LES STADES LARVAIRES DE *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* (PALL.)

I. LE *CORACIDIUM*

Par W. MICHAJLOW

Le cycle évolutif complet de *Triænophorus nodulosus* a été décrit pour la première fois par Janicki en 1918. On doit à Rosen la description du développement de ce cestode et un sommaire examen des stades larvaires. Depuis ce temps, rien n'a été publié sur les formes larvaires de *T. nodulosus*, du moins d'aussi important que les travaux relatifs aux différentes espèces de *Diphylobothrium*.

Je me suis proposé d'étudier les stades larvaires de *T. nodulosus* et, dans ce but, j'ai examiné pendant les années 1930, 1931 et 1932, au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Varsovie, un nombre considérable d'intestins de brochet, *Esox lucius* L. Le matériel provenait du marché de Varsovie, où l'on trouve aussi bien des brochets du pays que des brochets importés de l'étranger.

T. nodulosus représente, d'après l'opinion de nombreux auteurs, le parasite le plus commun du brochet, qu'on trouve pendant toute l'année. Cependant, on peut remarquer une certaine périodicité dans l'apparition de ce cestode et établir l'époque de sa maturation sexuelle. Ce problème a été tout particulièrement étudié par Scheuring, qui lui a consacré une série de notes.

Mes observations les plus complètes relatives à *T. nodulosus* se rapportent à l'année 1930, où j'ai eu l'occasion d'examiner 186 intestins du brochet. Le nombre d'intestins examinés pendant un mois variait depuis 8 jusqu'à 30, c'est-à-dire environ 15 ou 16 intestins en moyenne par mois. Je ferai donc part de mes observations de l'année 1930, d'autant plus que les observations faites d'une façon moins régulière en 1931 (40 intestins examinés), ainsi que celles du mois de janvier, février et mars 1932 (30 intestins) concordent généralement avec les données obtenues antérieurement.

Le pourcentage général des brochets infectés s'élevait à 76 ; le pourcentage d'infestation pendant chaque mois était le suivant : I-100 p. cent, II-80 p. cent, III-100 p. cent, IV-100 p. cent, V-90 p. cent, VI-40 p. cent, VII-16 p. cent, VIII-27 p. cent, IX-90 p. cent, X-100 p.

cent, XI-84 p. cent, XII-85 p. cent. Il résulte de l'examen de ces chiffres que l'important abaissement de l'infestation était en été (juin, août).

Le nombre des parasites dans l'intestin du brochet variait depuis 1 jusqu'à 201. Ce dernier chiffre représente le maximum (9 mai). Le maximum d'individus sexuellement mûrs était de 75 (16 mai). Les nombres moyens d'adultes et de jeunes, trouvés dans un intestin, au cours d'une année, sont représentés ci-contre (fig. 1).

FIG. 1. — Quantité moyenne d'exemplaires jeunes (en noir) et adultes (en blanc) de *Trienophorus nodulosus* trouvés dans l'intestin de brochets au cours d'une année.

Il résulte de ce tableau que les individus adultes apparaissent en janvier, février, mars, avril et mai, qu'ils disparaissent en été, pour se montrer de nouveau en novembre et en décembre. A parler strictement, j'ai observé les strobiles mûrs pour la dernière fois le 27 mai 1930, pour la première fois, le 18 novembre. En 1931, les derniers strobiles du printemps ont été enregistrés le 18 mai, les premiers strobiles de l'hiver, le 14 novembre. On peut en conclure que les strobiles mûrs apparaissent à partir de la mi-novembre jusqu'à la seconde moitié du mois de mai.

Les observations de Scheuring, sur la présence de *T. nodulosus* adulte en Allemagne du Sud se résument ainsi : dans les gros spécimens du brochet, les œufs du cestode en question font leur appa-

rition en décembre, tandis que les vers adultes quittent les brochets à la fin du mois de mars. Une seule fois, Scheuring a observé le parasite adulte en mai 1913. Le matériel que j'ai examiné permet d'établir la durée plus longue de la période de maturation, depuis la mi-novembre jusqu'à la seconde moitié du mois de mai.

D'une façon générale, on trouve plus souvent des intestins contenant uniquement des parasites adultes ou bien uniquement des parasites jeunes, tous au même stade de développement, plus rarement des parasites adultes et jeunes en même temps. J'ai trouvé exclusivement des vers jeunes dans 60 p. cent d'intestins infestés ; exclusivement des adultes dans 13 p. cent d'intestins ; le reste, c'est-à-dire 27 p. cent d'intestins, renfermait des parasites aux différents stades de développement. Ces différents rapports, au cours de différents mois, sont indiqués dans le tableau ci-joint.

Mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Pourcentage d'intestins contenant uniquement des adultes.....	50	17	36	9	—	—	—	—	—	—	12	28
Pourcentage d'intestins contenant uniquement des jeunes.....	25	30	9	27	37	100	100	100	100	93	16	36
Pourcentage d'intestins contenant des parasites aux différents stades du développement.....	25	53	55	64	63	—	—	—	—	7	12	36

Il faut remarquer que, dans le cas de la présence des parasites aux différents stades de développement, la différence entre les stades particuliers était parfois très considérable. Ainsi, on pouvait observer des individus de 15 cm. de longueur à côté de parasites beaucoup plus petits, souvent de 2 à 3 cm. de longueur, ressemblant fortement à des plérocercoides.

Il existe, d'après Scheuring, deux hypothèses pour expliquer le fait que, le plus souvent, on rencontre des brochets renfermant les parasites au même stade de développement.

D'après la première, basée sur les observations de Piesbergen et

Zschokke, les parasites qui pénètrent dans l'hôte en dernier lieu rencontrent plus d'obstacles à se fixer dans l'intestin, ce dernier étant déjà occupé par d'autres cestodes qui ne cessent de s'agiter. Scheuring rappelle à ce sujet que, dans l'intestin contenant, en plus de notre parasite, *T. crassus* qui se fixe plus solidement à la paroi intestinale, le nombre de ce dernier cestode est toujours supérieur au premier. Or je dois remarquer que mes observations ne sont pas d'accord avec celles de l'auteur précité. Dans le cas de la présence simultanée des deux parasites du genre *Triænophorus*, c'était précisément *T. nodulosus* qui se présentait en plus grand nombre.

D'après l'autre hypothèse, l'hôte se laisse infester seulement pendant une courte période, c'est ce qui fait égaliser les stades de développement. L'hôte serait en outre capable de produire des anticorps, qui lui assureraient l'immunité. Mes propres observations ne me permettent pas de résoudre ce problème, dans l'un ou l'autre sens ; toutefois, la présence si fréquente de parasites à différents stades de développement nous permet de tirer au moins cette conclusion que le mécanisme, empêchant l'infestation continuelle de l'hôte, doit fonctionner assez médiocrement.

Les œufs provenant des cestodes adultes m'ont permis de procéder à l'élevage des larves. J'avais pris cent œufs, placés dans des boîtes de Petri. L'épaisseur de la couche d'eau était d'environ 1 cm., la température de la chambre subissait des variations assez considérables. L'éclosion des *coracidium* avait lieu quelques jours après l'établissement de la culture, généralement entre 2 et 9 jours. Les dernières larves disparaissaient 10 jours au minimum et 19 jours au maximum à partir de la date de l'établissement de la culture. La durée de l'éclosion des larves de la même culture était de 4 à 14 jours, de 7 à 9 jours en moyenne. L'éclosion était notablement accélérée aux mois d'avril et de mai ; les larves apparaissaient alors entre 2 et 4 jours. La plus longue durée du développement (7 à 8 jours) était notée en hiver (XI, XII, I, II), probablement sous l'influence de la température. On pouvait arrêter le développement en augmentant l'épaisseur de la couche d'eau recouvrant les œufs. Ainsi, au mois de mars, les cultures recouvertes de 5 cm. d'eau se développaient au bout de 12 jours, tandis que, dans les autres cultures, les larves apparaissaient au bout de 7 à 8 jours. La durée de la vie libre des larves était observée sur les individus isolés immédiatement après l'éclosion. Ces larves disparaissaient généralement le 2^e jour, plus rarement le 3^e jour. Je n'ai pas étudié spécialement les stades du développement embryonnaire dans l'œuf même ; cependant, j'ai eu l'occasion de remarquer que, dans le cas où le développement durait 7 jours, on pouvait voir, déjà le 5^e jour, par-

fois le 6^e jour, à l'intérieur de l'œuf, les contours bien distincts de la larve en mouvement, ainsi que ses crochets. On remarquait aussi, à l'occasion, à travers la coque de l'œuf, les cils, disposés longitudinalement. Il y a lieu de croire que ce sont les crochets médians qui apparaissent en premier lieu.

J'ai coloré le contenu des œufs *in vivo* en les plaçant pendant quelques jours dans une solution faible de bleu de méthylène. Il est intéressant de noter que non seulement les cellules germinatives, mais aussi les cellules vitellines, agglomérées dans la partie postérieure de l'œuf, se laissaient colorer en bleu par ce procédé. La coloration de ces dernières était cependant plus faible que celle des cellules germinatives ; elle n'était pas, en outre, uniforme dans les larves peu développées, de sorte que l'on pouvait voir des cellules vitellines incolores à côté de cellules bien colorées. J'ai obtenu le même résultat en employant la coloration vitale par le rouge neutre. Le nombre des cellules germinatives, colorées dans l'œuf, était très variable. Dans les œufs dont le développement durait 7 jours et dont les larves présentaient encore des contours indécis, leur nombre était de : 0, 0, 0, 3, 7, 6, 8 cellules ; et le 8^e jour du développement de : 4, 2, 10 cellules. Dans les œufs provenant d'une autre culture, ce nombre était, le 4^e jour du développement, de : 6, 1, 1, 0, 18 cellules. D'une façon générale, les cellules germinatives se différenciaient bien au moment de l'apparition des crochets.

Je ne donnerai pas la description de l'éclosion du *coracidium*. Ce processus se produit d'une façon identique à celle que j'ai observée chez *T. crassus*. Je remarquerai seulement en passant que le mouvement rotatoire de la larve, avant sa sortie de l'œuf, a lieu également chez *T. nodulosus*.

Les jeunes *coracidium*, sortis de l'œuf, se mettent à exécuter un mouvement rapide de rotation et de progression. Quelques heures après, ces mouvements deviennent plus faibles ; l'enveloppe embryonnaire se gonfle et le *coracidium* prend son aspect définitif. La rapidité du mouvement de progression atteint à ce moment 6 mm., 2 par seconde. Pendant l'exécution de ces mouvements, les cils antérieurs forment 1 ou 2 pinceaux vibratiles. Le sens de direction du mouvement de la larve change d'instant à instant. Quand la larve vibre sur place, les cils antérieurs se disposent en éventail. Dans les larves plus âgées qui perdent leur cils, ce sont toujours les cils antérieurs qui disparaissent les premiers ; le mouvement vibratoire consiste en vibrations de la région postérieure.

La taille du *coracidium* entier varie suivant l'état de gonflement de l'enveloppe embryonnaire. Les jeunes *coracidium* ont de 66 à 72 μ de longueur et de 62 à 68 μ de largeur. Les plus âgés sont considérablement plus grands. Leurs dimensions maxima étaient de $120 \times 105 \mu$. En moyenne, la longueur et la largeur d'un *coracidium*, à enveloppe embryonnaire gonflée, était environ de $80 \times 90 \mu$ à $70 \times 80 \mu$. Le plus petit *coracidium* mesurait $57 \times 31 \mu$. Le corps du *coracidium* est couvert extérieurement d'une membrane embryonnaire de 1,5 à 2 μ d'épaisseur. Quand celle-ci se rompt, il en sort des cellules de l'enveloppe embryonnaire. Plus l'oncosphère est âgée, plus facilement se déchire cette première membrane. Cette dernière contient de nombreux corpuscules basaux des cils, parfois très distincts, disposés plus ou moins uniformément. Le diamètre de chaque corpuscule est d'environ 1 μ . Quand l'oncosphère perd ses cils, les corpuscules basaux semblent disparaître à leur tour. Les cils qui recouvrent la surface de la membrane sont très nombreux. Comme l'avait déjà observé Rosen, les cils antérieurs sont beaucoup plus longs que les postérieurs. Dans le *coracidium* de 86 μ , les plus longs cils mesuraient 62 μ . En général, leur longueur varie de 35 à 45 μ . Je n'ai pas pu étudier en détail la structure des cils antérieurs comme l'avait fait Vogel pour *D. latum*; cependant, certains phénomènes comme, par exemple, l'enroulement de la partie terminale de cils sous l'action de l'acide picrique, laisse supposer que la nature de cette partie est toute différente.

Les cils antérieurs sont très serrés; dans une coupe optique, on en voit de 6 à 8 sur un arc de 6 μ de longueur. Vers l'arrière, jusqu'au milieu du corps, les cils deviennent plus courts. Les cils postérieurs ont 12 μ de longueur en moyenne; les plus petits 10 μ , 3, les plus longs 20 μ , 7.

Les cils antérieurs forment un ou deux pinceaux. Les cils latéraux rament vers l'arrière et font avancer la larve, tandis que les mouvements de vibration et de rotation sont indubitablement dûs aux cils antérieurs et postérieurs. La partie proximale du cil, longue d'environ 2 μ , située près du corpuscule basal, reste presque immobile, tandis que la partie distale vibre très rapidement. En 10 secondes, les cils exécutent environ de 50 à 60 mouvements vibratoires. Le mouvement des cils peut parfois continuer même après la déchirure de la première membrane; il s'arrête en même temps sur toute la surface de celle-ci. Quelquefois, au moment où la membrane se déchire dans la région antérieure, quand le mouvement des cils antérieurs s'arrête, les cils postérieurs continuent leurs mouvements encore pendant 1 à 2 minutes. J'ai réussi une fois à

immobiliser les cils antérieurs au moyen d'acide picrique : les cils latéraux et postérieurs battaient alors pendant 3 minutes, certains cils même pendant 5 minutes. Ce mouvement est une ondulation qui se propage depuis la partie immobile jusqu'à l'extrémité du cil.

Entre la première et la deuxième membrane embryonnaire, on trouve les cellules de l'enveloppe embryonnaire. Déjà, dans une jeune larve qui vient d'éclore, on peut distinguer deux catégories de ces cellules. Les unes, apparemment dépourvues de noyau, sont transparentes et leur plasma est fortement vacuolisé ; les autres sont nucléées et d'égales dimensions dans une jeune oncosphère (fig. 2). A mesure que la larve vieillit, on peut apercevoir un certain nombre des cellules aux noyaux plus ou moins réduits, refoulés vers la membrane cellulaire, quelquefois en forme de croissant. Cependant, même dans le *coracidium* âgé de 2 à 3 jours, on peut toujours constater la présence de deux catégories de cellules : les petites, pourvues de noyau, qu'on pourrait considérer comme les cellules primitives de l'enveloppe embryonnaire et, d'autre part, les grandes, gonflées et sans noyau, les cellules véritables de l'enveloppe embryonnaire.

Les noyaux des cellules primitives sont bien distincts, même observés à l'état frais, parce qu'ils ont une plus forte réfringence et contiennent des granulations. Ils sont visibles aussi sur les préparations (fig. 3, a). Le carmin boracique colore ces noyaux assez intensément en rouge, plus fortement que l'alun. Si les noyaux sont bien visibles sur les préparations, le plasma, par contre, ne se colore pas, de sorte que les contours de ces cellules restent à peine perceptibles. J'ai observé une fois une de ces cellules dont le diamètre avait 11 μ ; elle contenait 2 noyaux de 3 μ de diamètre chacun. Ordinairement, ces cellules sont plus petites et mesurent de 8 à 10 μ ; leur noyau est simple et un peu plus grand, mesurant de 5 à 5 μ , 5.

Les cellules primitives de l'enveloppe, dans une toute jeune larve, sont amassées principalement dans la région postérieure de l'enveloppe. On en trouve cependant aussi sur les côtés et même dans la partie antérieure de celle-ci. Leur nombre, dans un tout jeune *coracidium*, s'élève à 30 cellules ; dans les *coracidium* plus âgés, il est de 10 à 20.

Les cellules propres de l'enveloppe sont dépourvues de noyaux et présentent beaucoup de vacuoles. Elles forment la masse même de l'enveloppe embryonnaire. Dans une jeune larve, ces cellules sont petites, égales et ont un diamètre de 10 μ . Leur forme est régulière, souvent hexagonale, de sorte que la surface de l'enveloppe prend l'aspect d'un réseau aux mailles régulières. Plus tard, ces

cellules se gonflent et deviennent gigantesques, souvent plus grandes que toute l'oncosphère ; dans ce cas, l'enveloppe se compose de quelques cellules seulement. Leur taille est ordinairement de 20 à 30 μ , mais elle peut atteindre 40 μ et même 50 μ . Si les cellules deviennent grandes, elles sont peu nombreuses ; les autres cellules disparaissent à mesure que les cellules qui restent se gonflent. À côté des grandes cellules, il en existe aussi des petites. Les cellules vacuolisées forment ordinairement une seule assise ; cependant, on peut voir quelquefois, sur une coupe optique, 2 ou 3 cellules. Par suite de la croissance de ces cellules, plus intense dans la partie antérieure, l'oncosphère prend une position excentrique à l'intérieur de l'enveloppe et se déplace vers l'arrière. Les cellules sans noyaux ne se colorent pas et restent invisibles sur les préparations. Si ces dernières cellules tirent leur origine des cellules primitives dont le noyau dégénère et dont le plasma subit une forte vacuolisation, ce processus aurait dû se passer principalement à l'intérieur de l'œuf, parce que, dans l'oncosphère libre, les changements sont insignifiants. De toute façon, la larve présente deux types de cellules de l'enveloppe embryonnaire jusqu'au moment où elle est ingérée par le premier hôte intermédiaire.

Parmi les cellules de l'enveloppe, principalement là où 3 cellules sont en contact, on aperçoit des amas des petits corpuscules. Ils sont très nombreux chez la jeune larve, disséminés à peu près uniformément, juste au-dessous de la première membrane. À mesure que la larve vieillit, leur nombre diminue et ils se rassemblent principalement dans la région postérieure de l'enveloppe. Le Dr Jarocki a eu l'obligeance de me communiquer qu'en employant la coloration suivant la méthode de Gelei, il a pu démontrer la présence de granulations de nature lipoïde dans les cils du *coracidium* de *T. nodulosus*. Les corpuscules de l'enveloppe embryonnaire, dont il vient d'être question se laissent colorer en même temps d'une façon absolument analogue.

L'oncosphère repose dans une sorte de chambre formée par la seconde membrane, de sorte que les cellules de l'enveloppe embryonnaire se trouvent entre la membrane externe et l'interne. La deuxième membrane est environ deux fois plus mince que la première. Quelquefois, il existe, entre celle-ci et l'oncosphère, un espace libre assez grand, de sorte que l'oncosphère peut s'y mouvoir assez librement. J'ai observé même une oncosphère complètement retournée, les crochets en avant. Je n'ai jamais pu constater la présence d'un lien quelconque entre l'oncosphère et la deuxième membrane.

À l'oncosphère même adhère une troisième membrane, encore

plus délicate que les deux autres, bien visible cependant après le traitement par l'acide picrique. Elle adhère fortement au corps même de la larve. L'oncosphère a une forme allongée ; elle mesure environ de 45 à 50 μ de longueur. La plus petite oncosphère que j'aie observée avait 37 μ , la plus grande 62 μ .

L'oncosphère est recouverte extérieurement par une mince membrane cuticulaire, renforcée par les cellules qui y adhèrent. Elle est bien visible sur les coupes, quoique son épaisseur soit inférieure à 1 μ . Quand cette membrane se déchire, tout le contenu de l'oncosphère s'écoule sous forme des cellules isolées, à l'exception d'une certaine masse compacte, voisine des crochets, dont il sera question plus loin.

La structure interne de l'oncosphère est assez compliquée et comprend :

1° *Les cellules somatiques.* — La masse principale du corps de l'oncosphère est constituée par les cellules somatiques, dont le nombre s'élève probablement de 80 à 100. Le plasma de ces cellules ne se colorait pas par les procédés que j'ai employés ; par contre, leurs noyaux se laissaient colorer bien nettement en vert par le vert de méthyle-pyronine. Les contours des cellules restent quelquefois peu nets ; les noyaux par contre sont toujours très visibles (fig. 2, *b* ; fig. 3, *e* ; fig. 4, *b*).

La taille des cellules est d'environ 6 μ ; celle des noyaux de 2 μ , 5 à 3 μ , 5. La forme de ces derniers est un peu allongée. Les cellules somatiques sont disposées plus ou moins uniformément dans toute l'oncosphère.

2° *L'amas cellulaire adhérent aux crochets.* — On trouve, dans la région postérieure de l'oncosphère, près des crochets, un singulier amas qui se colore légèrement par certains colorants, sans qu'il soit possible d'y distinguer les éléments cellulaires. Cet amas, où sont plantés les crochets, facilite les mouvements de ces derniers, en leur servant de base.

3° *Les cellules germinatives.* — On obtient la meilleure différenciation de ces cellules par la méthode du vert de méthyle-pyronine. Leur plasma se colore par ce procédé fortement en rouge, le noyau en rouge-brun plus clair, le nucléole, assez volumineux, en rouge. Le noyau est sphérique, tandis que la cellule même présente des contours assez irréguliers (fig. 2, *a* ; fig. 3, *b*). Le plasma ne se colore pas toujours d'une façon uniforme ; sur des coupes, on voit quelquefois, surtout dans les parties allongées de la cellule, une sorte de réseau (fig. 4, *a*). Les cellules germinatives sont disposées dans tout le corps de l'oncosphère, sous la cuticule. Leur nombre

varie de 9 à 23. Le plus souvent, il y en a 14, 12 ou 16 (52, 13, 12 p. cent).

La taille de ces cellules varie de 6 μ , 4 à 12 μ . Le plus souvent, leur longueur est de 10 μ ; elles sont donc assez allongées. Les dimensions du noyau sont de 3 μ , 5 à 5 μ , 4 μ en moyenne.

FIG. 2. — Oncosphère de *T. nodulosus* colorée par le vert de méthyle-pyronine. a, cellule germinative ; b, cellules somatiques ; c, cellule germinativo-somatique.

4° *Les cellules germinativo-somatiques.* — A côté des cellules germinatives, on rencontre des cellules dont j'ai déjà donné la description dans le travail relatif à l'oncosphère de *T. crassus* en 1932. La coloration par le vert de méthyle-pyronine met en évidence leurs traits particuliers. Le plasma de ces cellules ne se colore presque pas, de sorte que les contours de la cellule même restent indistincts. Le noyau, grand et de forme sphérique, est entouré d'une bordure rouge-brun, assez intensément colorée. Le noyau même se colore plus faiblement que le noyau des cellules germina-

tives. Le nucléole se colore légèrement en rouge (fig. 2, c). Cependant, les cellules sont bien mises en évidence sur des coupes ; elles sont peu nombreuses et toujours situées près de la surface. Sur des

FIG. 3. — Oncosphère de *T. nodulosus*, coupe longitudinale. a, noyau d'une cellule primitive de l'enveloppe embryonnaire ; b, cellule germinative ; c, cellule germinative somatique ; d, cellule λ ; e, cellule somatique.

coupes, on voit encore mieux leur structure et leur position subcuticulaire ; elles n'adhèrent pas toujours à la cuticule (fig. 3, c).

Le noyau se colore légèrement en rouge par la méthode de Mallory ; on y voit quelques nucléoles, rougeâtres et un peu plus foncés

(fig. 4, c). Chaque nucléole est entouré d'une bordure plus claire et transparente, ce qui donne à l'ensemble un aspect très particulier. Les dimensions de la cellule sont de 7,5 à 11 μ ; celles du noyau de 5, 3 à 6, 5 μ ; le diamètre du nucléole est de 1, 5 μ environ et avec la bordure, de 2,5 μ .

Dans ma description de ces cellules, trouvées dans l'oncosphère de *T. crassus*, j'ai émis l'hypothèse qu'elles correspondent aux cellules germinativo-somatiques d'*Archigetes*, décrites par Wisniewski. Mes dernières observations paraissent confirmer cette opinion. Bien que la différenciation de ces cellules se produise très tôt, déjà à l'intérieur de l'œuf, et que, par conséquent, leur origine ne se laisse pas établir avec certitude, leur analogie avec les cellules germinativo-somatiques d'*Archigetes* n'en est pas moins apparente. Ces cellules continuent à évoluer dans les procercoïdes. J'ai pu cependant observer des cellules analogues dans les coupes des procercoïdes âgés de 7 à 8 jours; le plus souvent, elles étaient situées juste au-dessous de la cuticule.

5° *Les cellules λ* . — A côté des cellules somatiques, on trouve dans l'oncosphère, de nombreuses cellules qui leur ressemblent et que j'ai nommées provisoirement, les cellules λ . On les distingue difficilement sur les préparations totales; par contre, elles sont bien visibles sur les coupes.

Ces cellules diffèrent légèrement par leur taille des cellules somatiques. La cellule elle-même est plus sphérique et mesure de 6 à 7 μ de longueur. Son plasma se colore à peine, tandis que le noyau, traité par le vert de méthyle-pyronine, prend une couleur brun-rouge. La différence entre le noyau des cellules λ et celui des cellules somatiques devient tout-à-fait apparente après la coloration par la méthode de Mallory: le premier se colore en bleu et le second en rouge ou en jaune.

Le diamètre du noyau varie de 3,5 à 4,5 μ (fig. 3 d). Les cellules λ sont un peu moins nombreuses que les cellules somatiques. Elles doivent jouer un rôle important dans la formation du procercoïde. En tous cas, on les distingue bien dans les procercoïdes âgés de 4 à 5 jours et leur nombre augmente. Les futures recherches nous démontreront quel est précisément le rôle de ces cellules dans le procercoïde.

6° *Les cellules granuleuses*. — L'oncosphère contient également un petit nombre de cellules granuleuses, observées déjà par Rosen, au nombre de 3. Dans la description de l'oncosphère de *D. latum*, Vogel s'exprime ainsi: « Ich konnte mich nicht davon überzeugen, dass die Granula innerhalb bestimmter Zellen gelegen sind. » Dans

T. nodulosus, il s'agit cependant bien de cellules ; j'ai eu souvent l'occasion de les isoler et de mettre en évidence leur membrane cellulaire. Même sur le matériel vivant, on distingue bien les noyaux de ces cellules ; ils deviennent bien plus visibles après la fixation par l'acide picrique. On remarque alors nettement la mem-

FIG. 4. — Cellules de l'oncosphère de *T. nodulosus*. a, cellules germinatives ; b, cellules somatiques ; c, cellules germinativo-somatiques ; d, cellules λ ; e, cellule musculaire ; f, cellules granuleuses ; h, cellule à flamme.

brane nucléaire et les nombreuses granulations à l'intérieur du plasma (fig. 4, f). L'existence de ces cellules granuleuses dans l'oncosphère de *T. nodulosus* ne laisse donc aucun doute. Leur nombre est variable, généralement de 2 à 3, jusqu'à 5 cellules. Il en existe aussi d'autres, plus petites, de 3 à 4 μ de diamètre, de sorte que le nombre total des cellules granuleuses atteint 8. Ces cellules sont situées dans la moitié postérieure du corps. Les plus grandes mesurent environ 10 μ de longueur ; les noyaux ont de 5 à 6 μ de diamètre. Le plasma

contient de nombreuses granulations, qui restent immobiles dans l'oncosphère non aplatie et qui ont un mouvement vibratoire moléculaire dès que l'oncosphère subit l'aplatissement. Ces granulations commencent par vibrer sur place ; peu à peu, cependant, elles se déplacent, ce qui est dû probablement au mouvement du plasma. Je n'ai pas pu différencier ces cellules sur les préparations fixées et colorées.

Les modifications que subit l'oncosphère chez le premier hôte intermédiaire déterminent la disparition des cellules granuleuses. Cependant, j'ai pu observer dans quelques cas 2 ou 3 cellules de ce type dans les procercoïdes âgés de 5 à 6 jours.

7° *Le système excréteur.* — Le système excréteur de l'oncosphère de *T. nodulosus* est constitué par 2 cellules à « flamme », comme Vogel l'a décrit chez *D. latum* et comme Li l'a observé chez *D. decipiens*. Ces cellules sont situées plus ou moins symétriquement au-dessus des crochets latéraux. On ne peut les observer que sur les exemplaires à l'état frais en plaçant l'oncosphère, pendant quelques minutes, dans la solution de Na Cl à 0,75 p. cent. On voit alors, pendant quelques instants à peine, les vibrations énergiques de la flamme de ces cellules. Ces vibrations se ralentissent progressivement si la larve est maintenue immobile, mais elles renaissent dès que la larve se met à remuer. La cellule entière (fig. 4, h) avec la flamme mesure environ 7 μ de longueur. On distingue nettement ses contours, une partie du noyau près de la flamme, enfin la flamme même, dont la longueur est de 5 μ environ. Vient ensuite le canalicule dont j'ai pu observer seulement une petite portion sans pouvoir distinguer sa partie terminale, décrite par divers auteurs.

8° *Les crochets embryonnaires.* — Ils sont au nombre de 6 et je les ai déjà décrits et comparés à ceux de *T. crassus*. Je me contenterai simplement de remarquer que les crochets médians sont un peu plus longs, de 1 à 1,5 μ , que les latéraux. La forme de ces crochets étant assez variable, il est nécessaire, à mon avis, d'introduire des noms fixes pour leurs différentes parties. On pourrait donc distinguer : le manche (fig. 6, 1, a), la partie terminale (fig. 6, 1, b), le bras (fig. 6, 1, c) et la pointe (fig. 6, 1, d).

9° *Les muscles des crochets embryonnaires.* — Rosen n'a pas observé de cellules musculaires : « Seule l'extrême contractibilité du plasma de l'oncosphère provoque les mouvements. » Elles existent bien cependant et forment un appareil assez compliqué. Même *in vivo*, on peut remarquer les muscles en forme de filaments qui se dirigent vers les crochets et les mettent en mouvement. Ces

muscles sont très rarement visibles sur les préparations fixées et colorées ; pour les voir, j'ai dû recourir à la méthode suivante. Après avoir aplati l'oncosphère sous la lamelle, je l'ai fixée en introduisant une petite quantité d'acide picrique. On pouvait alors voir nettement les cellules musculaires, principalement dans leurs parties allongées, qui forment un prolongement, mais la partie piriforme de la cellule (fig. 4, *e*) restait peu visible par suite de sa faible réfringence. La cellule même présente la forme d'une poire ou d'un cône. Sa taille, sans le prolongement, était de 10 à 16 μ . Quand le prolongement n'est pas contracté, la cellule se dessine nettement et prend une forme plus sphérique ; dans le cas contraire, elle se rétrécit graduellement et se prolonge insensiblement, de sorte qu'on a l'impression que la cellule est directement fixée au crochet. Sur le fond jaune des cellules germinatives et somatiques, les cellules musculaires forment des taches claires et transparentes avec des bords sombres. Quelquefois, on y remarque les contours du noyau et certaines granulations. Le noyau se colore en jaune-orange par la méthode de Mallory. Les prolongements musculaires s'attachent aux crochets en deux points, à la base ou bien près des bras. Souvent, on voit le bras du crochet pris par le prolongement comme dans un nœud coulant.

Les cellules musculaires de l'oncosphère sont au nombre de 17, dont 4 sont impaires et les autres paires. Chaque crochet médian est muni de 3 cellules musculaires. Le prolongement d'une cellule (fig. 5, 1), est fixé à la partie terminale de la base et s'étend presque d'un bout à l'autre de l'oncosphère. Sa longueur est de 46 μ environ. Les deux prolongements des autres cellules sont plus courts. L'un d'eux est attaché au bras (fig. 5, 2) et se dirige vers la cellule un peu obliquement. La troisième cellule (fig. 5, 3) est munie d'un prolongement encore plus court, fixé également au bras et dirigé obliquement mais dans un autre sens, de sorte que ce prolongement se croise avec celui de la cellule du crochet voisin. D'autre part, on aperçoit souvent une toute petite cellule filamenteuse (fig. 5, 4), qui réunit les terminaisons des crochets médians. Les crochets latéraux sont pourvus d'un appareil musculaire encore plus compliqué. Le crochet extrême est muni d'une cellule, dont le prolongement s'attache au bras et s'étend tout le long de l'axe du corps (fig. 5, 5). La deuxième cellule (fig. 5, 6) est très allongée, courbée en arc et se dirige transversalement, pour s'unir à la base du crochet correspondant de l'autre côté. Une cellule analogue (fig. 5, 7) unit les crochets latéraux paramédians et est placée parallèlement à la première, quelquefois tout près d'elle. Aux bras des crochets latéraux paramédians, sont attachés 3 muscles dont l'un est très court (fig. 5, 8) et se dirige vers l'extérieur,

tandis que les deux autres (fig. 5, 9 et 10) prennent davantage la direction de l'axe longitudinal du corps. Un fort muscle transversal s'étend, d'autre part, à la courbure postérieure du corps (fig. 5, 11) et se ramifie à proximité des crochets latéraux pour former deux prolongements de chaque côté, dont l'un se dirige vers le crochet latéral paramédian et l'autre vers la partie terminale du crochet extrême. La jonction des crochets latéraux est donc ainsi réalisée. Le muscle en question, grâce à son épaisseur, paraît être divisé en

FIG. 5. — Muscles des crochets embryonnaires de l'oncosphère de *T. nodulosus*.

deux, cependant il faut admettre qu'il ne s'agit que d'une seule cellule musculaire très allongée qui forme 4 prolongements dirigés vers les crochets latéraux. Quand les crochets sont disposés d'une certaine façon, on peut observer nettement les épaissements médians des cellules 6 et 7.

La structure de cet appareil semble nous permettre de comprendre le mécanisme du mouvement des crochets. La larve commence par disposer parallèlement tous ses crochets et les projette en même temps en arrière. Ces mouvements sont dus, sans doute, à l'action des cellules 11 et 4, et, en partie, des cellules 7 et 3. Quoique les crochets

médians soient dépourvus de cellules, capables de les faire diriger vers la périphérie du corps, on peut cependant admettre que ce sont les cellules 6 et 7 qui constituent la base et le point d'appui du mouvement des crochets médians. Cette constatation s'impose lorsqu'on observe les mouvements de l'oncosphère vivante. La deuxième phase du mouvement, c'est-à-dire l'écartement par paires de tous les crochets ainsi que le fort déplacement sur les côtés des paires latérales, s'explique par l'action des cellules 5, 9 et 10, ainsi que par celle des cellules 6, 7 et 2, accompagnées du relâchement de la cellule 11. Cette disposition nous donne ainsi la clef de l'explication de tout mouvement individuel de chaque crochet. Il est à remarquer que les crochets médians peuvent se mouvoir généralement à un degré plus faible et s'écartent latéralement d'une façon plus ou moins prononcée ; par contre, ils exécutent de forts mouvements le long de l'axe du corps sous l'action de la cellule 1. Dans le cas anormal, où le premier crochet médian faisait défaut, il n'y avait que 3 cellules, appartenant à l'autre crochet. Il est évident que cet appareil musculaire si compliqué n'entre en fonction qu'au moment décisif, quand la larve traverse la paroi intestinale du premier hôte. Dans les larves libres, les mouvements des crochets sont insignifiants.

10° *Les anomalies.* — A côté des œufs normaux, j'ai rencontré quelquefois dans mes cultures des œufs dont la taille était presque deux fois plus grande que celle d'un œuf normal. Je n'ai pas pu cependant établir quelles larves en sortaient, si toutefois elles en sortaient. Une fois, j'ai eu l'occasion d'observer dans l'enveloppe embryonnaire, à côté de la larve normale, des amas cellulaires entre la membrane externe et interne. Dans ces amas, il y avait 3 cellules granuleuses avec des granules vibrants. L'oncosphère normale présentait également trois cellules semblables.

Une autre fois, j'ai trouvé un *coracidium* analogue, cependant ses amas cellulaires étaient renfermés entre la seconde et la troisième membrane et se composaient de cellules somatiques accompagnées de deux cellules granuleuses.

Les crochets embryonnaires présentent des anomalies fréquentes. Ces anomalies affectent soit le nombre des crochets, soit leur forme. Le professeur C. Janicki a eu l'obligeance de me communiquer qu'il avait observé en 1922 des oncosphères pourvues de 3, 6 ou 7 crochets. De mon côté, j'ai observé aussi bien la diminution que l'augmentation du nombre des crochets. On rencontre le plus souvent des oncosphères à 7, 5 ou 4 crochets. Sur 100 oncosphères, provenant de divers élevages, il y en avait 78 normales, 4 à 7 crochets, 16 à 5 crochets et 2 à 4 crochets. Les oncosphères à 5 crochets sont donc les

plus fréquentes. En général, on pouvait établir d'après la position des crochets, quels étaient ceux qui avaient subi la réduction et quels étaient ceux qui étaient surnuméraires. Si les crochets étaient au nombre de 7, c'était le crochet médian, placé symétriquement entre les normaux, qui était surnuméraire le plus souvent. Il était quelque fois légèrement déformé. Une autre fois, c'était le crochet latéral, plus petit et soudé (fig. 6, 1) par son extrémité avec le crochet

FIG. 6. — Crochets anormaux de l'oncosphère de *T. nodulosus*.
a, manche ; b, partie terminale ; c, bras ; d, pointe.

extrême. Dans un autre cas, le crochet surnuméraire se soudait avec le crochet latéral paramédian, de taille normale, mais privé de bras (fig. 6, 2). Si les crochets étaient au nombre de 4, c'était la paire médiane qui semblait manquer le plus souvent. Une seule fois, c'était la paire des crochets latéraux qui faisait défaut. Dans les oncosphères à 5 crochets, on constatait le plus souvent l'absence du crochet médian, plus rarement du crochet latéral. Les autres étaient normaux. A côté de ces anomalies assez fréquentes, j'ai pu en observer quelques autres, mais beaucoup plus rares. Ainsi, par exemple, une larve présentait 8 crochets, disposés par paires, dont une était un

Tableau relatif à la composition cellulaire du corps de l'oncosphère ainsi qu'à la coloration des cellules par les différents colorants

CARACTÈRES DES CELLULES	DIMENSIONS DE LA CELLULE C ET DU NOYAU N	HÉMATOXYLINE FERRIQUE	HÉMATOXYLINE DE DELAFIELD	VERT DE MÉTHYLE-PYRONINE	MALLORY
Cellules germinatives.....	C = 6,4 — 12 μ N = 3,4 — 5 μ	Plasma rose foncé ou rouge; noyau plus clair; nucléole noir.	Plasma violet; noyau plus clair; nucléole rougeâtre.	Plasma rouge; noyau brun-rougeâtre clair.	Plasma bleu; noyau brun-rougeâtre; nucléole rouge.
Cellules germinativo-somatiques..	C = 7,5 — 11 μ N = 5,3 — 6,5 μ	Plasma incolore; noyau rose pointillé à bordure sombre; nucléole entouré d'une zone plus claire.	Plasma incolore; noyau violet; nucléoles rouges à zone plus claire.	Plasma incolore; noyau à bordure à peine colorée; nucléole légèrement coloré en rouge.	Plasma incolore; bordure du noyau bleue; noyau rouge; nucléoles rouges à zone plus claire.
Cellules somatiques	C = 5 — 6 μ N = 2,5 — 3,5 μ	Plasma incolore; noyau foncé.	Plasma incolore; noyau violet foncé.	Plasma incolore; noyau vert.	Plasma incolore; noyau rouge-jaune.
Cellules λ	C = 6 — 7 μ N = 3,5 — 4,5 μ	Plasma légèrement coloré en rose; noyau plus foncé.	Plasma incolore; noyau violet clair.	Plasma incolore; noyau brun-rougeâtre.	Plasma incolore; noyau bleu.

peu plus petite. La base de ces crochets était plus courte, tandis que la partie terminale était normale. D'autre part, j'ai vu une oncosphère de taille normale à 12 crochets bien développés, disposés par paires. Une oncosphère enfin présentait 3 crochets, dont une paire était placée latéralement, tandis que le crochet médian était grand et déformé (fig. 6, 3).

Les crochets présentaient parfois une forme anormale, même si leur nombre était normal.

Il résulte de l'examen des dessins (fig. 6) que la déformation des crochets consistait en augmentation de leur volume et en altération de leur forme (fig. 6, 3), en soudure (fig. 6, 1), en extrême allongement de la pointe, accompagné de sa déformation (fig. 6, 4), en réduction du bras et de la pointe (fig. 6, 5). Une seule fois, j'ai observé le crochet latéral, faisant partie d'une garniture normale, dont la pointe était déformée, qui était pourvu de 3 bras disposés comme dans le crochet de *T. nodulosus* adulte (fig. 6, 6). Enfin, j'ai vu des crochets à la base arquée (fig. 6, 7) et aux bras démesurément développés (fig. 6, 8).

Qu'il me soit permis, en terminant, de rendre hommage à la mémoire du regretté professeur C. Janicki, directeur de l'Institut Zoologique de l'Université de Varsovie, qui m'avait donné l'idée de cette étude et s'est intéressé avec tant de bienveillance à mes recherches. J'exprime aussi mes très sincères remerciements au D^r J. Ruzkowski et au D^r J. Jarocki pour les précieux conseils qu'ils n'ont cessé de me prodiguer.

BIBLIOGRAPHIE

- JANICKI (C.). — Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen. 1. *Trienophorus nodulosus* (Pall). *Corr. Blatt f. Schweiz. Ärzte*, 1918.
- LI (H. C.). — The Life Histories of *Diphyllbothrium decipiens* and *D. erinacei*. *Amer. J. Hyg.*, X, 1929.
- MICHAJLOW (W.). — *Trienophorus crassus* Forel (*T. robustus* Olsson) et son développement. *Ann. de Parasit.*, X, 1932, p. 257-270.
- ROSEN (F.). — Recherches sur le développement des Cestodes. 1. Le cycle évolutif des Bothriocéphales. *Bull. Soc. neuchât. sc. nat.*, XLIII, 1918.
- SCHEURING (L.). — Beobachtungen zur Biologie des Genus *Trienophorus* und Betrachtungen über des Jahreszeitliche Auftreten von Bandwürmern. *Ztsch. f. Parasitenkunde*, II, 1928.
- VOGEL (H.). — Studien zur Entwicklung von *Diphyllbothrium*. I. Die Wimperlarve von *Diphyllbothrium latum*. *Ztschr. f. Parasitenkunde*, II, 1929.
- WISNIEWSKI (L. W.). — Das Genus *Archigetes* R. Leuck. Eine Studie zur Anatomie, Histogenese, Systematik und Biologie. *Mem. Acad. Pol. des Sc.*, S. B., 1930.

Laboratoire de Zoologie de l'Université de Varsovie.