

Konkretem ist das Scheinproblem von der Wertigkeit der Bedingungen entstanden. Die Frage, ob wir berechtigt sind, der einen unter den Bedingungen eine größere Bedeutung zuzumessen als der anderen, ist auf Grund einer irrigen Anschauung gestellt und kann daher überhaupt nicht beantwortet werden. Die Frage kann nur lauten, ob wir berechtigt sind, den Ursachenbegriff vom Bedingungs-begriff zu unterscheiden und die Antwort hierauf ergibt sich aus einer vergleichenden Analyse beider Begriffe. Ist die Bedeutung eines Begriffes unklar, so gibt dieser Umstand nicht das Recht, den Begriff zu verwerfen, sondern macht es zur Pflicht, die Unklarheit aus ihm zu entfernen. Um ebensoviel als ein klarer Ursachenbegriff mehr bedeutet, mehr Merkmale in sich begreift als der Bedingungs-begriff, um ebensoviel bedeutet die Ermittlung von Ursachen mehr als die von Bedingungen, eine um so viel höhere Stufe des Denkens und der Erkenntnis stellt jene dieser gegenüber dar. Dies zu zeigen, bleibt einer folgenden Abhandlung vorbehalten.

Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Nématodes libres.

Note préliminaire.

par Dr. Witold Stefanski.

privat-docent et assistant à l'Institut de Zoologie à Genève.

Introduction.

Dans tous les traités classiques de zoologie on ne tient compte, lorsqu'on décrit le système excréteur chez les Nématodes, que de celui de l'*Ascaris*. Encore ne cherche-t-on pas à déterminer quelle est la portion active de cet organe. Et pourtant nombre de travaux concernant ce système chez d'autres parasites méritent d'être pris en considération. On voit alors que le type du système excréteur de l'*Ascaris* ne se retrouve que chez un nombre restreint de Nématodes et que la plus grande partie de ceux-ci s'éloigne notablement, en ce qui concerne l'anatomie de ce système, du type *Ascaris*.

Les Nématodes libres ont été à cet égard passablement délaissés et il subsiste beaucoup de contradictions relativement à leur système excréteur. La présente note est préliminaire et n'a pas la prétention de trancher définitivement la question. Elle apporte cependant une contribution nouvelle et semble avoir le mérite de démontrer expérimentalement le rôle excréteur des organes décrits ci-dessous.

Un bref résumé de la question permettra de saisir plus facilement la signification de nos recherches.

Ce qui paraît commun à la grande majorité des Nématodes parasites, de même qu'à un nombre considérable de Nématodes

libres, c'est la position constante des canaux excréteurs dans les lignes latérales et d'autre part „die median-ventrale Ausmündung in der Nähe des Nervenrings, ferner die Umschließung des kapillaren Exkretionskanälchens durch eine einzige große Zelle“ (Rauther 1907).

Il fallait cependant trouver un organe remplaçant dans sa fonction l'appareil excréteur chez ceux des Nématodes de mer, d'eau douce et de terre humide (et c'est la majorité!) qui en sont dépourvus.

On a attribué tout d'abord des fonctions excrétrices à la glande dite ventrale, spéciale à un grand nombre d'espèces de Nématodes marins. Cette hypothèse a été développée tout particulièrement dans le travail de Jägerskiöld (1901).

La glande ventrale est impaire et composée d'une cellule. Dans sa forme la plus simple, elle se présente comme une cellule piriforme, plus ou moins grande, qui se prolonge en un long canal excréteur, débouchant sur la ligne médiane ventrale. Sa forme peut du reste varier. Ainsi chez *Enoplus communis* Bast. sa forme est celle d'un H portant de chaque côté un lobule secondaire (De Man 1886). Le contenu de la glande est toujours finement granuleux et incolore; il rappelle par son aspect le mucus. On observe parfois sur l'animal vivant les fines particules chariées dans un canal.

La glande ventrale est-elle excrétrice ou seulement sécrétrice? Disons tout de suite que la démonstration expérimentale n'a pas été donnée ni dans un sens ni dans l'autre.

Cependant, même parmi les Nématodes marins, il y en a chez lesquels la glande ventrale fait défaut. Jägerskiöld (1901), en examinant ces espèces, a trouvé qu'elles sont munies de glandes situées dans les champs latéraux, débouchant à l'extérieur par un court canalicule (Hautdrüsen). Laissons du reste la parole à Jägerskiöld (1901): „Wie wir gesehen haben, ermangeln viele Nematoden des typischen Exkretionsorgans. So unter den Meeresnematoden sicher *Cycolaimus magnus* und *Thoracostoma acuticaudatum*, wahrscheinlich auch die meisten *Thoracostoma*-Arten, unter den *Cheirocanthus*-Arten, wenigstens *Cheirocanthus radula*, weiter *Trichosomum*, *Trichocephalus* und *Trichina* und wahrscheinlich deren noch mehr. Sollte es da nur auf einem Zufall beruhen, daß beinahe sämtliche eben aufgezählte — mit Ausnahme von *Ichthyonema* und *Trichina* — durch sehr zahlreiche oder wenigstens sehr voluminöse Hautdrüsen ausgezeichnet sind? Ich glaube es nicht, vielmehr neige der Ansicht zu, daß bei den Nematoden Hautdrüsen und Exkretionsorgane einander physiologisch vertreten können.“

Jägerskiöld reconnaît du reste lui même, „daß wir wenigstens einige Nematoden kennen, die kein Exkretionsorgan besitzen und dennoch keine Hautdrüsen haben sollen, z. B. *Ichthyonema*.“

Mais le manque d'organes excréteurs et de glandes de la peau ne se limite pas à de rares exceptions, comme il semble ressortir de la phrase de Jägerskiöld. Le distingué helminthologue n'a pas tenu compte des Nématodes d'eau douce et de la terre humide. La majorité de ceux-ci est en effet dépourvue d'organes que l'on puisse considérer comme excréteurs, c'est à dire qu'elles n'ont ni canal excréteur, ni glandes de la peau, ni glande ventrale.

En ce qui concerne la glande ventrale, Rauther (1907) est d'avis que la glande en question correspond, quant à sa fonction, aux glandes caudales. Voici ce qu'il dit à cet sujet: „Das Sekret der Ventraldrüse ist von schleimiger Beschaffenheit und entspricht zweifellos genau dem der Schwanzdrüsen; wie dieses zieht es sich an langen hellen Fäden aus und dient wahrscheinlich zum Verbinden von Detrituspartikelchen zu einer vergänglichen Schutzhülle des Wurms, andererseits wohl auch zu einer Festheftung am Grunde. Leydig (in Arch. Anat. physiol. 1854) und A. Schneider (1866) bezeichnen die Schwanzdrüsen geradezu als „Spinndrüsen“. Auch die Seitenfeldrüsen gewisser Urolaben sind Schleimdrüsen, und die Tatsache ihres Vikariierens für die Ventraldrüse findet ebenso gut wie durch die angenommenen exkretorischen Aufgaben eine Erklärung in ihrer Bestimmung zur Produktion einer schützenden Schleimhülle.“

Jägerskiöld cite du reste lui-même Bastian qui écrit: „In some few species, the integument appears to be glutinous. Thus *Oncholaimus vulgaris*, from marine mud, has always adhering to its surface, minute particles of sand and Diatomacean.“ Jägerskiöld se sert de cette observation de Bastian pour conclure à l'existence de glandes de la peau chez l'espèce en question. Il cite encore Bastian: — „Some few species too of the Genus Chromadora, from marine mud, have been found enclosed in a tube like that of the *Sabella*, composed of agglutinated sand-particles“ — et conclut: „Wenn diese „sand-particles“ wirklich miteinander zusammengeklebt waren — und daran zu zweifeln wir haben keinen Grund — müssen die Tiere doch Drüsen besitzen, die das Klebmittel liefern, wenn sie nämlich nicht alte verlassene Häuser anderer Tiere in Besitz nehmen, was ja kaum sehr wahrscheinlich ist.“

Nous voyons donc que la question de savoir si la glande ventrale ou les glandes de la peau peuvent remplir la fonction excrétrice est loin d'être résolué. A cet égard, je pencherais plutôt pour l'opinion de Rauther qui considère les glandes en question comme sécrétant le mucus qui sert à agglutiner des particules de sable protégeant la cuticule du ver, comme par exemple *Desmolex* (Steiner 1916) dont la cuticule est toute recouverte de corps étrangers. Il reste donc à expliquer de quelle manière s'effectue l'excrétion chez les Nématodes dépourvus de ces organes excréteurs.

Rauther en se basant sur les résultats, obtenus à l'aide de méthode classique de Kowalewsky, c'est à dire en mettant les Nématodes marins dans une solution de carmin d'indigo ou de carmin ammoniacal, a émis une nouvelle hypothèse d'après laquelle c'est l'oesophage qui serait chargé de l'excrétion. Il s'agirait donc ici de l'excrétion non émonctorielle. Les essais de nutrition avec l'encre de chine et le carmin en poudre n'ont donné à l'auteur aucuns résultats.

Pour comprendre le mode d'excrétion de l'oesophage, il est nécessaire de dire auparavant quelques mots sur l'absorption des matières colorantes par les Nématodes.

Le principal organe de l'absorption de l'eau et des matières dissoutes est selon Rauther la peau; le tube intestinal ne joue dans ce phénomène qu'un rôle tout à fait secondaire. En effet, en ajoutant à l'eau du bleu de méthylène, on verrait en premier lieu se colorer d'une manière intense les minuscules vacuoles de la couche hypodermique. La coloration s'étendrait ensuite rapidement aux cellules grasses de la cavité coelomique. Que l'absorption de la matière colorante s'effectue en effet par la peau, l'expérience le prouverait. Si on étrangle la bouche et l'anus au moyen d'un cheveu de manière à empêcher toute communication avec le milieu extérieur, on voit que rien n'est changé dans l'intensité de l'absorption du colorant dissout: ce dernier pénétrant aussi vite par la peau qu'auparavant.

Si on transporte un Nématode marin (*Enoplus*, *Oncholaimus*, *Cylicolaimus* et *Thoracostoma*) dans la solution de carmin d'indigo dans une goutte d'eau pure, on observe à côté de la coloration pâle des bourrelets latéraux, la coloration bleue ou verte de l'oesophage; ou outre, le plus souvent le colorant se concentre dans la partie antérieure et postérieure de l'intestin moyen. Un examen attentif montre que le colorant se localise sur les parois de l'oesophage, où les amas de pigment sont très nombreux. Ce pigment ne fait jamais défaut à l'oesophage des espèces marines. Ces expériences conduisent Rauther à cette conclusion: „Da sich das Indigkarmin nach allen an anderen Tieren gemachten Erfahrungen, in den Geweben analog den Endprodukten des Plasmaabbaues, der Harnsäure etc., verhält, so liegt es nahe anzunehmen, daß eben diese körnigen Konkrementmassen selbst als Exkrete, als exkretorisches Pigment, aufzufassen sind.“

Il est à remarquer que, d'après les expériences de Guido Schneider (1906) avec la poudre de carmin et le dahlia, ces matières colorantes seraient rejetées par les trois glandes oesophagiennes.

L'absorption de carmin ammoniacal est beaucoup moins énergique et ne fournit aucun renseignement sur l'excrétion.

Ces expériences physiologiques, de même que l'examen des coupes, amenaient Rauther à la conclusion que: „das durch Hautresorption eingeführte Indigkarmin nicht in Drüsen irgendwelcher Art zur Ausscheidung, sondern es sammelt sich einesteils im Sarkoplasma bzw. zwischen den radiären Fibrillen der Schlundmuskulatur, hauptsächlich in den durch die Einlagerung von Pigmentkügelchen bezeichneten Bezirken an, andernteils im vordersten und hintersten Abschnitt des Mitteldarms. Es färben sich im lebenden Tier nie die Kerne, sondern nur vakuoläre oder granuläre Plasmaeinschlüsse. In die Ösophagusmuskulatur gelangt der Farbstoff (ebenso wie die normalen gelösten exkrementellen Stoffe) mit der die basale Fläche der Epithelmuskelzellen umspülenden Leibeshöhlenflüssigkeit. Die Abgabe dieser, mit Ausnahme der als ‚Pigment‘ zurückgehaltenen regressiven Stoffwechselprodukte, erfolgt durch besondere bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden beschaffene ‚Schlundporen‘, die stets in den Ösophagus oder die Mundhöhle münden . . . ‚Durch die Schlundporen gelangt die Flüssigkeit in den Nahrungskanal, wo die in ihr noch enthaltenen nutzbaren Stoffe von den Darmzellen resorbiert (assimiliert) werden; für die ihr beigemengten Exkretstoffe (wie für das sich ihnen ähnlich verhaltende Indigo) kann es zunächst dahingestellt bleiben, ob sie total refüsiert oder ebenfalls resorbiert, aber in Vakuolen abgelagert und aus diesen flüssig oder in Form von Konkrementen ins Darmlumen zurück entleert werden. Die Fortschaffung der im Darm sich ansammelnden Exkrete erfolgt durch den After.“

Une certaine activité excrétrice est attribuée par les auteurs à l'intestin moyen (Schneider 1902, Schimkewitsch 1894, Rauther 1907, Metalnikoff 1897).

Là ne s'arrête pas encore l'énumération des organes pouvant prendre part à l'excrétion. On a trouvé en effet (*Ascaris*, *Sclerostomum*) le long des champs latéraux des formations unicellulaires (cellules étoilées, büschelförmiger Körper) qu'il faut considerer comme „Hilfsapparate der Emunktorien“ (Burian 1913). Les prolongements de ces cellules étoilées possèdent des mouvements amiboïdaux très lents et leur fonction consiste en l'absorption par phagocytose des excreta solides du coelome; ceux-ci après dissolution sont transmis aux tissus des champs latéraux (Burian l. c.).

Nous voyons par ce court résumé que l'état actuel de nos connaissances sur l'excrétion chez les Nématodes libres est tout à fait rudimentaire et surtout que les opinions sont complètement contradictoires.

Technique.

Bien que mes expériences aient porté sur plusieurs genres de Nématodes d'eau douce, principalement du Léman, je laisserai la

plupart de ceux-ci de côté pour ne parler que de l'espèce qui m'a fourni des résultats positifs, c'est à dire *Rhabditis tenuicaudata* n. sp.

Les *Rhabditis* et *Diplogaster* s'obtiennent facilement et en grande quantité par la méthode, indiquée déjà par Schneider (1886) dans sa Monographie. J'humectais avec un peu d'eau de source du fumier, placé à la chaleur au voisinage d'un radiateur; j'y ajoutais un petit morceau de viande, nécessaire, semble-t-il, pour attirer les Nématodes. Certaines espèces, en quelques jours, se développent en une quantité telle qu'il suffit de tremper le morceau de viande dans un verre de montre, renfermant de l'eau, pour obtenir une quantité prodigieuse d'individus. Je sais quelle est l'importance dans toutes les expériences biologiques de la détermination exacte de l'espèce et c'est pourquoi je me permets ici d'en donner la description sommaire.

Rhabditis tenuicaudata n. sp. (Menzel et Stefanski)¹⁾.

La femelle de notre espèce ne se distingue par aucun trait saillant de celle d'autres espèces de *Rhabditis*. La cavité buccale est entourée de six lèvres, portant chacune une petite papille visible seulement à l'immersion. La cavité buccale est typique, c'est à dire cylindrique; elle se termine par deux petits crochets (Fig. 5) et sa longueur atteint à peu près $\frac{1}{10}$ de la longueur de l'oesophage. Ce dernier est musculé et muni de deux bulbes, dont le postérieur porte un fort appareil valvulaire. L'intestin ne présente rien de particulier, sauf que son lumen est élargi dans sa partie antérieure en une vaste cavité. La vulve est située en avant du milieu du corps. La queue est longue et filiforme; elle commence à se rétrécir à peu de distance en arrière de l'anus et est percée en cet endroit par les canaux des glandes excrétrices qu'on pourrait prendre pour des papilles.

C'est la queue du mâle qui fournit les caractères le plus sûrs pour la détermination de l'espèce (Fig. 1 et 4); elle porte une papille au niveau de l'extrémité supérieure de spicule, deux en avant de l'anus et quatre réunies en un seul groupe en arrière de l'anus; on voit en outre au niveau de ce dernier groupe une papille sur chacune des deux lignes latérales. Le spicule est robuste et sa pièce accessoire arquée. Les dimensions varient beaucoup suivant la nourriture. Voici les dimensions moyennes des individus bien nourris:

♀ Long. 1.378 mm $\alpha = 27$; $\beta = 6$; $\gamma = 5$,
 ♂ Long. 1.206 mm $\alpha = 28$; $\beta = 6$; $\gamma = 6$.

1) Mr. le Dr. Menzel, auquel j'ai soumis cette nouvelle espèce m'écrivit qu'il l'a déjà trouvée dans le fumier de cheval. Je le remercie vivement d'avoir bien voulu se charger de cette examen.

Notre espèce se rapproche beaucoup de *Rhabditis paraelongata* Micol. L'arrangement des papilles préanales et la forme de la pièce accessoire, qui est droite chez cette dernière espèce, suffisent cependant pour reconnaître ces deux formes. En revanche l'arrangement des papilles de notre espèce est semblable à celui de *Rh. gracili-cauda* de Man. Chez ce dernier cependant, la bourse s'étend plus loin en avant de l'anus et la queue du mâle se rétrécit plus régulièrement; ces deux espèces diffèrent en outre par la structure de l'oesophage.

L'absorption.

La faculté qu'ont certains Nématodes de vivre dans l'eau distillée pendant quelques jours (3 à 4) m'a permis d'étudier le phénomène d'absorption dans une solution de rouge neutre totalement dissout. On sait, en effet, que ce colorant est précipité plus ou moins vite par les sels basiques de l'eau de source: la formation de cristaux abaisse la proportion de la substance en solution. Du reste, les essais faits avec de l'eau de source ont donné des résultats presque identiques.

Pour l'expérience faite sur *Rhabditis tenuicaudata*, 3 gouttes de rouge neutre (1 : 2000) ont été ajoutées à 7 cm³ d'eau distillée.

La coloration commence toujours par la cavité buccale et non pas par la cuticule. La vitesse de pénétration du colorant varie un peu suivant les individus. En général, après 10 minutes la région oesophagienne devient rose-brique; la coloration est diffuse. Un peu plus tard, quelques granulations en dehors de l'oesophage se colorent; le contenu de tout le lumen intestinal devient violet. On y distingue des gouttes et des granules (probablement les restes de la nourriture), également colorés. Une heure après, les granules des cellules épithéliales de l'intestin commencent à se colorer et dans l'espace de 3 heures environ ils sont tous colorés. Ce n'est que plusieurs heures après que le colorant pénètre dans le coelome et arrive jusqu'à l'hypoderme en colorant des granules (noyaux de syncytium?) et de petites vacuoles.

Les expériences faites sur d'autres *Rhabditis*, sur *Diplogaster rivalis*, *Trilobus gracilis*, *Cylindrolaimus aberrans*, *Ironus ignarus*, *Plectus parvus* et *Dorylaimus stagnalis* m'ont toutes donné les mêmes résultats, c'est à dire que la coloration commence toujours par la bouche et non pas par la cuticule. La vitesse de la pénétration du colorant varie beaucoup suivant les espèces. Chose curieuse, c'est *Dorylaimus stagnalis* qui absorbe le colorant le plus lentement. Je suis porté à croire que l'absorption de rouge neutre et de la substance dissoute en général, est en rapport d'une part avec la structure de la bouche, et d'autre part, avec la force de succion. On sait, en effet, que l'oesophage des Nématodes peut agir comme

une pompe aspirante; la structure de ce dernier étant différente chez les diverses espèces, sa force doit varier nécessairement. Si on observe, en effet, *Rhabditis tenuicaudata* ou d'autres *Rhabditis* dans une solution de peptones, par exemple, on assiste à des mouvements très énergiques de l'appareil valvulaire du bulbe oesophagien et, si le contenu de lumen est coloré, on constate très bien la succion. Par leurs mouvements les lèvres jouent aussi dans cette succion un rôle actif. Je n'insiste pas maintenant sur le mécanisme de la succion, espérant y revenir prochainement dans un travail sur la nutrition. C'est ce qui explique pourquoi *Dorylaimus stagnalis*, dont la cavité buccale est remplacée par le stylet avec un fin orifice et dont l'oesophage est dépourvu de l'appareil valvulaire, n'aspire pas le colorant d'une manière si énergique.

On voit que je suis en contradiction avec l'hypothèse de Rauter (l. c.) qui veut que la peau soit le principal organe de l'absorption. Je n'ai pas eu l'occasion de faire des expériences avec les Nématodes marins et il se peut très bien que ces phénomènes se passent autrement chez ces derniers. On sait, en effet, que les conditions osmotiques dans l'eau de mer peuvent avoir une grande influence sur l'absorption et l'excrétion chez les animaux. Cette hypothèse impliquerait alors comme conséquence cette seconde hypothèse que les Nématodes marins se nourrissent principalement de la matière organique dissoute dans l'eau, ce qui est loin d'être prouvé. En ce qui concerne les Nématodes d'eau douce, je crois qu'il n'en est rien et sans entrer dans les détails il me suffira de faire remarquer que chez *Monohystera dubia* j'ai pu compté une soixantaine de Diatomées dans l'intestin. Dans l'intestin de *Trilobus gracilis* des Flagellés non plus ne sont pas rares (voir à ce sujet Cobb 1914).

J'ai tenu aussi à contrôler l'absorption du rouge neutre de la manière suivante. On sait qu'en faisant agir l'ammoniaque sur la solution de rouge neutre on obtient la base libre de ce colorant complètement insoluble dans l'eau. On obtient ainsi, en desséchant le précipité une masse cristalline rouge-brique (Przesmycki 1915). Les animaux sur lesquels ont porté les expériences de Przesmycki mis au contact avec les cristaux en question, se colorent aussi vite et de la même manière que par la solution de ce colorant, ce qui fait supposer un rôle actif joué dans ce phénomène par les cellules vivantes. Il n'en est rien avec les Nématodes. Ces derniers laissés en contact avec ces cristaux, réunis en masse compacte, ne se colorent pas. Ce n'est que la troisième journée que l'on constate une légère coloration dans l'intestin, due probablement aux particules de la base avalées par l'animal. La couche hypodermique ne prend donc pas une part active dans l'absorption.

Le bleu de méthylène pénètre dans l'animal par la même voie que le rouge neutre.

Ce qui prouve encore que la bouche n'est pas un organe secondaire pour l'absorption, c'est la rapidité avec laquelle le carmin en poudre y est absorbé. Un quart d'heure suffit souvent pour que le lumen intestinal soit rempli de poudre de carmin. L'hypothèse de l'absorption par la peau doit être dans ce cas complètement écartée.

En résumé, nous croyons que la bouche, tout au moins pour les Nématodes de la terre humide et d'eau douce, non seulement ne constitue pas un organe secondaire d'absorption mais peut être, au contraire, en est-elle l'organe principal.

Aussi la direction de la diffusion du colorant ou des matières alimentaires se fait-elle dans un sens contraire à ce que Rauther a supposé.

Excrétion.

Mettons *Rhabditis tenuicaudata* dans une solution de carmin d'indigo et voyons comment ce dernier est évacué de l'animal.

Comme le rouge neutre, le carmin d'indigo pénètre par la bouche. Le colorant semble être inoffensif pour l'animal et les Nématodes peuvent séjourner quelques jours dans la solution assez concentrée sans périr. Il vaut mieux du reste employer une forte concentration (bleu très foncé), l'absorption se fait alors plus vite et les résultats sont plus nets.

De la cavité buccale le colorant se répand dans le lumen de l'oesophage et de là une partie pénètre dans ses parois musculueuses. Je n'ai pas jusqu'à présent réussi à faire des coupes de ces petits animaux, difficiles à préparer, c'est pourquoi il m'est impossible de dire dans quels éléments de l'oesophage le colorant se concentre. Il est probable que le sarcoplasme constitue un lieu d'absorption. Le carmin d'indigo y est déposé en taches de forme irrégulière; on les trouve surtout en grande quantité dans les deux bulbes. Jamais je n'ai constaté le colorant se précipitant en cristaux ou en grains; il formait toujours ces taches bleues à contour irrégulier.

Le lumen de l'intestin est rarement coloré; si on fournit cependant à l'animal une solution saturée, on trouve le lumen intestinal bourré de cristaux de carmin d'indigo qui peuvent virer du bleu au violet²⁾. Dans le cas où l'intestin est rempli de carmin d'indigo, on peut assister à l'évacuation de cette matière par l'anus. Mais si la concentration est moindre le carmin d'indigo est évacué en outre par une autre voie.

2) Il est intéressant de constater que cette réaction peut avoir lieu même dans la cavité buccale, c'est ainsi que j'ai trouvé le contenu du stylet de *Dorylaimus stagnalis* coloré en violet. La réaction acide serait donc propre à tout le tractus intestinal. Des recherches s'imposent pour reconnaître si cette réaction est constante ou si elle est seulement déterminée par les différents stades de la digestion.

On se souvient des deux papilles, situées sur la queue, à l'endroit où cette dernière se rétrécit un peu. Ces papilles auxquelles je n'attribuais d'abord aucune signification spéciale, en ont pris une, lorsque j'ai mis *Rhabditis tenuicaudata* dans la solution concentrée de carmin d'indigo. J'ai remarqué en effet dans cette région deux masses bleues. Un examen attentif m'a révélé l'existence de deux glandes excrétrices, absorbant avidement le carmin d'indigo. Chaque glande de forme plus au moins sphérique (Fig. 2 e) est munie d'un canal chitineux d'un diamètre très petit. Le diamètre de la glande est $7,2 \mu$ et la longueur du canal est $7,2-9 \mu$. Si on examine l'animal par la face ventrale les deux glandes se présentent avec une forme plus ou moins ovale et se rapprochent de la ligne médio-ventrale. Leur contenu est finement granuleux et non vacuolisé; la cellule est limitée par une mince membrane propre, distincte. Je n'ai pas pu observer le noyau. Les deux canaux se recourbent vers les lignes latérales et y débouchent en perçant la cuticule par un fin pore. Ce dernier se voit surtout nettement lorsqu'on examine l'animal latéralement (Fig. 3 e). On voit alors que la forme de la glande est plus arrondie et elle est échancrée à l'endroit d'où part le canal chitineux. Ce dernier s'est probablement formé, comme c'est le cas pour les Nématodes parasites, par invagination de la cuticule. Sans l'aide du carmin d'indigo, il est assez difficile de trouver ces glandes vu leur réfringence égale à celle des tissus environants. Une fois averti, on les retrouve cependant plus facilement. Il était alors intéressant de les chercher chez les mâles. Chez ces derniers, elles sont situées dans la partie inférieure de la bourse copulatrice et leurs canaux débouchent juste à l'endroit où la queue filiforme sort de la bourse (Fig. 4 e).

Les deux glandes excrétrices remplissent admirablement la fonction d'épuration de l'organisme du carmin d'indigo et par extension naturellement de l'urée³⁾. Lorsque la solution est très concentrée, les glandes s'en chargent énormément au point qu'on ne voit plus le plasma. Elles sont alors insuffisantes et le carmin d'indigo est alors éliminé par l'anus et, en outre, par les organes dont nous parlerons plus loin. Les glandes elles-mêmes sont colorées en bleu très foncé et le colorant peut alors se précipiter sous forme d'aiguilles; les gouttes excrétées sont en revanche teintées en vert pâle (réaction alcaline).

En nourrissant notre Nématode avec le carmin en poudre, le carmin ammoniacal ou le carmin d'indigo, j'ai toujours remarqué deux taches ovales rouges ou bleues des deux côtés de la cavité buccale (Fig. 5 b). Et c'est seulement dans de bonnes conditions que j'ai pu me rendre compte qu'il s'agissait ici de deux glandes plus grandes

3) La fuchsine acide est également expulsée par ces glandes.

que celles que je viens de décrire. Ces deux glandes (Fig. 5 b) sont ovales et plus allongées (13μ) mais leur structure est la même que celle que j'ai décrite. Elles sont munies chacune d'un canal de 7μ de long., débouchant dans les lèvres à côté des papilles buccales. Leur forme varie un peu suivant leur activité. L'extrémité du canal, de même que la partie de la lèvre qui l'environne, est teintée en vert par le carmin d'indigo (réaction alcaline) comme c'était le cas pour les glandes situées dans la région de la queue. Contrairement à ce que l'on constate chez ces dernières, qui sont indigophiles, les glandes céphaliques sont indigo — et carminophiles. A remarquer que le carmin en poudre est aussi excrété par ces glandes. Le carmin en poudre est absorbé facilement par notre Nématode. Souvent au bout de peu de temps déjà le lumen du tube digestif en est rempli. Rarement le carmin y reste en grains épars et le plus souvent ces derniers s'entassent en formant de gros paquets, sorte de bols alimentaires, dilatant le lumen, s'entourant d'une sorte de mucilage. Par les contractions de l'animal, la plus grande partie du carmin est évacuée par l'anus. Mais si on le laisse quelques jours dans la goutte d'eau contenant le carmin, on voit que ce dernier pénètre dans les parois musculuses de l'oesophage. Il n'y a pas de règle générale quant à l'endroit de l'oesophage où les grains de carmin s'accumulent. Tantôt on les voit dans la portion musculuse de l'oesophage — entre la cavité buccale et le bulbe moyen — tantôt entre ce dernier et le bulbe postérieur. Les grains sont alors rangés dans ce dernier cas suivant une ligne (Fig. 7 g). Mais ce sont surtout les deux bulbes et spécialement le postérieur qui constituent le siège de l'accumulation. Les grains de carmin s'y amassent en abondance entre les fibres. En outre, on voit souvent des vacuoles colorées en rouge et contenant les grains de carmin. Ces vacuoles peuvent souvent être constatées dans le bulbe postérieur de l'oesophage, lorsque les Nématodes séjournent dans la solution de peptones et même dans l'eau pure.

Le carmin passe cependant de l'oesophage dans la cavité du corps. De quelle façon, nous en parlerons plus tard, bornons nous pour le moment aux faits. Souvent après un séjour de 3 à 4 jours dans l'eau pure contenant du carmin en poudre, on voit apparaître chez *Rhabditis* un peu au-dessus de bulbe moyen une cellule ovale, pointue à ses deux extrémités, contenant quelques grains de carmin; une autre cellule identique contenant également du carmin apparaît à côté du bulbe terminal (Fig. 5 et 7 a). Sans l'aide du carmin, je n'ai pu les observer qu'une seule fois; la cellule supérieure contenait alors trois vacuoles minuscules. Malgré une observation attentive et prolongée, il m'a été malheureusement impossible de voir ce qu'elles deviennent.

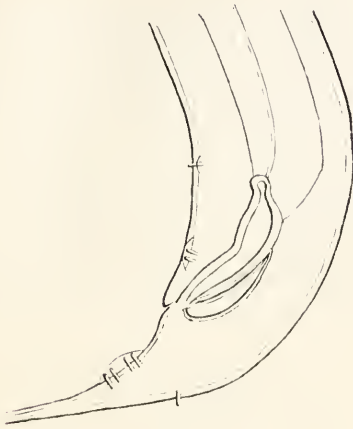


Fig. 1.

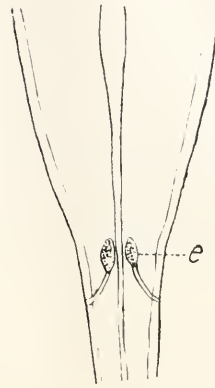


Fig. 2.

Fig. 1. *Rhabditis tenuicaudata* n. sp. Queue du mâle. Ch. cl. IV/9 Reichert. Réduit d'un tiers.

Fig. 2. Queue de la femelle vue par le face ventrale; *e* -- deux glandes excrétrices avec leurs canaux. Ch. cl. IV/immersion $\frac{1}{12}$ Zeiß.

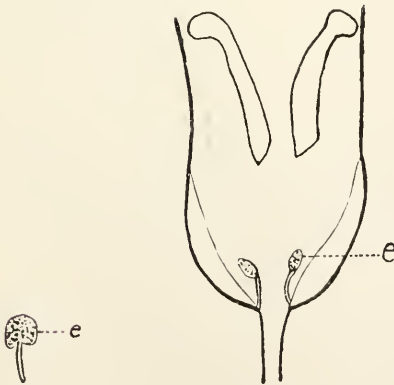


Fig. 3.

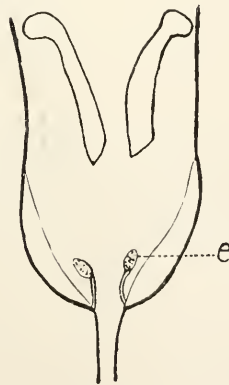


Fig. 4.

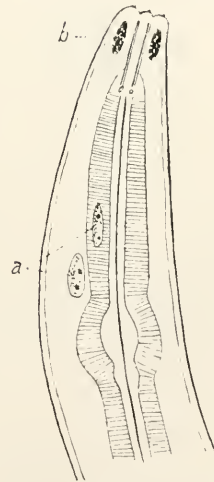


Fig. 5.

Fig. 3. Glande excrétrice vue latéralement(*e*) avec son canal et pore. Ch. cl. IV/immersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 4. Queue du mâle; *e* -- glandes excrétrices, débouchant à l'endroit où la queue sort de la bourse copulatrice. Ch. cl. IV/immersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 5. Animal nourri de carmin en poudre; *b* -- deux taches ovales rouges, formées de grains de carmin; *a* -- deux cellules ovales avec des grains de carmin. Ch. cl. IV/immersion $\frac{1}{12}$; réduit d'un tiers.

Dans le coelome, entre l'oesophage et l'anse que fait l'ovaire ou le testicule (le mâle est plus propice à l'observation), se trouvent deux cellules flottantes, sphériques, de diamètre variant entre 8—15 μ . Ces cellules, ordinairement fortement vacuolisées, renferment un noyau central (3 μ) qui ne se laisse que difficilement distinguer. Généralement à côté de deux ou trois grandes vacuoles, se trouvent encore des nombreuses petites vacuoles. Une troisième cellule, identique, mais généralement plus grande (jusqu'à 18 μ) se trouve à l'endroit où l'anse de la glande génitale se termine, et une quatrième au commencement du tiers postérieur du corps de

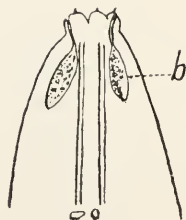


Fig. 6.

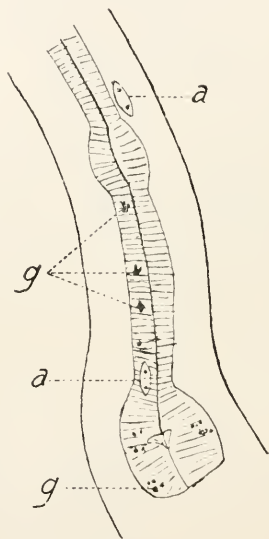


Fig. 7.

Fig. 6. Partie antérieure de l'animal; *b* — glande débouchant à côté d'une papille buccale. Ch. cl. IV/immersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 7. Région oesophagienne d'un animal nourri de carmin en poudre; *a* — cellules ovalaires; *g* — grains de carmin. IV/9 R.

l'animal. Leur position est constante bien qu'on ne voie pas des fibres conjonctives les rattachant aux parois du corps ou de l'intestin. Une compression, résultant des mouvements du Nématode, est exercée par l'intestin sur les cellules en question; de ce fait, celles-ci peuvent changer plus ou moins leur forme.

Chez le *Rhabditis* provenant du fumier mais non encore déterminé, les quatre cellules décrites ci-dessus présentent absolument la même forme, mais elles ont ceci de particulier qu'elles sont colorées en jaune-verdâtre.

J'ai toujours soupçonné que ces cellules ont la valeur des athrocytes, mais jamais je n'ai remarqué à leur intérieur l'accumu-

lation du colorant. Ce n'est qu'une fois, en examinant le mâle d'un *Rhabditis* qui m'est inconnu et qui se trouvait parmi les *Rhabditis tenuicaudata*, que j'ai vu nettement ces quatre cellules remplies des grains bien distincts (Fig. 8 v). Je ne perds pas l'espoir de retrouver l'espèce en question.

Le carmin en poudre peut en outre être absorbé, probablement d'une manière tout à fait accidentelle, par les glandes anales. Il m'est arrivé, en effet, de le trouver en paquet une seule fois dans une de ces glandes, près de noyau.

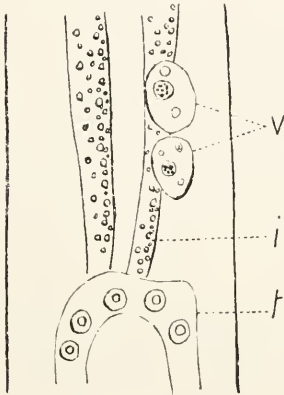


Fig. 8.

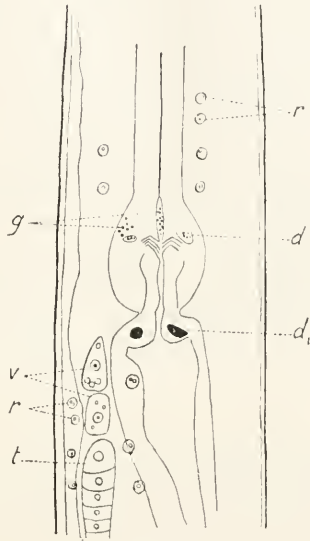


Fig. 9.

Fig. 8. Partie moyenne d'un individu nourri de carmin en poudre; *v* — cellules dans les vacuoles desquelles se trouvent les grains du carmin; *i* — intestin; *t* — testicule. Ch. cl. IV/immersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 9. Région oesophagienne d'un animal nourri avec le carmin ammoniacal; *g* — cristaux de carmin ammoniacal; *v* — deux cellules vacuolisées avec le noyau; *d* — vacuole avec des cristaux de carmin ammoniacal; *d*₁ — vacuole colorée par le carmin ammoniacal; *t* — testicule. Ch. cl. IV/immersion $\frac{1}{12}$; réduit d'un tiers.

Passons aux résultats que nous avons obtenus avec le carmin ammoniacal. Il est évident que ce dernier colorant passe comme les précédents par la bouche et non pas par la peau. Cependant les Nématodes l'absorbent en quantité moindre que les deux autres. En général on ne le rencontre pas en dehors de la cavité de l'intestin moyen. D'autre fois, le carmin ammoniacal se répand dans le bulbe oesophagien postérieur et s'y concentre en vacuoles et en grains (Fig. 9 g et d). J'ai souvent observé aussi la coloration des deux vacuoles qu'on trouve quelquefois dans les deux premières cellules de l'intestin moyen (Fig. 9 v). On remarque en outre que

dans la cavité du corps, entre l'intestin et les parois du corps, de nombreuses petites cellules apparaissent, colorées également en rouge par le carmin ammoniacal. Ces cellules (Fig. 9r), examinées à l'immersion sont sphériques et contiennent une ou deux vacuoles minuscules; leurs cytoplasme est granuleux. Ces cellules sont très nombreuses et disposées irrégulièrement dans tout le coelome.

Le *Diplogaster rivalis* Leydig se comporte autrement vis-à-vis des colorants. Le carmin d'indigo et le carmin ammoniacal sont facilement absorbés. Ces deux colorants se déposent dans l'oesophage: le premier sous la forme de taches irrégulières dans la partie postérieure de l'oesophage, tandis que l'autre se concentre de préférence dans le bulbe moyen sous la forme de cristaux. Rien en dehors de l'oesophage ne se colore. Chose curieuse, le canal excréteur facile à observer chez cette espèce, ne se colore ni par le carmin d'indigo ni par le carmin ammoniacal. Rempli-t-il donc vraiment le rôle d'un organe excréteur?

Mes observations sur les autres Nématodes libres sont encore trop incomplètes pour que je m'y attarde. Notons cependant que chez *Dorylaimus stagnalis* le carmin d'indigo se concentre sous forme de vacuoles dans les champs latéraux. Comment en est-il évacué, je ne suis pas encore en mesure de le dire.

Conclusions.

Il me semble établi que, au moins en ce qui concerne les Nématodes libres non marins, l'organe principal de l'absorption est la cavité buccale et non pas la peau. Malgré les expériences de Rauther des doutes sont même permis en ce qui concerne les Nématodes marins. L'hypothèse de l'absorption par la peau en impliquerait une autre, celle de Pütter, d'après laquelle la principale source de nourriture des animaux aquatiques serait la substance organique dissoute dans l'eau. On sait que les travaux de Lohmann (1909, voir aussi Biedermann 1913) sont en désaccord avec les données de Pütter. D'autre part, l'expérience de Rauther qui paraît concluante au premier abord peut également soulever des objections. Il est possible, en effet, que l'étranglement de la bouche et de l'anus du Nématode ne soit pas suffisant pour fermer complètement ces orifices. Un cheveu, à cause de son élasticité, peut facilement se dénouer lorsqu'il enserre un corps élastique tel que le Nématode et laisser ainsi un orifice permettant la pénétration du colorant.

Mes expériences semblent démontrer l'existence chez *Rhabditis tenuicaudata* de trois modes d'excrétion: émonctorielle, athrocytaire et excrétophore.

Les émonctoires sont représentés ici par les deux paires de protonéphridies, leur valeur physiologique étant cependant diffé-

rente. Il me semble intéressant d'attirer l'attention sur le fait que, chez les Nématodes, un organe excréteur, représenté par deux glandes distinctes, débouchant chacune à part dans les deux champs latéraux, est signalé pour la première fois. Les analogies avec les autres organes excréteurs sont difficiles à établir, par la raison qu'il n'est pas prouvé que les „Hautdrüsen“ de Jägerskiöld ou la glande ventrale soient de véritables organes excréteurs. Il y a même des raisons de croire le contraire.

Une question qui pour moi reste obscure c'est la signification des athrocytes chez notre Nématode. En effet, les cellules ovalaires que j'ai signalées dans les environs de l'oesophage, tantôt à côté de bulbe postérieur, tantôt au-dessus de bulbe moyen, n'apparaissent, sauf dans une seule observation, que lorsqu'elles sont chargées de grains de carmin (le carmin ammoniacal n'est jamais absorbé par ces cellules). Il est possible que la méthode des coupes, sans autre artifice, aurait pu révéler leur existence constante, mais l'irrégularité de leur apparition (il peut y en avoir tantôt deux, tantôt trois, seulement au-dessus de bulbe moyen ou bien à côté de bulbe postérieur) pourrait s'expliquer aussi par leur faculté de migration, quoique je n'aie jamais pu observer des pseudopodes ni des mouvements. En acceptant cette dernière éventualité, je serais porté à croire qu'elles déposent leur contenu dans les glandes excrétrices des lèvres.

Les quatre cellules vacuolisées, situées dans le coelome n'ont probablement pas la même valeur athrocytaire chez toutes les espèces de *Rhabditis*. Ainsi celle de *Rhabditis tenuicaudata* n'absorbent jamais le carmin, tandis que celles de *Rhabditis sp.?* l'absorbent énergiquement.

En ce qui concerne les petites cellules sphériques, disseminées dans le coelome, il est à remarquer qu'elles n'absorbent que le carmin ammoniacal, mais qu'elles ne le reprécipitent pas en cristaux, le laissant en solution. L'examen de la Fig. A. du travail de Schimkewitsch (1899), sur les cellules spéciales du coelome des Nématodes me fait supposer que les cellules en question pourraient être assimilées aux miennes. Elles ne sont cependant pas disposées aussi symétriquement que le décrit cet auteur pour *Oncholaimus (?) sp.* et, d'autre part, le bleu de méthylène ne les colore pas. Je crois néanmoins qu'elles remplissent la même „blut-reinigende Funktion“ que les cellules de Schimkewitsch. L'absorption du carmin ammoniacal le prouve. Ces trois catégories d'athrocytes sont carminophiles, trait qui les réunit physiologiquement.

Il est plus difficile de reconnaître quelle est la valeur de l'oesophage au point de vue de l'excrétion. C'est un excrétophore, si on emploie cette expression dans le sens de tissus absorbants les excréta du

liquide coelomique, lymphé ou sang, et les accumulant provisoirement sous forme de vacuoles où d'amas de cristaux. Sur ce point, je ne peux que confirmer l'opinion de Rauther (l. c.) qui attribue une grande importance excrétrice à cet organe chez les Nématodes libres. Je peux même ajouter que le carmin en poudre et le carmin ammoniacal qui n'ont pas donné de résultats à Rauther, sont vivement absorbés, surtout le premier, et retenus sous forme de grains et de vacuoles. Le Nématode, mis dans une solution concentrée de carmin d'indigo, montre après un certain temps les parois de son oesophage fortement chargées de cette matière; cette dernière n'est cependant pas concentrée dans les vacuoles, mais se trouve à l'état diffus. On se souvient que les mêmes résultats ont été obtenus chez *Diplogaster rivalis*. Chez *Rhabditis*, l'oesophage coloré par le rouge neutre se débarrasse de cette substance au bout d'un jour, même lorsque l'animal séjourne dans le colorant. Le fait que chez les *Cylicolaimus aberrans* Micol. que nous avons observés et qui proviennent du lac de Genève, l'oesophage est pigmenté en jaune-verdâtre, le reste du tube digestif étant incolore, me paraît également significatif.

Sur un point cependant, mon opinion diverge de celle de Rauther. Puisque cet auteur attribue à la peau la principale fonction dans l'absorption de l'eau et de la matière dissoute, il en conclut que l'oesophage retire ces matières directement du liquide coelomique sans qu'elles aient préalablement passé par les cellules intestinales. Or l'expérience avec le carmin en poudre suffit déjà à elle seule à réfuter cette opinion. Celui-ci est rapidement précipité entre les fibres de l'oesophage et il est inconcevable de supposer qu'il a traversé la cuticule.

Voici donc comme je me représente provisoirement le fonctionnement de cet organe.

Lorsqu'il s'agit d'une substance solide, du carmin en poudre par exemple, celle-ci, introduite par la bouche, traverse l'oesophage où elle peut déjà être en partie dissoute (réaction acide dans l'expérience avec le carmin d'indigo). La partie dissoute peut traverser alors la cuticule dont l'oesophage est tapissé, peut-être par les pores (?) signalés par Rauther, et le colorant est alors reprécipité ou dans les vacuoles que j'ai vues souvent en effet colorées en rouge ou entre les fibres musculaires. L'autre partie est dissoute dans le lumen intestinal et, traversant les cellules épithéliales, elle se dépose dans les athrocytes, c'est à dire, les quatre cellules dans le coelome, entre l'oesophage et le rectum et les cellules ovalaires de la région de l'oesophage.

Exceptionnellement le carmin peut être reprécipité, comme nous l'avons vu dans les glandes anales, ce qui ne doit pas nous

étonner outre mesure, toutes les glandes sécrétrices pouvant jouer dans certaines conditions le rôle des glandes excrétrices.

Evidemment la plus grande partie de la masse du carmin est expulsée directement par l'anus; le mécanisme de cette évacuation se laisse très bien observer.

Pour les substances solubles, cela se passe de manière analogue. Le sort du carmin ammoniacal, qui se comporte, ainsi qu'on sait, comme l'eau et les sels facilement solubles, se distingue ici aisément de celui du carmin d'indigo qui correspond, lui, à l'urée et aux urates. Le premier ne se distingue du carmin en poudre que par son affinité pour les petites cellules dispersées dans le coelome et sa non — affinité pour les cellules ovalaires et les quatre cellules vacuolisées. Le carmin d'indigo est au contraire expulsé principalement par la voie émonctorielle, c'est à dire par les deux glandes se trouvant dans la queue de *Rhabditis*.

Dans l'expulsion de ces trois colorants prennent part en outre deux organes: l'oesophage et les deux glandes débouchant dans les lèvres. L'oesophage agit probablement seul chez les Nématodes dépourvus des émonctoires et des athrocytes.

Bibliographie.

1865. Bastian, H. Charlton, Monograph on the Anguillulidae etc. Trans. Linn. Soc. London. Vol. 25.
1910. Biedermann, Die Aufnahme, Verbreitung und Assimilation der Nahrung. Handb. d. vergl. Physiol. Bd. II. Vermes.
1913. Burian, Die Excrétion. Handb. d. vergl. Physiol. Bd. II. Vermes.
1914. Cobb, N. A., Nematodes and their relationships. From Yearbook of Department of Agriculture.
1901. Jägerskiöld, Weitere Beiträge z. Kenntnis der Nematoden. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. Vol. 35.
1909. Lohmann, H., Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütter's Untersuchungen hierüber. Int. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr. 2, 10—30.
1886. de Man, J. G., Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordsee-Nematoden. Leipzig.
1897. Metalnicoff, S., Über die Exkretionsorgane von *Ascaris megalocephala* (en russe). Bull. de l'Acad. Imper. des Sc. de St. Petersbourg, Ser. 5, T. 7.
1915. Przesmycki, A. M., Sur la coloration vitale du noyau. Comptes rendus Soc. Biol. T. LXXVIII.
1894. Schimkewitsch, Besondere Zellen in der Leibeshöhle der Nematoden. Biol. Centralbl. vol. 19.
1886. Schneider, A., Monographie der Nematoden. Berlin.
1906. Schneider, G., Beitrag zur Kenntnis der im Uferschlamm des finnischen Meeresbusens freilebenden Nematoden. Acta Soc. Fauna Flora Faunica vol. 27, Nr. 7.
1916. Steiner, G., Neue und wenig bekannte Nematoden von der Westküste Afrikas. Zool. Anz. Bd. XLVII.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Stefanski Witold

Artikel/Article: [Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Nématodes libres. 294-311](#)