

Wetenschappelijk onderzoek
Belgische Staatelijke Wetenschappelijke Research
Rue de la Gethse 69
Bruxelles - Belgium - Tel. 059/60 37 13

Rocoff 8-VI-78.

[Signature]

2089

148762

QUELQUES REMARQUES SUR LE TÉGUMENT
DES TRÉMATODES DIGÉNÉTIQUES

QUELQUES REMARQUES SUR LE TÉGUMENT DES TRÉMATODES DIGÉNÉTIQUES

PAR

Marcel PRENANT

Il est bien établi, depuis fort longtemps, que le tégument des Trématodes adultes a une structure très aberrante : on n'y trouve pas d'épiderme ⁽¹⁾, et la couche la plus externe du corps, anhiste (bien qu'exceptionnellement on y ait, semble-t-il, rencontré quelques noyaux), reste énigmatique par son origine et ses homologues. Parmi les hypothèses qui ont été émises à son sujet, nous ne devons pas en retenir moins de cinq, comme pouvant renfermer une part de la vérité, ou devant, en tous cas, être discutée.

⁽¹⁾ Je ne cite que pour mémoire les opinions complètement abandonnées de LAURER, pour qui le tégument est un épiderme vrai, et de LEUCKART, de SOMMER et de JOURDAN, d'après qui un épiderme lui est sous-jacent.

1° Pour les uns (WAGENER, MONTICELLI, GOTO) cette couche est considérée comme l'épiderme lui-même, dégénéré et devenu anhiste en général, mais pouvant encore contenir des noyaux.

2° Par d'autres (SCHNEIDER, MINOT, KERBERT) elle est regardée comme une membrane basale, l'épiderme lui-même ayant bien existé, mais s'étant exfolié.

3° Pour d'autres encore (BLOCHMANN, MACLAREN, HEIN) le tégument est une cuticule, et les cellules épidermiques subsistent bien, mais sont enfoncées en profondeur, au-dessous de la couche musculaire tégumentaire, où elles constituent les « cellules sous-cuticulaires » ou « cellules sous-musculaires » des auteurs. L'opinion de ZIEGLER et de ROEWER est à peu près identique, mais ils n'admettent la migration de cellules en profondeur que pour une partie de l'épiderme, le reste de celui-ci dégénérant certainement en place et s'exfoliant finalement.

4° Dans la quatrième hypothèse (BRANDES, TENNENT) les « cellules sous-musculaires » ne sont pas des cellules ectodermiques, mais sont des cellules du parenchyme modifiées; elles jouent d'ailleurs le même rôle que dans l'hypothèse précédente; quant à l'épiderme, il a disparu.

5° Enfin LOOSS, BRAUN, PRATT, CERFONTAINE considèrent les cellules sous-cuticulaires comme des éléments de parenchyme, sans rapport avec la couche anhiste; cette dernière n'est pas autre chose qu'un produit de métamorphose et de sécrétion du parenchyme banal; l'épiderme a disparu. Cette opinion est encore celle de PRATT dans la revue d'ensemble la plus récente qui ait paru sur cette question.

En somme, tous les auteurs sont d'accord pour admettre que la très jeune cercaire est recouverte d'un épiderme nucléé, très aplati, semblable à celui des embryons de Triclades, mais à partir de là les divergences sont profondes.

J'ai pu faire, tant sur quelques Trématodes adultes qu'au cours du développement de plusieurs cercaires, des observations encore incomplètes, mais qui contribuent à la solution du problème.

Chez *Cercaria patellæ* M. Lebour, l'épiderme de la très jeune cercaire dégénère sur place (fig. 1). Dès le début formé de cellules très aplaties, il s'aplatit encore, sans doute par étire-

ment, quand le volume de l'animal s'accroît par apparition de la substance interstitielle dans le parenchyme. Les noyaux, eux aussi, sont très aplatis de ce fait, et peut-être faut-il voir là la cause qui les amène à se pulvériser progressivement, en quelque sorte, en granulations chromatiques sphériques qui se

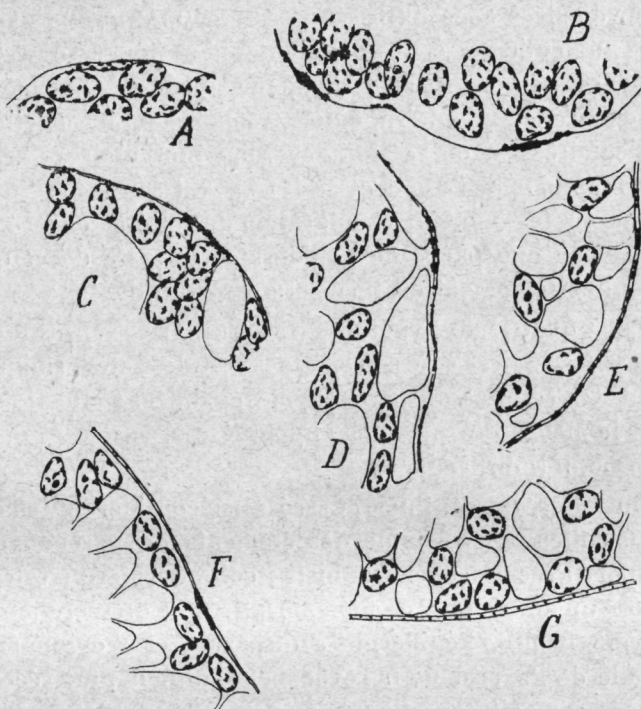


FIG. 1. — *Cercaria patellae*. Flemming. Safranine-vert lumière. $\times 1500$. Stades successifs de la métamorphose épithéliale et de la pulvérisation nucléaire, de l'épithélium normal (A) à la pellicule anhiste commençant à se délaminer (G).

répartissent dans tout l'épiderme, de façon parfois extrêmement régulière. Ces granulations finissent par disparaître, tout au moins dans les régions qui ne présenteront pas d'écailles.

A la fin de cette première phase le revêtement du corps est une mince pellicule qui, bien que provenant d'une métamorphose épidermique, présente à peu près les réactions chromatiques de la substance conjonctive, si bien que le corps semble complètement dépourvu de tégument. Dans une seconde phase cette pellicule se délamine, en quelque sorte, et les deux lames

s'écartent l'une de l'autre, sans cesser de rester unies par des tractus assez régulièrement disposés; entre elles se creusent donc des espaces vraisemblablement remplis de liquide (fig. 2).

Pendant ce temps le parenchyme a commencé à se différencier. Il y est apparu, en effet, deux sortes de cellules glandulai-

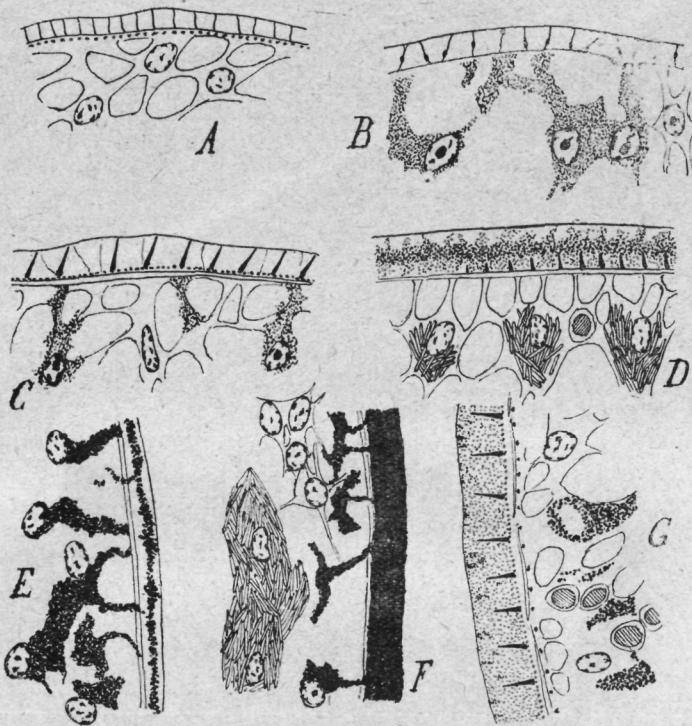


FIG. 2. — *Cercaria patellae*. $\times 1500$. Stades ultérieurs de la formation du tégument. Les figures A, B, C, D, G obtenues après Flemming et coloration à la safranine-vert lumière; les figures E et F après Bouin et May-Grünwald. En B, C, D, G, plusieurs stades de formation des écailles. En A, B, C, délamination progressive du tégument. En B, C, apparition des cellules sous-musculaires. En D, E, F, G, passage de leur contenu dans le tégument. En D, F, on voit des cellules à bâtonnets.

res (fig. 2). Les unes sont les glandes à bâtonnets, connues depuis longtemps, et que leur contenu, par tous ses caractères, rapproche étroitement des glandes à rhabdites des Turbellariés, comme je l'ai fait voir précédemment; elles n'ont pas d'intérêt pour la question actuelle. Les autres, qui ressemblent beaucoup aux éléments du parenchyme banal, ont un contenu

finement granuleux, très basophile, que la fixation de Bouin altère quelque peu, en lui donnant un aspect de mucus coagulé ; comme le mucus, ce contenu se colore d'ailleurs quelque peu métachromatiquement par le bleu de méthylène, mais il diffère du mucus en ce qu'il ne prend ni le vert-lumière ni le mucicarmin, et ne se teint pas métachromatiquement par la safranine. Ces éléments glandulaires présentent de nombreux prolongements allongés vers la surface, et, par leur aspect aussi bien que par leur situation au-dessous des couches musculaires qui viennent d'apparaître, ils se rapprochent beaucoup des cellules sous-musculaires des Trématodes adultes.

Dans une troisième phase, ces éléments vont intervenir (fig. 2), et injecter en quelque sorte leur contenu entre les deux lames de l'ancien épiderme. La cavité comprise entre ces deux lames se trouve remplie, très brusquement, de granulations basophiles, d'abord plus ou moins groupées en amas, mais qui finissent par s'y distribuer régulièrement. Après fixation de Bouin ces granulations confluent, et après coloration au bleu de méthylène elles se teignent intensément et métachromatiquement, si bien que sur les coupes ainsi obtenues le tégument forme une large bande bleu violacé. En même temps les cellules glandulaires sous-musculaires se vident, puis disparaissent complètement. On ne trouve d'ailleurs pas trace de leur contenu dans la cavité du sporocyste, au dehors des cercaires. Il est donc certain que le contenu des cellules sous-musculaires passe bien dans le tégument et contribue à le constituer, tel qu'il est chez la cercaire au terme de son développement.

Sur l'origine des écailles mes renseignements sont bien moins précis. Il est certain qu'elles apparaissent comme de petits corps basophiles, régulièrement espacés dans certaines parties du tégument, lorsque l'épiderme vient de dégénérer et qu'il n'est pas encore délaminé. La petitesse des images empêche de dire si elles sont en rapport génétique avec les débris provenant de la dégénérescence nucléaire. Elles grossissent ensuite *in situ*, en prenant la forme caractéristique ; lors de la délamination leur base reste adhérente à la lame profonde, et elles sont, au moins généralement, contenues dans les tractus d'union des deux lames.

Je dois à l'amabilité de M. CH. PÉREZ et de M. M. PARAT d'avoir pu examiner des préparations de *Cercaria armata* v. Siebold,

Cercaria rhodometopa Ch. Pérez, *Bucephalus haimeanus* Lac.-Duth., *Bucephalus polymorphus* Baer ; les faits y sont essentiellement les mêmes : dégénérescence épidermique ; apparition des écailles ; délamination de l'épiderme dégénéré ; différenciation des cellules sous-musculaires, et expulsion du contenu de celles-ci dans l'épaisseur de l'épiderme ancien. Chez *Cercaria armata*, la relation des écailles et des tractus d'union des deux lames est seulement bien plus nette.

De ces observations on peut, je crois, tirer les conclusions

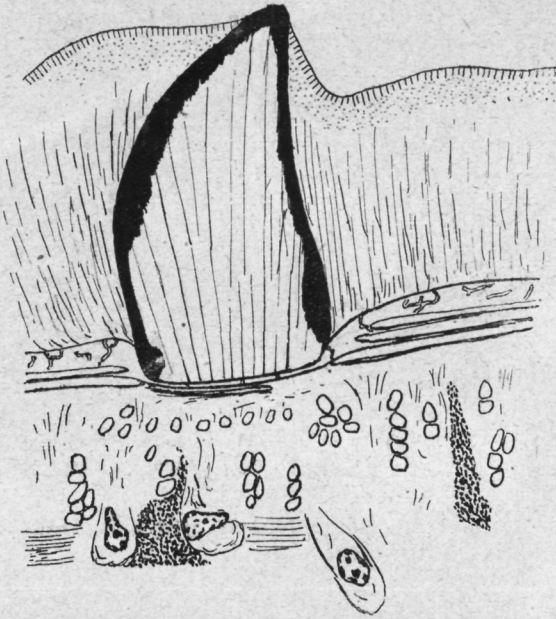


FIG. 3. — Le tégument et une écaille chez *Fasciola hepatica*. Boun. Hématoxyline, éosine, vert lumière $\times 1500$. On remarque les canalicules dans l'épaisseur de la membrane basale.

suivantes, que je discuterai rapidement, à l'aide des travaux antérieurs.

1° Dans les espèces étudiées l'épiderme n'est pas exfolié, mais dégénère sur place. Il n'est même pas totalement exfolié après dégénérescence, comme l'a admis RÖWER, puisque la sécrétion des cellules sous-musculaires se fait, non pas sous lui, mais dans son épaisseur.

2° La couche tégumentaire n'est certainement pas une mem-

brane basale. D'ailleurs, chez plusieurs Trématodes adultes, et en particulier chez *Fasciola hepatica* (L.), des colorations appropriées (hématoxyline-éosine-vert lumière, éosine-bleu de méthyle) m'ont permis de mettre en évidence, au-dessous de cette couche, une membrane basale très nette, qui semble avoir échappé aux auteurs précédents (fig. 3).

3° Mais, comme on l'a fait déjà ressortir souvent, la dégénérescence serait tout à fait incapable d'expliquer la croissance ultérieure de la couche tégumentaire. Alors interviennent les cellules sous-musculaires. Il est hors de doute, chez les cercaires étudiées, que ces éléments ont un rôle transitoire, mais extrêmement important, et que leur sécrétion, jointe à la déla-

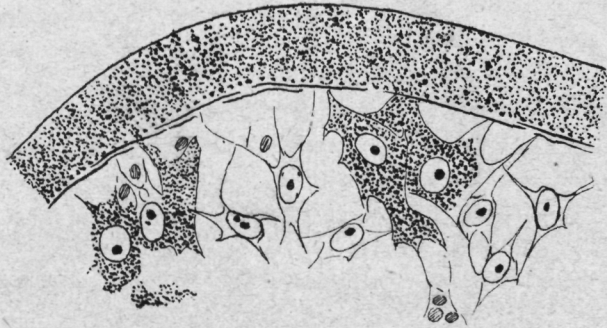


FIG. 4. — Le tégument et les cellules sous-musculaires chez *Distomum megastomum*. Flemming. Safranine, acide picrique. $\times 1500$.

mination de l'épiderme dégénéré, aboutit à la constitution de la couche tégumentaire définitive de la cercaire.

4° Je suis porté à croire, avec BLOCHMANN, BRANDES et leurs successeurs, que des éléments analogues, agissant de façon peut-être moins intense, mais peut-être aussi plus soutenue, produisent l'accroissement de la couche tégumentaire chez le Trématode adulte. Il est clair, chez *Fasciola hepatica* tout au moins, que la basale signalée plus haut est perforée de nombreuses anastomoses allant de la couche tégumentaire à des éléments sous-jacents que l'on ne peut préciser. D'autre part, chez *Distomum megastomum* Rud., j'ai trouvé (fig. 4) une assise importante et dense de cellules sous-musculaires, anastomosées avec la couche tégumentaire, et dont le contenu finement granuleux a le même aspect et se colore de la même

façon, dans toutes les colorations essayées, que la substance de cette couche. Sans doute les faits sont moins frappants chez d'autres Trématodes adultes, mais si l'on se souvient que chez les cercaires l'activité des cellules glandulaires sous-musculaires est transitoire, si l'on considère, d'autre part, que BRANDES et Goro ont obtenu, sur la même espèce, des résultats contradictoires, on peut se demander si, dans une certaine mesure, ces phénomènes ne sont pas périodiques.

5° Les conclusions précédentes ressemblent à celles de RÖWER. Pour cet auteur, cependant, la sécrétion des cellules sous-musculaires de la cercaire s'accumule sous l'épiderme dégénéré, le soulève et amène sa chute. Pour moi, elle se fait dans l'épaisseur de l'ancien épiderme, et il me paraît douteux que même la lame externe de celui-ci s'exfolie alors; je n'en veux pour preuve que la situation, à ce moment, des écailles tégumentaires, qui, par leur origine et par leur position définitive au-dessus de la basale, sont bien certainement intraépidermiques. S'il peut sembler étrange qu'un liquide s'infiltre ainsi dans l'épaisseur d'une « cuticule », je rappellerai que selon PRATT et d'autres auteurs la couche tégumentaire est très molle, et même semi-fluide.

6° Il me paraît bien certain que les cellules sous-musculaires ne sont pas d'origine ectodermique. Cette origine est d'ailleurs une pure hypothèse, et la migration de ces éléments en profondeur n'a jamais été vue par personne ⁽¹⁾. Mes observations embryologiques, de même que celles de Looss, la contredisent formellement. Non seulement à aucun moment on ne voit l'apparence d'un enfoncement des cellules épidermiques, non seulement le nombre des noyaux qui dégèrent dans l'épiderme est tout à fait de l'ordre de ceux que l'on a pu y trouver à un moment quelconque, mais j'ai encore un argument bien plus démonstratif. Chez *Cercaria armata*, les cellules glandulaires sous-musculaires qui interviennent dans la formation du tégument se différencient manifestement aux dépens d'éléments doués, comme eux-mêmes, d'un noyau volumineux et nucléolé, très différent des autres noyaux du corps; or si l'on remonte dans l'embryologie de la cercaire (fig. 5) on peut suivre ces éléments

⁽¹⁾ L'argument essentiel de BLOCHMANN est l'existence de cellules sensorielles au même niveau que les cellules sous-musculaires.

jusqu'à un stade antérieur à la formation de l'épiderme primitif ; ils apparaissent même comme des cellules indifférenciées, ou, si l'on veut, des blastomères attardés, alors que les noyaux des futures cellules épidermiques sont au contraire petits, non nucléolés et fortement chromatiques ⁽¹⁾. Les faits sont analogues, et très nets aussi, chez les deux *Bucephalus* étudiés ; les différences nucléaires sont moins nettes chez *Cercaria patella*.

7° On voit que, pour moi comme pour LOOSS, BRANDES, TEN-NENT, les cellules sous-musculaires dérivent du parenchyme. Looss, qui leur dénie toute activité dans la production du tégument,

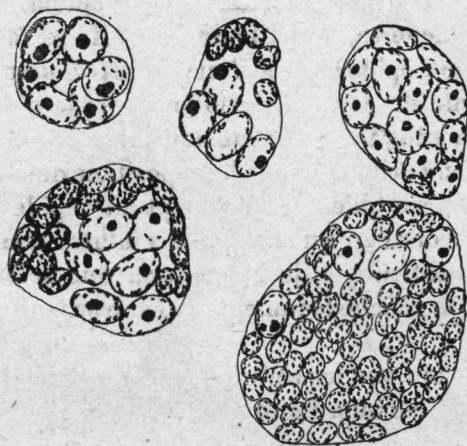


FIG. 5. — Jeunes stades du développement de *Cercaria armata*, montrant les deux sortes de noyaux Hollande, Safranine, picro-indigocarmin. $\times 1500$.

les regarde simplement comme des éléments indifférenciés, de réserve en quelque sorte. Dans un travail antérieur sur le parenchyme des Plathelminthes j'ai adopté la même opinion, pour une partie d'entre elles tout au moins, et décrit la différenciation de cellules de parenchyme à leurs dépens. Les observations embryologiques que je viens de rappor-

ter montrent que parmi les cellules sous-musculaires des auteurs il en existe vraisemblablement deux catégories : les unes sont en effet des cellules indifférenciées, capables, entre autres, de donner du parenchyme ; les autres, qui dérivent aussi des précédentes, sont des éléments glandulaires qui contribuent à l'accroissement du tégument. Le fait que les secondes dérivent des premières, en conservant certains de leurs caractères, tels que la structure du noyau, a probablement créé une confusion et amené des divergences de vues sur le rôle des cellules sous-musculaires, et peut-être même, pour une part, sur leur présence ou leur absence.

⁽¹⁾ La dualité nucléaire dès les jeunes stades du développement des cercaires est connue depuis SCHWARZE.

8° En ce qui concerne les écailles du tégument, on peut affirmer qu'elles n'ont aucun rapport direct avec les cellules sous-musculaires, puisqu'elles se forment et commencent à croître bien avant la différenciation de ces éléments; PRATT remarque d'ailleurs, avec raison, que les cellules sous-musculaires ne présentent aucune particularité à leur niveau, même quand les écailles sont particulièrement volumineuses. Je n'ai pu parvenir à aucune certitude à leur égard. Chez la Douve la basale, bien qu'amincie, se prolonge au-dessous d'elles et les isole du parenchyme, dans la même mesure que le reste du tégument; le fait qu'elles ont une sorte d'écorce sidérophile qui les délimite par rapport à la couche tégumentaire, alors que leur intérieur, éosinophile, se prolonge jusqu'à la basale, pourrait suggérer, cependant, des relations génétiques avec des éléments sous-jacents. Mais il est une autre possibilité : j'ai pu constater que les écailles de la Douve sont biréfringentes, et que les bâtonnets rayonnant à partir de la base, en lesquels on peut obtenir leur éclatement, sont cristallins, l'ensemble formant comme des sphérolithes incomplets; leur caractère cristallin rend possible leur accroissement autonome aux dépens de certaines substances apportées à l'ensemble du tégument ⁽¹⁾.

Dans cette note préliminaire je me suis limité, volontairement, à quelques Trématodes digénétiques, et uniquement au cas de la cercaire et de l'adulte. Pour acquérir une connaissance complète du tégument des Trématodes, il faut envisager ultérieurement le cas des sporocystes et des rédies, celui des Trématodes monogénétiques et de quelques digénétiques, où l'on ne connaît pas les cellules sous-musculaires; il faudra aussi reprendre la question du tégument chez les Cestodes et procéder à des comparaisons plus précises qu'on ne l'a fait jusqu'ici. Il est certain qu'à l'intérieur des digénétiques même les phénomènes peuvent différer quelque peu, d'une espèce à l'autre, par exemple par l'époque de la métamorphose épidermique (bien plus tardive chez *Cercariæum heliciis* Meckel, étudié par RÖWER, que chez *Cercaria patellæ*), ou encore par le développement et l'aspect des cellules sous-musculaires de la cercaire

(1) Les constatations précédentes posent la question de la nature chimique de ces écailles. Des essais sont en cours à ce sujet.

(quelque peu différents dans les diverses espèces que j'ai examinées). Peut-être aussi, à multiplier les exemples étudiés, arrivera-t-on à résoudre la question de l'origine des écailles, qui est certainement la plus énigmatique.

Dès à présent on peut, à mon avis, considérer comme établis pour les Trématodes digénétiques les points suivants : le très jeune embryon de cercaire a un épiderme différencié, qui dégénère de façon plus ou moins précoce en un début de tégument anhiste ; plus tard ce tégument se délamine, et entre les deux lames s'injecte le contenu de glandes sous-musculaires, transitoires, qui proviennent d'éléments indifférenciés du parenchyme ; ainsi est réalisé le tégument définitif de la cercaire ; l'accroissement ultérieur du tégument est obtenu, très probablement, par le jeu de glandes sous-musculaires comparables aux précédentes par leur origine et leur rôle.

OUVRAGES CITÉS

1884. BIEHRINGER. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. *Arch. zool.-zootom. Inst. Würzburg*, VII.
1896. BLOCHMANN. — Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. *Hamburg*, 1896.
1892. BRANDES. — Zum feineren Bau der Trematoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LIII.
1893. BRAUN. — Trematoden. *Bronn's Klass. u. Ord. d. Thierreichs*, IV.
1899. CERFONTAINE. — Contribution à l'étude des Octocotylidés. *Arch. Biol.*, XVI.
1894. GOTO. — Studies on the ectoparasitic Trematodes of Japan. *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan*, VIII.
1904. HEIN. — Zur Epithelfrage der Trematoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LXXVII.
1881. JOURDAN. — Note sur l'anatomie du Distomum clavatum Rud. *Rev. des sc. nat. Montpellier*, II.
1884. KERBERT. — Beitrag zur Kenntnis der Trematoden. *Arch. f. mikr. Anat.*, XIX.
1830. LAURER (Cité par BRAUN et PRATT).
1863. LEUCKART. — Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. *Leipzig u. Heidelberg*, 1863.
1893. LOOSS. — Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden. *Ber. K. Sächs Ges. d. Wiss.*
1894. LOOSS. — Die Distomen unserer Fische und Frösche. *Bibl. zoolog.*, XVI.
1903. MACLAREN. — Ueber die Haut der Trematoden. *Zool. Anz.*, XXVI.
1878. MINOT. — On Distoma crassicolle Rud. *Mem. Boston Soc. nat. hist.*, III.
1893. MONTICELLI. — Studii sui Trematodi endoparassiti. *Zool. Jahrb.*, III, Suppl.

1909. PRATT. — The cuticula and subcuticula of Trematodes and Cestodes
Amer. Natur., XLIII.
1922. PRENANT (M.). — Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes.
Essai d'histologie comparée. *Arch. Morphol. Exp. gén.*, fasc 5.
1922. PRENANT (M.). — Nouvelles remarques sur le parenchyme des Plathelminthes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XLVII.
1906. RÖWER. — Beiträge zur Histogenese von *Cercariaeum heliciis*. *Jen. Zeitschr.*, XLI.
1873. SCHNEIDER. — Untersuchungen über Plathelminthen (14. *Ber. d. oberhess. Ges. f. Natur- und Heilkunde*).
1885. SCHWARZE. — Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XLIII.
1880. SOMMER. — Zur Anatomie des Leberegels (*Distomum hepaticum* L.). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXIV.
1906. TENNENT. — A study of the life history of *Bucephalus*. *Quart. Journ.*, XLI.
1857. WAGENER. — (Cité par BRAUN).
1883. ZIEGLER. — *Bucephalus* und *Gasterostomum*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXXIX.
-

