parasite grandit et que la cuticule devient plus forte, l'élimination des gouttelettes cesse et le mucus autour du parasite devient moins considérable, sans toutefois disparaître complètement. C'est ce mucus qui est la cause que lorsqu'il est mis dans l'eau le pléro-

[1] J'avoue avoir omis d'examiner la nature chimique de cette enveloppe.

cercoïde de la Ligule détache une membrane, qu'on a considérée à tort jusqu'ici comme la désagrégation de sa cuticule.

En décrivant l'année passée

L'infection du poisson par le procercoïde du *Triaenophorus nodulosus*

je prévenais le lecteur que je ne donnais pour le moment que quelques indications générales, qui consistaient dans l'observation que pendant le développement du procercoïde en plérocercoïde aucun des caractères du premier ne se perd : ni les soies cuticulaires, ni l'invagination terminale ne disparaissent [1]. Mais je n'ai pas pu alors entrer dans les détails des phénomènes accompagnant l'enkystement, n'ayant pas résolu la question de savoir quelle part prennent le tissu environnant et le parasite à cette formation [2]. Or mes recherches sur la Ligule me permettent maintenant d'aborder cette question.

Chez le *Tr. nodulosus*, dont le procercoïde pénètre dans le foie du poisson et y accomplit son développement en plérocercoïde, l'enkystement est précédé par la production de gouttelettes.

Ces gouttelettes, comme on l'a vu plus haut chez la Ligule, forment ensuite un mucus épais autour du parasite. Chez la *Ligula*, le phénomène s'arrête là, tandis que chez le *Tr. nodulosus*, qui a pénétré dans le foie du poisson, il se forme un kyste entourant le parasite avec le mucus. D'où je conclus que seule la production du mucus est l'œuvre du parasite et que ce mucus, en irritant le tissu environnant, provoque de sa part la formation du kyste.

[1] Depuis longtemps déjà ces *soies persistantes* étaient décrites comme des formations papillaires chez le *T. nodulosus* aussi bien que chez le *D. latus*. (Tout récemment encore, JANICKI a donné une description pareille pour le premier.) Quant à l'invagination terminale elle a passé inaperçue aussi bien chez les plérocercoïdes que chez les Bothriocéphales adultes.

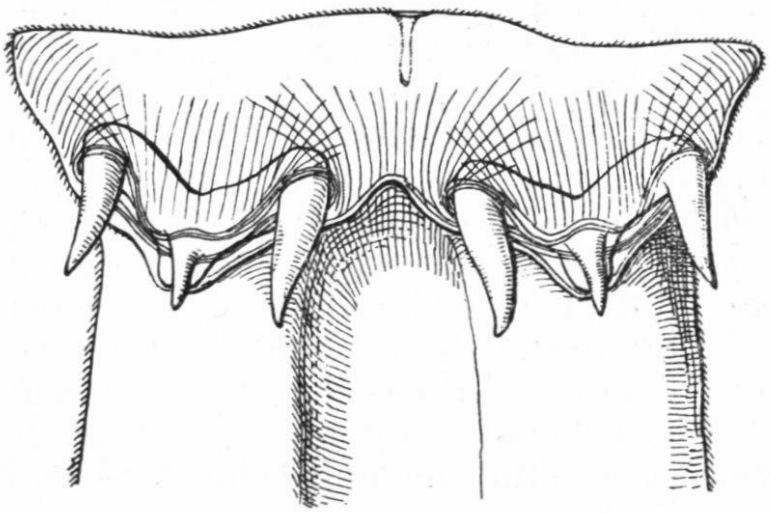
[2] Mes doutes ne concernaient naturellement pas le kyste proprement dit. Celui-ci, *formé de tissu conjonctif*, ne peut être que l'œuvre de l'hôte : Les enveloppes des parasites habitant la cavité cœlomique des poissons, sont formées exclusivement de mucus et ne présentent jamais des formations kystiques, le parasite n'étant pas entouré par le tissu de son hôte (voir p. ex. les *Trématodes*). — Les observations défectueuses de JANICKI à propos de la formation du kyste chez le plérocercoïde du *Tr. nodulosus* ont été suffisamment mises au point dans mon travail précédent (p. 62, resp. 298) ; l'exposé dans le chapitre « L'enkystement chez les Cestodes » fera ressortir plus encore la justesse des reproches faits à cet auteur.

Revenant à la Ligule, je constate que le mucus est chez elle beaucoup plus abondant que chez le *Tr. nodulosus* et qu'une bonne partie de celui-là est éliminée par la bothridie terminale (v. p. 265), fait que je n'ai pas remarqué chez le dernier. Je m'explique cette différence en constatant chez le procercoïde de la Ligule la présence d'un réceptacle glandulaire situé au milieu des glandes disposées autour de la bothridie terminale. Ce réceptacle (fig. 5) facilite l'élimination des gouttelettes par cette dernière. (On conviendra que ce fait renforce particulièrement la supposition que la masse centrale du procercoïde est un rudiment intestinal, puisque la bothridie terminale est directement en relation avec lui.)

Je clos pour le moment ma description et donne

1° un dessin de la tête de la Ligule adulte, car il n'existe pas un dessin adéquat (fig. 6) ;

2° un dessin de la tête du *Triaenophorus nodulosus*, afin de montrer que l'invagination terminale et les soies cuticulaires sont des formations constantes dans *toutes les phases du développement des parasites* et *non des particularités du procercoïde seulement.* (Voir figure ci-dessous.)



Considérations générales.

Depuis que j'ai publié mes dernières recherches, certaines observations sur les développements des Bothriocéphales ont abouti à des résultats intéressants et inattendus. Je rends compte de ceux-ci d'une façon sommaire et très serrée, ce qui rendra la lecture peut-être un peu difficile.

Les hôtes intermédiaires des Bothriocéphales.

Les nombreuses recherches sur les hôtes intermédiaires des Bothriocéphales m'ont amené à reviser les indications données jusqu'ici à ce sujet et à tracer le *Diaptomus gracilis* de la liste de ces hôtes, en réservant ce rôle exclusivement aux Copépodes habitant le fond et la zone littorale du lac.

Déjà en 1917, j'ai remarqué une différence entre les procercoïdes du *D. latus*, suivant qu'ils provenaient de la cavité du corps d'un *Cyclops* ou d'un *Diaptomus*. Les procercoïdes extraits de ce dernier avaient l'air peu vivaces en comparaison de ceux du *Cyclops*. Je n'ai alors pas insisté sur ce fait, mais la différence très marquée que montrent les procercoïdes de la *Ligula* selon leur hôte a définitivement attiré mon attention. En effet, non seulement l'aspect général des procercoïdes est différent, mais même les détails de leur organisation. Ceux qui se développent dans le *Diaptomus gracilis* sont moins grands. Extraits de leur hôte et délivrés de leur enveloppe mucilagineuse, ils sont moins vivaces que ceux qui proviennent du *Cyclops strenuus*. Leur forme est plus ramassée, la partie postérieure étant renflée. L'invagination terminale est peu mobile, plus petite et les soies cuticulaires ne sont que faiblement développées. Il est évident que le *Diaptomus gracilis* ne joue pas le rôle du premier hôte intermédiaire chez les Bothriocéphales. D'ailleurs en observant les coracidies et surtout celles de la Ligule, on voit qu'elles s'élèvent à peine du fond du récipient où on les cultive [1]. Le *Diaptomus gracilis* étant une forme exclusivement pélagique, il faut, en prenant en considération les faits susmentionnés, rayer ce copépode de la liste des hôtes. Par contre il est vraisemblable que d'autres espèces de *Cyclops (fimbriatus, serrulatus* et autres espèces habitant le fond du lac) peuvent servir de premier hôte intermédiaire chez les Bothriocéphales.

L'infection du poisson par les Bothriocéphales.

Parmi les procercoïdes des Bothriocéphales, deux espèces, en infectant les poissons, traversent leur paroi intestinale et pénètrent dans la cavité du corps : ce sont *D. latus* et la *L. simplicissima*. En décrivant dans le mémoire précédent le

[1] Un cm. à peu près. Les coracidies ciliées des autres Bothriocéphales s'élèvent à peine à une vingtaine de centimètres de hauteur.

développement du premier, j'ai remarqué que le temps nécessaire au parasite pour arriver à l'extérieur de cette paroi varie. Plus le poisson est âgé et plus sa musculature intestinale est épaisse, plus aussi le temps de pénétration est prolongé. La vitesse de pénétration dépend encore de l'endroit où le parasite se fixe dans l'intestin, car l'épaisseur de celui-ci varie dans son parcours. Elle dépend enfin de l'espèce de poisson, dont l'épaisseur de la paroi intestinale diffère. Pour la *Ligula*, la vitesse de pénétration se règle de la même façon. Mais tandis que ce parasite arrive dans la cavité du corps du poisson *encore à l'état de procercoïde*, s'entoure de mucus et, isolé de cette façon, poursuit son développement en plérocercoïde, — le cas se présente autrement pour le *D. latus*. Le développement de celui-ci en plérocercoïde se poursuit justement *pendant la traversée de la paroi intestinale du poisson*, de sorte qu'il arrive dans la cavité du corps déjà à l'état de plérocercoïde, apte à vivre dans ce milieu sans aucun isolement [1]. Quelle que soit donc la vitesse de la traversée de la paroi intestinale, les procercoïdes du *D. latus* doivent pendant ce temps accomplir [2] leur développement en plérocercoïdes.

Il est donc évident que la durée de cette traversée est déterminée dans chaque cas où le développement se poursuit normalement. Et comme cette durée dépend de l'épaisseur de la paroi intestinale, *seules les parties de l'intestin qui ont des parois d'une forte épaisseur lui offriront effectivement la possibilité d'un développement normal*. Or la paroi stomacale remplit par excellence cette condition.

La question se pose donc de savoir si les procercoïdes du *D. latus* pénètrent dans la cavité du corps du poisson exclusivement par la paroi stomacale et, dans le cas contraire, ce qu'il leur advient.

Déjà lors des premiers essais d'infection de poisson par les procercoïdes de *D. latus* (1917), mon attention fut attirée sur le fait que ceux-ci se trouvent tout le long du tube intestinal du poisson et *pénètrent également dans la paroi de l'intestin grêle*. Mais malgré le nombre considérable de poissons (du lac) examinés à ce point de vue, je n'ai pu les observer que dans la paroi stomacale (comme le représente la fig. 5, pl. I, loc. cit.). Ce phénomène m'est resté alors incompris jusqu'au jour où l'examen attentif de gros brochets m'a mon-

[1] Les glandes qui produisent le mucus disparaissent une fois le plérocercoïde formé. (V. mémoire précédent p. 280 ou 44).

[2] Normalement.

tré que leur paroi intestinale proprement dite était parsemée de plérocercoïdes de *D. latus*, entièrement formés et prêts à entrer dans la cavité du corps. Le fait que parmi les différentes espèces de poissons, examinés en nombre considérable, seul le brochet présente l'infection intestinale, m'a conduit à l'examen des intestins parmi les espèces connues comme porteur de *D. latus*. Le résultat fut que seul le brochet possède une paroi intestinale d'une épaisseur considérable, qui est, comme on l'a vu plus haut, la condition d'un développement normal pour ce parasite. La conclusion suivante s'impose donc : l'estomac de poissons n'est pas un lieu de « prédilection » pour le parasite et le phénomène n'est pas un genre d'adaptation. *Les procercoïdes des* D. latus *pénètrent tout le long du tube digestif. Mais ceux qui arrivent dans la paroi intestinale trop mince accompliront leur migration pendant un temps trop court. Ils pénétreront dans la cavité du corps sans accomplir leur transformation en plérocercoïdes et, dépourvus d'une enveloppe protectrice, périront.* C'est grâce à ce fait que chez le *D. latus* — à l'encontre de la Ligule — on ne trouve dans la cavité du corps du poisson que des plérocercoïdes d'une certaine grandeur (6 mm. à peu près).

La difficulté d'apercevoir les procercoïdes dans la paroi intestinale des poissons (sauf le brochet) tient à ce que :

1° les procercoïdes traversent la paroi intestinale plus rapidement que la paroi stomacale : la courte durée de leur séjour dans la première diminue les chances de les retrouver;

2° grâce à ce court séjour ils *n'atteignent qu'une grandeur minime et passent inaperçus* [1].

L'enkystement chez les Bothriocéphales.

En examinant un poisson, on trouve dans la cavité du corps et surtout dans le foie un nombre considérable de kystes qui ne renferment aucun parasite mais simplement des concrétions, dont la nature est douteuse. Par contre on trouve souvent dans les mêmes organes des parasites qui ne sont point enkystés. En tout cas — et c'est l'examen détaillé qui me l'a montré — les plérocercoïdes de *D. latus* sont dépourvus de kystes dans tous les cas où on les trouve dans

[1] D'ailleurs il faut prendre en considération le fait que les procercoïdes sont pour la plupart libérés du Cyclops déjà dans l'estomac du poisson et attaquent sa paroi. Ce n'est qu'une partie restreinte qui arrive jusque dans l'intestin grêle.

l'ovaire, testicule, mésentère et même dans la musculature du corps du poisson. En prenant en considération le fait que chez *T. nodulosus* l'enkystement dans le foie est précédé d'une production de mucus de la part du procercoïde, il ne reste qu'à tirer la conclusion que chez les Bothriocéphales l'enkystement de leurs plérocercoïdes est lié à la formation de ce mucus. L'absence d'enkystement chez les plérocercoïdes de *D. latus* dans les organes mentionnés plus haut est tout à fait en harmonie avec cette supposition, car une fois *le plérocercoïde de ce parasite formé* il ne possède plus les glandes qui président à la formation du mucus. (J'ai mentionné la dislocation de ces glandes dans le mémoire précédent, p. 44 ou 280.)

Une conclusion s'est imposée à ce propos à mon raisonnement : les plérocercoïdes de *D. latus* dans le foie et la paroi intestinale doivent — à l'encontre de ce qu'on a décrit — être de même enkystés : car les procercoïdes qui s'y sont développés en plérocercoïdes possèdent bien les glandes qui produisent le mucus. J'ai eu donc recours à une étude spéciale qui a confirmé pleinement mes prévisions. Les plérocercoïdes de *D. latus* dans le foie et à la *périphérie* de la paroi stomacale de la truite, de la perche et du brochet sont, en effet, *enkystés*. Le kyste est très mince et faible en comparaison avec celui de *Tr. nodulosus* (ce qui a contribué à le laisser passer inaperçu), mais la grandeur du parasite est aussi minime en comparaison (*D. latus* 1 cm., *Tr. nodulosus* 5-10 cm). D'ailleurs dans le cas où le *T. nodulosus* n'est pas pelotonné mais disposé plus ou moins en longueur, comme c'est le cas chez *D. latus*, le kyste est de même très faible.

Un fait qui a paru tout d'abord incompréhensible trouve maintenant une explication satisfaisante.

Chez différents poissons, la paroi externe de l'intestin est souvent parsemée de kystes, contenant des plérocercoïdes de Bothriocéphales inconnus. L'examen m'a toujours montré qu'il ne s'agissait pas de *D. latus*. Et parmi les nombreux observateurs, personne n'a jamais signalé le fait. Mais pendant une visite au laboratoire de zoologie de Berne, M. le Dr Baumann m'a montré une grosse truite dont la paroi externe de l'intestin (partie pourvue d'appendices pyloriques) était parsemée de kystes, qui contenaient cette fois-ci des plérocercoïdes du *D. latus*.

Ce fait inattendu et qui m'a particulièrement étonné, trouve son explication dans les lignes suivantes.

Les conditions qui décident du sort d'un procercoïde du *D. latus* dans la paroi intestinale du poisson sont, comme on l'a vu, nombreuses. Si on ne prend en considération que les plus importantes, on peut en indiquer quatre : 1° l'espèce de poisson ; 2° son âge ; 3° l'endroit où le procercoïde se fixe et pénètre dans la paroi intestinale ; 4° la rapidité plus ou moins grande avec laquelle chaque procercoïde effectue sa migration. Toutes ces conditions s'expliquent par le fait que le parasite, *avant de quitter la paroi intestinale*, doit parcourir tout son développement jusqu'au stade de plérocercoïde. Arrive-t-il dans la cavité du corps avant d'accomplir ce développement, le *D. latus* périra (v. p. 270) [1].

Il ne reste maintenant qu'à établir dans ses détails le développement du procercoïde dans la paroi intestinale du poisson.

Une fois la pénétration accomplie, le procercoïde, grâce à des mouvements péristaltiques et aidé par son revêtement de soies cuticulaires, poursuit sa migration et pénètre dans la musculature intestinale. Deux alternatives se présentent ici tout d'abord : ou bien cette musculature est assez épaisse pour arrêter le procercoïde ou bien elle ne l'est pas. Dans le premier cas, l'enkystement intérieur aura lieu (v. p. 271), et le parasite pourra en toute sécurité poursuivre son développement en plérocercoïde. Dans le second cas, le procercoïde, en poursuivant sa migration, franchira la faible paroi extérieure, pénétrera dans la cavité cœlomique du poisson *encore en état de procercoïde* et périra. Si ces deux alternatives présentent des conclusions logiques, les faits de l'enkystement extérieur montrent que les phénomènes sont plus compliqués. En effet, l'épaisseur de la musculature intestinale présente toute une échelle d'épaisseur. Il arrivera donc qu'un procercoïde pénètre en un endroit de l'intestin, dont la musculature ne sera pas assez épaisse pour le retenir pendant le temps nécessaire à la formation d'un kyste *interne*, mais pourtant suffisamment pour que le procercoïde ne puisse la franchir trop rapidement. *C'est dans ce cas que toutes les données pour un enkystement extérieur seront réalisées.*

[1] On a vu que la *Ligula* qui, à l'encontre de ce parasite, *pénètre au stade du procercoïde dans la cavité du corps du poisson*, est entourée d'un mucus qui l'isole du milieu. Mais la *Ligula* possède justement des glandes autrement développées que le *D. latus*. D'autre part le stade du procercoïde chez la *Ligula* et par conséquence la présence des glandes producteurs du mucus est beaucoup plus étendu que ce n'est le cas chez le dernier. Ces conditions nous indiquent de même pourquoi le procercoïde de *D. latus* périt, une fois arrivé dans la cavité du corps avant d'accomplir son développement en plérocercoïde.

A propos d'adaptation parasitaire.

La question d'adaptation chez les êtres organisés est une question assez brûlante. Mêlée à l'idée de finalité, la notion d'adaptation (avec ou sans le mot « héréditaire ») ne fait souvent que cacher le manque d'analyse des phénomènes observés. A part la constatation que chaque être doit nécessairement — et jusqu'à un certain point — être adapté à son milieu, il y a un intérêt particulier de savoir dans chaque cas en quoi consiste « l'adaptation » constatée, quelles sont les conditions qui la rendent nécessaire. Le domaine de la parasitologie se prête particulièrement à l'étude d'une question pareille.

On sait avec quelle exclusivisme un parasite donné « choisit » son hôte. C'est ainsi que les coracidies des Bothriocéphales infectent exclusivement quelques espèces de *Cyclops*, que les procercoïdes n'infectent que quelques espèces de poissons et que les plérocercoïdes ne deviennent souvent adultes que dans une seule espèce : *Triaenophorus nodulosus* dans le brochet, *Abothrium infundibiliforme* dans la truite, *Bothriocephalus rectangulus* dans le barbeau, etc. Plus encore, dans leurs hôtes les parasites choisissent un organe spécial, ou même seulement une partie d'un organe qui devient leur lieu de « prédilection » : *A. infundibiliforme* adulte n'habite que l'appendice pylorique, son plérocercoïde — l'intestin grêle, son procercoïde — la cavité du corps ; la Ligule adulte — l'intestin grêle, ses plérocercoïdes et procercoïdes — la cavité du corps ; le *Tr. nodulosus* adulte — l'intestin grêle, son plérocercoïde, le foie, etc. C'est ce dernier fait d'« adaptation » que je voudrais soumettre à l'analyse.

En examinant les poissons, porteurs de plérocercoïdes du *Tr. nodulosus* (perche, lotte, truite), on se convaincra bientôt que — à part la truite — ils s'infectent dans le tout jeune âge (comme c'est d'ailleurs le cas avec le Goujon et la Ligule)[1]. J'ai décrit déjà dans le mémoire précédent (et complété dans le présent travail) la façon dont l'infection a lieu. Convaincu d'avance que les plérocercoïdes ne se trouvent que dans le

[1] Le phénomène tient sans doute à la circonstance que le poisson vit dans un endroit différent suivant l'âge et l'époque de l'année. Ici, à Neuchâtel, par exemple, la *toute jeune* perche vient régulièrement s'abriter pendant les mois d'hiver autour de bâtiments sur le bord et dans le lac (garage nautique, établissements de bains, etc.), pour disparaître au printemps. De même les *jeunes* lottes seulement se trouvent en hiver au bord du lac. Le printemps arrivé, justement au moment où les coracidies du parasite ont déjà infecté les *Cyclops*, le poisson change de lieu d'habitation en passant sans doute par l'endroit où vivent les *Cyclops* infectés.

foie, j'ai cherché à établir la marche de l'infection depuis le moment où le procercoïde pénètre dans l'intestin jusqu'à celui où il se développe ensuite dans le foie. Depuis lors, j'ai pu constater par observation (surtout chez la lotte) des cas assez fréquents où le procercoïde du *Tr. nodulosus infecte aussi la paroi intestinale*, la traverse et, arrivé à sa périphérie, *s'enkyste à l'extérieur* de la façon décrite plus haut pour le *D. latus*. Dans les deux cas, ce sont les mêmes circonstances qui rendent ce phénomène compréhensible.

Cette constatation m'a fait réfléchir. Pourquoi le foie des poissons, dont l'accès est plus éloigné et plus difficile, se trouve-t-il si souvent infecté, tandis que la paroi intestinale, davantage exposée à l'accès du parasite, l'est si rarement ? En quoi consiste cette « adaptation » et quelles sont les conditions qui la rendent nécessaire ? L'explication est simple et claire.

L'infection de la perche se fait dans le *tout jeune âge*. Chaque procercoïde du *Tr. nodulosus* qui pénétrera dans la paroi intestinale peu épaisse de ces jeunes poissons la franchira très vite [1] et pénétrera dans la cavité du corps sans accomplir son développement en plérocercoïde (v. l'analyse faite à propos du *D. latus)*. En examinant la cavité du corps des poissons on ne trouve pas de parasites, ni libres (ce qui était à prévoir d'avance d'après ce que j'ai décrit auparavant pour le *D. latus)*, ni entourés du mucus comme chez la *Ligula*. Par conséquent ils périssent.

Les plérocercoïdes de Tr. nodulosus *se trouvent donc presque exclusivement dans le foie du jeune poisson, parce que leur paroi intestinale peu épaisse n'offre pas de possibilité pour leur développement normal* (comme du reste du *D. latus) : chaque parasite qui y pénètre périt, tandis que celui qui a pénétré dans le foie accomplit son développement.* Voilà l'explication de cette « adaptation », qui, à première vue, n'aurait pas paru susceptible d'une analyse.

Quant à l'enkystement extérieur sur la paroi intestinale de la lotte, il est facilité par le fait que la musculature intestinale de ce poisson est plus épaisse que chez la perche. Il est évident que çà et là on trouvera le plérocercoïde du *Tr. nodulosus* enkysté de même façon chez d'autres poissons : la perche et la truite. Mais ceux-ci seront alors d'un certain âge, leur paroi intestinale d'une épaisseur plus considérable, et le phénomène lui-même une exception.

[1] Plus vite encore qu'un procercoïde du *D. latus*, car il est plus viril.

L'orientation des Cestodes.

Depuis quelque temps, la question de l'orientation des Cestodes a préoccupé les helminthologistes. Ce problème, curieux en apparence, était de savoir quelle partie du parasite devait être considérée comme tête. Les uns prétendaient que c'est la partie pourvue de ventouses qui doit être considérée comme la partie antérieure ; les autres ont interprété celle-ci comme la queue, en prétendant que chez les Cestodes adultes la tête n'existe plus, ayant été éliminée au cours du développement du parasite (appendice caudal).

Lorsqu'en 1917 mes recherches sur le cycle évolutif du *D. latus* ont abouti à la découverte du procercoïde, la question de l'orientation des Cestodes s'est posée avec plus d'insistance, grâce à la présence inattendue de l'appendice caudal chez les Bothriocéphales. M. Fuhrmann a bien voulu m'exposer alors les arguments pour et contre ces deux points de vue. Ne pouvant me prononcer sur une question aussi délicate, je me suis abstenu alors de parler dans mon travail des parties antérieure et postérieure. J'ai décrit la morphologie du procercoïde en désignant ces parties comme les dérivées des deux pôles opposés de l'oncosphère.

Déjà alors je me suis aperçu qu'au fond la question ne pouvait être tranchée qu'en éclaircissant la signification des différents états de développement chez les Cestodes : est-ce le procercoïde qui représente l'état primitif des Cestodes et le ver adulte n'en est-il que la transformation ultérieure — une adaptation plus adéquate au parasitisme intestinal — ou bien au contraire les procercoïdes et les plérocercoïdes ne sont-ils que des dérivés de la vie de plus en plus parasitaire des vers adultes. Dans le mémoire précédent, j'ai tranché cette alternative dans le premier sens et par là-même la question de l'orientation. Cette conclusion m'a paru ressortir si clairement qu'il ne m'a pas paru nécessaire de mettre les points sur les *i*. Mais j'ai remarqué depuis qu'on est parvenu à envisager ce point d'arrivée de mes recherches comme leur point de départ. Surpris par la possibilité d'un tel malentendu, je me permets de revenir sur la question.

En faisant mes recherches objectivement, il m'était impossible de prendre d'avance position dans la question. Ce n'est qu'arrivé à la conclusion susmentionnée sur la signification des différents états du développement des Cestodes que j'ai été amené à entrevoir la ressemblance (et, si on veut, la

« parenté ») de ceux-ci avec les turbellaires. Le problème étant résolu dans ce sens, la question de l'orientation s'est trouvée par là-même oiseuse.

Cela m'amène à dire

Quelques mots
à propos de mes considérations générales[1],

à cause d'un malentendu possible dans un temps où les arbres généalogiques fleurissent encore.

Si je me suis intéressé à la question de l'origine des Cestodes, mes préoccupations n'étaient pas de leur trouver des parents. Néanmoins dans les cas précités, où un groupe bien circonscrit d'animaux vit sous le régime parasitaire, il m'a paru légitime de le considérer comme un état ultérieurement acquis. La question de savoir à quel groupe d'animaux non parasitaires on peut rattacher les Cestodes m'a paru intéressante et même nécessaire. C'est dans ce sens que j'ai considéré comme tels les Turbellaires, aussi j'ai saisi avec empressement parmi eux un type déjà parasitaire, pour illustrer ma pensée et exprimer la quintessence de mes recherches dans la formule :

Fecampia-Archigetes ; Archigetes-Procercoïde.

[1] *Loc. cit.*, pp. 282-291 ou 46-55.

ANNEXE

You can fool some people all the time,
You can fool all people some time,
But you never can fool all the people all the time.
LINCOLN.

A propos de mon

Histoire d'une collaboration.

Cette histoire, publiée dans le mémoire précédent [1], était un acte de défense contre les prétentions de M. Janicki d'être considéré non seulement comme collaborateur à la recherche mais même à la découverte du cycle évolutif des Bothriocéphales. Les faits que j'ai présentés alors étaient assez restreints. Je n'ai pas voulu par trop fatiguer le lecteur et ai désiré ménager mon adversaire. Profitant de ces circonstances, J. s'est permis de m'adresser une grandiloquente « réponse ouverte » (d'une trentaine de pages) [2], réponse dans laquelle il veut bien admettre le fait que c'est moi qui ai résolu le problème, mais cherche en même temps à suggérer au lecteur que c'est lui qui a dirigé la recherche. Une fois l'existence de deux hôtes intermédiaires chez les Bothriocéphales admise, M. J. prétend avoir décidé de poursuivre les recherches en préconisant l'emploi de deux méthodes à la fois, celle de l'expérience éliminatoire et celle de l'observation directe sur les poissons, m'abandonnant les recherches d'après la première méthode, se réservant celles suivant la seconde [3].

Afin d'éclaircir définitivement la question, je me permets de publier encore quelques extraits de lettres de J.

Au mois de janvier 1917, j'ai avisé J. que mes recherches sur l'infection directe du poisson avaient abouti à un résultat négatif. J'ajoutais qu'à mon avis l'infection directe n'a pas lieu. Quelques mois plus tard (de retour à Neuchâtel), j'ai commencé mes recherches sur le deuxième hôte intermédiaire, d'après la méthode de l'expérience éliminatoire, et avisai J. en lui demandant de bien vouloir me faire parvenir le matériel nécessaire [4].

[1] Recherches sur le développement des Cestodes I, 1918. *Bull. Soc. neuch. sc. nat.*

[2] Imprimerie Jeanrichard, Sainte-Croix, 1919.

[3] Méthode dite régressive.

[4] Ce matériel consistait en fæces d'un malade atteint de Bothriocéphale, fæces préalablement lavés et décantés par JANICKI pour obtenir une forte concentration des « œufs » du parasite. Il n'est pas exact que JANICKI m'ait livré des « larves ciliées ».

Il m'a répondu de la façon suivante par la lettre du 17 avril 1917 :

« Je n'ai pas de larves ciliées et il faut un mois pour les avoir. En outre je considère **qu'avant** *d'entamer cette série de recherches il faut* **absolument** *entreprendre des études d'après la méthode régressive. »*

Ayant répondu à cette lettre par une critique de cette méthode régressive, je fis savoir à J. que je continuerais mes recherches d'après la méthode d'expérience éliminatoire. Le 20 avril 1917, je reçus la réponse suivante :

« En appréciant la valeur de la méthode régressive, vous tirez, Monsieur, **des conséquences par trop subtiles**, *et vous oubliez ce simple fait qu'une bonne partie de l'énigme est cachée dans le poisson lui-même (ein gutes Stück Rätsel steckt ja im Fisch drin). Du reste ce n'est pas un malheur que nos vues soient un peu divergentes. Au contraire, nous pouvons* **utiliser ce fait pour partager le travail**[1]... *En vue donc de ce partage, chacun préparera peut-être son programme pour la réunion du dimanche prochain (réunion qui a eu lieu à Neuchâtel le 22 avril 1917). »*

Et sa lettre du 17 mai 1917 prouve définitivement à quel point il était persuadé de l'avantage de la méthode régressive :

« Je crois que toute l'énigme est à 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] *»*

[1] Lorsque je commencai mes recherches sur le cycle évolutif des Botriocéphales, il n'était pas question d'une collaboration de la part de JANICKI. C'est au printemps 1917, en partie à cause de la divergence de nos vues, que J. a décidé de collaborer à mes recherches. Il me l'annonça de la façon suivante dans le même écrit du 20 avril :

« D'après votre dernière lettre je vois que vous travaillez fermement. CELA et d'autres circonstances encore m'ont définitivement décidé hier à commencer de mon côté (les recherches). »

[2] A la fin de sa « réponse ouverte » J. résume tous ses griefs contre mon « Histoire d'une collaboration » en treize accusations. Celle qui est en rapport aux faits précités a la teneur suivante :

« Eine Fälschung ist es, dass Sie angeblich aus eigenem Antrieb sich entschlossen hätten, die Experimente an Evertebraten vorzunehmen, statt sich der Beobachtung von Fischen zu widmen. Jener Weg war Ihnen von mir von vorneherein vorgezeichnet durch Ihre, von mir erfolgte Zuweisung an das Zoologische Laboratorium in Neuchâtel » (p. 17).

Ces aveux de J. à eux seuls liquident au fond toute sa réponse. (Le sous-titre qu'il donne à sa « réponse ouverte » : « Zugleich ein Beitrag zur Methodologie eines helminthologischen Problems » ne manque vraiment pas de saveur !) Néanmoins je veux élucider encore un point : à quoi a abouti la recherche de J. ? A la « découverte » d'un parasite dans l'intestin de la perche (un parasite que je reproduis ici encore une fois) et à propos duquel il m'écrit le 29 juin 1917 :

« L'étude de petites perches en grande quantité m'a apporté un fait nouveau. **Son interprétation dépend de recherches ultérieures.** »

Et comme ces « recherches ultérieures » n'ont apporté à J. aucun fait apte à l'éclaircir, de quoi se prévaut-il [1] ? D'ailleurs pour démontrer que lui-même se rend bien compte de cette situation, je me permets de citer sa lettre du 9 octobre 1917, dans laquelle il m'a demandé de bien vouloir accepter sa collaboration à la publication de mes recherches.

« J'attire, Monsieur, votre attention sur le fait qu'un travail en commun tel que nous l'avons entrepris fait courir un risque à chacune des parties. C'est un engagement pour chacun de travailler dans la mesure de ses moyens et la promesse tacite que, même dans le cas où un seul réussirait (je ne dis pas que ce soit un hasard immérité, mais le cours même de recherches), il n'omettra point l'autre dans sa publication. ... Vous avez, Monsieur, abouti **sans conteste par vos propres forces au résultat le plus brillant.** *Mais de cela il ne découle point qu'il faille mettre de côté un* **collaborateur moins heureux,** *surtout qu'il s'agit d'un collègue plus âgé et qui a tout mis en mouvement. »*

[1] JANICKI reconnaît maintenant que le parasite vu par lui n'était pas le *D. latus*. Mais, en revanche, il prétend que c'était alors le *Triænophorus nodulosus*. Je me demande en quoi le parasite reproduit ici ressemble plus à un *Tr. nodulosus* qu'à un *D. latus* ? Si J. avait vraiment eu devant lui un procercoïde il n'aurait pas manqué d'apercevoir l'invagination terminale qui est *mobile*. Surtout qu'il a bien examiné la partie antérieure du parasite afin de se convaincre qu'il ne s'agissait pas d'un *Ichthyotænia*. — Quoique ce soit la tâche de J. d'éclaircir la nature du parasite vu par lui, je veux néanmoins encore cette fois-ci lui en épargner la peine. Il s'agit tout simplement d'un *jeune* plérocercoïde d'*Ichthyothænia*, dont le système excréteur est déjà développé, tandis que les ventouses ne le sont pas encore.

Et dans une lettre à M. Fuhrmann du 10 octobre 1919 :

« Mon échec est aujourd'hui clairement opposé au brillant succès de M. Rosen [1]. »

[1] M. Janicki me lance à ce propos l'accusation suivante :

« Eine Fälschung ist es, dass Sie sich allein, ohne Nennung meines Namens, die Lösung des Problems attribuieren (p. 7). Ihr schöner Befund war nicht in jeder Hinsicht selbständig ; vielmehr ist er ganz und gar von meinem Verdienst durchdrungen. »

Pour montrer d'ailleurs au lecteur un des « mérites » de J., je veux citer le cas suivant. Quand je commençai mes recherches sur le cycle évolutif des Bothriocéphales (automne 1916), J. m'écrivit entre autres :

« En supposant que l'infection directe n'ait pas lieu, les *Daphnides,* les *Cyclopides,* etc., du plankton ne semblent pas entrer eu jeu. ... A l'examen microscopique (après l'essai d'une infection) je ne trouvai rien dans les Daphnies. *Quant aux Copépodes ils attiraient moins mon attention.* Ils deviennent opaques dans le formol. »

Et lorsque mes recherches sur les invertébrés m'ont fait entrevoir, dès le commencement, que c'est malgré tout parmi les animaux du Plankton qu'on peut espérer trouver l'hôte intermédiaire du Bothriocéphale, J. n'a pas hésité de m'avertir (lettre du 17 mai 1917 !) :

« A votre place j'aurais patienté avec le plankton. Mes expériences sur les Daphnies parlent contre cette supposition. »

Et dans sa « réponse ouverte » il ose me lancer les accusations :

« Eine Fälschung ist es, dass Sie meine von Ihrer Entdeckung unabhängige und gleichzeitige Inkriminierung der Copepodengruppe gänzlich verschweigen. »
« Eine Fälschung ist es, wenn Sie behaupten, ich hätte mit dem « Plankton » nur negative Resultate gehabt. Mit dem Plankton als solchem habe ich nie experimentiert. »

De pareilles accusations, il y en a treize ! Comme elles sont toutes empreintes de la même mauvaise foi et plus absurdes encore que celles que je viens de citer, je n'abuserai pas davantage de la bonne volonté du lecteur !