Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 42 (1916-1917)

Artikel: Le cycle évolutif du Dibothriocephalus latus l.
Autor: Janicki, Constantin / Rosen, Félix
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-88599

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: 05.07.2025

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

LE CYCLE ÉVOLUTIF
DU
DIBOTHRIOCEPHALUS LATUS L.

Recherches expérimentales et observations

par

Constantin JANICKI, Dr ès sciences
Institut d'Hygiène expérimentale et de Parasitologie
Université de Lausanne
(Directeur: Prof. Br. Galli-Valerio)

Félix ROSEN, Dr ès sciences
Laboratoire de Zoologie
Université de Neuchâtel
(Directeur: Prof. O. Fuhrmann)

INTRODUCTION

Le problème de l'infection de l'homme par le *Dibothriocephalus latus*, problème intéressant en tout premier lieu la médecine, a été résolu depuis longtemps déjà. Ce sont en effet les travaux de MAX BRAUN (1882), PARONA, GRASSI, JJIMA et ZSCHOKKE qui ont définitivement élucidé la question. Cependant le problème du mode d'infection du poisson — problème non moins intéressant pour la zoologie — est resté sans solution jusqu'à ce jour. C'est en vain que RUD. LEUCKART et SCHAUINSLAND avaient essayé d'infecter directement des poissons (truites, brochets, lottes). Les expériences de CHARLES VOGT, qui chercha à infecter plusieurs animaux inférieurs, demeurèrent aussi sans résultat. C'est en vain également que MAX BRAUN, s'appuyant sur ses riches connaissances dans le domaine du *Dibothriocephalus latus*, avait essayé d'élucider cette question. Les expériences faites par GALLI-VALERIO chez des poissons rouges et *Phoxinus laevis* furent de même sans résultat. Il faut noter cependant que les cyprinides n'ont jamais été trouvés porteurs de larves de *Dibothriocephalus latus*.

Les débuts des expériences dont nous allons rendre compte ci-dessous remontent à l'été 1915. Ensuite, en 1916, dès le mois d'avril et jusqu'au milieu d'août, l'un de nous, après avoir élaboré une méthode de culture des larves ciliées en

grandes quantités, s'occupa d'une manière très détaillée des expériences d'infection directe des poissons au moyen de ces larves [1]. Les recherches furent faites à l'Institut d'hygiène expérimentale et de parasitologie de Lausanne, de même qu'à l'Etablissement de pisciculture de Boudry (Etat de Neuchâtel). Les résultats tout à fait négatifs de ces expériences furent considérés par JANICKI comme complètement décisifs, d'autant plus que ROSEN n'avait également obtenu, au moment de la rédaction, que des résultats négatifs, et lui permirent de formuler la conclusion suivante : « Die vorstehenden Versuche berechtigen zu der Schlussfolgerung, dass *Trutta*, *Esox*, *Perca*, *Lota* immun sind in Bezug auf Flimmerembryonen von *Dibothriocephalus latus*, und dass die Existenz eines unbekannten I^ten^ Zwischenwirtes angenommen verden muss » (l. c. p. 461). A la fin de l'été 1916, JANICKI reconnut que le problème était trop vaste pour être travaillé par un seul et que les recherches ultérieures devaient être entreprises à la fois dans un institut de parasitologie et dans un laboratoire de zoologie.

En automne 1916, la question fut envisagée à nouveau par l'un de nous (ROSEN) au Laboratoire de zoologie de l'Université de Neuchâtel. Le Dr ROSEN donnera dans la suite un aperçu des recherches et expériences faites par lui d'octobre 1916 à avril 1917. Mentionnons d'avance que les résultats de ses essais d'infection directe des poissons furent également négatifs. Les essais d'infection de jeunes poissons blancs au moyen de larves ciliées, expériences faites par R. avec l'idée que peut-être les poissons blancs n'étaient autre chose que le premier hôte intermédiaire, donnèrent de même un résultat négatif.

Dès avril 1917, nous avons entrepris de nouvelles recherches et expériences faites à la fois à Lausanne et à Neuchâtel en partageant notre travail de la façon suivante : JANICKI, à côté de l'étude du contenu des estomacs de poissons pour trouver des indices du premier hôte intermédiaire, avait pour but principal la recherche de l'origine du plérocercoïde par l'observation directe de stades encore inconnus (méthode régressive d'observation). ROSEN, de son côté, avait comme but de rechercher expérimentalement le premier hôte intermédiaire (méthode progressive par expériences élimina-

[1] C. JANICKI, Experimentelle Untersuchungen zur Entwicklung von *Dibothriocephalus latus L.* I. Ueber negative Versuche, junge Forellen, Hechte und Barsche direkt mit Flimmerembryonen zu infizieren. *Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde,* etc., Vol. 79, 1917, p. 443-461.

toires). Le premier de nous deux s'était engagé à livrer continuellement les larves ciliées nécessaires.

Le programme de recherches tracé ci-dessus a été discuté et accepté par MM. FUHRMANN, GALLI-VALERIO, JANICKI et ROSEN pendant une réunion tenue à Neuchâtel le 22 avril 1917.

Nous constatons avec satisfaction que nos études, entreprises à différents points de vue et suivant deux directions opposées, ont donné des résultats concordants.

Les communications qui suivent sont rédigées aussi brièvement que possible. Nous pensons exposer plus tard et dans tous ses détails le problème en question.

Nous avons à remplir un devoir qui nous est des plus agréable, celui de remercier bien sincèrement ceux qui nous ont aidé dans l'accomplissement de notre tâche.

Nous exprimons toute notre reconnaissance à M. le prof. O. FUHRMANN (Neuchâtel) et à M. le prof. Br. GALLI-VALERIO (Lausanne) pour l'accueil que nous avons reçu dans leurs laboratoires. C'est grâce aux recommandations de M. le prof. FUHRMANN que l'établissement de pisciculture de l'Etat de Neuchâtel, à Boudry, a été mis à notre disposition dès l'été 1915. L'un de nous (JANICKI) remercie tout spécialement M. GALLI-VALERIO pour l'appui fourni en vue de l'obtention d'un important subside de la Direction du service suisse de l'hygiène publique et de la Direction du service sanitaire du canton de Vaud. A ce subside vint s'ajouter par la suite une subvention de la fondation Dr MIANOWSKI à Varsovie. Le second de nous (ROSEN) remercie tout particulièrement M. FUHRMANN pour ses précieux conseils dans les questions de biologie lacustre et pour son infatigable appui dans le domaine de la parasitologie qui lui était inconnu [1].

Nous présentons aussi nos remerciements à M. MAURICE VOUGA, inspecteur général de la pêche dans le lac de Neuchâtel, et tout particulièrement pour l'aide qu'il a bien voulu fournir à un de nous (JANICKI) lors des essais d'infection directe à l'Etablissement de pisciculture de l'Etat de Neuchâtel.

Nous avons en outre trouvé tous deux en M. HENRI JAQUES, pisciculteur de l'Etat de Neuchâtel, un aide et un conseiller pratique, précieux et dévoué. Nous lui en exprimons ici toute notre gratitude.

[1] L'un de nous (JANICKI) pense aussi avec reconnaissance aux encouragements qui lui parvinrent lors des préparatifs et au début des expériences (été 1915) de la part de MM. les professeurs B. GRASSI (Rome), Fr. ZSCHOKKE (Bâle), Dr G. SURBECK, inspecteur fédéral de la pêche (Berne), de même que du Dr méd. Paul NARBEL, à Lausanne.

Observations sur quelques espèces de poissons afin d'arriver à connaître plus à fond le contenu de leur estomac et pour trouver des stades encore inconnus du plérocercoïde. (Janicki.)

Mes observations de l'été 1917 se rapportent toutes (sauf une exception mentionnée plus loin) à des poissons du Léman et comprennent l'étude des exemplaires ci-après, étude qui s'est poursuivie du milieu d'avril au milieu d'août.

Exemplaires examinés :

82 *Lota vulgaris*, moyenne 24 cm. de long.
138 *Perca fluviatilis*, moyenne 15 à 20 cm. de long.
690 *Perca fluviatilis*, moyenne 7 à 12 cm. de long.
70 *Perca fluviatilis*, moyenne 6 à 7 cm. de long.
3 *Esox lucius*, de 20 et 33 cm. de long.

Les observations et recherches avaient un double but : 1° rechercher dans l'estomac du poisson des indices permettant de se faire une idée de la nature du premier hôte intermédiaire ; 2° poursuivre l'étude du plérocercoïde en remontant tous les stades de son évolution jusqu'au moment, si possible, où il vient de passer du premier hôte intermédiaire dans le poisson.

La pêche des petites perches nécessaires à notre étude fut spécialement autorisée par le Département de l'Intérieur du canton de Vaud.

1. Je ne donnerai pas ici des détails au sujet du contenu de l'estomac des nombreux poissons examinés. Je chercherai seulement à montrer ce que ces estomacs, pour chaque espèce de poisson, contenaient de plus caractéristique.

Lota vulgaris de Vevey et provenant aussi du marché de Lausanne. Les estomacs contenaient surtout des *Gammarus*, parfois exclusivement cela et en quantités énormes. On y trouvait aussi des larves de chironomes et leurs nymphes, des larves d'éphémères et de coléoptères, des restes de poissons impossibles à déterminer, plus rarement : *Asellus aquaticus*, *Lumbricus terrestris*, *Nephelis*, *Daphnies* et des larves de *Liponeura*. Ces estomacs de lottes ont été examinés dès le milieu d'avril et jusqu'au 20 juin environ.

Perca fluviatilis, de 15 à 20 cm., provenant d'Ouchy et du marché de Lausanne. Les estomacs contenaient en grande majorité des daphnies et des *Bythotrephes*, souvent exclusivement, et spécialement sans aucun mélange de copépodes (nutrition élective ?). On trouvait aussi des larves de chironomes et des nymphes, des restes de poissons indéterminables ; rarement : oligochètes, *Gammarus* ; très rarement : des copépodes.

Les perches de la taille indiquée ci-dessus ont été étudiées en même temps que les lottes.

Perca fluviatilis de 7 à 12 cm. de long. Les estomacs contenaient : daphnies et *Bythotrephes* souvent sans aucun mélange de copépodes ; parfois exclusivement *Diaptomus* et *Cyclops*, mais toujours en quantité beaucoup moins grande que les cladocères ; larves de chironomes (nymphes) ; restes de poissons ; très rarement *Nephelis* et *Gammarus*.

Les perches de cette taille ont été étudiées en très grand nombre pendant la période du 20 juin au 7 août.

Perca fluviatilis de 6 à 7 cm. de longueur (de trois mois environ). L'estomac contenait surtout des représentants du groupe des *Cyclops* et des *Diaptomus*, parfois exclusivement cela ; on trouve parfois aussi des daphnies (7 août).

Esox lucius de 20 et 33 cm. de long. Une bouillie blanchâtre, estomac vide ; dans le second estomac quelques larves d'insectes (25 avril et 16 mai).

2. Les recherches mentionnées ci-dessus se justifient pleinement par deux observations importantes, dont l'une due à Max Braun (1883) faite sur l'estomac de *Lota vulgaris*. Braun avait trouvé en effet sur un estomac de lotte cinq trous ronds dont deux contenaient encore une larve de *Dibothriocephalus latus*, la tête étant tournée vers la *sous-muqueuse* ; les trois autres ouvertures étaient vides, mais non loin de là, entre les glandes et la paroi musculaire de l'estomac, Braun découvrit trois larves. La longueur de ces larves dépassait 10 millimètres. La seconde observation fut faite par moi en été 1916. L'estomac d'une grande lotte contenait dans ses parois plusieurs plérocercoïdes enkystés.

Max Braun avait émis une hypothèse basée sur sa seule observation et il arrivait à cette conclusion : « ... dass die Finnen von *Bothriocephalus latus* in einem noch unbekannten Zwischenwirt sich aus den wimpernden Embryonen entwikeln, mit dem ersten Zwischenwirt in den Darmkanal von Hechten und Quappen gelangen, daselbst dank dem Verdauungsprozess frei werden und nun zur Wanderung im

Körper des zweiten Zwischenwirtes die Darmwand durchbohren » (1, page 50). En disant canal intestinal, BRAUN entendait en première ligne l'estomac. Plus tard, il est vrai, BRAUN modifia sa manière de voir et se rangea à l'idée d'une infection directe des poissons.

Dès le début de mes observations (21 avril 1917), j'avais eu l'occasion de constater l'exactitude de la découverte faite par BRAUN en 1883. En examinant une lotte de 33 cm. de long, je trouvai sur la paroi extérieure de l'estomac un plérocercoïde de 5 mm. de long environ qui rampait librement et non loin de là, à quelques millimètres de distance seulement, se trouvait une perforation très nette de la paroi, d'apparence blanchâtre. Je trouvai en outre un autre plérocercoïde entre les appendices pyloriques et un troisième sur le foie. Tous trois à peu près de même taille. Cette trouvaille m'engagea aussitôt à considérer l'hypothèse de BRAUN comme fil directeur de mes recherches futures, et de tout notre travail.

J'acquis la certitude absolue que le problème en question (savoir le mode d'infection des poissons) pouvait être résolu par l'étude approfondie du contenu de l'estomac de nombreux poissons, d'âges très différents, et par ce mode régressif j'arrivai, ainsi que la suite le prouvera, très près de la solution définitive.

L'infection de la paroi de l'estomac est très fréquente chez les lottes du Léman. Sur 82 poissons examinés, 32 étaient infectés par des plérocercoïdes dont 26 avec infection stomacale, ce qui fait donc 39, respectivement 31 %. L'infection de la musculature (fait remarquable) est extraordinairement rare chez *Lota vulgaris*. Sur 32 poissons infectés, trois seulement présentaient des larves dans la musculature (9 %). Mes observations confirment donc celles de M. SCHOR, faites dans le même sens (14). On trouve assez fréquemment des plérocercoïdes libres dans la cavité du corps, sur l'œsophage, l'intestin, le foie, entre les appendices pyloriques, sur l'ovaire, mais surtout sur l'estomac.

J'ai toutes les raisons de considérer ces plérocercoïdes comme appartenant à *Dibothriocephalus latus* ; je rappelle en outre que c'est précisément au moyen des larves fournies par *Lota vulgaris* du Léman que ZSCHOKKE éleva l'un de ses bothriocéphales de l'homme (16).

La taille moyenne des plérocercoïdes enroulés dans la musculature de la paroi stomacale est de 3 à 5 millimètres ; comme maximum j'ai trouvé 8 millimètres, comme minimum 1 millimètre. (Je parlerai plus tard d'un stade tout

à fait jeune.) Le nombre des plérocercoïdes dans un estomac varie de 1 à 18. Parfois on les trouve dans la musculature tout à fait externe, faisant fortement saillie à l'extérieur et recouverts seulement d'une couche très mince de tissu conjonctif. Le passage à l'extérieur, qui se fait probablement par un phénomène histolytique, est très facilement admissible. Dans la règle, les plérocercoïdes sont tranquillement cachés dans la paroi musculaire de l'estomac. De légers mouvements ne sont sensibles et visibles que si on presse sur les kystes au moyen des couvre-objets. Mais il est hors de doute que ces larves peuvent creuser un canal dans la paroi de l'estomac. J'ai pu constater cela directement avec un plérocercoïde de 2,5 mm. de long, situé entre la muqueuse et la couche musculaire ; dans ce cas le kyste précédemment occupé par le ver est vide. J'ai d'ailleurs eu l'occasion de constater la galerie elle-même, très développée parfois, ramifiée même, dans la paroi de l'estomac d'une *Perca fluviatilis* de 16 cm. de long. Le plérocercoïde était long de 1,7 mm. Les exemplaires libres dans la cavité du corps ne se distinguent en rien des plus grands plérocercoïdes enkystés dans la paroi de l'estomac.

Il est remarquable que l'infection de la paroi stomacale des *Perca fluviatilis* de moyenne taille est un phénomène extrêmement rare. Dans les 138 poissons examinés par moi, je n'ai trouvé que trois cas de cette infection. L'infection de la musculature, par contre, est relativement fréquente. Sur 100 *Perça fluviatilis* de taille moyenne (7 à 20 cm. de long.), j'en ai trouvé 26 avec une infection musculaire. Dans chaque poisson en particulier l'infection n'est pas très forte. On trouve généralement un seul plérocercoïde, parfois deux ensemble [1]. Il est propable que les plérocercoïdes restent beaucoup moins longtemps dans les parois de l'estomac chez *Perca fluviatilis* que chez *Lota vulgaris*. Ils quittent sans doute l'estomac à un stade beaucoup plus jeune, ce qui expliquerait aussi la peine beaucoup plus grande que l'on a de les rencontrer dans la cavité du corps de *Perca fluviatilis*.

Dans mes recherches sur des perchettes de 7 à 8 cm. de longueur (fin avril à fin mai), j'ai eu la chance de découvrir des stades jeunes de la larve de *Dibothriocephalus*, stades encore inconnus jusqu'à ce jour. Il s'agissait ici de petits vers mesurant 0,49 à 0,76 mm. de longueur et qui se trouvaient à l'état enkysté, légèrement contractés, dans la sous-muqueuse ou la

[1] Ce dernier fait a trouvé son explication dans certaines observations de Rosen (v. p. 43).

musculature. Une paroi propre du kyste n'était pas visible. Le corps du petit ver était de forme ovale allongée. L'une des extrémités du corps présentait une différenciation cuticulaire en relation avec la formation des bothridies. Le parenchyme, finement granuleux, contenait un très petit nombre de corpuscules calcaires, en comparaison avec ce que nous trouvons plus tard chez le plérocercoïde. En examinant plus à fond on arrivait à distinguer déjà le système excréteur. Il s'agissait bien ici d'une larve de *Dibothriocephalus* à l'état très jeune. Les observations faites sur des larves trouvées chez *Lota* ne permettent aucun doute à ce sujet; la ressemblance des larves était frappante. Max Braun est le premier qui réussit à voir un stade un peu plus avancé, environ 1,6 mm. de long, dans la paroi de l'estomac d'un brochet (*Esox lucius*).

J'ai trouvé par la suite des stades semblables. L'un chez un *Esox* de 33 cm. de long. La larve, courbée en forme de genou, mesurait 0,56 mm. de long. Deux autres exemplaires furent trouvés chez des *Lota vulgaris* de 29 et 24 cm. de long. Les larves mesuraient 0,40 et 0,64 mm. Il importe de remarquer que dans tous ces cas le ver libéré de son kyste est toujours légèrement plus long que ce kyste.

Encouragé par ces découvertes, je me suis mis à rechercher systématiquement des stades encore plus jeunes de plérocercoïdes, chez de petites perchettes du Léman.

Le 25 juin, je trouvai à l'état libre dans les mucosités qui remplissaient l'estomac d'une petite perchette (9,5 cm. de long.), pêchée en ma présence quelques heures auparavant près d'Ouchy, deux petits vers de 0,68 mm. de longueur dans lesquels je reconnus aussitôt la relation avec les formes qui m'étaient connues de mes recherches chez les *Perca* citées plus haut. Le contenu de l'estomac consistait en *Cyclops*, *Diaptomus* et *Bosmina*, ainsi qu'en *nymphes de Chironomes*. Le 29 juin, je trouvai de nouveau un ver semblable de 0,59 mm. de longueur, très vif, et qui rampait sur la paroi interne de l'estomac en la palpant. Le contenu de l'estomac consistait uniquement en *Cyclops* de diverses espèces ainsi qu'en *Diaptomus*. (Quelques exemplaires de *Diaptomus* contenaient, dans leur cavité du corps, chacun une jeune larve d'*Ichthyotaenia* de 0,5 mm. de longueur avec quatre ventouses ; cette même larve fut observée plusieurs fois, libre dans l'estomac.) Grâce à cette constatation, j'ai pu formuler l'idée que le premier hôte intermédiaire devait être cherché parmi les copépodes. A ce moment, je recevais la nouvelle de mon ami Rosen que les expériences faites par lui à Neu-

châtel avaient abouti au résultat qu'un *Cyclops* et un *Diaptomus* étaient les premiers hôtes intermédiaires.

Il ne me restait donc aucun doute quelconque. J'avais devant moi un stade qui venait de quitter le *premier hôte intermédiaire* après la digestion de celui-ci et qui était en train de chercher à percer la muqueuse stomacale pour pénétrer dans la paroi de l'estomac. Ce stade jeune était un ver très métabole dont l'extrémité antérieure était un peu élargie, l'extrémité postérieure contractée, plus étroite [1]. L'extrémité postérieure était nettement indiquée par la présence d'un pore excréteur ; on constatait assez difficilement une légère invagination à l'extrémité antérieure. Le parenchyme, avec corpuscules calcaires, présentait les mêmes caractères généraux que chez les formes enkystées de la paroi stomacale. La cuticule de toute la partie antérieure du corps, jusqu'au delà de la moitié du corps, était recouverte de fines soies, rigides, dirigées en arrière.

Ce jeune stade, qui venait de quitter son hôte, le premier hôte intermédiaire, n'a pu être retrouvé par moi dans le premier hôte lui-même. Cela m'aurait naturellement donné la solution du problème. Malgré le grand nombre de poissons examinés par la suite (perchettes), je n'ai plus eu le bonheur de retrouver ce petit ver ; le contenu de l'estomac (chez tous les poissons examinés, et sauf de rares exceptions) se composait presque exclusivement de *Daphnies* et de *Bythotrephes*.

Ce n'est que le 6 août, après avoir eu l'occasion d'examiner à Neuchâtel les préparations de mon ami Rosen et vu la jeune larve avec l'appendice caudal, que je retrouvai les petits vers en question, soit quatre exemplaires dans des jeunes perchettes de trois mois. Le contenu de l'estomac se composait de *Cyclops* et de *Diaptomus* avec très peu de *Daphnies*.

L'un des petits vers qui rampait librement dans le contenu de l'estomac portait encore à son extrémité postérieure l'appendice sphérique muni des crochets. Pendant que j'observais ce ver, l'appendice se détacha. L'appendice isolé continuait à se mouvoir très vivement en prenant alternativement un aspect oblong ou sphérique. A l'endroit d'où l'appendice s'était détaché, le premier portait une sorte

[1] Nous ne pouvons exposer en détail les raisons qui nous engagent à accepter l'orientation du procercoïde dans le sens indiqué ci-dessus. Nous rappelons seulement que chez les grandes oncosphères (Lycophora) de l'*Amphilina* (spécialement chez l'*A. liguloïdea*) le pôle opposé à celui qui porte les crochets est muni d'immenses cellules glandulaires et l'extrémité où elles débouchent doit être considérée sans doute comme l'extrémité antérieure. (Voir Janicki, 8.)

de petite tige persistante. L'appendice caudal ne renfermait pas de corpuscules calcaires. Sans son appendice, le ver mesurait 0,76 mm. de long. Il prenait volontiers une forme pointue aux deux extrémités, forme qui alternait rapidement avec la forme normale (large en avant, étroite en arrière). Il se peut que ce soit justement grâce à cette forme en fuseau que le ver pénètre facilement dans la muqueuse.

On voit, d'après la description qui précède, que la paroi de l'estomac représente la porte d'entrée du parasite dans le second hôte intermédiaire (poisson). Il me paraît douteux qu'on puisse attribuer au reste du tube digestif, y compris les appendices pyloriques, la même importance qu'à l'estomac. Max Braun aussi, lorsqu'il parle du tube digestif, semble toujours avoir devant les yeux la poche stomacale. En outre, l'observation de C. Ketchekian, faite sous la direction de M. Galli-Valerio, correspond parfaitement à ce que nous disons, puisque le plérocercoïde observé dans la musculature n'est jamais accompagné de bactéries (9). Cela peut s'expliquer seulement si l'on admet que le plérocercoïde pénètre dans la musculature en venant directement du milieu acide de l'estomac. On expliquerait moins facilement cette absence de bactéries en admettant un séjour du plérocercoïde dans le canal intestinal.

Il ne nous est pas possible actuellement de donner déjà des indications plus précises sur les relations qui peuvent exister entre l'âge des poissons et leur prédisposition à l'infection. Nous ne disposons pas, pour le moment, de points de repères suffisamment solides au sujet de la rapidité de croissance du plérocercoïde. Il me paraît néanmoins (si je considère les plérocercoïdes relativement très avancés trouvés dans les estomacs des lottes examinées) que l'infection doit se faire assez tôt. Les perchettes de 7 à 12 cm. sont déjà passablement infectées dans la musculature (10 % environ). La présence de procercoïdes libres dans l'estomac de perchettes de trois mois parle aussi en faveur d'une infection très précoce. (Il est vrai que dans les 70 exemplaires de cet âge examinés, je n'ai pu trouver de plérocercoïdes dans la musculature.) Nous pouvons donc admettre que le mode d'infection aujourd'hui connu peut atteindre tous les jeunes poissons des espèces examinées et cela ne veut naturellement pas dire que l'infection ne peut se faire plus tard, puisque j'ai moi-même trouvé un stade très jeune (0,40 mm.) chez une lotte de 29 cm. de long.

En ce qui concerne la question de savoir si l'infection se fait à n'importe quelle époque de l'année, et si l'intensité varie suivant la saison, je me réserve de faire de nouvelles observations [1]. L'infection est en tous cas certaine au printemps. Mes observations sur ce point coïncident parfaitement avec l'opinion émise par MAX BRAUN.

Recherches expérimentales sur le cycle évolutif du Dibothriocephalus latus. (Rosen.)

Donnant suite à l'aimable invitation du Dr C. JANICKI, je commençai en octobre 1916 diverses expériences, destinées à résoudre si possible le problème du *Dibothriocephalus latus*.

Malgré la conviction du Dr JANICKI, qu'une infection directe des poissons par les larves ciliées du bothriocéphale n'a pas lieu, je ne pus m'empêcher d'entreprendre de nouveau les expériences d'infection directe, faites déjà par J. [2], et cela pour les raisons suivantes :

Les recherches faites par J. l'étaient sur du matériel fixé au formol et sans usage de colorants. Il me semblait que cette méthode n'était pas suffisante, surtout parce que l'examen *in vivo* n'avait eu lieu qu'occasionnellement. Aussi ai-je adopté dans mes expériences une méthode d'infection tout à fait particulière et devant obliger les poissons à s'infecter, à supposer qu'une infection directe ait lieu. Voici le procédé :

Comme les larves ciliées se rassemblent et se groupent toujours à la surface de petits godets, dans lesquels elles éclosent, les jeunes truites (5 à 8 cm. de longueur) étaient tenues dans de petits récipients jusqu'au moment où le manque d'oxygène les obligeait à venir respirer vers la surface. Cette surface était justement pourvue de quantités énormes de larves ciliées et le contact entre les truites et les larves était donc sûrement établi.

[1] Je fus obligé fin août 1917 de quitter l'Institut d'Hygiène à Lausanne et d'interrompre par conséquent ces travaux.

[2] Voir *Centralblatt für Bakteriologie*, erste Abt. 79. Band, 1917.

Les expériences furent faites sur les poissons suivants :

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

Les exemplaires employés mesuraient de 5 à 15 cm. de long et étaient âgés de quelques mois jusque environ une année. Les poissons furent répartis dans dix aquariums pourvus de plantes à riche dégagement d'oxygène, mais sans aucun appareil pour l'aération de l'eau .

Les diverses expériences se firent d'octobre 1916 à avril 1917. L'essai d'infection des poissons par les larves ciliées eut lieu à deux reprises, — en novembre et décembre, chaque fois pendant dix jours consécutifs.

Les recherches sur les salmonides et sur les brochets furent particulièrement minutieuses. C'est le tube digestif qui fut l'objet principal des recherches (pendant l'essai d'infection et les vingt jours suivants) à l'état vivant d'abord, puis à l'état fixé et coloré. De temps à autre, l'emparaffinage devait donner des éclaircissements que l'examen à la loupe ou au microscope, mais sans coupes, ne pouvait fournir.

Toute la musculature des poissons exposée pendant plus de trois mois à l'infection fut soigneusement examinée à l'état frais, ensuite montée en préparation et colorée.

Mais malgré tous les soins apportés à ces recherches, malgré la longue durée des expériences (six mois) et malgré les conditions toutes particulières qui auraient dû, semble-t-il, obliger les poissons à s'infecter, le résultat fut absolument négatif.

Prenant en même temps en considération les résultats également négatifs, obtenus déjà auparavant par Janicki (v. 7), il ne restait rien d'autre à faire qu'à songer à l'existence d'un cycle évolutif inconnu jusque là chez les cestodes, un cycle à deux hôtes intermédiaires, c'est-à-dire à l'existence d'un autre groupe d'animaux, dans lesquels la larve ciliée devait pénétrer d'abord, s'accroître et se développer jusqu'au moment où elle pouvait à son tour infecter les poissons, connus comme porteurs des plérocercoïdes.

[1] Ce procédé demandait évidemment d'assez grandes précautions pour conserver ces truites vivantes.

Les espèces dans lesquelles on trouve des plérocercoïdes étant très carnassières, l'idée est venue que le premier hôte intermédiaire pouvait fort bien être un poisson blanc. L'infection directe des poissons indiqués plus haut paraissant de moins en moins probable, j'ai commencé 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 abouti de nouveau à un résultat tout à fait négatif.

Vu ces expériences négatives, 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, qui toutes pouvaient fort bien entrer en ligne de compte, rendait au premier abord la tâche des plus ardues et compliquait singulièrement le problème.

Considérons, en effet, les dimensions de l'oncosphère (24 μ), rappelons-nous que la larve ne possède aucun appareil offensif (comme on en trouve chez bien des larves de trématodes), ce qui ne permet pas de compter sur une infection très forte ; prenons enfin en considération l'incertitude dans laquelle on se trouve en face d'un résultat négatif, et le lecteur aura une idée approximative de la complexité de ces recherches.

Une idée directrice importante me vint néanmoins en aide. On sait en effet que les parasites, mais surtout les stades intermédiaires, sont des organismes qui se rencontrent rarement dans plusieurs espèces animales. Si c'est cependant le cas, les divers hôtes appartiennent généralement à des espèces très voisines.

Partant de ce principe, je cherchai à trouver la nourriture commune à tous les poissons infectés de plérocercoïdes. Mais les données de la littérature spéciale, les renseignements précieux qui me furent fournis par M. le professeur Fuhrmann, ne tardèrent pas à me convaincre que des lacunes existent en tous cas.

Ajoutons de plus que la nourriture varie suivant l'âge du poisson considéré, et qu'on ne savait ni à quel âge les poissons s'infectent, ni si l'âge a une influence quelconque sur l'infection, mais seulement, d'après les recherches de M. Braun, qu'on ne trouve pas de plérocercoïdes de moins de 6 mm. dans des poissons adultes. On pouvait tout au plus déduire de cela que l'infection doit se faire pendant le jeune

âge du poisson, — conclusion qui nous amène à constater que c'est précisément de cet âge-là dont on ne sait pas grand'-chose chez la plupart des poissons en question, au point de vue de la nourriture.

La seule chose à faire était donc de dresser une tabelle des espèces animales les plus connues servant de nourriture commune à nos poissons, tabelle basée sur les connaissances actuelles du mode de nutrition de jeunes poissons.

Ces recherches préliminaires terminées, j'arrivai finalement à la conclusion que les animaux entrant en ligne de compte pouvaient être réunis en quatre groupes principaux :

1. Le plankton ;
2. Différentes espèces de *Chironomus*, *Corethra* et autres larves d'insectes ;
3. Les gammarides ;
4. Les oligochètes.

Songer au premier de ces groupes était d'avance un peu téméraire ; en effet, les *corégones* sont les mangeurs de plankton par excellence et pourtant en général aucun d'eux n'est connu comme porteur de plérocercoïdes, tandis que *Lota vulgaris*, animal de fond, qui ne semble pas se nourrir de plankton, est justement l'un des poissons les plus souvent infectés [1]. Le plankton fut donc mis à l'arrière-plan et les expériences furent aussitôt entreprises sur les trois autres groupes.

Voici les résultats, que je ne puis exposer ici que sommairement :

Le matériel employé pour ces recherches provenait du lac de Neuchâtel. Les gammarides étaient pêchés à l'embouchure des ruisseaux, à l'exception de *Niphargus* qui, comme les représentants des deux autres groupes, étaient récoltés au moyen de la drague, à différentes profondeurs, — dans la zone littorale et profonde.

[1] Zschokke déjà n'a pas pu trouver chez *Coregonus féra* les larves de bothriocéphales (16). M. Schor a trouvé 15 féras sans plérocercoïdes, quoique un étudiant en ait vus 8 dans 6 autres exemplaires. L'examen de 12 *Coregonus palea* du lac de Neuchâtel lui a fourni un résultat négatif. Janicki, pendant un court séjour à Neuchâtel (juillet 1917), alors que le cycle du *Dibothriocephalus* était déjà élucidé, a examiné soigneusement 28 exemplaires de *Coregonus exiguus-bondella* avec un résultat négatif.

Les expériences commencèrent [1] avec

Les Gammarides (28 mai — 26 juin).

Les gammarides en question étaient placés dans de petits aquariums, richement pourvus de plantes aquatiques assurant une aération suffisante. Chaque aquarium contenait une cinquantaine de *Gammarus pulex* et quelques *Niphargus puteanus* (ces dernières sont assez rares et difficiles à obtenir en nombre considérable). Les larves ciliées (voir plus loin les considérations au sujet de ces larves) qui étaient disponibles par milliers étaient ensuite versées dans ces aquariums pendant dix jours, en portions de 5000 environ. Dès le deuxième jour, les gammarus étaient examinés : la partie postérieure était coupée, la partie antérieure soigneusement fendue et la tête détachée du corps entraînait en même temps l'intestin très fin et parfaitement transparent. L'intestin était aussitôt soumis à un examen approfondi, à l'état vivant, puis fixé et coloré et finalement emparaffiné et coupé. Les restes du corps étaient toujours examinés à fond, surtout les lamelles branchiales, quoique ces diverses régions présentassent peu de chances de renfermer des larves.

Le résultat de ces recherches fut *négatif*. Le dernier mot restait toujours aux coupes des organes emparaffinés et là où pourtant aucune larve ne peut échapper à l'œil, le microscope ne révéla jamais rien. Il ne me fut pas même possible de découvrir dans l'intestin une larve en train d'être digérée.

Le groupe des gammarides fut donc provisoirement abandonné et mes recherches se portèrent sur le matériel varié, composé de

Larves d'insectes (1er — 26 juin).

Les expériences se firent dans de petits bocaux de trois quarts de litre environ, dont le fond était couvert d'un peu de vase. Chaque bocal contenait de 10 à 30, même 50 larves de *Chironomus* ou de *Corethra*. L'essai d'infection dura dix jours, comme pour les Gammarides. L'examen des larves d'insectes se fit comme celui de Gammarus. L'intestin était soigneuse-

[1] Dans l'arrangement de ces expériences, je me suis également basé sur les indications fournies par Janicki sur le résultat de ses recherches sur le contenu de l'estomac, en particulier des lottes.

ment enlevé, étudié sur le vif, puis fixé et coloré, enfin emparaffiné et coupé.

Le résultat fut *absolument négatif*. C'est à peine si çà et là je pus découvrir dans l'intestin une larve à moitié digérée ou du moins déjà fortement attaquée par les sucs digestifs. Sans cela aucune découverte pouvant même éveiller un soupçon.

Comme dernier représentant de la faune du fond, je continuai les recherches sur

Les Oligochètes (28 mai — 10 juin [1]).

L'essai d'infection se fit exactement comme pour les larves d'insectes et dans des conditions identiques. Les oligochètes en question, surtout les jeunes exemplaires étant d'une transparence parfaite, il était inutile d'en faire l'anatomie même grossière, car on voit au travers de l'animal d'une façon merveilleuse. Malheureusement, aucune larve n'était visible.

C'est alors que je me retournai vers le *plankton*, que j'avais réservé pour les raisons indiquées plus haut. Qu'il me soit permis de donner quelques explications encore à ce sujet.

Si l'on considère l'organisation et le genre de vie de la larve ciliée de *Dibothriocephalus latus*, — un genre de vie nettement planktonique — il est de prime abord plausible de considérer les organismes du plankton comme étant le plus en relations biologiques avec la larve ciliée. Il était alors plutôt naturel de chercher dans le plankton le premier hôte intermédiaire, aussitôt que l'hypothèse d'*une infection directe* du poisson par cette larve eût été écartée. Mais le fait que les corégones, mangeurs de plankton, ne sont presque jamais infectés, tandis que *Lota vulgaris* (espèce de fond) l'est très souvent, ce fait, dis-je, est si frappant qu'en entreprenant mes expériences j'étais sceptique par avance. Cependant, après les résultats négatifs obtenus avec les trois autres groupes d'animaux, l'étude du plankton revenait au premier plan. Du reste, M. le prof. Fuhrmann avait indiqué comme hôtes intermédiaires de beaucoup de cestodes les représentants de la famille des copépodes et observé que les corégones

[1] La première des dates indiquées se rapporte toujours au jour de l'infection.

(en particulier la palée) ne sont que de faibles mangeurs de ces animaux.

C'est ainsi que commencèrent le 17 juin mes recherches et mes expériences sur le plankton, expériences qui, cette fois, furent heureusement couronnées de succès.

Expériences et recherches sur le Plankton.

Remarques générales. — Les embryons du parasite sont obtenus par un procédé compliqué, permettant d'extraire les œufs des selles humaines [1]. Ces œufs, une fois isolés, sont placés dans des boîtes de « Petri », remplies d'eau presque jusqu'au bord. Le temps nécessaire à leur développement varie alors suivant les conditions atmosphériques et suivant la hauteur de la colonne d'eau [2]. En été, sous une épaisseur d'eau de 1 cm., il suffit de vingt jours environ pour amener l'éclosion des œufs et obtenir les larves ciliées connues depuis longtemps.

Dans la nature, les selles humaines, contenant des œufs de *Dibothriocephalus latus*, sont entraînées par les égoûts et les cours d'eau jusqu'aux lacs voisins (en Suisse principalement dans les lacs de Neuchâtel, Bienne, Morat et le Léman). On ne sait encore ni combien de temps les œufs mettent pour éclore dans les conditions naturelles du milieu, ni s'il existe une certaine périodicité dans leur développement, car la plupart des données, qui pourraient élucider ces questions, manquent absolument. Ainsi nous n'avons aucune indication sur la distance à laquelle les œufs sont entraînés dans les lacs, ce qui serait important à savoir à cause de l'influence de la température. Je puis seulement affirmer avec une certaine certitude que le développement est complètement arrêté dès que la température est voisine de 0°.

La jeune larve (pl. I, fig. 1 ; pl. II, fig. 1), dès qu'elle

[1] Je tiens à faire remarquer, que les œufs nécessaires à mes expériences m'étaient chaque fois fournis par le Dr C. Janicki, lequel les obtenait à l'Institut d'hygiène et de parasitologie à Lausanne, suivant un procédé décrit par lui dans le *Centralblatt für Bakteriologie und Parasitologie*, vol. 79. Je renvoie à l'article indiqué pour tous les détails concernant l'obtention des œufs en question. Les infusoires et les champignons envahissaient souvent les cultures et empêchaient leur développement normal. M. Fuhrmann m'a proposé un lavage avec une faible solution de sublimé (1 ‰ pendant 2 minutes), procédé qui a donné des résultats tout à fait satisfaisants.

[2] Plus la température est élevée et plus la couche d'eau est faible, plus le développement est rapide. La hauteur de la couche d'eau aurait uniquement pour influence de diminuer ou d'augmenter la quantité d'oxygène pénétrant jusqu'aux œufs. (Voir Janicki, *l. c.*)

est éclose, roule lentement dans l'eau, toujours dans le plan de son axe, maintenue en mouvement par son revêtement ciliaire, dont les battements réguliers la font avancer sans cesse. — Je remercie chaleureusement M. Th. DELACHAUX, qui a bien voulu exécuter les deux planches [1]. — La larve se présente comme une sphère très régulière de grandeur variable (de 42 à 48, atteignant même parfois 55 μ en diamètre) [2]. Elle se compose de deux parties, qualitativement et morphologiquement différentes : 1° l'oncosphère, qui possède seule le pouvoir d'infection et forme plus tard le pléro-cercoïde, et 2° l'enveloppe embryonnaire, qui ne tarde pas à disparaître dès que la larve a pénétré dans son hôte.

L'oncosphère (elle aussi d'une taille variable, 22-27, même 30 μ en diamètre) se compose d'un nombre assez considérable de cellules (18 à 20 environ sur une coupe optique), dont les limites ne se distinguent pas *in vivo*. En un des points de l'oncosphère, qui est caractérisé par une transparence plus grande du tissu, on remarque trois paires de petits crochets, dont chacun mesure la moitié du diamètre de l'oncosphère. Ces crochets sont fixés à la paroi interne de la sphère et courbés à peu près comme sa surface. Ils peuvent se mouvoir très fortement, et au premier abord on pense à la présence de fibrilles musculaires. En examinant les crochets de plus près, on constate que les mouvements dont ils sont capables sont dûs à l'extrême contractilité du plasma 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, de même que ceux des noyaux, ne sont que faiblement visibles.

Sous une fine cuticule, qui entoure toute la larve ciliée, se trouve une couche bleuâtre de plasme homogène, qui la sépare de l'enveloppe embryonnaire. La cuticule porte les cils vibratiles et se trouve enveloppée d'une couche de granulations réfringentes, disposées comme les mailles d'un filet [3].

[1] Tous les dessins sont faits d'après les animaux vivants, sauf les dessins des trois coupes de l'estomac de la truite.

[2] SCHAUINSLAND a déjà fort justement rendu attentif aux variations de dimensions des larves ciliées suivant l'âge auquel on les considère. Le deuxième jour après éclosion, elles sont plus grandes que le premier et ainsi de suite jusqu'à la mort des larves (après 5 jours environ).

[3] Cette description se rapporte à une larve venant d'éclore, de même que la figure qui s'y rapporte. J'ai donné la même larve sous un plus fort grossissement, car une reproduction exacte de la larve — dessinée d'après un exemplaire vivant — manquait jusqu'ici.

La larve si sommairement décrite — un vrai bijou — s'obtient par myriades, grâce à la méthode élaborée par JANICKI (7), laquelle était la condition *sine qua non* des recherches entreprises sur cette vaste échelle.

Les larves, caractérisées par un héliotropisme négatif (voir 7), se rassemblent toutes à l'endroit le plus sombre du récipient dans lequel elles éclosent et sont alors facilement recueillies par milliers au moyen d'une fine pipette et réparties ensuite dans les aquariums d'expérience.

Voyons maintenant les expériences elles-mêmes.

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

Il fut réparti dans des bocaux de 2 et 4 litres. Quelques-uns de ceux-ci furent placés à la température du laboratoire (20°, 25° C.), d'autres dans l'eau courante (+ 12° C.) pour pouvoir faire des observations éventuelles sur l'influence de la température. Du 19 au 25 juin, tout le plankton ainsi conservé fut soumis à l'infection d'un nombre très grand de larves ciliées. Celles-ci, recueillies au moyen d'une pipette, rassemblées dans des verres de montre, étaient versées de là dans les huit bocaux d'expérience, où elles étaient abandonnées à elles-mêmes.

Les recherches commencèrent le 20 juin avec des *Daphnies*. Ne trouvant aucune trace de larve ciliée ni dans l'intestin ni dans aucune partie du corps, j'essayai de placer une daphnie dans un verre de montre en présence de quelques larves ciliées. L'observation attentive sous le microscope ne me permit pas de constater l'absorption d'une seule larve, ni une diminution de leur nombre.

Les *Leptodora* se comportèrent d'une façon semblable. Plusieurs *Bythothrephes* donnèrent de même un résultat négatif.

C'est alors que je commençai à considérer les copépodes, qui me causèrent au début une cruelle déception. Une espèce exclusivement littorale, le *Cyclops viridis*, qui ne craint pas les eaux sales et vit à l'embouchure des égoûts du lac, semblait tout indiquée pour entrer en contact avec les larves ciliées et s'en « nourrir ». Les recherches, hélas, donnèrent ici un résultat particulièrement négatif. Les larves ciliées étaient bien absorbées, mais retrouvées un peu plus tard dans l'intestin à moitié digérées.

Je tiens à noter que les expériences répétées plus tard sur

Cyclops oithonoides, *Cyclops macrurus*, *Cyclops vernalis* et, selon toute probabilité, *Cyclops Leuckarti*, donnèrent un résultat négatif.

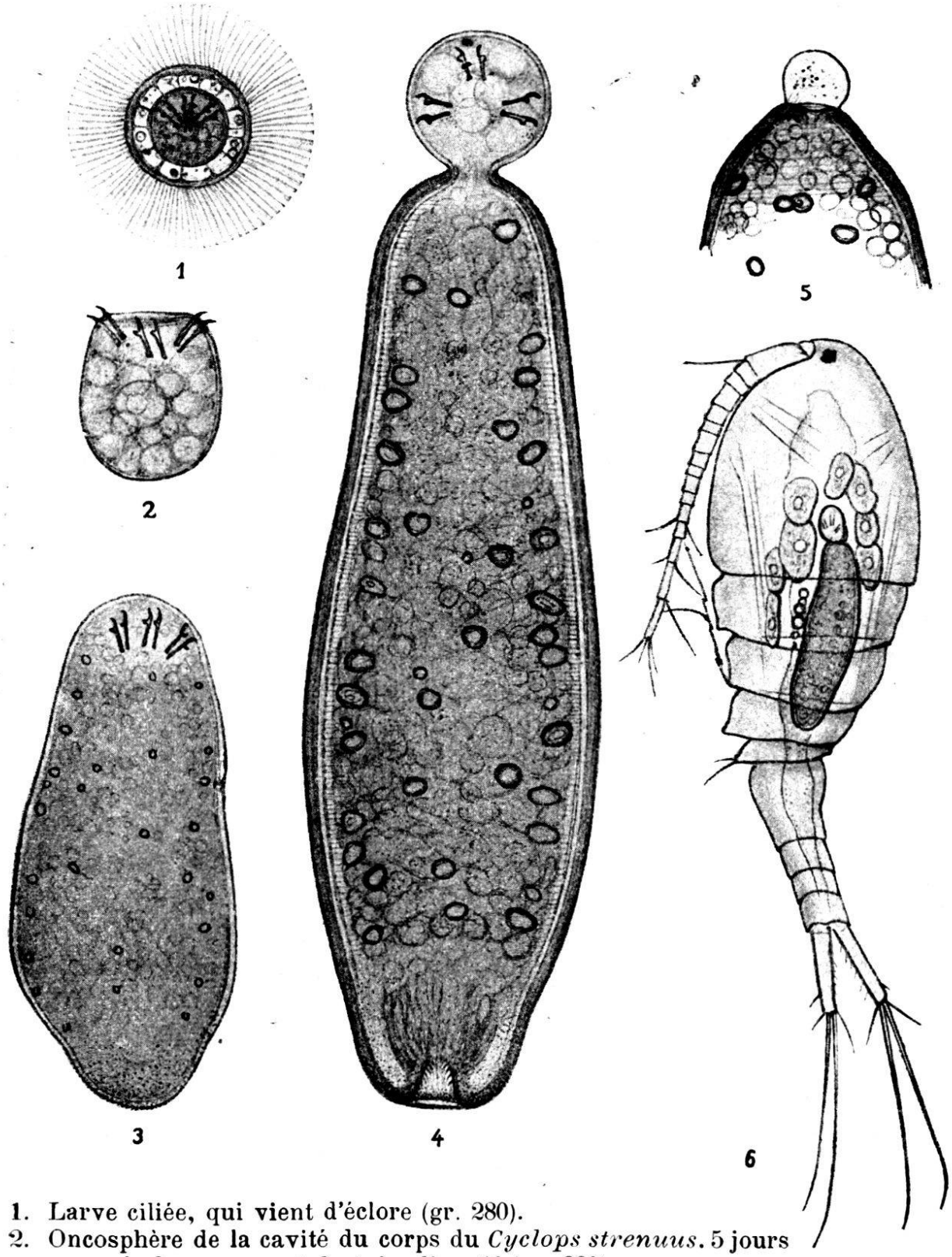
Le 24 juin, enfin, j'entrepris l'étude du *Cyclops strenuus*, espèce des plus communes et des plus répandues dans tous les lacs.

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 retirant l'eau rapidement de dessous le couvre-objet, de sorte que la pression de ce dernier écrasait légèrement l'animal et faisait sortir les petites gouttelettes de graisse, l'examen n'eut plus d'obstacles. Mon étonnement fut alors immense. 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 qui toutes se trouvaient déjà dans la cavité du corps. L'un après l'autre tous les exemplaires examinés se montrèrent infectés, contenant d'une à huit ou même dix oncosphères. Il n'y avait plus aucun doute, nous nous trouvions 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 avoir trouvé la solution définitive du problème, car les *Diaptomus gracilis* se révélèrent aussi infectés, moins souvent, mais tout aussi fortement que le *Cyclops strenuus*. Disons dès maintenant que ces deux espèces sont bien les premiers hôtes intermédiaires du *Dibothriocephalus latus*, et suivons le développement de la larve dans l'un d'eux, le *Cyclops strenuus*.

Après que la larve ciliée a pénétré dans le *Cyclops*, elle perd son enveloppe embryonnaire et l'oncosphère très contractile cherche aussitôt à percer la paroi de l'intestin pour arriver dans la cavité du corps. Elle arrive si rapidement à ses fins qu'il est rare de la trouver encore dans l'intestin six heures après qu'elle a été absorbée. Ajoutons que l'oncosphère ne flotte pas librement dans la cavité du corps comme on pourrait le croire, mais reste assez longtemps fixée par ses crochets à la paroi extérieure de l'intestin (10-15 jours) où elle perd presque sa contractibilité.

Le développement consiste tout d'abord surtout en une augmentation de taille pendant laquelle la forme devient de plus en plus ovale. Le sixième ou le huitième jour, l'oncos-

PLANCHE I



1. Larve ciliée, qui vient d'éclore (gr. 280).
2. Oncosphère de la cavité du corps du *Cyclops strenuus*. 5 jours après le percement du tube digestif (gr. 280).
3. La même âgée de 12 jours (gr. 280).
4. Procercoïde libre extrait de la cavité du *Cyclops str.* 20 jours après l'infection (gr. 280).
5. L'extrémité d'un procercoïde, illustrant la disparition de l'appendice sphérique, 40 jours après l'infection (gr. 280).
6. *Cyclops strenuus* avec un procercoïde (gr. 60).

phère qui mesurait primitivement 0,024 mm. a déjà atteint 0,1 à 0,15 mm. (pl. I, fig. 2).

Aussitôt que la larve a atteint 0,2 mm., et cela arrive du huitième au douzième jour, la rapidité du développement étant assez irrégulière, on remarque des différenciations importantes dans la structure. Tout le corps montre un jeune tissu parenchymateux caractéristique formé de petites cellules à gros noyaux. Quelques rares corpuscules calcaires apparaissent çà et là entre les cellules du tissu. La musculature longitudinale et transversale commence à devenir visible et la cuticule du corps est plus fortement développée.

Aux deux extrémités du corps apparaissent des formations différentes (pl. I, fig. 3 et 4).

L'un des pôles, qui est caractérisé par la présence des crochets, possède déjà un tissu plus clair et plus 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 douze à quinze jours et mesure 0,35 à 0,40 mm., ce pôle prend une forme sphérique relié au corps par un étroit pédoncule (pl. I, fig. 4). L'appendice sphérique terminal présente une forme à peu près identique à la forme de départ : l'oncosphère. Les seuls caractères qui le distinguent sont : la cuticule du corps, déjà fortement épaissie, recouvrant aussi l'appendice sphérique, la taille déjà plus forte, et l'impression que l'on a à faire à une formation en voie de dégénérescence.

Cet appendice sphérique reste longtemps sans changement et ce n'est que quinze à vingt jours plus tard, lorsque la larve a atteint 0,5 à 0,6 mm. qu'il est complètement enveloppé par la cuticule du corps. Séparé ainsi du reste du corps de la larve, il se décompose peu à peu et les crochets embryonnaires perdant ainsi leur appui dans ce protoplasma dégénéré disparaissent (pl. I, fig. 5).

Examinons maintenant l'autre pôle de la larve, celui qui subit les transformations les plus considérables.

Lorsque l'appendice sphérique n'est pas encore développé, ce pôle se distingue déjà du reste du corps par son tissu plus serré et sa musculature plus visible. La cuticule est déjà recouverte, mais à cet endroit seulement, de fines soies. Autour du pôle, on commence à apercevoir des raies longitudinales et le tissu en général devient un peu plus foncé. Les premières ne tardent pas à s'accentuer et permettent de distinguer leur caractère glandulaire. Le sommet tout entier se différencie beaucoup plus lentement et forme peu à peu

une invagination. Quatorze à seize jours après l'infection, lorsque la larve a atteint une longueur de 0,4 mm., les raies longitudinales glandulaires sont bien définies et vues de haut ont l'aspect d'une rosace. L'invagination elle aussi est maintenant complètement développée, en forme de cône, pourvue de soies et reconnaissable à un enfoncement terminal évaginable. Les formations glandulaires de la rosette paraissent aboutir dans cet enfoncement.

Pendant le temps où se font ces transformations aux deux pôles de la larve, celle-ci tout entière a subi des transformations assez importantes. Tout le tissu est imprégné du jeune parenchyme propre aux cestodes ; les corpuscules calcaires qui sont plus tard si caractéristiques pour le plérocercoïde se trouvent déjà en nombre plus considérable. La musculature longitudinale et transversale est déjà bien développée et la cuticule a subi un renforcement considérable.

La larve est maintenant presque entièrement recouverte de soies qui sont surtout très développées dans l'enfoncement terminal. Elles sont au contraire très petites vers l'appendice sphérique de l'autre extrémité. (Cet appendice lui-même ne possède ni soies ni corpuscules calcaires.) Ces soies sont un peu courbées et dirigées en arrière, mais dans l'enfoncement invaginé elles sont dirigées en avant, c'est-à-dire en harmonie avec la direction qu'elles ont sur le reste du corps. La formation tout entière se trouve maintenant libre dans la cavité du corps. Si on la fait sortir du Cyclops par une pression aussi faible que possible pour ne pas l'endommager, on constate que cette larve exécute de forts mouvements péristaltiques de même que des déplacements assez considérables. Elle change continuellement de forme et devient tantôt ovale, tantôt fusiforme ou présente des contours très bizarres. L'invagination en forme de cône se dévagine ou s'invagine alternativement.

Tandis que pendant les stades tout à fait jeunes de la larve, c'était la partie du corps portant les crochets qui représentait la partie antérieure, c'est-à-dire celle qui se trouvait en avant dans les mouvements de reptation, c'est maintenant l'inverse qui a lieu, c'est l'extrémité pourvue de la rosette de l'invagination qui est dirigée en avant.

Arrivée à ce stade de développement après deux ou trois semaines de vie, la larve mesure alors jusqu'à 0,5 mm. Un séjour plus prolongé dans le *Cyclops* ne paraît pas amener de modification dans l'organisation de la larve, sauf cependant la chute de l'appendice sphérique et une légère crois-

sance jusqu'à 0,6 mm. Pour la larve que nous venons de décrire, nous proposons le nom de procercoïde, nom qui s'imposera sans doute grâce à sa clarté [1].

Disons maintenant quelques mots du *Cyclops strenuus* lui-même. De toutes les larves ciliées qui lors d'une forte infection pénètrent dans le *Cyclops* ou le *Diaptomus*, deux au plus arrivent à leur complet développement [2]. Elles se trouvent alors encore presque immobiles et libres dans la cavité du *Cyclops* le long du tube digestif (fig. 6). Toutes les autres s'arrêtent au stade primitif d'une oncosphère de 0,12 mm. à peu près. Il est extraordinaire que ces larves trois mois après l'infection soient encore vivantes et fixées sur la paroi externe du tube digestif du *Cyclops*. Chassées par pression hors de son corps, elles exécutent encore des mouvements de reptation.

Aussitôt que le procercoïde a perdu son appendice sphérique dans le corps du *Cyclops*, il commence à exécuter des mouvements assez rapides dans son hôte. Les *Cyclops* semblent alors fortement gênés dans leurs mouvements habituels. On voit ces petits crustacés qui, d'habitude, exécutent des mouvements saccadés et très rapides, se traîner lentement sur le fond du récipient.

De ce fait on peut expliquer l'infection de la lotte par l'intermédiaire du plankton. Ce poisson qui vit à l'état adulte à des profondeurs considérables se trouve à l'état jeune dans la zone littorale. Les *Cyclops* infectés et alourdis qui se traînent sur le fond représentent donc des proies faciles pour ce poisson. J'espère bien arriver à expliquer aussi l'énigme des corégones aussitôt que le matériel nécessaire à l'expérimentation sera à ma disposition.

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 porteur de plérocercoïde, et fermer ainsi le cycle évolutif du *Dibothriocéphalus latus*.

[1] Avant que Janicki ait eu connaissance de la réussite de ces expériences, il a pu observer le premier des larves (sans l'appendice) à l'état libre dans l'estomac de la «perchette» (v. p. 26).

[2] C'est par ce fait qu'on peut expliquer que Janicki constata dans certain cas dans la musculature de la perche la présence de deux larves l'une près de l'autre et d'âge identique (v. p. 25).

La présence de l'appendice caudal du procercoïde permettait de douter si la larve à ce stade était déjà apte à l'infection des poissons, ou si la faculté de l'infection n'était acquise qu'après la disparition de l'appendice. Il est vrai que le procercoïde, à cet état déjà, présente toutes les qualités requises pour une bonne infection : 1° il est revêtu complètement de soies bien développées ; 2° l'extrémité invaginable entièrement développée est également recouverte de soies ; 3° les glandes aboutissent au sommet de la larve, et 4° enfin la faculté de se mouvoir assez rapidement, d'exécuter en particulier des mouvements péristaltiques, — le tout favorisant la perforation de la paroi intestinale [1].

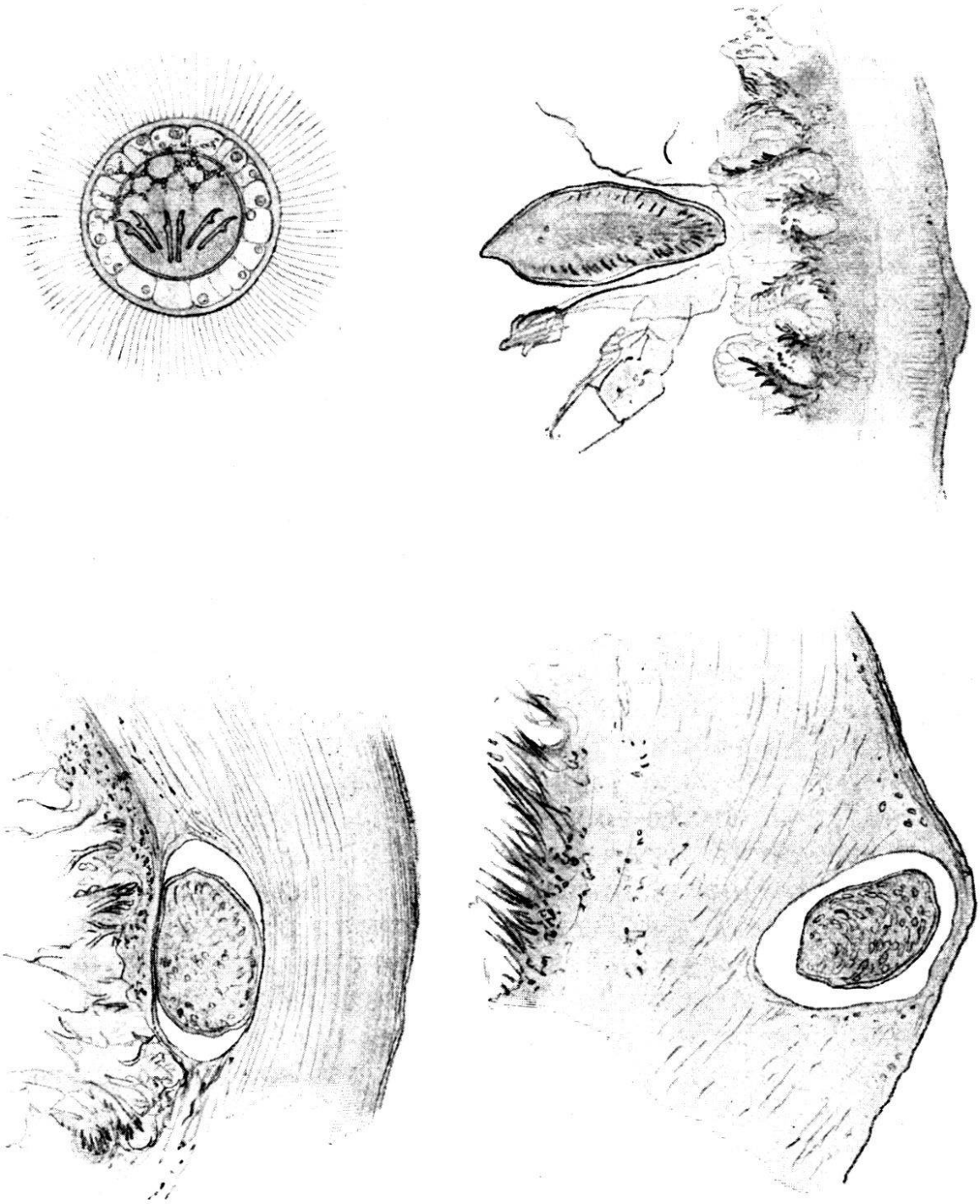
Mais ici également l'expérience seule pouvait apporter la solution définitive. Elle fut tentée pour la première fois le 6 août 1917.

Six petites truites (*Trutta fario*) (7 cm. de long et âgées de 8 mois) furent placées dans un aquarium avec un nombre assez considérable de *Cyclops* et de *Diaptomus* (plus de 100), lesquels avaient subi pendant six semaines une infection au moyen de larves ciliées. Il fallut attendre un bon moment jusqu'à ce que les jeunes truites se décidassent à capturer les petits crustacés qui les entouraient. (Ces poissons provenaient de l'Etablissement cantonal de pisciculture de Boudry et avaient été nourris jusqu'ici de daphnies et de chironomes.) Après quelques heures pourtant le petit aquarium était complètement débarrassé de tous ses petits crustacés. Cinq à six heures plus tard, une truite fut ouverte et le contenu de son estomac et de son intestin fut examiné. En regardant très attentivement l'estomac et la région intestinale où se trouve les appendices pyloriques, on constatait la présence de procercoïdes libres, très transparents, se détachant peu de l'estomac [2]. Quelques-uns portaient encore l'appendice caudal, d'autres l'avaient déjà perdu (dans le *Cyclops* déjà, probablement). L'attention était tout d'abord attirée par les premiers et je puis indiquer dès maintenant que les procercoïdes avec ou sans appendice semblent présenter exactement le même pouvoir d'infection. Il est donc sans importance pour l'infection du poisson que l'appendice soit déjà tombé dans le corps du *Cyclops* ou qu'il existe encore au moment de l'absorption du crustacé par le poisson.

[1] Contrairement à J. je n'ai pas pu constater un pore excréteur : ni dans les larves habitant les Cyclops, ni dans les larves du tube digestif de la truite.

[2] Les uns sont situés dans l'estomac lui-même, les autres dans la région des appendices pyloriques, une fois même j'en ai trouvé dans l'intestin grêle.

PLANCHE II



Une larve ciliée, montrant tous les détails de son organisation (gr. 400).

Coupe transversale de l'estomac de la truite *(Trutta fario)* avec un procercoïde libre. 6 h. après l'infection (gr. 80).

Coupe transversale avec un procercoïde dans la musculature de l'estomac de la truite. 5 jours après l'infection (gr. 80).

Coupe transversale avec le procercoïde à la périphérie de la musculature de l'estomac de la truite. 12 jours après l'infection (gr. 80).

La suite des expériences a donné un tableau complet du sort du procercoïde dans l'estomac du poisson. Devenus libres par la digestion du *Cyclops*, les procercoïdes se meuvent dans l'estomac du poisson. Arrivés à un certain endroit, ils s'arrêtent et se mettent à exécuter de forts mouvements péristaltiques dirigés contre la muqueuse stomacale. Dès que la fixation est effectuée, les larves se contractent, prennent une forme plus ramassée et les mouvements péristaltiques deviennent de moins en moins forts et de plus en plus lents et rares à mesure que la larve pénètre plus profondément dans la muqueuse. Ici s'arrêtent les observations directes sur le mode de pénétration des larves. Pour savoir ce qui se passe ensuite, 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, se trouvent déjà enfoncés dans la sous-muqueuse [1]. Libérés au moyen d'aiguilles, ils ne se meuvent plus activement comme ils le font à l'état libre dans l'estomac du poisson ou lorsqu'on les extrait du Cyclops. L'invagination terminale elle aussi est immobile. Des mouvements lents et rares témoignent seulement de la vitalité de la larve. Les soies de la cuticule semblent avoir disparu.

Le troisième ou même le quatrième jour après l'infection on voit encore la larve, qui maintenant peut être considérée comme plérocercoïde [2], à travers la sous-muqueuse. Plus tard ils disparaissent à l'intérieur des tissus. Deux des trois figures accompagnant ce texte illustrent la suite du développement de la larve (coupes en paraffine). La première de ces figures montre la larve au moment de sa pénétration dans la musculature de l'estomac (5 à 6 jours après l'infection) ; la seconde figure représente une larve au moment où elle se prépare à la quitter (5 à 8 jours plus tard).

Le procercoïde ne semble pas être entouré d'une enveloppe (v. également Braun, Janicki). Il est probable par contre que la musculature isole le parasite. On s'explique ainsi les figures que Braun donne du mode de migration de ce parasite (en particulier dans le foie).

Arrivées à la périphérie de l'estomac, les larves peuvent maintenant pénétrer dans la cavité et la musculature du corps, lieux où on les a trouvées depuis longtemps et décrites

[1] Des procercoïdes avec appendice caudal ne furent jamais trouvés dans la sous-muqueuse. Cet appendice semble donc bien disparaître déjà dans l'estomac.

[2] La limite entre le stade procercoïde et le stade plerocercoïde sera définie seulement dans le travail définitif.

sous le nom de Plérocercoïdes. Le chemin indiqué, parcouru par la larve après l'infection, indique cette voie comme la seule possible. Il est évident que les procercoïdes peuvent également passer directement du tube digestif dans les organes accesssoires de ce tube.

C'est ainsi que des procercoïdes furent trouvés en effet dans le foie de *Trutta fario* déjà six jours après l'infection, c'est-à-dire à un moment où les procercoïdes des poissons infectés au même moment se trouvaient encore dans la couche musculaire de la paroi stomacale.

Ces derniers résultats expérimentaux sur les migrations de la larve dans l'estomac de la truite sont confirmés complètement et poursuivis même plus loin (percement de la paroi intestinale) par des observations sur les poissons (perches et lottes) faites par Janicki, observations qui s'associent aux plus anciennes de Max Braun.

Ainsi furent terminées les expériences.

Le cycle évolutif du *Dibothriocephalus latus* est maintenant fermé :

1° par le résultat négatif de l'infection directe de poissons par les larves ciliées;

2° par le résultat positif d'un mode de développement inconnu jusqu'ici chez les cestodes, par l'existence de deux hôtes intermédiaires, dont le premier se révèle comme étant *Cyclops strenuus* et *Diaptomus gracilis*.

Le développement passe de l'oncosphère au plérocercoïde par une forme larvaire intermédiaire se développant dans le *Cyclops* ou le *Diaptomus*, le procercoïde, lequel réunit en lui les caractères des stades inaugural et final : l'oncosphère ressuscite dans l'appendice caudal du procercoïde, le plérocercoïde y est préformé dans son aspect général.

Le procercoïde présente les caractères suivants :

1. Un appendice caudal sphérique avec les crochets embryonnaires, appendice qui disparaît soit dans le *Cyclops*, respectivement le *Diaptomus*, soit dans le tube digestif du poisson ;

2. une invagination terminale protractile, garnie de soies et dans laquelle débouchent des

3. formations glandulaires ;

4. un revêtement de soies, qui disparaît dans la sous-muqueuse de l'estomac du poisson ;

5. un nombre restreint de corpuscules calcaires disposé dans un parenchyme finement granuleux.

Par la digestion du *Cyclops* ou du *Diaptomus* infecté, les procercoïdes sont libérés dans l'estomac ou l'intestin de certains poissons où ils se transforment en plérocercoïdes, après avoir pénétré dans la parroi de l'intestin. En perçant l'estomac, ils arrivent dans la cavité du corps[1] et de là dans la musculature ou alors directement dans le foie.

Les conséquences théoriques de l'existence d'un premier hôte intermédiaire et de la larve se développant en lui seront discutées plus loin par JANICKI, spécialiste en la matière.

Remarques générales sur le cycle évolutif du Dibothriocephalus latus. (Janicki.)

Dans les recherches qui font l'objet de ce travail, le cycle complet d'un représentant de la famille des dibothriocéphalides se trouve exposé pour la première fois ; il est extrêmement probable que les groupes voisins du genre *Dibothriocephalus* se comportent de la même façon au point de vue de leur évolution. C'est aussi la première fois que l'existence de deux hôtes intermédiaires est démontrée chez les cestodes. Les bothriocéphalides présentaient déjà un certain nombre de caractères les rapprochant des trématodes (constitution de l'œuf[2], existence d'une ouverture utérine, conformation de la larve). La découverte chez cette famille d'un double hôte intermédiaire renforce encore le degré de parenté existant déjà avec les trématodes. La ligne qui séparait les bothriocéphalides des autres cestodes, des taeniides en particulier, n'en est que plus marqué désormais.

[1] BRAUN, JANICKI.

[2] C'est ainsi que Rud. LEUCKART écrit avec raison lorsqu'il parle des premières phases évolutives chez les *Digenea:* « Bis hierher erscheint die Entwicklung der Trematoden in allen wesentlichen Punkten so übereinstimmend mit der der Botriocephalen, dass es, besonders in den ersten Stadien kaum möglich sein dürfte mit Sicherheit zu bestimmen ob das Ei welches man vor sich hat, der einen oder anderen Gruppe zugehört. » (LKT. vol. II, page 64.)

Il s'agit ici, il est vrai, en première ligne, de particularités biologiques du développement dans deux hôtes intermédiaires, particularités qui montrent nettement le rapport des bothriocéphalides avec les *Digenea* et qui accentuent la parenté avec les trématodes. On ne peut morphologiquement et génétiquement parlant tirer aucun parallèle parfaitement rigoureux entre les deux groupes, sauf en ce qui concerne les premiers stades larvaires. Chez les bothriocéphalides, en effet, malgré le double hôte intermédiaire, la métamorphose est relativement simple et graduelle entre l'oncosphère primitive et le plérocercoïde en passant par le procercoïde. Chez les *Digenea*, au contraire, le passage d'un hôte à l'autre est caractérisé par une faculté reproductrice qui manque totalement chez les bothriocéphalides, où nous avons à faire à un double hôte intermédiaire mais sans alternance de générations. Nous avons donc dans ce cas une double métastase.

Dans tous les cas, on ne peut nier une organisation parfaitement spécifique chez le procercoïde, organisation en rapport d'une part avec le rôle qu'il doit jouer en pénétrant activement dans la paroi de l'estomac (voir les soies, les glandes antérieures) et présentant d'autre part des restes de caractères propres à des formes plus inférieures (voir l'appendice sphérique du procercoïde). On pense naturellement ici à des cercaires, lesquels ont pour rôle de pénétrer dans le second hôte intermédiaire. On trouve même un cercaire de *Limax rufa*, dont la forme extérieure rappelle absolument un procercoïde, abstraction faite évidemment des ventouses, caractère typique des *Digenea* [1]. Poussant encore l'analogie plus loin, nous pouvons comparer le stade larvaire dans le poisson (plérocercoïde) au cercaire enkysté dans le second hôte intermédiaire. Cette comparaison n'est du reste pas nouvelle (Claus [2]). Quoiqu'il en soit d'ailleurs, les recherches et les découvertes qui viennent d'être faites contribuent certainement à renforcer les rapports existants entre les bothriocéphalides et les *Digenea*.

Si nous voulons établir des relations à l'intérieur du grand groupe des cestodes entre les bothriocéphalides d'une part et les taeniides d'autre part, nous devons nous en rapporter

[1] V. Lkt. vol. II, page 86, fig. 53.

[2] Je peux constater d'ailleurs avec satisfaction un accord complet avec Mrazek quant à l'homologie réelle entre l'appendice caudal des larves de certains cestodes et celui des cercaires. J'ai eu l'occasion de consulter le récent travail de Mrazek lors d'une visite à Neuchâtel après avoir déjà écrit ce chapitre.

en premier lieu à l'homologie qui existe entre l'appendice sphérique, pourvu de crochets, situé à la partie postérieure du procercoïde et l'appendice caudal du cysticercoïde.

Il est très frappant aussi de constater l'analogie parfaite existant dans la configuration du procercoïde et celle de l'*Archigetes Sieboldi* ; ce fait renforce singulièrement l'opinion qui considère ce curieux animal comme une forme larvaire avec faculté reproductrice. D'autre part, nous pouvons considérer comme homologues l'appendice caudal du cysticercoïde et celui d'*Archigetes* avec le cyste des vers cystiques. Si nous ne perdons pas de vue les considérations qui précèdent et que nous nous rappelons le développement des taeniides, celui-ci nous paraîtra — comparé à celui des bothriocéphalides — simplifié et comme raccourci ou au contraire compliqué et spécialisé suivant le point de vue auquel on se place.

Ce développement est raccourci et simplifié, car deux formes larvaires plus ou moins différenciées et portées par deux hôtes différents chez les bothriocéphalides (le procercoïde et le plérocercoïde) se trouvent réunies dans un même hôte et sans différenciation très nette chez les taeniides.

Si au contraire, nous considérons l'appendice sphérique du procercoïde [1], appendice passager, peu apparent, et autant qu'il est possible d'en juger jusqu'ici sans fonction quelconque à remplir, et si nous le comparons à la formation cystique des taeniides nous constaterons chez ces derniers une complication et une spécialisation. En effet, chez les taeniides l'appendice persiste durant tout le stade larvaire, sous forme d'un corps cystique offrant au jeune ver en voie de développement un abri et une habitation. Il est possible aussi que le caractère terrestre des porteurs de taeniides influe d'une

[1] Quoique le travail présenté ici ne traite que de faits absolument certains et des conclusions qui en découlent, nous ne pouvons cependant pas nous empêcher de consacrer quelques lignes à l'intéressante question de la valeur phylogénétique de l'appendice sphérique du procercoïde.

Cet organe ou son homologue [*Cyathocephalus, Caryophyllaeus, Ligula*] est sans aucun doute l'un des organes se retrouvant avec le plus de constance dans le groupe des cestodes (voir en particulier Mrazek). Quoique cet organe soit le plus souvent sans fonction apparente, il semble nous indiquer, par sa constance même, un âge phylogénétique très avancé. Et c'est en particulier le fait que Rosen a eu l'occasion de retrouver cet organe chez le procercoïde qui nous permet de tirer une parallèle entre cet organe et le disque adhésif des *Monogenea*. Rappelons entre autres la forme du disque que nous trouvons chez les larves de *Polystomum*, disque pourvu uniquement de crochets et non pas de ventouses. — On pourrait donc, selon ce qui précède, entrevoir des relations d'un côté vers les *Monogenea*, de l'autre vers les *Digenea*. Une comparaison poussée plus à fond nous entraînerait hors du cadre de ce travail. Nous nous réservons d'y revenir dans le travail définitif.

façon prépondérante sur l'organisation dont nous venons de dire quelques mots. Et ce ne serait dès lors pas par hasard que le mode de développement évidemment plus primitif reliant les cestodes aux *Digenea* et ayant lieu à travers deux hôtes intermédiaires, soit en même temps un mode de développement en relation avec le milieu aquatique dans lequel vivent les hôtes.

L'état primitif du *Dibothriocephalus* ne se montre pas seulement dans l'existence d'un double hôte intermédiaire, mais avant tout dans une dépendance très étroite du milieu aquatique dans lequel la larve ciliée libre passe (comme le Miracidium) les premiers temps de son existence.

Considérés de cette façon, les cycles évolutifs que nous trouvons chez *Hymenolepis anatina* et autres espèces du même genre ou chez les *Ichthyotaenias* par exemple nous paraissent déviés et secondaires malgré leurs relations avec l'eau.

Ce n'est d'ailleurs pas une contradiction que l'homme soit à la fois l'hôte de formes terrestres de taenias et du *Dibothriocephalus* dont nous nous occupons. Puisque l'homme se nourrit parfois de poissons, il revient en quelque sorte et temporairement à la vie aquatique. Nous avons sous les yeux des déclarations tout à fait authentiques d'après lesquelles il existe encore des pêcheurs au bord du Léman et du lac de Neuchâtel (ailleurs sans doute aussi) pour lesquels un poisson tout cru sortant de l'eau est un vrai régal.

Certains parasites comme *Ligula mansoni*, *Plerocercoïdes prolifer* (parasites de l'homme au Japon et en Chine) nous apparaissent dès lors sous un tout autre jour, de même que les nombreuses espèces de *Sparganum* et de *Dithyridium*. Toutes ces formes qui, morphologiquement parlant, sont au stade de plérocercoïde nous obligent à considérer leurs hôtes comme deuxième hôte intermédiaire. Nos recherches nous obligent de même à admettre pour toutes ces formes l'existence d'un premier hôte intermédiaire encore inconnu aujourd'hui, porteur d'un stade correspondant au procercoïde. Si les conditions d'expérimentation le permettent et si les circonstances s'y prêtent, nous avons l'intention de poursuivre nos recherches sur cette question.

Chexbres et Neuchâtel, le 27 août 1917.

LITTÉRATURE

1. Braun, M. Zur Entwicklungsgeschichte des breiten Bandwurmes (*Bothriocephalus latus* Brems.) Würzburg 1883.
2. Id. Vermes. Abt. Ib. Cestodes. (Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1894–1900.)
3. Id. u. Seifert, O. Die tierischen Parasiten des Menschen. Abt. I v. M. Braun.
4. Fuhrmann, O. La nourriture de nos poissons. (Bull. suisse de Pêche et Piscicult. 1917, 6 et 7.)
5. Galli-Valerio, Br. La Collection de Parasites du Laboratoire d'Hygiène et de Parasitologie de l'Université de Lausanne. (Bull. Soc. vaud. Sc. nat. T. 37. Lausanne 1901.)
6. Id. Parasitologische Untersuchungen und Beiträge zur parasitologischen Technik. (Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Bd. 79. 1916.)
7. Janicki, C. Experimentelle Untersuchungen zur Entwicklung von *Dibothriocephalus latus* L. I. Ueber negative Versuche, junge Forellen, Hechte und Barsche direkt mit Flimmerembryonen zu infizieren. (Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Bd. 79, 1917.)
8. Id. Ueber den Bau von *Amphilina liguloidea* Diesing. (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89. 1908.)
9. Ketchekian, C. Nouvelles recherches sur les larves de *Dibothriocephalus latus* L. [Thèse de doctorat.] Lausanne 1909.
10. Korschelt, E. und Heider, K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spec. Teil., Bd. I. Jena., 1890.
11. Leuckart, R. Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Bd. 1. 1879—1886; Bd. 2. 1886-1901.
12. Mrazek, A. Cestoden Studien II. Die morphologische Bedeutung der Cestodenlarven. (Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Out. Bd. 39. 1916.)
13. Schauinsland, H. Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. (Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 19. 1886.)
14. Schor, M. Contribution à l'étude du *Bothriocephalus latus* Brems. [Thèse de doctorat.] Lausanne 1902.
15. Vogt, C. La provenance des entozoaires de l'homme et leur évolution. Genève 1878.
16. Zschokke, F. Der *Bothriocephalus latus* in Genf. (Centralbl. f. Bakt. Bd. I. 1887.)
17. Id. Ein weiterer Zwischenwirt des *Bothriocephalus latus*. (Ibid. Bd. 4. 1888.)