

REVUE SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE ET DE L'ÉTRANGER

REVUE DES COURS SCIENTIFIQUES (3^E SÉRIE)

DIRECTEURS : MM. ANTOINE BRÉGUET ET CHARLES RICHET

3^E SÉRIE — 1^{RE} ANNÉE (SECOND SEMESTRE).

NUMÉRO 9

27 AOUT 1881

ZOOLOGIE

FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER

COURS DE M. A. SABATIER

Les causes des migrations des cestodes.

Nous avons vu que très généralement les Cestodes passent par deux hôtes successifs, l'un dit hôte provisoire dans lequel ils conservent une forme larvaire asexuée, et l'autre dit l'hôte définitif dans lequel le parasite acquiert l'état adulte et sexué. Je ne reviens pas aujourd'hui sur les formes qui correspondent à ces différentes stations, et que l'on a distinguées comme scolex, proglottis et strobyle. Le but de cette leçon est de rechercher avec vous les causes et le mécanisme de cette double migration.

C'est là un problème dont la solution n'a guère été cherchée. On s'est généralement contenté de constater la migration sans essayer d'en donner une explication rationnelle.

Nous allons examiner les rares solutions proposées pour ce problème délicat; nous les discuterons, et si elles ne nous paraissent pas satisfaisantes, nous en chercherons une qui soit passible de moins d'objections.

Leuckart, à qui l'helminthologie est redevable de tant de travaux distingués, a envisagé la question de la manière suivante : il est possible que primitivement la vie du parasite se soit écoulée dans un hôte unique qui était ou l'hôte définitif actuel, ou l'hôte provisoire actuel. Dans ce dernier cas l'hôte unique serait devenu l'hôte provisoire, parce que le parasite aurait eu son développement dilaté et prolongé. Leuckart se rattache à cette dernière manière de voir et pense que les parasites qui autrefois devenaient sexués dans leur hôte unique n'étaient plus susceptibles de le devenir qu'après de nouvelles

phases de développement accomplies dans un second hôte. D'ailleurs les parasites des vertébrés ou leurs représentants ne peuvent avoir pris naissance en même temps que cet embranchement. Ils ont dû les précéder comme parasites des vertébrés et ont acquis, en pénétrant chez les vertébrés, de nouvelles formes, de nouvelles conditions biologiques qui ont modifié leur embryogénie et y ont introduit la phase asexuée. L'état larvaire actuel représente la forme primitive sexuée (chez laquelle la sexualité fait défaut) et les formes sexuées actuelles représentent les modifications introduites par le changement de milieu et les phases embryogéniques ajoutées.

Il y a donc eu développement dilaté, et retard dans l'apparition de la sexualité qui représente l'état parfait ou adulte.

M. Moniez, de Lille, s'est occupé de cette question dans un travail important sur les cysticerques, travail qui a le double mérite de contenir beaucoup de considérations originales et d'appartenir à une école qu'anime un excellent esprit scientifique. Il trouve les vues de Leuckart très intéressantes, tout en leur reprochant de ne pas expliquer comment le parasite sexué de l'intestin a pu progressivement en venir à quitter cet organe pour se loger dans les tissus, alors qu'il a encore la forme de l'embryon hexacanthé.

Le reproche de M. Moniez est juste; mais on peut le renouveler dans un autre sens et dire, en le généralisant, qu'en réalité les idées de Leuckart ne sont pas une explication. Elles ne renferment que la constatation d'un fait, celui de la prolongation et de la complication du développement. Il faut remarquer que, tandis que la première partie du développement des cestodes jusqu'à la formation de l'embryon hexacanthé offre une grande condensation, une abréviation très marquée, c'est seulement sur les phases ultérieures du développement que se manifeste la dilatation de ce dernier. Ces phases ultérieures consistent réellement en une série de

métamorphoses dues aux changements de milieu, et que les changements de milieu expliquent, plutôt qu'elles n'expliquent les changements de milieu. Ces métamorphoses sont la conséquence des migrations, mais elles n'en donnent pas la raison. En d'autres termes, les migrations sont la cause des métamorphoses, mais les métamorphoses ne sont nullement la cause des migrations. Ce fait-là me paraît évident dans le cas actuel; il reste à donner une explication des migrations des cestodes.

M. Moniez a cherché la cause de ces migrations dans un autre ordre d'idées. Il établit d'abord que les parasites internes ne transmigrent pas en général, tandis que les endoparasites sont tous soumis aux migrations. Ces dernières n'ont pas de raison morphologique et n'ont pas le caractère d'un rappel phylogénique, puisqu'elles se trouvent identiques chez des animaux aussi différents les uns des autres que le sont les acanthacéphales, les nématodes et les trématodes. Leur cause est donc de nature essentiellement physiologique. « Or à cet égard, dit M. Moniez, l'on peut dire que le milieu où vivent les parasites internes est absolument différent du milieu dans lequel sont placés les parasites externes; et c'est précisément dans cette différence que nous voyons la cause de l'écart qui existe entre les deux ordres de parasites. Le parasite externe est soumis aux stimulus extérieurs qui provoquent des réactions utiles à l'entretien de la vie. Le parasite interne vivant dans un milieu uniforme est exposé à une dilatation qui le menace de dégénération et de destruction. Mais, grâce aux migrations, l'animal à l'état jeune acquiert une meilleure constitution; il croît lentement chez l'hôte provisoire dans un milieu d'autant plus favorable pour lui et pour l'espèce que l'hôte provisoire est plus différent de l'hôte définitif; aussi l'état jeune de ces animaux se passera-t-il chez des hôtes très différents de leur hôte définitif. »

M. Moniez pense d'ailleurs que les migrations des parasites internes se font dans un sens bien déterminé et que la larve ne se développe pas chez un animal quelconqué, mais bien chez un type particulier. Cela tient à ce que l'animal cherchant dans sa nourriture les éléments qui lui manquent, il y a une corrélation d'économie organique entre l'organisme du parasite et celui de son hôte, entre le parasite et son hôte provisoire et entre l'hôte provisoire et l'hôte définitif.

L'auteur que je cite semble attacher à cette corrélation nutritive, dirai-je, une importance et une rigueur sur laquelle nous aurons à nous expliquer. « Nous croyons, dit-il, que cet hôte provisoire est choisi parce que, fournissant à l'hôte définitif ce qui lui manque, l'hôte provisoire, et pas un autre, peut aussi fournir ce qui manque au parasite pour la bonne harmonie de son organisme. »

M. Moniez rattache en outre les migrations des parasites internes à des nécessités d'un autre ordre. On connaît les idées de Éd. van Benaden sur l'origine des produits mâles et femelles aux dépens de feuilletts blastodermiques différents, et les idées de Steenstrup et de Darwin sur la nécessité des croisements et sur l'importance d'une origine aussi différente que possible des éléments reproducteurs. Chez les endoparasites, tous les individus soumis dans leur milieu uni-

forme à des influences identiques sont dans de mauvaises conditions pour se reproduire. Aussi la migration qui apporte ainsi à l'individu des éléments de nutrition d'essence très différente peut, elle seule, donner à la jeune larve la vitalité suffisante pour acquérir son développement.

J'espère avoir suffisamment exposé devant vous les idées que représente cet essai sérieux tenté par M. Moniez pour expliquer les migrations des cestodes. Nous pouvons maintenant en faire l'examen critique.

Je ne puis m'empêcher de penser que l'influence favorable de la migration (considérée en elle-même, et seulement comme changement de milieu) sur la constitution du parasite est tout au moins très exagérée. J'espère démontrer plus loin que le séjour du parasite dans l'hôte provisoire, séjour que M. Moniez considère comme très heureux pour le parasite, constitue, au contraire, une condition très fâcheuse, presque fatale à l'animal, et qu'il est de son intérêt d'y échapper le plus promptement possible. Mais, en outre, peut-on croire à une aussi grande influence du changement de milieu, lorsqu'on voit les ténias adultes vivre pendant de longues séries d'années dans l'intestin de l'hôte définitif, c'est-à-dire dans un milieu dont l'uniformité relative devrait leur être fatale, et y conserver cependant une activité étonnante de croissance et de reproduction qui n'est certes pas un indice d'affaiblissement et de destruction. Si d'ailleurs la faculté reproductrice devait recevoir de ce milieu intérieur uniforme quelque atteinte fâcheuse, verrait-on chez les cestodes les organes et les éléments reproducteurs acquérir un volume si extraordinaire et une domination presque si exclusive?

M. Moniez cherche la cause des migrations dans des conditions physiologiques qui se résument pour lui-même, dans la nécessité de donner par le changement de milieu un coup de fouet à un organisme affaibli; mais remarquons que, pas plus que Leuckart, il n'explique comment le parasite sexué de l'intestin a pu progressivement en venir à quitter cet organe pour se loger dans les tissus, alors qu'il a encore la forme de l'embryon hexacanthé.

C'est pourtant là la vraie question à résoudre et le vrai desideratum de l'explication des migrations des cestodes. C'est à lui donner une réponse rationnelle que je vais maintenant m'appliquer. Je le ferai en m'appuyant sur les lois générales de la biologie, telles que les ont établies les conquêtes de la science moderne et plus spécialement sur les principes qui sont regardés aujourd'hui comme ayant servi et comme servant de base à l'évolution du règne animal. Ce sont là des points d'appui dont la légitimité ne saurait être contestée, et qui sont peut-être les seuls dont il soit possible de faire usage sur un terrain où l'on peut à peine espérer d'introduire la méthode expérimentale, puisqu'il s'agit de reconstituer les faits d'une histoire déjà très ancienne. Voici, me semble-t-il, comment il est logique de raisonner en pareille matière.

Les cestodes comme tous les parasites sont les descendants d'ancêtres à vie libre, chez lesquels la vie parasitaire s'est introduite progressivement par suite de circonstances favo-

rables. Tout autorise à penser que les turbellariés ont été leurs ascendants, comme ils l'ont été également des trématodes, et que même ces derniers ont précédé les cestodes et ont joué vis-à-vis d'eux le rôle de père, les turbellariés étant considérés comme les grands-pères ou aïeux. Les trématodes présentent en effet une différence beaucoup moins accentuée que celle des cestodes et les ont très probablement précédés dans la série phylogénique.

Nous pouvons donc considérer les cestodes comme des turbellariés devenus d'abord parasites à l'état de trématodes, et plus tard transformés en colonies de trématodes qui constituent le cestode. Le caractère monophylétique des cestodes est d'ailleurs fortement accentué par la constance remarquable de l'embryon hexacanthé. Il est donc permis de ne considérer ici que l'origine du *Cestode* ancêtre ou *protocestode*, ce qui simplifiera les considérations qui vont suivre.

Il ne viendra à l'idée d'aucun zoologiste de penser que, dès le début de la vie parasitaire, le cestode a eu les deux hôtes que nous lui connaissons aujourd'hui, c'est-à-dire l'hôte provisoire et l'hôte définitif. Lequel de ces deux hôtes a été l'hôte unique primitif? Nous avons vu que Leuckart pense que c'est l'hôte provisoire. M. Moniez ne se prononce pas à cet égard et a l'air de considérer les deux hôtes comme indispensables dès le principe à la conservation de l'espèce. Je déclare me ranger complètement à l'opinion de Leuckart. D'abord l'addition finale d'un second hôte est infiniment plus facile à comprendre que l'introduction d'un hôte intermédiaire. Il suffit, pour le premier cas, d'une modification dans la vie de l'hôte et dans ses relations avec le milieu, modification qui force le parasite à émigrer volontairement pour éviter un danger, la famine par exemple, ou qui le transporte, sans que sa volonté y soit pour rien, dans un milieu différent, c'est-à-dire chez un second hôte. L'introduction d'un hôte intermédiaire soulève bien d'autres difficultés et demande des combinaisons de circonstances autrement complexes et difficiles à réaliser.

D'ailleurs l'hôte provisoire est le milieu favorable au développement de l'embryon, tandis que l'hôte définitif *ne l'est pas, dans l'immense majorité des cas du moins*; et l'on ne s'explique pas facilement pourquoi cette propriété, que l'hôte définitif aurait dû posséder s'il avait été l'hôte unique, se serait ainsi perdue pour devenir la propriété exclusive d'un hôte (l'hôte provisoire), auquel, dans cette hypothèse, le parasite aurait été d'abord complètement étranger. Serait-il aisé de comprendre, par exemple, comment le *tenia serrata* qui aurait primitivement parcouru toutes les phases de son développement dans l'intestin d'un chien eût cessé à un moment donné de se développer à l'état d'embryon dans l'intestin de cet animal pour retrouver un milieu favorable dans l'intestin du lapin? Le cas inverse se conçoit bien plus aisément, puisqu'il est naturel de penser que le *tenia serrata* a été transporté avec la chair de son hôte provisoire dans l'intestin du chien où les phases ultérieures de son développement ont pu s'accomplir.

Ainsi donc, même *a priori*, il doit être admis que l'hôte

provisoire a été le seul hôte primitif, et que le cestode a accompli *en lui* toutes les phases de son développement. On peut affirmer encore que c'est dans la cavité intestinale de l'hôte provisoire que le parasite a parcouru les degrés successifs de son existence, car là seulement (nous le verrons plus loin), comme plus tard chez l'hôte définitif, il trouvait la quantité d'aliments et les conditions de milieu favorables à sa maturation.

Mais alors comment, de parasite intestinal, le cestode est-il devenu parasite intra-parenchymateux? Comment a-t-il quitté la cavité digestive de l'hôte unique pour se loger dans les tissus et traverser la phase de cysticerque? C'est là le point délicat dont je vais donner une explication qui me paraît légitimée de toute manière par les lois biologiques.

Les œufs du turbellarié ou du trématode ancêtre du cestode déposés dans l'eau ont été avalés par l'hôte unique, très probablement invertébré (qui constituera plus tard l'hôte provisoire); beaucoup ont été rejetés avec les excréments, mais quelques-uns logés dans un repli qui les a retenus et se trouvant dans des conditions de chaleur et d'humidité favorables au développement sont nés sous forme d'embryons ciliés ou non, mais inermes et dépourvus d'appareil fixateur. Le courant des liquides intestinaux et des aliments les ont entraînés et rejetés pour la plupart; mais quelques-uns obéissant aux lois de la *variation naturelle* et de l'*adaptation* acquirent des *moyens de fixation* d'abord faibles et imparfaits. Les six *crochets* de l'embryon hexacanthé appaurent d'abord rudimentaires, mais suffisants pour permettre au futur parasite de se fixer et de conserver ces conditions d'existence facile et de nutrition relativement abondante qu'il a trouvées dans le tube intestinal de l'hôte.

Ces embryons hexacanthés purent seuls résister aux impulsions répétées qui tendaient à les rejeter de l'intestin. Bien nourris, ils parcoururent les diverses phases de leur développement et atteignirent la maturité sexuée, mais probablement sans manifester cette tendance au bourgeonnement qui accompagne ordinairement une alimentation abondante et une nutrition exagérée. Ce n'est en effet que plus tard et dans l'intestin du deuxième hôte plus grand et plus élevé qu'ils devinrent de vrais cestodes, ou colonies d'individus chez lesquels la sexualité apparaît successivement, à mesure que l'activité nutritive s'affaiblit pour chacun d'eux en approchant du maximum de développement organique.

Les embryons inermes ou moins armés, entraînés au dehors, purent reprendre une *vie libre* et reproduire les caractères de leur parent.

Cependant la sélection naturelle agissant, les aiguilles de l'embryon hexacanthé, d'abord faibles et petites, acquirent dans les générations suivantes plus de longueur et plus de force; leur appareil moteur devint plus puissant. Ce résultat était d'ailleurs la conséquence nécessaire des efforts incessants faits par le parasite pour se cramponner à la paroi intestinale de son hôte. L'appareil fixateur se perfectionnant, l'animal réagissant constamment contre les courants intestinaux et cherchant à se mettre à l'abri d'une lutte incessante, le parasite non seulement s'accrocha aux parois intestinales;

mais les déchira, les perfora. En pénétrant ainsi dans l'intimité des tissus, il y trouva dès le début avec une sécurité croissante un liquide plasmatique très nutritif au sein duquel il était directement plongé, et qui affluait d'autant plus abondamment autour de lui que la présence de son corps et l'action de ses crochets étaient une cause d'irritation vive pour les parties environnantes. L'embryon hexacanthé fut ainsi conduit à abandonner la cavité intestinale contre les périls continuels de laquelle il était insuffisamment armé, et à pénétrer au sein des tissus ; arrivé là, il se dirigea naturellement vers les points d'où venaient le plus de sucs nutritifs, c'est-à-dire vers les vaisseaux intestinaux voisins où la plupart pénétrèrent. Ils furent ainsi transportés vers les divers organes par le courant sanguin ; les uns dans les muscles, d'autres dans le tissu conjonctif, d'autres dans les viscères éloignés (cerveau, œil, etc.).

Il se produisit à cet égard des adaptations spéciales, dues à des conditions particulières, telles que longueur des crochets, force des muscles moteurs, durée de la période de conservation des crochets provisoires, tendance plus ou moins accentuée des tissus du porteur à l'enkystement, résistance plus ou moins grande du parasite à l'hydropisie, besoin plus ou moins prononcé de substances nutritives, etc., et autres influences sur lesquelles je n'ai pas l'intention d'insister aujourd'hui.

L'embryon hexacanthé arrivé au terme de son voyage (terme déterminé par les conditions diverses que je viens d'énumérer) est entré alors dans de nouvelles conditions d'existence et de développement.

La substance conjonctive de l'hôte s'est organisée autour de lui sous forme de kyste ; les six crochets de l'embryon hexacanthé ont disparu, un nouvel appareil fixateur, la prétendue tête, a fait son apparition (nous expliquerons plus tard pourquoi). Mais dans ces nouvelles conditions la nutrition du parasite est devenue de plus en plus imparfaite, le kyste conjonctif enveloppant l'a condamné à une immobilité débilitante et n'a laissé pénétrer qu'une quantité de plus en plus insuffisante de substance nutritive ; le développement s'est arrêté et immobilisé, les tissus du parasite ont perdu de leur vitalité, se sont sphacelés en partie et sont devenus dans bien des cas incapables de résister à l'endosmose. L'embryon est devenu une larve plus ou moins hydropique, inerte, à laquelle on a donné le nom de cysticerque.

Arrivée à cette phase de son existence, la larve était incapable d'atteindre un degré d'organisation et de développement plus élevé, et elle était appelée à végéter pendant une période de temps généralement assez courte et à périr ensuite. Elle ne pouvait être rendue à une vie organique plus active et atteindre les degrés plus élevés de son développement qu'à la condition d'être soustraite au milieu funeste où l'attendait une mort prématurée, et d'être transportée dans un milieu plus favorable. Cette condition s'est réalisée lorsque l'hôte unique primitif, devenu hôte provisoire, a été dévoré par un autre animal qui devient ainsi l'hôte définitif. Dans ce cas, le kyste conjonctif de l'animal et les parois affaiblies de sa vésicule hydropique ont été détruits par les sucs diges-

tifs de l'hôte définitif. La portion non hydropique du parasite, celle qui s'est formée en dernier lieu et dans laquelle l'action organique était la moins altérée, a seule subsisté. Mais comme elle possédait un appareil fixateur (ventouses, couronne de crochets) puissant et bien propre à le faire adhérer très sûrement aux parois intestinales, elle s'est fixée à ces parois et a profité d'une alimentation abondante et substantielle pour *bourgeonner* et pour atteindre progressivement la sexualité. Alors seulement se sont formés les vrais cestodes actuels constitués par une longue chaîne d'anneaux, représentant des individus sexués.

C'est ainsi que me paraît devoir être comprise la biologie phylogénétique des cestodes. Quoique l'exposé d'un caractère surtout historique que je viens d'en faire me semble trouver sa propre démonstration dans la logique de son enchaînement naturel, je crois devoir présenter les principaux faits qui s'y rattachent sous la forme de propositions générales, à l'appui de chacune desquelles j'apporterai quelques considérations tirées des faits connus et incontestés.

1° Le cestode descend d'un turbellarié, ou d'un trématode dont les œufs introduits dans l'intestin d'un *hôte unique* ont donné des embryons dont quelques-uns y ont acquis comme appareils de fixation les crochets de l'embryon hexacanthé et y ont d'abord subi toutes les phases de leur développement.

2° Le perfectionnement des crochets de l'embryon hexacanthé a transformé cet appareil fixateur rudimentaire en appareil perforateur et ont transformé par suite le parasite intra-intestinal en parasite interstitiel.

3° La vie interstitielle du parasite constitue pour lui une condition *très défavorable* qui, si elle est prolongée, le conduit fatalement à un arrêt de développement et à la mort avant la maturité sexuée.

Avant de passer à d'autres propositions, je vais m'arrêter sur ces trois premières, qui renferment les points les plus importants de la théorie exposée ici.

L'apparition, par adaptation, de l'appareil fixateur de l'embryon hexacanthé ne saurait être l'objet du moindre doute. Le besoin, la nécessité de se fixer est à la fois une conséquence et une cause de la vie parasitaire. C'est là le fait qui domine la morphologie extérieure des parasites. L'apparition précoce des instruments fixateurs se retrouve chez les types les plus divers des entozoaires. C'est ainsi que les jeunes embryons d'échinorrhynques ont aussi des crochets provisoires qui servent à perforer les parois intestinales des amphipodes et disparaissent ensuite ; chez *Mermis*, *Gordius*, l'embryon possède aussi à l'extrémité antérieure des crochets ou stylets qui leur servent à tracer leur voie à travers les parois intestinales du premier hôte. C'est là un fait général sur lequel je n'ai pas besoin d'insister.

Que l'appareil perforateur provisoire des cestodes ait été d'abord un appareil simplement fixateur, c'est un point que l'analogie nous permet d'établir. Perforer l'épaisseur d'une membrane est une œuvre plus difficile et qui demande des instruments plus perfectionnés et plus forts que la simple action d'adhérer, de se fixer en pénétrant seulement dans

une partie de l'épaisseur de la membrane. Or tout nous autorise à penser que dans le perfectionnement actuellement en question comme dans tous, la nature a procédé du petit et du simple au plus grand et au complexe. D'ailleurs quelques cestodes actuels nous permettent de retrouver l'embryon hexacanthé qui est resté fixé sur les parois intestinales et s'y est développé à l'état de cysticerque et même de cestode sexué, sans avoir perforé les parois intestinales et sans être devenu parasite interstitiel. C'est ainsi que P.-J. van Beneden a trouvé dans l'intestin grêle de *Vespertilio murinus* et *serotinus* provenant des grottes de Maestricht, des centaines de très petits scolex (*Milina grisea*) ayant quatre ventouses, un bulbe non armé, des canaux vasculaires aboutissant à une vésicule centrale. M. van Beneden se demande si ce scolex termine ailleurs son évolution. M. Moniez est porté à le croire. Pour qu'il en soit ainsi, il faut que les œufs aient donné des larves hexacanthés qui se soient simplement fixées dans l'intestin des *Vespertilio*, et y aient atteint l'état de cysticerque. J'ajoute qu'il est cependant permis de supposer que les cysticerques en question provenaient de quelque insecte récemment dévoré par le porteur, et que ce dernier était l'hôte définitif et non l'hôte provisoire.

Von Linstow a décrit en 1872 un cysticerque trouvé dans l'intestin d'une jeune perche, et que tout porte à considérer comme appartenant au *taenia gracilis* du canard. Ce serait là, sauf contradiction ultérieure, le premier cas d'un scolex de ténia vivant libre dans l'intestin du premier hôte.

P. Olsson a communiqué à M. Moniez l'observation d'un cysticerque inerme sans cou, mais avec canaux latéraux et corpuscules calcaires, trouvé également dans les intestins de la perche, et qui pourrait être un second cas de scolex de ténia, vivant libre dans l'intestin du premier hôte.

M. Moniez a indiqué aussi un scolex dans l'intestin de l'épinoche et qui pourrait appartenir au *taenia ocellata* de la perche.

Si, comme le pensent P.-J. van Beneden et le docteur Knox, il était vrai que le bothriocéphale n'a pas besoin de deux hôtes et passe de l'homme à l'eau sous forme de proglottis, et de l'eau à l'homme sous forme d'embryon cilié introduit par la boisson, il en résulterait que l'embryon hexacanthé se fixe sur les parois intestinales de l'homme qui serait l'hôte unique sans les perforer, pour y subir les phases ultérieures de son développement.

Leuckart et Cobbold, en concluant de l'existence des crochets de l'embryon hexacanthé à la nécessité d'un hôte intermédiaire où le bothriocéphale passerait à l'état de cysticerque, me paraissent avoir commis une pétition de principe qu'ils eussent évitée, si, comme nous, ils avaient considéré les six crochets comme un appareil primitivement fixateur et devenu perforateur par une différence ultérieure. Il ne serait du reste pas étonnant que les crochets embryonnaires des bothriocéphalides eussent conservé leur signification et leur rôle primitifs, puisque le groupe constitue un type très ancien, et l'un des moins différenciés parmi les cestodes. La forme ciliée et l'existence libre de leur embryon en sont des preuves suffisantes. Ce qu'il y a de positif pour

le moment, c'est qu'on ne connaît des bothriocéphales ni la forme enkystée ni l'hôte dit provisoire.

Mais il est un type ancien et peu différencié de cestodes, type encore incomplètement connu qui pourrait nous montrer les crochets de la larve hexacanthé jouant suivant les conditions de milieu, tantôt et généralement le rôle d'appareil fixateur, tantôt et exceptionnellement le rôle d'appareil perforateur. Je veux parler des tétraphyllides qui vivent à l'état de scolex sexué dans l'intestin des poissons et qui acquièrent très probablement sur place la sexualité.

Les *Phyllobothrium* par exemple, qui habitent généralement l'intestin des squales ont été trouvés à l'état de cysticerques enkystés dans le lard et les viscères des Dauphins. Faut-il voir dans ces deux habitats deux hôtes nécessaires, l'un le dauphin, hôte provisoire; l'autre le squal, hôte définitif? Ou bien faut-il considérer les *phyllobothrium* comme se développant dans l'intestin sans le perforer, quand ils pénètrent dans l'intestin d'un squal, et s'enkystant dans les tissus après avoir perforé l'intestin lorsqu'ils sont introduits dans le tube digestif d'un dauphin? Cette question, quelque étrange qu'elle paraisse, peut cependant être posée lorsqu'on sait que les *phyllobothrium* vivent sous la forme asexuée dans l'intestin des squales. Quand l'histoire encore assez obscure des phyllobothridés sera mieux connue, une réponse pourra être faite à cette question. Nous trouvons d'ailleurs dans des types autres que les cestodes des appareils purement fixateurs qui exceptionnellement deviennent perforateurs. Ainsi l'appareil fixateur des échinorhynques adultes sert assez souvent à perforer les parois intestinales; ce qui n'est d'aucun avantage pour le parasite appelé à vivre normalement dans l'intestin et à y trouver une alimentation suffisante. Les efforts multipliés de fixation suffisent pour transformer l'appareil fixateur en appareil perforateur; et c'est très probablement ce qui a lieu chez les cestodes comme chez les échinorhynques.

Les faits avancés par M. Megnin (1) qui, quelque étonnants qu'ils soient, n'en sont pas moins dus à un observateur très sagace, pourraient bien être confirmés par de nouvelles expériences, et apporteraient alors une preuve solide de plus en faveur des idées que je développe. M. Megnin combat en effet l'idée si généralement admise, qu'il est indispensable que les cysticerques soient ingérés par un carnivore ou un omnivore pour pouvoir arriver à l'état parfait rubannaire et sexué. Il fait observer avec juste raison que cette hypothèse n'explique pas l'origine des ténias des herbivores ou ténias inermes.

Quelques autopsies ont démontré à M. Megnin que des vers vésiculaires (échinocoque pour le cheval, *Cysticercus pisi-formis* pour le lapin), quand ils se développent dans des cavités adventives communiquant avec l'intestin, telles que des cavités résultant de l'agrandissement de follicules ou de glandes dans lesquelles les embryons hexacanthés se sont introduits, ou même quand ces embryons deviennent libres dans le péritoine (lapin sauvage), des vers vésiculaires, dis-je,

(1) *Comptes rendus de l'Institut*, 13 janvier 1879.

continuent leur métamorphose sur place et arrivent à l'état perforant sans quitter l'organisme où ils sont entrés avec l'eau ou l'herbe ; seulement ils deviennent alors ténia inerme, tandis que le cysticerque introduit dans l'intestin d'un carnassier ou d'un omnivore devient ténia armé, c'est-à-dire qu'il conserve les crochets de scolex au lieu de les perdre :

Je dois faire remarquer que les observations bien constatées de *ladrerie* chez l'homme apportent un appui assez direct aux vues de M. Megnin, car elles établissent qu'un même animal peut être tantôt le premier hôte, tantôt le second d'une même espèce de ténia, et qu'il n'y a pas impossibilité à ce que ce dernier trouve des conditions favorables à son développement parfait dans l'intestin d'un hôte qui peut aussi dans d'autres circonstances le recevoir dans ses tissus comme embryon hexacanthé et cysticerque. Il est, me semble-t-il, permis de supposer que si l'embryon hexacanthé du *Tœnia solium* qui a trouvé dans l'intestin des conditions convenables de développement embryonnaire venait à y séjourner et à s'y fixer sans perforer les parois intestinales, il y subirait son développement jusqu'à l'état sexué puisqu'il retrouverait là l'alimentation et le milieu qui lui sont ordinairement si favorables. Cela est d'autant plus probable que l'expérience de Redon a démontré que les cysticerques provenant de la *ladrerie* de l'homme et avalés par un homme atteignaient dans l'intestin de ce dernier leur parfait développement, quoique la *nature de l'hôte n'eût pas été du tout changée*. La constitution de la larve cysticerque n'avait donc subi aucune altération par le séjour dans un premier hôte identique au second. Il n'échappera à la sagacité d'aucun de mes auditeurs que les faits avancés par M. Megnin, s'ils étaient incontestés, montreraient clairement l'embryon hexacanthé ayant trouvé dans un diverticulum de l'intestin un refuge assuré, une situation stable, le dispensant de pénétrer au sein des tissus, et lui permettant de conserver ainsi son hôte provisoire comme hôte unique, c'est-à-dire de revenir aux mœurs primitives de son ancêtre.

Les considérations qui précèdent me portent donc fortement à penser que le transport du parasite de la cavité intestinale de l'hôte provisoire dans le sein des tissus de ce dernier n'est que le résultat de *l'exagération* de cette tendance si *générale* chez tous les parasites de *perfectionner leur fixation*, exagération que justifient bien, dans le cas actuel, *les contractions incessantes et les courants continus* dont la cavité intestinale est le siège.

L'assertion que la vie interstitielle et enkystée du parasite constitue pour lui une condition non seulement inutile, mais très défavorable, me paraîtrait à peine avoir besoin d'être établie si l'assertion contraire n'avait été émise à diverses reprises.

Ce que l'enkystement offre de funeste pour l'animal ressort suffisamment de cette considération que le kyste d'enveloppe acquérant une épaisseur et une consistance croissantes devient un obstacle de plus en plus grand à l'apport des substances nutritives, et cela d'autant plus que les tissus environnants dégénèrent de plus en plus et présentent une

altération progressive dans leur circulation et dans leur nutrition. Les muscles, par exemple, chez les porcs atteints de *ladrerie* sont détériorés, mous ; ils se corrompent facilement, prennent mal le sel et se réduisent beaucoup par la cuisson. En somme, il y a atrophie de la substance musculaire et affaiblissement, diminution de l'afflux sanguin. Il résulte de là que, tandis que le jeune cysticerque a trouvé d'abord la faible quantité de nourriture qu'exigeaient les débuts de son développement, cette dernière lui est retirée progressivement. De là, arrêt de tout développement, sphacèle partiel, hydro-pisie et enfin au bout d'un certain temps variable suivant les cas, mort assurée du parasite.

Cette influence malfaisante de l'enkystement et de la situation interstitielle des cestodes serait clairement démontrée, s'il était en notre pouvoir d'instituer des expériences dans lesquelles le cysticerque échapperait à des degrés divers à ces conditions d'enkystement interstitiel, et présenterait des degrés de développement proportionnés à ce gain relatif de liberté et d'aliments. Il n'est pas en notre pouvoir d'instituer de pareilles expériences ; mais il nous est permis d'observer et d'interpréter celles que la nature a instituées dans cette direction.

Il est certain que si les embryons hexacanthés, au lieu de pénétrer dans les interstices des tissus pour s'y enkyster, pénétraient dans la cavité générale de l'hôte provisoire, ils s'y trouveraient dans des conditions bien plus favorables. Ils auraient pour se mouvoir un espace libre relativement étendu et une surface très développée pour leur fournir un liquide nutritif abondant ; il ne faut pas oublier en effet que la cavité générale ou péritonéale n'est qu'un vaste sinus du système lymphatico-sanguin. Si nos idées sur le rôle funeste de l'enkystement sont justes, il faudrait que dans ces nouvelles conditions le scolex se développât rapidement et atteignît un stade de développement bien supérieur à celui qu'atteignent les embryons enkystés. C'est ce qui se réalise en effet.

On sait que la ligule qui vit à l'état sexué dans le canal digestif des oiseaux aquatiques a pour hôtes provisoires les poissons d'eau douce et particulièrement les tanches. Mais au lieu de s'enkyster dans l'épaisseur des tissus de ces derniers, elle pénètre dans la cavité péritonéale du poisson, cavité très vaste, où abondent les fluides plasmatiques, et où le parasite parcourt rapidement sa vie de larve asexuée, atteint des dimensions remarquables et acquiert même un *degré assez avancé de sexualité* qui ne va pourtant pas jusqu'à la maturité complète. Arrivée à cette période si voisine de l'état adulte, la ligule sort d'elle-même de l'hôte provisoire en perforant les parois abdominales, si elle n'a déjà été avalée avec cet hôte par un oiseau aquatique dans l'intestin duquel elle complète sa sexualité. Je reviendrai plus tard sur la cause de cette migration active ; pour le moment, je me borne à mettre en saillie le degré élevé de développement qu'atteint la ligule dans la cavité générale de l'hôte provisoire.

Le *schistocephalus solidus*, bothriocéphalide qui vit à l'état sexué dans le canal digestif des oiseaux aquatiques, atteint également un développement considérable dans la *cavité générale* de l'épinoche qui est son hôte provisoire.

Enfin l'*Archigetes Sieboldii* trouve également dans la cavité viscérale du *Tubifex rivulorum* une cavité relativement étendue pour ses dimensions et une alimentation abondante. Aussi atteint-il sur cet hôte qui, d'après Leuckart, serait l'hôte provisoire resté hôte unique, non seulement une sexualité relative, mais une sexualité complète, puisque les œufs sont susceptibles d'infecter directement les *tubifex*, sans migration dans un hôte définitif.

Que l'*Archigetes* avalé avec son hôte unique par les poissons continue ou non à se développer dans la cavité digestive de ces derniers pour y former le *Caryophylleus mutabilis*, cela importe peu à la question actuelle; ce qui nous intéresse, c'est la possibilité pour un cestode de subir son développement jusqu'à la maturité sexuée dans un hôte unique qui est l'hôte invertébré ou provisoire, à condition d'y trouver un milieu favorable comme espace et comme alimentation. Je n'éprouve aucune difficulté à admettre que l'*Archigetes* déjà sexué parvenant dans un milieu plus favorable encore (intestin des poissons) n'y gagne en taille et en développement. A ce propos, je rappelle que M. Megnin prétend avoir constaté que, lorsque des embryons hexacanthés deviennent libres dans le péritoine (lapin sauvage), ils continuent leur métamorphose sur place et arrivent à l'état parfait sans migration nouvelle.

La conclusion qui me paraît pouvoir être tirée des considérations qui précèdent, c'est que si le cestode n'acquiert pas tout son développement dans un premier hôte, il arrive un moment où l'alimentation lui fait défaut. Si sa condition ne s'améliore pas sous ce rapport, il s'hydropise, se sphacèle, se décompose et meurt. Si par suite de circonstances dépendantes ou indépendantes de sa volonté il acquiert un milieu plus favorable, il atteint aussitôt le degré le plus élevé de son développement et devient cestode parfait.

Les considérations développées précédemment me conduisent directement à formuler et à développer les propositions suivantes :

1° L'utilité des migrations des entoparasites tient à la nécessité pour eux sous peine de destruction d'abandonner un milieu où leur alimentation est devenue insuffisante pour rechercher ou recevoir un milieu plus favorablement pourvu sous ce rapport.

2° Le sens des migrations des cestodes, loin d'être bien déterminé et d'être dicté par des corrélations d'économie organique complexes, est simplement le résultat d'une adaptation progressive, mais non pas toujours exclusive du parasite et de son appareil fixateur au milieu qui lui est le plus fréquemment donné, c'est-à-dire à la cavité digestive et aux tissus de l'animal qui l'avale le plus souvent.

3° La différence d'espèce des deux hôtes n'est point due à des nécessités d'ordre physiologique telles que celles qu'a exposées M. Moniez; elle est simplement due à ce que l'hôte provisoire sert de proie habituelle à l'hôte définitif.

J'ai suffisamment insisté précédemment sur les altérations

locales des tissus de l'hôte qui environnent le parasite, et sur l'obstacle que la formation des kystes, l'épaississement, et assez souvent même la calcification de leurs parois, apportent à l'alimentation de celui-ci. Mais il est encore des altérations générales de l'hôte qui jouent un rôle extrêmement important. Quand un animal a les muscles, les centres nerveux, les poumons, le cœur, le foie ou la cavité péritonéale occupés par des parasites plus ou moins nombreux, il est certain qu'il se produit immédiatement des altérations générales de la nutrition de l'ensemble de l'être, altérations variant suivant la quantité et le siège des parasites. Les animaux maigrissent, ne se nourrissent pas; les forces s'épuisent et il y a acheminement plus ou moins rapide vers la mort. Il n'est pas douteux que dans ces conditions les liquides dont le parasite fait sa nourriture sont de moins en moins nutritifs et qu'ils finissent par devenir tout à fait insuffisants. C'est alors que la migration devient nécessaire. Il faut que le parasite trouve un second hôte bien portant et qui puisse lui donner la quantité d'aliments qui lui est indispensable pour continuer à se développer. Sans cette condition absolument nécessaire, il meurt et l'espèce pourrait mourir avec lui.

Il est possible de citer à l'appui des idées que je soutiens ici un fait très remarquable et qui renferme bien des enseignements. Il est puisé dans l'histoire des trématodes, qui sont très proches parents des cestodes. On sait que le *Polystomum integerrimum* (1) se fixe à l'état d'embryon sur les branchies des têtards de la *Rana temporaria* et que plus tard il abandonne cette région et se transporte en suivant le tube digestif dans la vessie urinaire du même animal, où il se fixe définitivement et acquiert la maturité sexuelle.

Ce n'est pas là une migration proprement dite, en ce sens que le parasite reste sur le même porteur; mais il y a cependant changement de lieu. Qu'est-ce qui détermine ce transport? C'est tout simplement cette condition que les branchies et la cavité branchiale du têtard s'atrophient à mesure que s'opèrent les métamorphoses du batracien. L'alimentation fait alors défaut au parasite, et il est amené à chercher un autre lieu de fixation. Mais, fait très curieux, il est des cas où le *polystomum* reste sur les branchies, y acquiert la maturité sexuelle et meurt sans avoir été transporté dans la vessie. Cela a lieu lorsque la larve de *polystomum* s'est fixée sur les branchies d'un têtard très jeune et qu'elle a trouvé dans ses branchies très vasculaires une alimentation abondante, pendant un temps assez long. Il est vrai que dans ce cas, le polystome reste plus petit et a des organes génitaux un peu moins développés que ceux du polystome de la vessie, ce qui s'explique suffisamment par la diminution d'aliments qui survient nécessairement pendant les derniers temps de son développement. Mais il n'en reste pas moins évident que le *polystomum* n'émigre dans la vessie du porteur que parce que la nourriture lui fait défaut, et que quand cette condition fâcheuse est supprimée à temps, le parasite n'émigre pas et devient sexué sur place. Je ne crois pas être très hardi en

(1) E. Zeller. *Untersuch. u. Entwickel. u. Bau der Polyst. integerr.* Zeit. für wiss. Zool. XXII, 1872.

pensant que le *polystomum* qui est au fond un ectoparasite se borne à changer de région sur le même hôte, parce que sa présence n'a pas fortement affaibli et altéré celui-ci. Mais s'il en était autrement, le polystome quitterait l'hôte lui-même et non la région branchiale seulement, et opérerait ou subirait une vraie migration sous peine de mort.

Les migrations peuvent se faire de deux manières; elles sont actives ou passives; elles peuvent, dans certain cas, pour un même animal avoir à la fois et alternativement les deux caractères.

Elles sont actives quand le parasite peut quitter de lui-même le corps du premier hôte, et quand, redevenu libre, il est introduit volontairement ou involontairement dans le corps du second hôte.

Elles sont passives quand le parasite incapable de reprendre sa vie libre est avalé avec son premier hôte par le second hôte.

Les migrations actives chez les cestodes se trouvent chez les moins différenciés d'entre eux, c'est-à-dire parmi les bothriocéphaliens. Le schistocéphale et la ligule en sont des exemples remarquables auxquels il faut joindre les rares scolex trouvés libres que nous avons cités plus haut. Quand les poissons, qui sont hôtes provisoires de la ligule et du schistocéphale sont épuisés, sont devenus hydrophiques, ne nourrissent plus suffisamment les ligules, ou même viennent de mourir par altération générale, les larves percent les parois abdominales du porteur et sortent dans l'eau où elles sont libres pendant quelque temps, jusqu'à ce qu'elles soient avalées par un oiseau aquatique. Mais les migrations peuvent prendre parfois un caractère tout à fait passif, et c'est ce qui arrive quand le poisson infesté de ligules est avalé par l'oiseau.

L'immense majorité des cestodes ont des migrations passives. Ils s'enkystent presque tous dans les tissus du premier hôte et ne sont mis en liberté que dans l'estomac de l'hôte définitif.

Il résulte de toutes ces considérations que la migration des cestodes est due à des *nécessités d'alimentation* et que si tous les cestodes trouvaient comme l'*archigetes* un lieu de fixation convenable et un premier hôte doué d'une résistance vitale suffisante pour fournir au parasite les éléments nutritifs nécessaires à son développement complet, le passage d'un premier hôte au second n'existerait pas (1).

C'est là la réponse simple et vraie à la préoccupation qui sert de point de départ aux théories émises par M. Moniez pour expliquer la nécessité des migrations des endoparasites. « Les parasites externes ne transmigrent pas en général, dit-il. Au contraire tous les endoparasites sont soumis aux migrations. » Une explication très naturelle de cette différence se trouve dans ce fait que les ectoparasites ont une vie rela-

tivement libre, qui ne s'oppose pas à leur développement, et qu'ils sont loin de nuire à leur hôte au même degré que les entoparasites. Ils peuvent bien inquiéter leur porteur, l'affaiblir dans une certaine mesure; mais ils ne l'épuisent pas et peuvent continuer à trouver en lui leur alimentation. Si d'ailleurs leur porteur habituel vient à s'affaiblir ou à mourir, rien ne s'oppose à ce que le parasite aille librement se fixer sur un porteur de la même espèce que le premier, ce qui ne peut être considéré comme une migration dans le sens complet et scientifique du mot; c'est une *pseudo-migration*. L'endoparasite a de véritables migrations; mais, chose remarquable, quand ces migrations sont volontaires, elles revêtent généralement le caractère des migrations des ectoparasites. Ainsi les cercaires des trématodes qui ont abandonné un premier hôte invertébré, peuvent fort bien pénétrer librement, volontairement dans un second hôte invertébré de la même espèce (pseudo-migration); mais dans ce second hôte, elles s'enkystent et sont appelées à mourir au bout d'un certain temps, à moins qu'elles ne soient avalées par le troisième hôte ou vertébré dans lequel elles atteignent leur maturité sexuelle. Dans ce dernier cas, le parasite a accompli une *vraie migration*.

Ainsi donc, comme je l'ai avancé plus haut, les migrations en général, c'est-à-dire le passage d'un premier hôte à un second, que celui-ci soit de la même espèce (pseudo-migration) ou d'une espèce différente (vraie migration), sont dues surtout à la nécessité pour le parasite de chercher chez un second hôte l'aliment qui commence à lui faire défaut chez le premier. Chez les endoparasites le sens des vraies migrations est déterminé le plus souvent par cette simple condition que le premier hôte est la proie ordinaire du second.

Cette proposition s'applique d'une manière complète aux cestodes et plus particulièrement à ceux qui, comme les ténias, ayant une phase enkystée ne peuvent librement émigrer du premier hôte dans le second.

J'arrive maintenant à une question qui peut m'être posée, et qui le serait certainement par ceux qui, comme M. Moniez, pensent que les deux hôtes ont quelque chose de déterminé, et qui voient dans la plus grande différence possible de nature des deux hôtes une condition nécessaire pour la bonne constitution du parasite et pour l'énergie de sa faculté reproductrice. Cette question, la voici: si le second hôte est tout simplement celui qui avale le premier, d'où vient que les deux hôtes des cestodes sont toujours différents et que le cysticerque de tel ténia ne peut atteindre l'état adulte que dans le tube digestif de tel vertébré déterminé?

Il est vrai que les deux hôtes d'un même cestode sont assez généralement déterminés et d'espèces différentes; mais, outre qu'il n'en est pas toujours ainsi, on peut trouver l'explication de ces conditions assez générales dans d'autres considérations que celles qu'a invoquées M. Moniez.

Je dis d'abord que les relations des deux hôtes ne sont pas aussi fixes qu'on l'a cru et que quelques naturalistes le croient encore. Il y aurait bon nombre de faits à citer; quelques-uns me suffiront. Nous avons déjà vu le *Tænia*

(1) Je ne doute pas qu'il faille donner la même interprétation aux faits observés par M. Villot de distomes ayant atteint l'état adulte chez des insectes (*Bulletin de la Société de statistique de l'Isère*, 3^e série, t. II, 1868), et les cas de *Gordius*, trouvés à l'état adulte ou presque adulte dans la cavité abdominale et dans l'intestin des insectes.

solium de l'homme provenir du cysticerque de l'homme et non du porc. Le *Tænia cucumerina* du chien domestique provenant d'un cystercoïde logé dans le *Trichodectes latii* (pou du chien) est le même que le *Tænia elliptica* du chat qui provient d'un cystercoïde logé chez le *Trichodectes subrostatus* du chat; il a d'ailleurs été observé accidentellement chez l'homme, race nègre (Eschricht, Léuckart). Le *Tænia marguiata* se trouve communément chez le chien et chez le loup.

Le *Cœnurus cerebralis*, qui très généralement a pour premier hôte le mouton, existe souvent chez le bœuf.

Pour le *Tænia serrata* du chien, il pourrait bien se faire qu'il eût pour origine, soit le cœnure du mouton, soit le *Cysticercus pisiformis* du lapin (Küchenmeister, van Beneden, de Siebold, Baillet), soit le *Cysticercus tenuicollis* (de Siebold), soit le *Cysticercus cellulosa* (de Siebold). On sait aussi que le *Tænia echinococcus* des carnivores peut avoir pour origine des échinocoques provenant d'espèces diverses d'herbivores et d'omnivores.

Il serait possible de continuer cette énumération, mais je ne la crois pas nécessaire. Ces quelques exemples suffisent pour ce qui me reste à dire, et je me borne à citer ici l'opinion d'un homme qui s'est spécialement occupé de certains cas embarrassants de l'histoire des parasites. « Les migrations et les conditions de développement des vers parasites en général, dit M. Villot (1), ne sont pas aussi simples qu'on l'avait cru tout d'abord. Il a bien fallu reconnaître que chaque espèce peut non seulement vivre dans des animaux très différents, mais encore s'y développer, que la destinée des embryons dépend plus du hasard que de leur instinct, et que le nombre des individus fourvoyés est nécessairement très grand. »

Malgré ces restrictions apportées aux doctrines que je combats ici, il faut reconnaître que les cestodes ont généralement deux hôtes différents et que les relations de ces hôtes ont un certain degré de fixité; que tel ténia par exemple ne se développe très généralement que dans tel premier et tel second hôte. Il me reste à démontrer que les vues que j'ai déjà exposées donnent d'une manière complète la raison de ces faits.

Le développement du ténia *solium* chez l'homme par des cysticerques venus de l'homme démontre déjà qu'une différence entre les deux hôtes du parasite n'est nullement nécessaire. Mais si, en général, les deux hôtes sont différents, c'est que les animaux d'une même espèce ne se mangent pas entre eux, quelque appropriée que fût à leur nutrition la substance de leur semblable. Plusieurs raisons peuvent s'opposer à cette zoophagie réciproque entre animaux de la même espèce. L'odeur, par exemple, empêche un chien de manger la chair de son semblable. Il y a là une répugnance instinctive qu'il me suffit de signaler; mais dans l'immense majorité des cas, ce qui s'est opposé certainement à l'établissement de ces relations de zoophagie réciproque,

c'est que les animaux de la même espèce sont pourvus d'armes égales pour la défense, et que chacun d'eux trouve plus aisé de rechercher une proie plus faible et moins armée, que d'avoir à engager avec son semblable une lutte trop égale, et par conséquent dangereuse. De là est venue certainement l'habitude contractée par les animaux de s'adresser à des espèces plus petites et plus faibles. Ils respectent même dans la plupart des cas les jeunes de leur espèce et ne les recherchent point, parce que ces derniers étant défendus par leurs parents ne sont pas devenus une proie habituelle pour eux.

Il doit résulter de là que le parasite, le cestode d'un premier hôte aura extrêmement peu de chance d'être introduit dans un second hôte de la même espèce que le premier; mais toutes les chances sont pour qu'il soit introduit dans un hôte d'espèce différente et même dans un hôte d'espèce supérieure au premier hôte, d'espèce mieux armée, plus forte, en faisant sa proie habituelle du premier hôte.

Mais le premier hôte étant habituellement dévoré par le second, il s'en est suivi que ses cysticerques ont pris l'habitude de se développer dans l'intestin du second. Le cysticerque pisiforme du lapin et du lièvre, qui est introduit dans l'intestin du chien, a été appelé à s'adapter aux conditions qu'il rencontrait dans ce milieu. Il s'est produit ainsi le *tænia serrata* du chien. On comprend que dans les divers cas semblables, il se soit produit des adaptations multiples que la sélection naturelle a perfectionnées. Ainsi la forme, l'étendue, le nombre, la situation des ventouses, la forme, la force, la situation, le nombre des crochets ont pris des caractères de plus en plus différenciés et spéciaux, de sorte que tel cestode est devenu de plus en plus apte à se fixer dans le tube digestif de son hôte définitif ordinaire et, par conséquent, de moins en moins capable de se fixer dans un tube digestif différent.

La surface interne de ce tube varie d'ailleurs suivant la profondeur des sillons, la largeur des valvules, l'épaisseur des replis, les dimensions des glandes et de leurs orifices, suivant la forme, les dimensions, les dispositions des villosités, suivant l'état de l'épithélium qui peut être plus ou épais, plus ou moins résistant, pourvu d'une cuticule ou plateau plus ou moins accentué et plus ou moins dur.

L'état des liquides intestinaux, et surtout celui des aliments plus ou moins solides qui parcourent l'intestin, l'énergie et la rapidité, la durée plus ou moins prolongée des contractions intestinales constituent tout autant de circonstances qui peuvent exiger des adaptations différentes dans les moyens de fixation.

On conçoit qu'elle est la différence que présentent à ces divers égards les herbivores et les carnivores. La nature des aliments apporte en effet dans la constitution des parois du tube digestif des différences notables. Chez les herbivores, ce dernier est parcouru par des substances dures, des débris végétaux inattaquables par les liquides digestifs, et qui exercent un frottement capable de détacher les scolex et les ténias. De plus, l'épithélium intestinal est plus résistant, plus difficile à déchirer, moins pénétrable, parce que les

(1) Villot. *Monogr. des dragonneaux* (Archiv. de zool. expér., III, 1874.

cellules sont surmontées d'un plateau plus dur, plus épais. Il y a probablement aussi des différences notables pour le développement des glandes intestinales pour leur volume. L'état de l'épithélium est peu favorable à une fixation par les crochets, car il se laisse difficilement entamer; mais il permet au contraire l'application exacte et fixe des ventouses. Aussi faut-il probablement rapporter à cette disposition cette circonstance remarquable que les ténias des herbivores sont inermes (*gymnotæniæ*) et pourvus de ventouses larges, profondes, et bien musclées, tandis que les ténias des carnivores qui peuvent se fixer par leurs crochets sur un épithélium facile à pénétrer sont généralement armés et pourvus d'un rostellum et de crochets (*echinotæniæ*). Enfin les omnivores comme l'homme possèdent à la fois des ténias armés et des ténias inermes.

Ces modifications représentent-elles des états d'adaptation constants, permanents, un ténia inerme ne pouvant donner naissance qu'à des ténias inermes semblables à lui; ou bien, comme le pense M. Megnin, sont-ce là des adaptations temporaires, le même cysticerque pouvant donner un ténia inerme chez un herbivore et un ténia armé chez un carnivore? C'est là ce que de nouvelles expériences pourront seules mettre hors de doute. Ce qu'il y a de positif et ce qui seul importe réellement pour le sujet que je traite ici, c'est que des adaptations remarquables se sont produites dans l'appareil fixateur et probablement déterminent la possibilité ou l'impossibilité pour tel ténia de se développer soit sous la forme armée, soit sous la forme inerme, dans l'intestin d'un hôte auquel il n'est pas spécialement adapté. Mais la nature même de l'obstacle indique suffisamment qu'il n'a rien d'absolu, et qu'il peut arriver de temps en temps qu'un ténia se développe dans un hôte définitif, qui n'est pas son hôte habituel. C'est là ce qui a lieu en effet.

Quant au premier hôte ou hôte provisoire, la spécialisation relative de son parasite me paraît susceptible d'une explication du même ordre. Je ne saurais en effet partager à cet égard le point de vue, à mon sens trop absolu, auquel se place M. Moniez. « Il est de sens vulgaire, dit-il, que l'animal cherche dans sa nourriture les éléments qui lui manquent. Il y a une corrélation d'économie organique entre l'être vivant et sa proie quelle qu'elle soit; il y a une autre corrélation entre l'organisme du parasite et celui de son hôte définitif; puisque le premier se développe là et pas ailleurs. Nous croyons que la même corrélation organique existe entre le parasite et son hôte provisoire, et que cet hôte provisoire est choisi parce que, fournissant à l'hôte définitif ce qui lui manque, l'hôte provisoire, et pas un autre, peut aussi fournir ce qui manque au parasite pour la bonne harmonie de son organisme. »

Je suis pour ma part convaincu que les adaptations des moyens de fixation, pénétration, enkystement, etc., de l'embryon hexacanthé ont également produit la spécialisation relative des cysticerques, ou des larves asexuées des cestodes; mais cette spécialisation, quoique réelle, n'est pas plus absolue que ne l'est la relation de proie du lapin et

du lièvre, vis-à-vis du chien et du renard qui doit en faire sa nourriture. Le lapin et le lièvre, quoique constituant théoriquement la nourriture habituelle du chien, ne sont pas reliés à lui par une corrélation organique si étroite qu'ils puissent seuls fournir au chien ce qui lui manque pour la bonne harmonie de son organisme. Ce qui domine certainement la spécialisation des hôtes des cestodes, c'est l'adaptation des moyens de fixation soit de l'embryon hexacanthé, soit du scolex. Les œufs des premiers cestodes ont été ingurgités par les animaux qui vivaient habituellement dans les eaux où ils avaient été déposés ou qui avaient l'habitude de boire ces eaux; ainsi se sont produites les premières adaptations qui se sont accentuées de plus en plus avec la répétition des mêmes conditions d'existence relative entre l'hôte et le parasite. Nous savons d'ailleurs qu'il n'y a rien d'absolu dans la spécialisation du premier hôte, et que les cysticerques d'un même ténia peuvent être retrouvés chez des hôtes provisoires différents.

Le rôle très important que je prête à l'appareil fixateur dans la biologie des cestodes n'a rien qui doive surprendre. L'histoire générale des parasites est propre à nous démontrer qu'il n'a rien d'exagéré. Les trématodes polystomiens présentent, dans la conformation des ventouses, des différences très nombreuses et très curieuses, suivant l'hôte sur lequel ils sont ectoparasites. Les ventouses armées ou non de crochets présentent, comme nombre, comme disposition les formes les plus variées, et tel polystomien capable de se développer et de vivre sur les branchies de tel poisson ne saurait ordinairement vivre sur les branchies de tel autre, parce que, dans la plupart des cas au moins, la forme de ces dernières ne lui permet pas une fixation assurée. Il n'est pas en effet probable qu'il y ait entre les sangs branchiaux de deux poissons relativement peu éloignés l'un de l'autre des différences telles, que l'un puisse être un aliment convenable pour un polystomien, tandis que l'autre ne le puisse pas.

D'ailleurs nous savons que non seulement le pou d'un animal ne peut généralement pas se développer et vivre sur le corps d'un animal différent, mais même que, pour un même animal, le pou d'une région du corps ne saurait vivre à l'aise dans une autre région, quoiqu'on ne puisse dans ce dernier cas invoquer la moindre différence dans la nature de l'alimentation. Il faut évidemment rechercher les causes de pareils faits dans des différences de conformation des appareils de fixation aux poils, à l'épiderme, dans des adaptations différentes des appareils de succion qui sont aussi des appareils de fixation.

Une réflexion bien simple peut d'ailleurs nous faire concevoir que la spécialisation des cestodes pour tel ou tel hôte tient en réalité aux adaptations des appareils de fixation et non, comme le croit M. Moniez, à des relations alimentaires. On conçoit que les animaux qui ont à accomplir la série des opérations qui constituent l'ensemble de la digestion ne puissent mettre à profit que tel ou tel genre d'aliments. Ainsi un herbivore ne saurait utiliser des aliments de carnivore. C'est qu'il y a dans la digestion des aliments,

c'est-à-dire dans l'extraction des principes nutritifs assimilables des travaux préparatoires parfois très complexes qui exigent une instrumentation très spécialement adaptée. Mais les principes nutritifs, une fois extraits des matières alimentaires et propres à être absorbés, sont à peu près les mêmes et dans des proportions semblables, dans la cavité digestive de tous les animaux qui n'ont pas entre eux des différences considérables. Il y a partout des peptones, des glucoses, des matières grasses émulsionnées et des sels. Ces produits ne demandent pas de nouvelle préparation. Le cestode qui est plongé au milieu du liquide qui les contient n'a qu'à les absorber par toute sa surface, et peu doit lui importer à cet égard de se trouver dans l'intestin d'un cheval, d'un bœuf, d'un mouton et même d'un chien, d'un chat, etc.

La nature des aliments et les moyens de se les procurer ne diffèrent pas pour le ténia avec le milieu; ce qui lui importe, c'est de pouvoir rester fixé dans ce milieu.

La conclusion que je crois devoir tirer de cette discussion déjà longue, c'est que chez les cestodes, au début, la détermination du premier hôte, comme celle du second, a été effectuée par des *relations habituelles* de déglutition de l'œuf du cestode par le premier hôte, et du premier hôte par le deuxième, détermination confirmée et perfectionnée, dans la suite, par les adaptations progressives des appareils de fixation, soit de l'embryon hexacanthé, soit du scolex.

Avant d'en finir avec cette question des hôtes des cestodes, je dois me demander pourquoi l'hôte définitif de tous les cestodes connus à double migration est en définitive un vertébré, et quelle est la modification probable que l'introduction de l'hôte définitif, et même de l'hôte provisoire vertébré, a apportée dans le type cestode.

On peut en effet se demander pourquoi le deuxième hôte n'est jamais un invertébré supérieur qui aurait avalé le premier hôte invertébré.

Cette circonstance que les trématodes et les cestodes n'atteignent, en général, la maturité sexuée que chez un hôte définitif vertébré est digne d'attirer l'attention. Il y a d'ailleurs ceci de remarquable, que même pour les trématodes dont les générations successives de cercaires traversent deux hôtes invertébrés, ce n'est ordinairement que chez l'hôte vertébré que le développement ultime se produit et que la maturité sexuelle se complète.

Néanmoins les faits, rapportés par M. Villot, de trématodes sexués dans le corps des insectes aquatiques et le fait très intéressant de l'*archigetes* sexué dans la cavité générale du *tubifex* nous apportent un enseignement et nous rappellent probablement une disposition ancestrale. Les trématodes et les cestodes ont dû au début acquérir la sexualité dans un second hôte invertébré aussi bien que dans le premier hôte également invertébré.

Mais cette forme sexuée chez l'hôte invertébré a dû présenter un état moins avancé, moins complet, que la forme sexuée de l'hôte vertébré. Les protocestodes du deuxième hôte invertébré ont dû ressembler à l'*archigetes* et aux caryophylliens, c'est-à-dire consister en un appareil fixateur

et en un seul anneau représentant un seul appareil reproducteur.

L'introduction du second hôte vertébré a immédiatement placé le cestode dans un milieu infiniment plus riche en substance nutritive que l'hôte invertébré, et pourvu dans la plupart des cas d'une température plus ou moins élevée éminemment propre à donner aux phénomènes nutritifs une suractivité inaccoutumée. Les phénomènes de bourgeonnement qui accompagnent normalement une alimentation surabondante ont dû se produire alors pour la première fois et, dans tous les cas, se généraliser et s'établir. Alors s'est présentée par conséquent aussi la formation rapide et continue d'une série considérable d'appareils reproducteurs et d'une quantité innombrable d'œufs.

Si l'on songe maintenant aux conditions si défavorables à la conservation de l'espèce dans lesquelles se trouvent les cestodes qui s'enkystent dans le premier hôte, on s'expliquera que tous ceux qui, comme les cestodes à second hôte invertébré, n'ont eu qu'une quantité d'œufs relativement faible ont dû s'éteindre peu à peu, tandis que les cestodes à second hôte vertébré, qui ont un nombre très considérable d'appareils reproducteurs et des œufs en nombre incalculable, se sont seuls trouvés capables de perpétuer leur espèce à travers les mille chances de destruction auxquelles ils sont exposés. Ainsi peut s'expliquer l'existence actuelle exclusive de cestodes à hôte définitif vertébré. L'*archigetes* seul paraît faire exception à cette règle, mais il faut ajouter qu'il est possible qu'il ait aussi son hôte définitif vertébré et qu'il devienne le *Caryophylleus mutabilis* dans l'intestin des poissons qui ont dévoré les *tubifex*.

Dans ce cas, l'*archigetes* aurait deux formes sexuées différentes et présenterait un dimorphisme remarquable, tout à fait comparable à celui du *Polystomum integerrimum*, attendu que dans l'un et l'autre cas le développement de l'individu et la perfection de l'appareil reproducteur sont en relation avec la richesse alimentaire du milieu dans lequel vit chacune des deux formes.

On pourrait m'objecter que les trématodes qui n'ont, comme les protocestodes, qu'un seul appareil reproducteur auraient dû, comme ces derniers, disparaître comme espèce, tandis qu'ils se sont perpétués. A cela je répondrai : 1° que les trématodes distomiens ont dans leur existence des phases parfois multipliées de prolifération par bourgeonnement interne (sporocystes, rédies, cercaires), phases qui augmentent considérablement les chances de conservation de l'espèce, en multipliant les reproducteurs; 2° que ces mêmes trématodes [distomiens] présentent tous, dans la série de leurs migrations, des phases d'existence libre que semble posséder seulement un très petit nombre de cestodes, phases d'existence libre qui permettent à la larve des migrations actives et une certaine faculté de s'assurer la possession d'un milieu favorable à sa conservation et à son développement.

Quant aux trématodes polystomides, leur existence ectoparasitaire leur crée une liberté relative et surtout les met à l'abri des chances si redoutables que l'enkystement fait courir à l'existence de l'individu et à la conservation de l'espèce

chez les trématodes distomiens et bien plus encore chez les cestodes.

Puisque, dans les théories qu'on a précédemment exposées, l'appareil fixateur des cestodes paraît jouer un rôle très important, je ne veux pas abandonner ce sujet sans dire un mot de la signification et de l'origine de l'appareil fixateur du cysticerque ou prétendue tête du cestode.

L'origine de cet appareil chez le cysticerque plongé dans les tissus du premier hôte se conçoit fort bien si, comme je suis porté à le faire, on considère, avec M. Moniez, la prétendue tête des cestodes, non comme un organe céphalique, mais comme un appareil de fixation postérieur comparable aux armatures de la partie postérieure des polystomes. Les raisons invoquées par M. Moniez en faveur de cette idée me paraissent très probantes; sans les rapporter ici, je veux faire remarquer combien le fait que la prétendue tête se forme toujours à l'extrémité de l'embryon opposée aux crochets provisoires tend à confirmer cette vue que la prétendue tête est un organe postérieur. A l'appui de cette idée, on peut dire que les parasites qui sont pourvus, à l'état d'embryon ou de larve, d'organes provisoires de fixation et de pénétration les possèdent à la région céphalique. Tel est le cas des échinorrhynques, des gordiens, des mermis. On peut donc conclure, par analogie, que les aiguilles de l'embryon hexacanthé des cestodes sont bien situées sur la région céphalique de l'animal. D'où il résulte que l'appareil de fixation du scolex, qui naît à l'extrémité opposée de l'embryon, ne peut représenter qu'un appareil caudal.

Cette considération que les anneaux isolés des cestodes progressent toujours vers l'extrémité qui était dirigée vers la tête ne saurait être regardée comme une objection sérieuse, attendu que les anneaux isolés sont, en réalité, des individus *acéphales* sans orientation précise et qui conservent naturellement pour leurs contractions la direction que ces dernières avaient pendant toute la durée de la vie coloniale. Or on comprend que les contractions d'un ténia fixé ne puissent avoir pour objectif que de résister au courant intestinal, en se rapprochant de l'organe de fixation.

Si donc la tête du ténia n'est qu'un appareil fixateur postérieur analogue ou même homologue à celui des polystomiens, il est naturel de le considérer comme un organe ancestral qui se développe chez la larve hexacanthé enkystée par atavisme, par hérédité.

Je suis disposé à considérer les cestodes comme des turbellariés qui, avant d'arriver à la vie endoparasitaire, ont dû passer par la vie ectoparasitaire externe, branchiale ou pharyngienne. Comme tels, ils avaient acquis un appareil de fixation aplati, étalé, comme celui des trématodes polystomiens. Ils étaient peut-être très rapprochés de ces derniers. Quand la vie intra-intestinale a succédé à la vie ectoparasitaire, l'appareil fixateur s'est modifié progressivement. Il est devenu une extrémité relativement petite, concentrée, non aplatie, puisqu'elle était appelée à se fixer, non sur des surfaces planes, mais à pénétrer entre les villosités intestinales ou même dans les orifices glandulaires pour y trouver fixité

et protection. La disposition rayonnée et non aplatie de cet appareil fixateur était encore dictée par cette circonstance que l'animal dépourvu de tube digestif ne devait pas, comme le trématode, s'appliquer par une de ses faces, mais conserver toutes ses faces libres comme surfaces d'absorption, et être suspendu dans le tube digestif et plongé au sein des liquides nutritifs.

Cette modification si curieuse dans l'orientation de l'appareil fixateur qui, au lieu d'être étalé comme chez les polystomes, est irradié et symétrique par rapport à un axe central, cette modification, dis-je, me paraît n'être si bien qu'une forme d'adaptation de l'appareil des trématodes, qu'on trouve entre les deux des ressemblances très remarquables qui se rencontrent jusque dans les formes les plus singulières: ainsi les ventouses pédiculées armées de crochets et très mobiles des tétraphyllides, par exemple, ne diffèrent pas réellement des ventouses de certains polystomides octocotylés.

L'appareil de fixation du scolex est donc une acquisition faite par l'ancêtre ectoparasite, acquisition qui s'est modifiée dans l'ancêtre endoparasite. C'est une réminiscence, un souvenir d'un organe qui est inutile, il est vrai, pour le cysticerque, et qui aurait disparu ou se serait atrophié, comme tous les organes inutiles, s'il n'avait été conservé et utilisé par le développement ultérieur de l'état adulte du parasite dans l'hôte définitif.

On voit combien, chez les cestodes, tout tend vers la fixation. La formation d'organes de fixation adaptés à leurs divers états, à leurs divers milieux, domine leur biologie individuelle plus qu'elle ne le fait pour tous les autres parasites; car, plongés au sein des liquides nutritifs, ils n'ont aucun effort à faire pour acquérir l'aliment; il leur suffit de ne point quitter un milieu si favorable et par conséquent d'y être fixés. Cette tendance, portée à l'extrême par des progrès constants, a failli entraîner la mort du type, comme toutes les tendances extrêmes. Le renforcement exagéré des aiguilles de l'embryon, aiguilles destinées d'abord à fixer un être très petit, et non à perforer d'épaisses membranes, a conduit l'embryon à l'enkystement, c'est-à-dire dans une impasse où il trouve souvent la mort, et où le type l'aurait trouvée avec lui si le premier hôte n'avait été dévoré par le second. C'est ainsi qu'une différence excessive eût conduit le type cestode au néant et pourrait l'y conduire encore, si une multiplication excessive des éléments reproducteurs ne permettait au type de se passer, pour persister, du concours des enfants perdus de l'enkystement.

A. SABATIER.