



Croissance, périodicité et parasitisme chez quelques nématodes libres

<https://hdl.handle.net/1874/307723>

**CROISSANCE
PÉRIODICITÉ ET PARASITISME
CHEZ QUELQUES NÉMATODES LIBRES**

Diss Utrecht 1939

CROISSANCE PÉRIODICITÉ ET PARASITISME CHEZ QUELQUES NÉMATODES LIBRES

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD
VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUUR-
KUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE
UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-
MAGNIFICUS DR. TH. M. VAN LEEUWEN,
HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER
GENEESKUNDE, VOLGENS BESLUIT
VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT
TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-
KUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG
24 APRIL 1939, DES NAMIDDAGS TE 4 UUR,

DOOR

RICHARD JOHAN HUBERT TEUNISSEN,
GEBOREN TE NIJMEGEN.

DRUKKERIJ M. HAYEZ — BRUSSEL

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN VADER EN MOEDER

Bij het tot stand komen van dit proefschrift zie ik met groote erkentelijkheid terug op de leiding en de persoonlijke belangstelling van allen, die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

Vooreerst biedt de afsluiting der universitaire opleiding mij de gelegenheid te getuigen van mijn groote dankbaarheid jegens wijlen Prof. Dr H. F. NIERSTRASZ. Zijn persoonlijke belangstelling in mijn werk, in en buiten het laboratorium, is mij steeds een groote steun geweest.

Hooggeleerde RAVEN, hooggeachte promotor, terstond na Uw komst te Utrecht waart Gij bereid het reeds gedeeltelijk bewerkte proefschrift te willen beoordeelen. De medewerking, hulp en raad, die ik sindsdien van U mocht ontvangen, stemt mij tot grooten dank.

Hooggeleerde JORDAN, het gedeelte van mijn studietijd in de aangename sfeer van Uw laboratorium doorgebracht zal steeds voor mijn verdere werk van groote beteekenis blijven; het heeft zeer veel bijgedragen tot mijn algemeen biologische ontwikkeling.

Hooggeleerde KONINSBERGER, terwijl ik een groot deel van mijn botanische vorming mocht ontvangen van wijlen Prof. Dr F. A. F. C. WENT, aan wiens leiding ik met een groot gevoel van erkentelijkheid mag terugdenken, ben ik ook U grooten dank verschuldigd voor de hulp, die ik op Uw laboratorium dagelijks van U mocht ondervinden.

Zeergeleerde SCHUURMANS STEKHOVEN, het faunistisch bodemonderzoek, dat ik onder Uw leiding mocht verrichten, is de aanleiding geworden tot het bewerken van enkele problemen uit de Helminthologie voor dit proefschrift. Gedurende mijn werk hebt Gij mij zonder ophouden met raad en daad terzijde gestaan. Uw stimuleerende werkkraft moedigde mij steeds aan, naar een dieper inzicht te streven van verschillende vraagstukken van uiteenlopenden aard, die zich hierbij voordeden. Uw voorbeeld heeft mij doen besluiten dit proefschrift niet als het einde van het onderzoek te beschouwen. Ook Uw persoonlijke vriendschap was mij een groote steun. Voor dit alles zeg ik U mijn zeer hartelijken dank.

Zeergeleerde HIRSCH, voor Uw voortdurende belangstelling en steun in velerlei opzicht, die ik als Uw assistent gedurende mijn wetenschappelijke ontogenese mocht ontvangen, dank ik U van harte.

Ook U, Hooggeleerde KRUYT, PULLE, RUTTEN, WESTERDIJK, Zeergeleerde VAN OORDT en VONK, dank ik voor alles, wat ik op college's, practica en uit persoonlijken omgang van U mocht leeren.

Niet op de laatste plaats dank ik mijn vrouw van harte voor haar voortdurende hulp tijdens de bewerking van dit proefschrift.

Mijn collega's assistenten, het personeel van het zoölogisch laboratorium en allen, die op eenigerlei wijze hun hulp en belangstelling toonden, mijn besten dank.

STELLINGEN

1. Regeneratie bij eutelische dieren moet als uitgesloten worden beschouwd.
 2. De mogelijkheid, larvenstadia te gebruiken voor phylogenetische beschouwingen, moet voor elk geval afzonderlijk worden beoordeeld.
 3. Bij vrijlevende Nematoden kan niet van neotenie worden gesproken.
 4. Voor een biologische bestrijding van schadelijke Nematodensoorten is een uitvoerig onderzoek naar de verhouding Nematoden-Bacteriën noodzakelijk.
 5. Het is niet wenschelijk aan de Rhabditiden een centrale plaats in het systeem toe te kennen.
 6. De opvatting van HARTMANN, dat Algemeene Biologie moet gedefinieerd worden als de leer van de levensverrichtingen der cellen, is te beperkt.
 7. Bij Tardigraden treedt tijdens de zgn. anabiose geen volledige stilstand der stofwisselingsprocessen op.
 8. In het hart van *Perca*, *Leuciscus* en *Tinca* bevindt zich het voorste automatiecentrum niet in het zgn. oorkanaal, maar in den sinus venosus.
 9. GUILLERMOND, heeft niet bewezen, dat de vroegste vacuolenstadia van jonge wortelmeristeen cellen homoloog zijn aan het dierlijke Golgi-apparaat.
 10. De methode van onderzoek gevolgd door PARAT, PAINLEVÉ e. a. aangaande de structuur van de plantencellen, wettigt hen niet tot het maken van eenige conclusie over de physiologische beteekenis van bijzondere celdeelen.
-

CROISSANCE PÉRIODICITÉ ET PARASITISME CHEZ QUELQUES NÉMATODES LIBRES

INTRODUCTION

En étudiant les Nématodes du Parc National Albert, j'ai remarqué quelques particularités qui, bien qu'appartenant à différents domaines, demandent un examen plus approfondi.

J'ai été frappé en tout premier lieu par la disposition régulière de certaines cellules glandulaires cutanées, se présentant chez *Anaplectus granulatus* en rangées longitudinales des deux côtés des champs latéraux. Après le dénombrement de ces cellules et la détermination de leur distance réciproque et de leur situation à l'égard de différents organes, il semble que ce Nématode, fréquent et bien conservé dans les échantillons du Parc National Albert, fournit un excellent sujet pour un examen biométrique de la croissance de diverses parties du corps.

En outre, une comparaison avec des animaux de même espèce provenant de la Hollande a abouti à la constitution de races géographiques.

Un très grand nombre des échantillons africains étaient plus ou moins infectés de parasites, probablement divers sporozoaires et bactéries, aussi bien bacilles que micrococques.

Comme j'ai trouvé, à différentes reprises, des infections analogues lors de l'examen d'échantillons hollandais, et cela chez des espèces de Nématodes qui pouvaient sans inconvénient être maintenus longtemps en

culture, l'occasion se présenta ici d'examiner l'influence de l'infection, spécialement celle causée par les bactéries sur les phénomènes vitaux de ces Nématodes.

Les cultures me permirent aussi de rechercher si l'infection artificielle des Nématodes était possible. Elles fournirent des indications relatives à la question de savoir de quel côté on pourrait éventuellement trouver le moyen de combattre les Nématodes nuisibles parasitaires. Ceci ouvre en même temps des perspectives pour les recherches agronomiques au Congo belge.

Dans la partie qui suit, il sera d'abord question des observations sur les races géographiques et sur les phénomènes de croissance chez *Anaplectus granulatus*, et puis de l'influence des bactéries sur divers Nématodes.

Étude sommaire, j'en conviens. Ainsi, dans la partie traitant des infections bactériennes, par exemple, un examen approfondi des espèces et des conditions de vie des bactéries aurait certainement trouvé sa place. Mais, vu les matériaux limités il ne m'a pas été possible d'entrer dans le détail de ces problèmes.

Des expériences ultérieures dans ce domaine pourraient ouvrir des perspectives pour une méthode de lutte biologique contre les Nématodes parasitaires, si nuisibles à l'agriculture et à l'horticulture.

Je tiens à exprimer ici mes plus vifs remerciements à M. V. VAN STRAELEN, qui m'a permis d'exécuter ces recherches, au Professeur Dr. CH. RAVEN pour l'intérêt qu'il m'a témoigné et l'aide qu'il m'a prêtée, ainsi qu'au Dr. J. H. SCHUURMANS STEKHOVEN Jr., avec qui j'ai pu travailler la partie systématique, et qui n'a cessé de m'assister efficacement dans la rédaction de la partie générale.

Avant d'entamer les problèmes de la croissance chez *Anaplectus granulatus*, je donne une description sommaire de ce Nématode libre.

PARTIE I.

I. — **DIAGNOSE D'ANAPLECTUS GRANULOSUS.**

(BASTIAN) DE CONINCK ET SCHUURMANS STEKHOVEN.

(Fig. 91 A, B, C, D, E, F.)

(Pour le résumé des biocoenoses et des dates écologiques, voir la partie systématique I, p. 64, de J. H. SCHUURMANS STEKHOVEN Jr. et R. J. H. TEUNISSEN.)

Dimensions :

	0	12	160	344	700	985	990		996	1.380	1.692	
♀	18	20,5	38	41,2				45,1			28,3	= 1.800.
	0	13	156	341	705	992	1.000		1.006	1.389	1.710	
♀	17	18,9	37,3	40,8				43,7			27,5	= 1.815.
		0	12,8	148	300	580	M	1.771				
♂		16	19	40	42,5		45	26				= 1.785.
		0	13,4	136	298	510	M	1.768				
♂		16,1	17,8	38,1	41,7		40	24,5				= 1.778.

On trouve plusieurs autres dimensions à la figure 96 et au tableau 5 (pp. 179 et 180) pour les femelles, et aux figures 97 et 98 pour les mâles (voir aussi p. 166).

Habitus. — Corps (fig. 91 A) allongé, s'atténuant vers les deux extrémités.

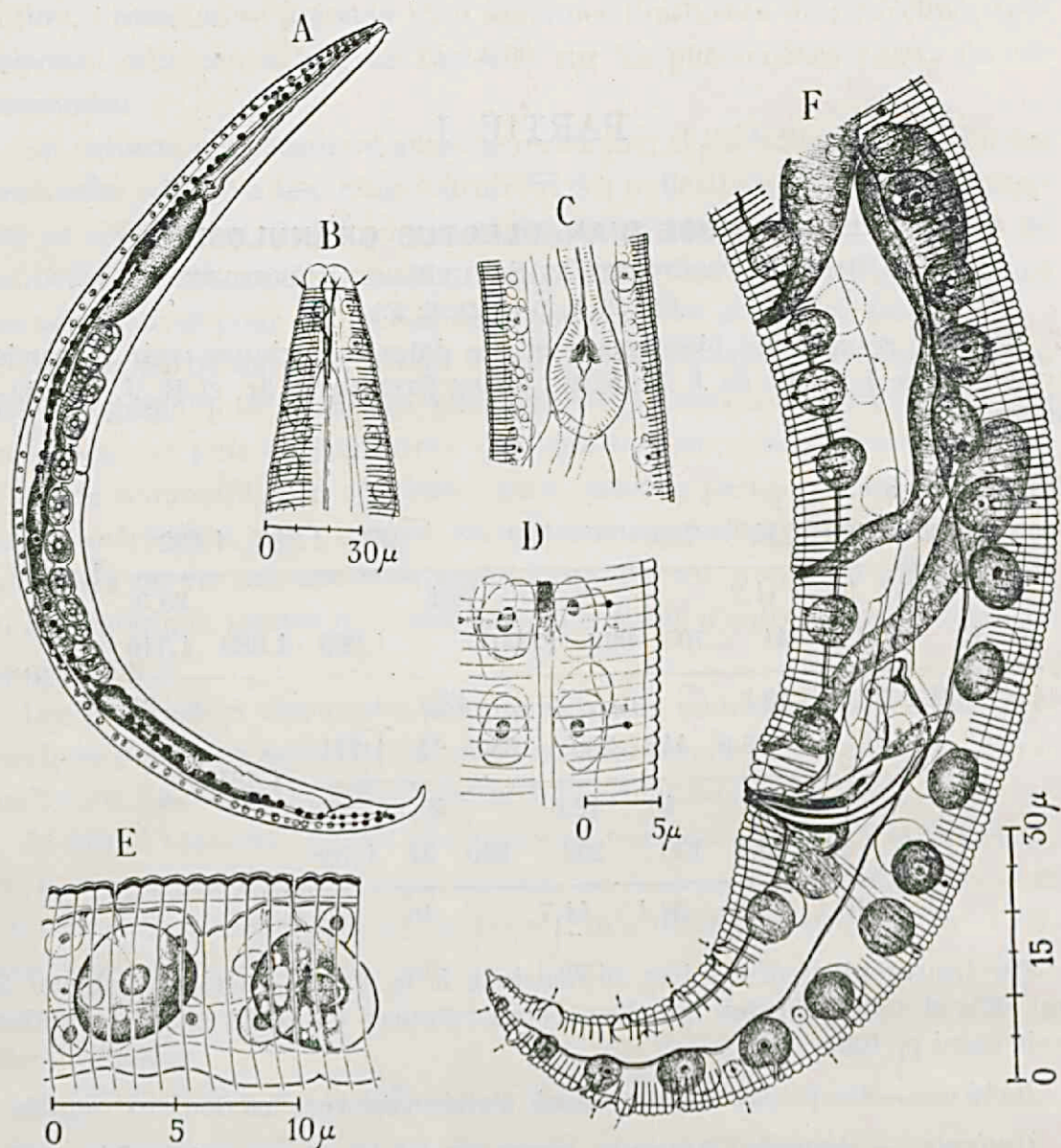
Cuticule. — Annelée. Anneaux larges de 1,1-1,3 μ aux extrémités antérieure et postérieure; de 0,8-1,2 μ au milieu du corps.

Champs latéraux. — Larges de 3,2-4,4 μ , ou 0,08 \times diam. corr. (fig. 91 A, C, D, E, F).

De chaque côté des champs latéraux présence de glandes unicellulaires avec des tubes efférents très courts (pour les détails des glandes unicellulaires, voir page 173, pour le développement postembryonnaire, page 177).

Chez un nombre restreint de mâles de petite taille, mais déjà en possession de 4-5 papilles préanales, de spicules et de testicules bien développés, j'ai cependant trouvé une distribution des glandes unicellulaires paralatérales semblable à celle des jeunes.

Je considère ces mâles comme appartenant à des formes progénétiques (voir p. 186).

FIG. 91. — *Anaplectus granulosus*.

A. Appareil digestif, organe génital et cellules glandulaires cutanées d'une ♀, longue de 1580 μ . — B. Tête et partie antérieure d'une ♀. — C. Bulbe terminal de l'œsophage du même exemplaire. — D. Champ latéral avec cellules glandulaires cutanées à la hauteur de l'extrémité de l'ovaire. — E. Même région cutanée, vue du côté ventral. — F. Partie de la queue d'un ♂, avec appareil spiculaire, cellules glandulaires cutanées et papilles préanales.

Organes latéraux. — En forme de spirale ou de cercle ouvert avec diamètre transversal de 4,1-5 μ , ou 0,2 \times diam. corr.

Tête. — Obtusément arrondie, avec 6 lèvres faiblement démarquées; chaque lèvre portant une fine papille; 4 sètes céphaliques, longues de 4,1-6,8 μ .

Bouche. — Tubuleuse, avec un mésostome se rétrécissant vers la base.

Œsophage. — Cylindrique, la partie antérieure faiblement musculeuse, la partie postérieure avec musculature plus développée. Œsophage se terminant par une bulbe.

Bulbe masticatoire postérieur assez fort, long de 32-40 μ , large de 22-28 μ .

Cardia en forme de pyramide allongée.

Pore excréteur. — Situé derrière l'*anneau nerveux*, qui se trouve à 51-54 % de la longueur de l'œsophage.

Intestin. — Cellules granuleuses entourant un lumen assez large; *rectum* aussi long que le diamètre anal, composé de 2-4 cellules.

Organes génitaux femelles. — Symétriques et pairs, recourbés; ovaires commençant à une distance de 8-12 μ de la vulve.

Chaque ovaire contient 18-39 oocytes; de chaque côté 1-3 œufs fécondés dans l'utérus.

Vagin placé perpendiculairement à la cuticule et occupant jusqu'à 25 % du diamètre correspondant. Œufs ovales et épineux; épines dirigées dans le même sens, facilitant l'expulsion des œufs.

Organes génitaux mâles. — Testicule antérieur s'étendant jusqu'à une distance de 220 μ du commencement de l'intestin; à 200-240 μ de son extrémité antérieure, rétrécissement du testicule. Chez un exemplaire de 1.800 μ , le testicule antérieur était long de 275 μ , le testicule postérieur de 150 μ .

Spicules (fig. 91 F) courbées, longues de 30-41 μ , ou 1-1,3 \times diam. anal en vue latérale, et portant un ou deux *renforcements longitudinaux* médians; extrémité proximale légèrement élargie, extrémité distale pointue.

Pièce accessoire triangulaire, avec un appendice courbé et dirigé vers la queue. A l'arrière des spicules, quelques glandes ouvrant dans le cloaque. *Musculature bursale* peu développée.

Queue. — S'atténuant assez brusquement jusqu'à l'extrémité arrondie, pourvue d'un très petit tube terminal pour les glandes caudales. Longueur de 1,8-2,2 \times diam. anal chez les mâles, de 2,0-3,4 \times diam. anal chez les femelles. Chez les mâles, un nombre beaucoup plus grand de papilles caudales, c'est-à-dire ventrales (4-8), subventrales (1-4), subdorsales (4-6) et dorsales (3-8).

Une série de 2-5 papilles préanales ventrales, séparées par des distances presque égales. La plus caudale se trouve à une distance de 5 μ à l'avant de l'anus.

Alors que EBERTH et BASTIAN n'avaient pas encore reconnu le caractère glandulaire de ces papilles — ils parlent notamment de « vordere accesso-rische Stücke » — BUETSCHLI et DE MAN les considéraient déjà comme des organes glandulaires accessoires de la copulation.

Ces papilles sont en réalité des tubes efférents des cellules glandulaires très allongées; ces glandes unicellulaires touchent la paroi dorsale du corps. Chaque cellule contient un nucleus relativement petit, situé à son bout proximal. En général, les mâles très jeunes présentaient un nombre moins élevé de papilles préanales que les mâles complètement développés.

DIMENSIONS ET NOMBRE DE PAPILLES PRÉANALES DE QUELQUES MÂLES DE L'ANAPLECTUS GRANULOSUS.

TABLEAU 1.

♂ avec 2 papilles préanales.

L :	720 μ	725 μ	750 μ	800 μ	920 μ	1.000 μ
α :	27,5	27,1	28,0	28,5	27,3	29,0
β :	4,70	4,78	5,0	4,1	4,85	5,4
γ :	15,0	13,9	14,7	15,3	13,7	14,5

♂ avec 3 papilles préanales.

L :	750 μ	1.020 μ	1.080 μ	1.100 μ	1.250 μ	1.370 μ	1.410 μ
α :	27,5	26,0	27,1	28,2	29,3	30,1	31,4
β :	4,3	4,8	4,0	4,9	4,8	3,7	3,8
γ :	14,8	12,9	13,5	11,5	15,0	14,8	13,9

♂ avec 4 papilles préanales.

L :	1.165 μ	1.200 μ	1.620 μ	1.750 μ	1.800 μ	1.875 μ
α :	32,5	33,0	32,7	38,7	40,0	38,1
β :	5,7	5,3	5,4	6,1	6,2	5,9
γ :	16,1	17,4	15,0	13,8	19,1	18,7

♂ avec 5 papilles préanales.

L :	720 μ	1.710 μ	1.850 μ	1.900 μ
α :	27,1	22,5	37,6	38,2
β :	4,0	5,4	6,1	5,9
γ :	13,7	14,9	15,8	14,7

(Voir aussi MICOLETZKY 1921.)

Pour de plus amples détails sur *Anaplectus granulatus*, voir :

1865 BASTIAN; 1873 BUETSCHLI; 1884 DE MAN (*Plectus granulatus* syn. : *Plectus schneideri*); 1913 BRAKENHOFF; 1914 COBB (*Plectus tubifer*); 1914 HOFFMÄNNER et MENZEL (*Plectus blanci*); 1914 STEFANSKI; 1915 HOFFMÄNNER et MENZEL; 1916 STEINER; 1917-1921 MICOLETZKY.

II. — OBSERVATIONS SUR L'EXISTENCE DE RACES GÉOGRAPHIQUES DE L'*ANAPLECTUS GRANULOSUS*.

Seul une estimation quantitative de la variabilité individuelle en ce qui concerne le nombre de papilles préanales permet de déterminer si l'on se trouve en présence de races géographiques distinctes. Il est clair que les variantes extrêmes d'une race géographique ne pourront pas toujours être distinguées des variantes de races géographiques de l'entourage immédiat

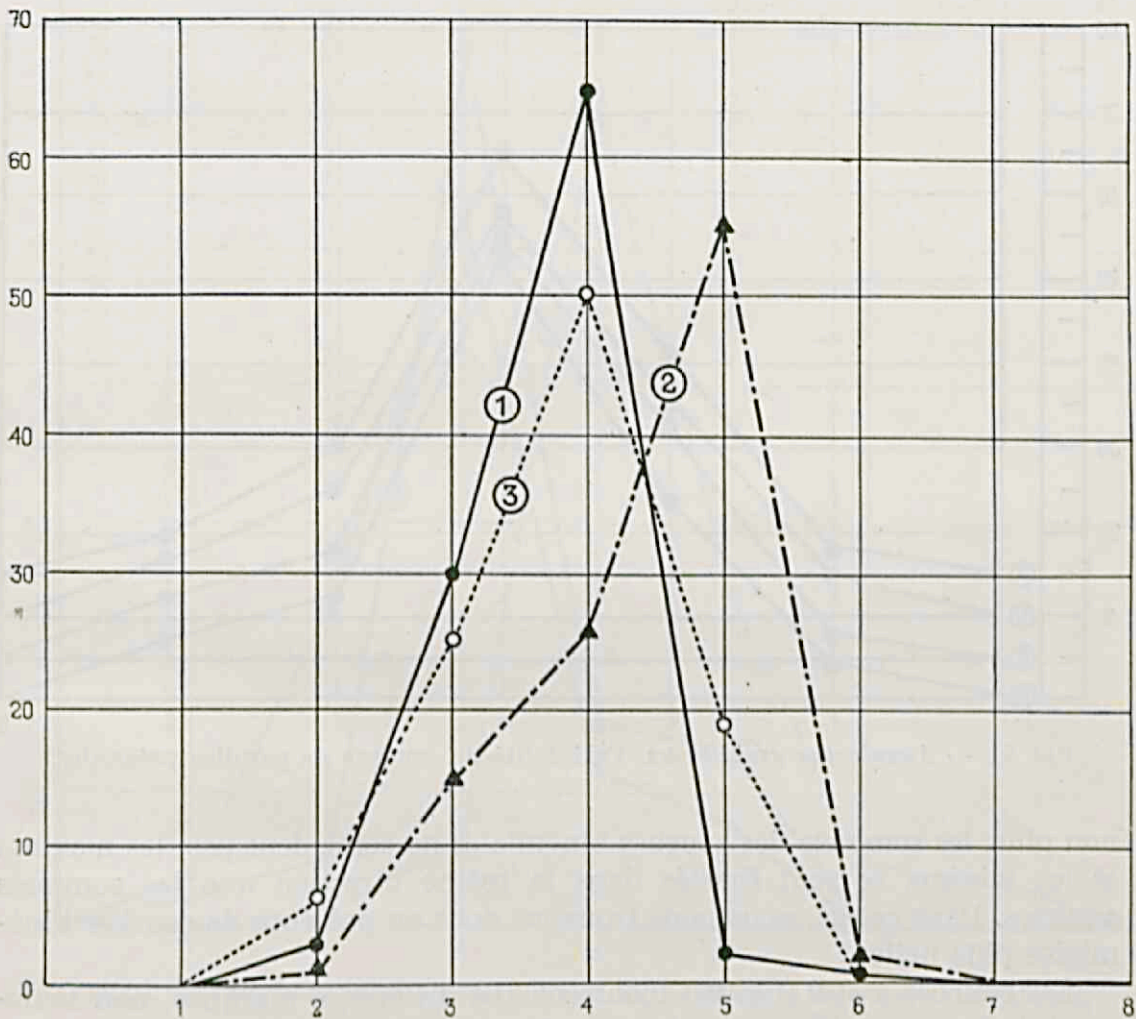


FIG. 92. — Races géographiques de l'*Anaplectus granulatus* et variabilité du nombre des papilles préanales.

ou de localités plus éloignées. Les individus d'*Anaplectus granulatus* se rangent, d'après le nombre de leurs papilles préanales, dans l'une ou l'autre de huit classes de variantes. Les classes de variantes, c'est-à-dire les nombres de papilles préanales, sont rangées sur l'abscisse d'un système de coordonnées; les nombres d'individus de chaque classe de variantes sont portés aux ordonnées (fig. 92, 93 et 94).

Si l'on a réellement affaire à des races géographiques, les courbes plus ou moins idéales binômiales ainsi obtenues s'écarteront l'une de l'autre. Il faut distinguer ici deux possibilités. Il se peut que seuls les sommets des courbes se soient écartés, tandis que les valeurs extrêmes, les minima et les maxima, coïncident. A largeur de variation égale, les valeurs moyennes peuvent donc être très différentes. Pour quelques races géographiques de *Anaplectus granulosus*, la figure 92 fournit un exemple d'un tel groupe de courbes. La deuxième possibilité est représentée à la figure 94. Alors qu'ici

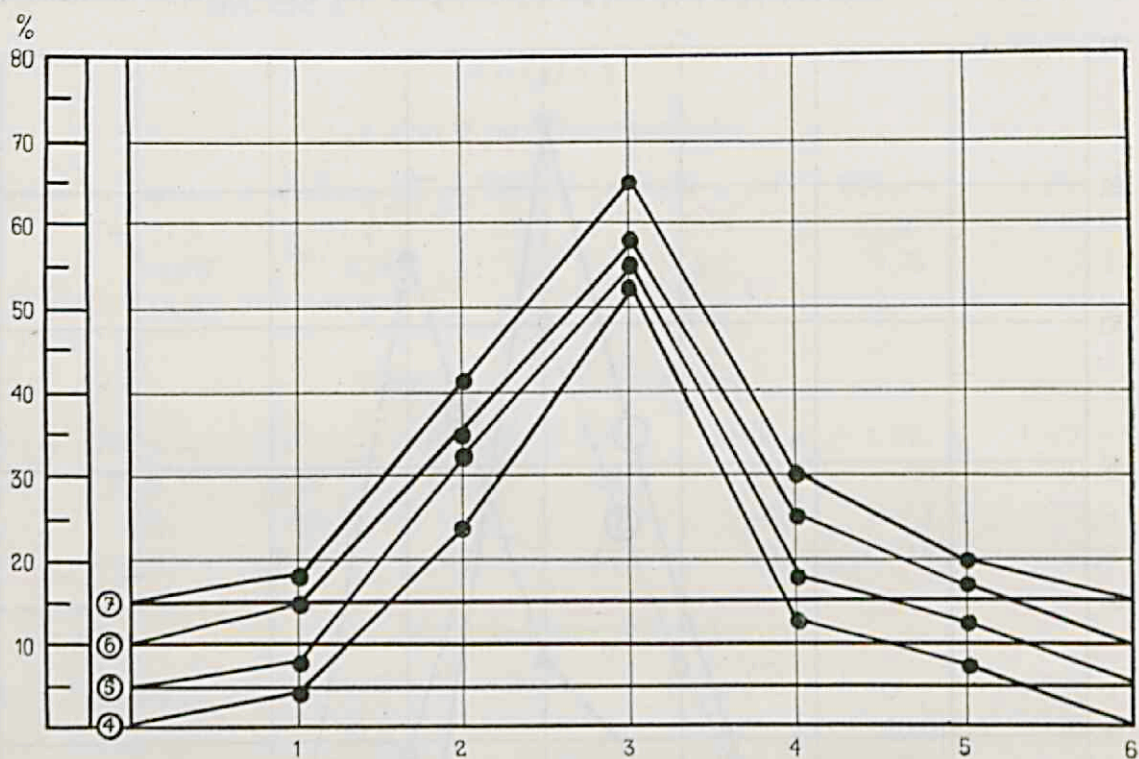


FIG. 93. — *Anaplectus granulosus*. Variabilité du nombre de papilles préanales.

non plus, les sommets des courbes binômiales ne coïncident pas, les maxima et les minima se sont écartés dans la même direction que les sommets annexes. Dans ce cas, nous nous trouvons donc en présence de courbes binômiales plus nettes.

Les courbes 4 et 9 (fig. 94) montrent une différence marquée, non seulement de forme, mais aussi de largeur de variation. Les individus d'*Anaplectus* provenant du Parc National Albert (9) ont manifestement en moyenne plus de papilles préanales que les individus d'origine hollandaise (4, 8). La largeur de variation aussi est plus grande. Des exemplaires avec 7 papilles ne se rencontrent pas dans les échantillons hollandais qui ont été examinés. Il n'est naturellement pas permis de distinguer plusieurs races, uniquement à raison de ces variations dans le nombre de papilles. Seuls des matériaux très étendus rendraient possible une étude plus approfondie de ce problème des races. Pour des recherches de ce genre, je renvoie à la

première méthode très exacte de HEINCKE, en vue de la détermination des différentes races de harengs. (Cf. JOHANNSEN 1926, G. JUST 1928 et W. SCHNAKENBECK 1931.)

La forme des courbes de variation d'individus *Anaplectus* de quatre échantillons de fond, récoltés au même endroit à différentes époques de

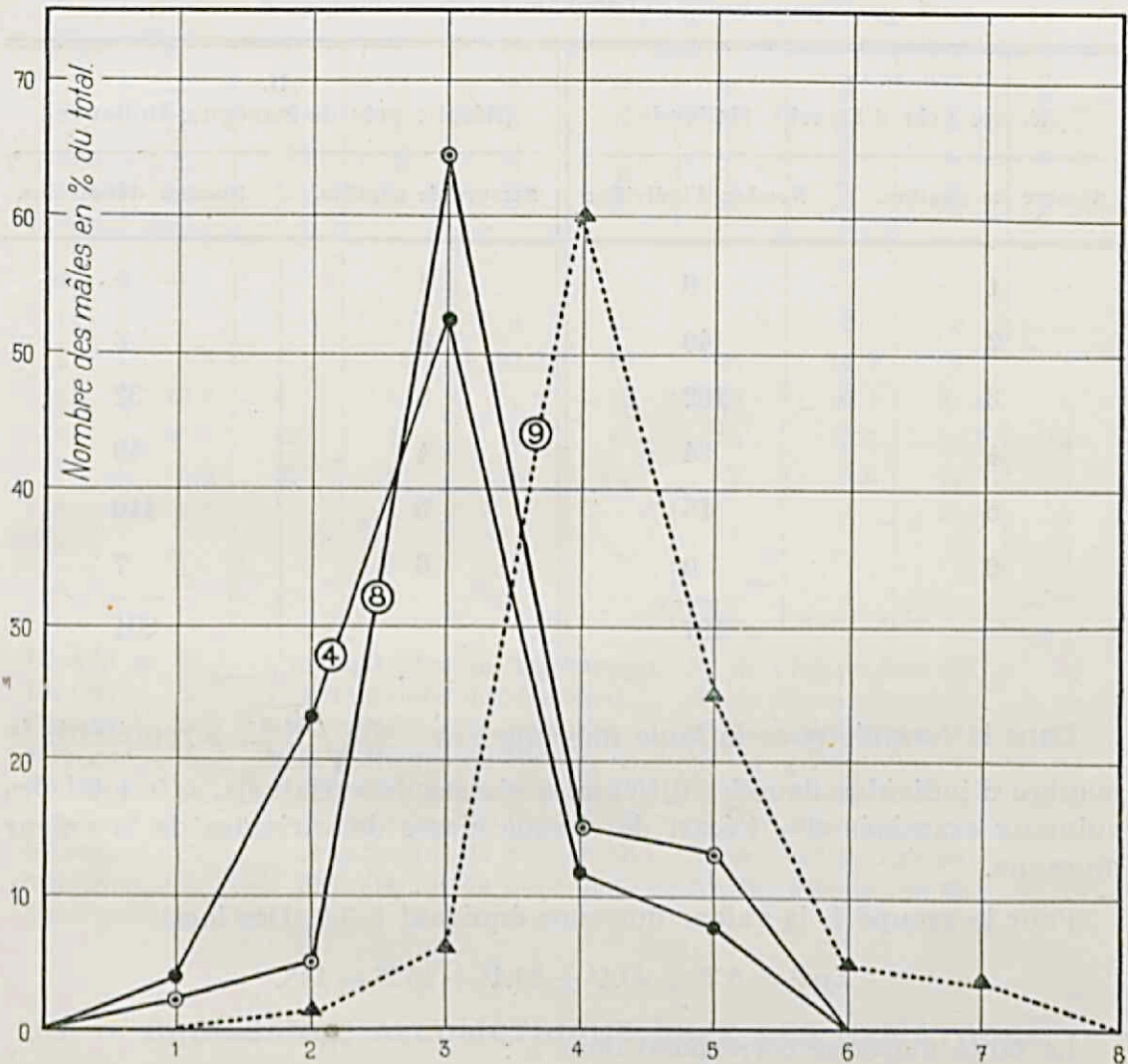


FIG. 94. — *Anaplectus granulosus*. Variabilité du nombre de papilles préanales.

l'année, reste apparemment très constante (comparer les courbes 4, 5, 6 et 7 de la fig. 93), ce qui semble indiquer clairement qu'il s'agit d'une race géographique. On a la même impression en comparant les courbes 4 et 9 (fig. 94). (La courbe 4 de la fig. 94 est identique à la courbe 4 de la fig. 93.)

De la position différente des sommets des courbes 1 et 3 vis-à-vis de la courbe 2, on peut conclure qu'il s'agit ici de races locales distinctes. L'examen de matériaux plus abondants pourrait pourtant faire apparaître qu'en somme, les deux sommets coïncident.

La distinction s'accroît lorsque la différence des valeurs moyennes des deux groupes dépasse $3\sqrt{m^2 + m_2^2}$, m et m_2 représentant des fautes moyennes des deux groupes.

Pour les deux groupes ci-dessous, la situation se présente comme suit :

TABLEAU 2.

I. (Récolte près d'Utrecht. Hollande.)		II. (Récolte près de Nimègue. Hollande.)	
Nombre de papilles.	Nombre d'individus.	Nombre de papilles.	Nombre d'individus.
1	6	1	0
2	40	2	3
3	102	3	32
4	24	4	49
5	15	5	110
6	0	6	7
	187		201

Dans la formule pour la faute moyenne : $m = \pm \sqrt{\frac{\sum p\alpha^2}{n^2}}$, p représente le nombre d'individus dans les différentes classes de variations, n le total des animaux examinés et α l'écart de chaque classe de variantes de la valeur moyenne.

Pour le groupe I, la valeur moyenne équivaut à 3,0. Dès lors :

$$\sum p\alpha^2 = 6.2^2 + 40.1^2 + 24.1^2 + 15.2^2 = 148.$$

La faute moyenne correspond donc à :

$$\pm \sqrt{\frac{\sum p\alpha^2}{n^2}} = \pm 0.065.$$

Par le même calcul, nous trouvons pour le groupe II, dont la valeur moyenne se monte à 4, une faute moyenne de ± 0.059 .

$$\text{Maintenant, } 3\sqrt{m^2 + m_2^2} = 3\sqrt{0.00425 + 0.00348} = 3\sqrt{0.00773}.$$

La différence entre les valeurs moyennes des deux groupes, soit 1, est donc beaucoup plus grande que $3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$, d'où il résulte que les groupes I et II représentent des races différentes.

Le tableau ci-dessous donne un aperçu de la variabilité du nombre de papilles préanales chez un grand nombre d'individus mâles de *Anaplectus* du sol hollandais et du sol du Parc National Albert.

TABLEAU 3.

Nombre de papilles.	Nombre d'individus mâles de <i>Anaplectus</i> en % du total.								
	Utrecht 1.	Utrecht 2.	Utrecht 3.	Nimègue 4.	Nimègue 5.	Nimègue 6.	Nimègue 7.	Nimègue 8.	Parc National Albert 9.
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	4	2	4.5	3	2	—
2	2.5	1	6.5	23.5	28	25	26.5	5	1
3	29.5	15	25	52.5	50	48	49.5	64.5	6
4	65	26	49.5	12	13	15.5	15.5	14.5	60
5	2.5	55	19	8	7	7	5.5	14	24.5
6	0.5	3	—	—	—	—	—	—	5
7	—	—	—	—	—	—	—	—	3.5
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Utrecht 1.____: 110 individus de Rhijnauwen. N° de l'échantillon 24.
 Utrecht 2.____: 24 individus de Maarssen. N° de l'échantillon 28.
 Utrecht 3.____: 81 individus de Maarssen. N° de l'échantillon 31.
 Nimègue 4.____: 47 individus de Malden (1). N° de l'échantillon 4.
 Nimègue 5.____: 31 individus de Malden (2). N° de l'échantillon 8.
 Nimègue 6.____: 48 individus de Malden (3). N° de l'échantillon 9.
 Nimègue 7.____: 31 individus de Malden (4). N° de l'échantillon 10.
 Nimègue 8.____: 28 individus de Ubbergen. N° de l'échantillon 22.
 Parc National Albert 9.____: 29 individus.

III. — CROISSANCE ALLOMÉTRIQUE CHEZ LES NÉMATODES.

A. — INTRODUCTION AU PROBLÈME.

Par allométrie, on entend la croissance plus ou moins autonome des différentes parties du corps.

Chez les Nématodes il existe apparemment deux types d'allométrie : une allométrie ontogénétique et une autre qu'on peut appeler phylogénétique.

Dans le premier cas, on peut enregistrer la croissance des différentes parties du corps par la méthode biométrique. L'allométrie phylogénétique est la résultante d'une comparaison des formes apparentées.

L'on trouve un exemple d'allométrie ontogénétique chez SCHUURMANS STEKHOVEN et DE CONINCK (1932) pour *Ascolaimus elongatus* BUETSCHLI. De la constance des longueurs de la queue et de l'œsophage pendant le développement, nous concluons que ces parties ont déjà atteint leur longueur définitive à un stade précoce de développement et sont donc arrivées au terme de leur croissance. Ainsi, du fait qu'il existe généralement chez les Nématodes une constance rigoureuse des cellules, il résulterait que l'accroissement de la longueur, même de la partie moyenne du corps, est uniquement le résultat de l'extension des cellules.

Les recherches de FILIPJEV et MICHAJLOVA sur *Enoplus communis* ont conduit à des résultats correspondants. La croissance de l'œsophage est moindre que celle des autres parties du corps; la longueur de cet organe s'accroît à peine pendant le 4^e stade larvaire et le dernier stade. Dans les derniers stades larvaires, la queue croît encore moins que l'œsophage.

DE CONINCK donne un exemple d'allométrie, nommée ci-dessus « allométrie phylogénétique », lorsqu'il établit une comparaison entre le genre nouveau *Metaraeolaimoides* et *Araeolaimoides* DE MAN 1893. Ces deux genres se ressemblent également par la succession absolument identique d'organes à l'extrémité antérieure.

L'analyse des dimensions de *Metaraeolaimoides* montre que dans l'ontogénèse : 1° l'indice α reste remarquablement constant au cours de la croissance, ce qui résulte du fait que la largeur augmente proportionnellement à la longueur; 2° l'œsophage et la queue, au contraire, n'ont pas la même vitesse d'accroissement que le reste du corps (les indices β et γ augmentent); 3° l'allongement de la partie antérieure du corps doit s'accomplir aux premiers stades larvaires, parce que les dimensions absolues de cette partie ne varient que très peu avec l'âge.

En outre, chez *Araeolaimoides* la partie antérieure (du pore excrétoire à la tête) est isométrique au reste du corps, alors que chez *Metaraeolaimoides* la partie antérieure est allométrique par rapport au reste du corps.

Il est apparu que cette allométrie, qui pouvait être estimée mathématiquement, existait également entre les parties antérieures des deux genres, alors que les distances du pore excrétoire à l'extrémité de la queue sont isométriques pour les deux sexes.

La croissance allométrique a paru se produire dans le développement embryonnaire ou pendant les premiers stades larvaires.

B. — ALLOMÉTRIE CHEZ *Anaplectus granulatus* DE CONINCK ET SCHUURMANS STEKHOVEN.

Un exemple très instructif d'allométrie se rencontre chez *Anaplectus granulatus*. J'ai eu à ma disposition une grande quantité de cette espèce parmi le matériel des Nématodes libres du Parc National Albert (Mission G.-F. DE WITTE), ainsi que dans les échantillons recueillis aux environs d'Utrecht et de Nimègue (Hollande).

Cette espèce du genus *Anaplectus* est caractérisée par la présence de glandes réparties régulièrement de la tête à la queue. Ces glandes unicellulaires se trouvent de chaque côté des champs latéraux. Elles possèdent des tubes efférents qui se rétrécissent en traversant la cuticule, tandis que leur pore est fortement cuticularisé. Dans la première partie du corps, les canalicules sont dirigées vers la tête. Au milieu du corps, elles sont perpendiculaires à la cuticule. Dans la queue, elles se dirigent vers le tube caudal. J'ai été frappé par le fait que le nombre de ces glandes fut relativement constant : chez les jeunes individus, on trouve $4 \times 66-80$, chez les mâles $4 \times 70-79$, chez les femelles $4 \times 75-91$ de ces glandes.

Chez les jeunes individus, longs de 300-500 μ , ces glandes sont très régulièrement distancées le long du corps.

Chez les individus longs de 500-800 μ , dans lesquels les organes génitaux commencent à se développer, les glandes sont plus espacées au milieu du corps que dans la région de l'œsophage et de la queue.

Ce stade de développement est caractérisé chez la femelle par la présence des ébauches du vagin et des ovaires et chez le mâle, par l'appareil spiculaire et quelques-unes des glandes préanales.

La distribution très régulière de ces glandes cutanées unicellulaires m'amena à procéder à un examen des zones et de la vitesse de croissance pendant le développement, avec, comme mesure, la variation de distance entre ces cellules glandulaires cutanées.

Le tableau ci-dessous donne un aperçu de la longueur du corps des animaux examinés et du nombre de cellules glandulaires cutanées.

TABLEAU 4.

Jeunes (● dans la figure).		♀ ♀ (○ dans la figure).		♂ ♂ (+ dans la figure).	
Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.	Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.	Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.
210	46	560	64	589	59
210	58	589	61	608	60
230	64	600	62	620	58
259	55	610	64	650	57
260	54	620	71	660	62
270	64	640	78	670	52
280	58	651	75	680	61
290	63	670	68	699	64
291	62	689	69	700	59
300	55	700	64	700	62
300	57	720	66	700	63
300	64	750	68	703	61

Jeunes (● dans la figure).		♀ ♀ (○ dans la figure).		♂ ♂ (+ dans la figure).	
Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.	Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.	Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.
320	64	760	76	704	58
340	67	791	69	705	63
350	64	792	78	709	59
351	51	830	67	800	61
380	64	830	72	805	64
410	63	830	74	808	62
410	55	889	71	808	58
410	56	900	70	815	51
421	64	900	72	850	66
450	67	901	73	900	69
500	61	908	70	908	58
500	62	939	62	910	67
500	68	940	74	911	66
500	64	950	68	922	63
500	70	960	74	938	65
500	56	1,000	75	942	68
501	51	1,050	73	1,080	69
598	53	1,051	74	1,100	70
600	66	1,070	68	1,100	67
690	69	1,110	73	1,128	68
692	57	1,110	69	1,181	69
		1,110	75	1,189	68
		1,112	76	1,200	67
		1,120	69	1,211	66
		1,120	68	1,219	65
		1,200	70	1,300	75
		1,200	75	1,302	74
		1,200	76	1,350	62
		1,200	78	1,410	54
		1,200	80	1,499	68
		1,200	81	1,499	78
		1,208	77	1,502	71
		1,250	75	1,510	78
		1,300	73	1,560	62
		1,300	82	1,565	78
		1,301	79	1,580	60
		1,320	78	1,704	56
		1,325	80	1,802	61
		1,330	79	1,930	61

Jeunes (● dans la figure).		♀ ♀ (○ dans la figure).		♂ ♂ (+ dans la figure).	
Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.	Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.	Longueur.	Nombre de glandes paralatérales.
		1,341	76	1,939	69
		1,380	80	1,939	74
		1,380	82	1,942	78
		1,420	91	1,948	61
		1,441	88	1,950	74
		1,480	80	1,960	60
		1,600	80	1,960	75
		1,620	68	2,000	62
		1,649	79		
		1,750	81		
		1,810	79		
		1,950	80		
		1,951	82		
		1,981	83		
		1,982	80		
		1,985	76		
		1,995	89		

Les mêmes nombres sont reproduits à la figure 95. Les jeunes sont indiqués par ●, les femelles par ○ et les mâles par +.

Bien que le groupe des jeunes soit, comme il ressort de cette figure, clairement subdivisé en un sous-groupe avec 50-60 et un autre avec 60-70 cellules glandulaires cutanées, il n'est pas possible de prouver avec certitude qu'on puisse déjà, chez tous les animaux non encore différenciés au point de vue sexuel, établir une distinction entre les futurs ♂ ♂ et les futures ♀ ♀, sur le vu du nombre de cellules glandulaires cutanées.

Le calcul des corrélations de la longueur du corps et du nombre de cellules glandulaires cutanées des ♀ ♀ et des ♂ ♂, montre que, aussi bien pour ♀ ♀ que pour ♂ ♂, le nombre de ces cellules s'accroît au cours du développement, de sorte qu'il ne peut être question de constance cellulaire que chez les animaux qui sont au terme de leur croissance.

Le calcul de la corrélation du nombre de cellules glandulaires cutanées et de la longueur du corps pour les jeunes, les ♀ ♀ et les ♂ ♂, s'est fait à l'aide des formules suivantes :

$$M \text{ moyenne} = A + b.$$

A est ici la moyenne adoptée provisoirement et b :

$$b = \frac{\Sigma pa}{n}.$$

p représente le nombre d'individus d'une classe déterminée de variantes,

n est le total des individus et a représente la différence entre une variante déterminée et la moyenne A évaluée.

Ensuite, tant pour les bourgeons que pour les nombres de cellules glandulaires cutanées, la distribution σ fut établi d'après la formule :

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n} - b^2}.$$

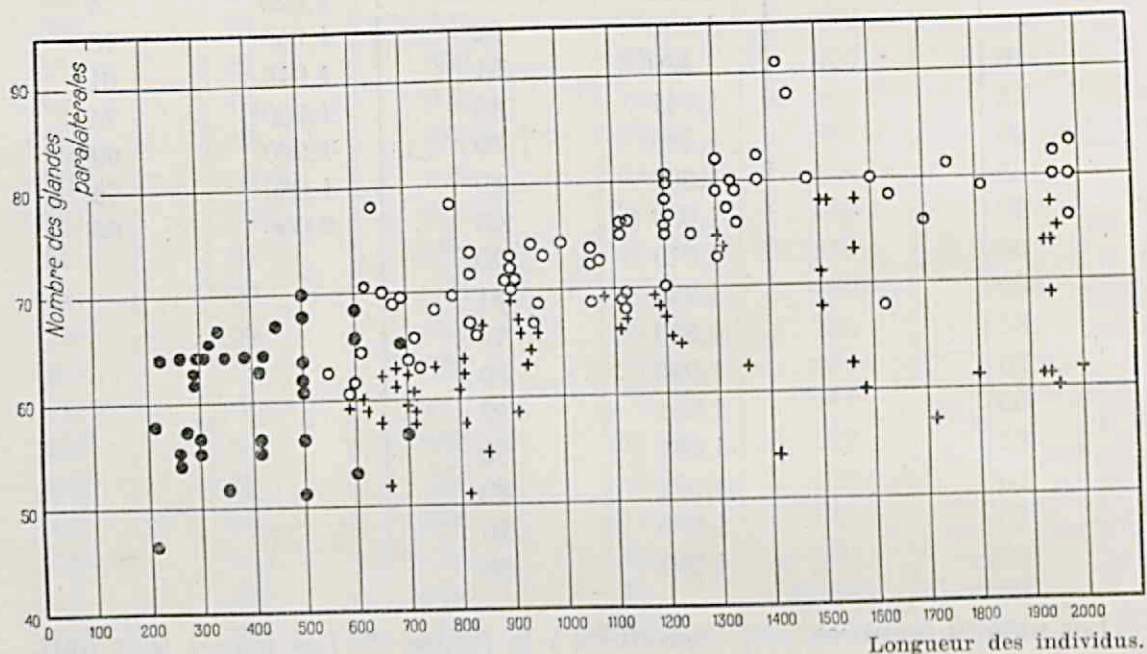


FIG. 95. — *Anaplectus granulosus*.

Tableau de la corrélation entre la longueur des individus et le nombre de glandes paracutanées.

La corrélation r fut établie à l'aide de la formule :

$$r = \frac{\sum pa_x a_y - b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}.$$

Ici, x est une variante de l'abscisse, en l'occurrence les différentes longueurs du corps, y une variante de l'ordonnée, en l'occurrence le nombre de cellules glandulaires cutanées.

La faute moyenne (m_r) de cette corrélation peut être définie par la formule :

$$m_r = \pm \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}.$$

Les calculs ont conduit aux résultats suivants :

Pour les jeunes, c'est-à-dire les individus où la différenciation sexuelle n'est pas encore visible, la corrélation r se montait à 0,252.

La faute moyenne $m_r = \pm 0,164$.

Dans ce cas, l'on ne peut donc pas parler avec certitude de corrélation, vu que r n'est pas plus grand que $3 m_r$.

Pour les ♀ ♀, la corrélation r était égale à 0,719.

La faute moyenne pour $r : m_r = \pm 0,067$.

Comme $r > 3 m_r$, il y a ici une corrélation évidente.

Un calcul analogue pour les mâles conduisit au même résultat.

La corrélation correspondait ici à $r = 0,35$.

La faute moyenne à $m_r = \pm 0,115$.

Comme, ici aussi, r est plus grand que $3 m_r$, l'on peut également parler de corrélation pour les ♂ ♂.

En résumé, l'on peut donc dire que le nombre de cellules glandulaires cutanées chez les ♂ ♂ est en général inférieur à celui des ♀ ♀. Ceci vaut autant pour les ♂ ♂ et ♀ ♀ très jeunes que pour les animaux parfaitement différenciés. Le nombre de cellules glandulaires cutanées s'accroît pendant le développement.

Chez les ♀ ♀ de 600 à 2.000 μ , le nombre de cellules glandulaires cutanées oscille entre 60 et 85.

Chez les ♂ ♂ de 600 à 2.000 μ , au contraire, il va de 50 à 75.

L'on peut affirmer avec une quasi-certitude que les jeunes ayant moins de 55 cellules glandulaires cutanées se développeront en ♂ ♂, tandis que ceux qui en ont plus de 65 deviendront des ♀ ♀.

Mais, comme le nombre de cellules glandulaires cutanées augmente encore, même après que les tissus ont atteint complètement leur différenciation de structure, l'on ne peut parler de constance cellulaire que lorsque les animaux sont longs de 1.200-1.400 μ .

C. — EXTENSION ET DÉPLACEMENT DES CELLULES PENDANT LE DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

Le développement complet de *Anaplectus granulosus* s'accomplit dans une culture en 14-20 jours. (Pour la méthode de culture, voir *Rhabditis*, p. 194.)

Pendant ce temps se produisent, comme c'est le cas chez la plupart des Nématodes libres et parasites, cinq stades de développement, séparés par quatre mues. (Chez *Actinolaimus tripapillatus*, KREIS [1930] décrit cinq mues.)

Le développement est cependant moins régulier chez beaucoup d'individus de *Anaplectus granulosus*. Ainsi, je n'ai trouvé chez quelques ♂ ♂

qui possédaient déjà une ou plusieurs papilles préanales avant la troisième mue, que des mues partielles de la partie antérieure du corps. La partie caudale ne muait plus.

Lors de la mue, l'ancienne cuticule se détache. Les extrémités de la tête et de la queue se libèrent d'abord, tandis que le revêtement cuticulaire de l'intestin antérieur et postérieur est également éloigné. La durée d'une mue variait très sensiblement : parfois tout le processus ne prenait que quarante minutes, alors que dans plusieurs autres cas, il lui fallait de 1 à 2 jours.

Le jeune quitte l'œuf 4-8 jours après la maturation. Les jeunes stades possèdent quatre rangées de 60 à 80 cellules de glandes cutanées chacune.

Il ressort de l'exposé ci-avant, que les jeunes peuvent être répartis en deux groupes d'après le nombre de leurs cellules glandulaires cutanées : les futurs mâles avec 60-70 cellules, les futures femelles avec un plus grand nombre (70-80 cellules) par rangée (voir fig. 95).

Chez les femelles très jeunes, on observe très tôt sur environ 53 % de la longueur du corps la première ébauche de l'ovaire.

Cette ébauche de l'ovaire est déjà visible, sans coloration spéciale, chez l'animal vivant. Elle se compose de quatre cellules, notamment deux cellules initiales sexuelles (provenant de la cellule P 5) et deux cellules plus petites ou terminales, qui iront former la paroi de l'ovaire. (Cfr. la description chez *Anguina filiformis*, p. 202.)

L'ovaire va maintenant s'étendre dans deux dimensions par division cellulaire. Les cellules terminales naissent de la cellule S 5, se divisent en même temps que les cellules initiales sexuelles et recouvrent les cellules germinatives d'une mince couche interrompue.

La division des cellules germinatives et pariétales se poursuit régulièrement, ce qui fait prendre à l'ovaire une forme allongée et le recourbe vers l'arrière au cours du développement.

D'après S. PAI (1928), la cellule S 5 donne encore naissance chez *Anguillina aceti*, en dehors de la paroi de l'ovaire, à l'oviducte et à l'utérus. A un stade très précoce, quand les jeunes ont atteint une longueur de 600-700 μ , l'ouverture extérieure pour la parturition est déjà visible. Mon examen ne m'a pas permis de déterminer si cette ouverture apparaît synchroniquement avec l'ovaire ou si elle n'entre en relation avec celui-ci que plus tard. Il est cependant probable que la dernière hypothèse soit la vraie, attendu que j'ai trouvé beaucoup d'animaux avec des gonades plutôt bien développées, sans qu'une ébauche de vulve ne fût présente. D'après S. PAI, la vulve serait originaire du groupe S 1.

Avec la croissance des ovaires, toute la partie du corps située entre l'œsophage et l'anus croît fortement en longueur, proportionnellement à l'allongement des deux ovaires. (Cfr. le tableau ci-dessous.)

TABLEAU 5.

Dimensions des larves femelles et des femelles d'*Anaplectus granulosus*.

Longueur totale en μ .	Longueur de l'oesophage.	Longueur de la queue.	Longueur des ovaires.	Distance entre la vulve et la tête.
720	200	41	30	—
732	227	37	25	—
741	160	40	26	—
749	181	48	19	—
760	180	32	29	—
764	219	60	65	—
771	200	48	70	—
800	220	45	40	—
810	190	53	42	—
825	191	50	45	—
834	175	46	30	—
855	230	52	100	520
862	192	53	40	—
870	245	40	68	—
881	220	59	142	523
900	265	68	80	539
948	225	50	140	550
960	239	74	191	552
965	212	61	230	539
977	251	48	209	540
980	239	57	249	568
981	280	40	230	592
990	272	70	200	560
1004	275	45	248	585
1070	300	72	260	590
1080	324	73	249	629
1095	312	53	272	585
1115	285	91	294	605
1180	310	64	381	680
1188	250	82	368	650
1190	298	65	301	600
1201	330	100	380	610
1209	291	82	300	670
1211	254	60	252	513
1215	293	100	—	—
1255	275	108	235	560
1260	350	72	252	594
1265	288	102	439	680

Longueur totale en μ .	Longueur de l'œsophage.	Longueur de la queue.	Longueur des ovaires.	Distance entre la vulve et la tête.
1271	320	72	348	608
1290	275	91	220	700
1315	294	55	410	612
1324	332	90	335	642
1339	275	108	340	700
1348	296	82	443	740
1355	318	93	283	700
1362	54	70	439	718
1367	297	100	440	735
1371	348	76	491	770
1388	280	92	430	715
1400	360	94	509	758
1408	348	112	470	740
1410	290	82	528	734
1415	315	100	402	742
1424	341	75	496	750
1430	275	59	552	724
1441	365	92	520	—
1450	376	111	421	780
1456	307	108	—	—
1460	285	68	524	802
1475	336	92	580	790
1509	302	74	576	775
1510	334	92	570	791
1516	—	85	420	792
1520	300	113	550	823
1535	378	100	540	850
1539	304	80	547	786
1544	289	80	521	885
1604	287	69	638	830
1610	300	113	520	834
1625	301	98	615	837
1648	339	103	637	860
1653	300	82	649	800
1656	334	108	624	832
1715	300	110	749	939
1728	319	124	670	861
1742	300	102	550	—
1748	340	116	670	879
1760	349	97	760	930
1770	300	115	668	924
1802	330	148	720	915

Dans la région de la première ébauche de l'ovaire ($50-70\mu$) se trouvent 6-10 cellules glandulaires cutanées. Mais dès que l'animal atteint une longueur de $700-1.000\mu$, la proportion de croissance entre le tissu de l'ovaire et du corps se présente d'une tout autre façon (fig. 96). Il ressort de mensurations précises que les deux ovaires s'étendent en somme sur un espace comprenant environ 30 cellules glandulaires cutanées. Comme même la lon-

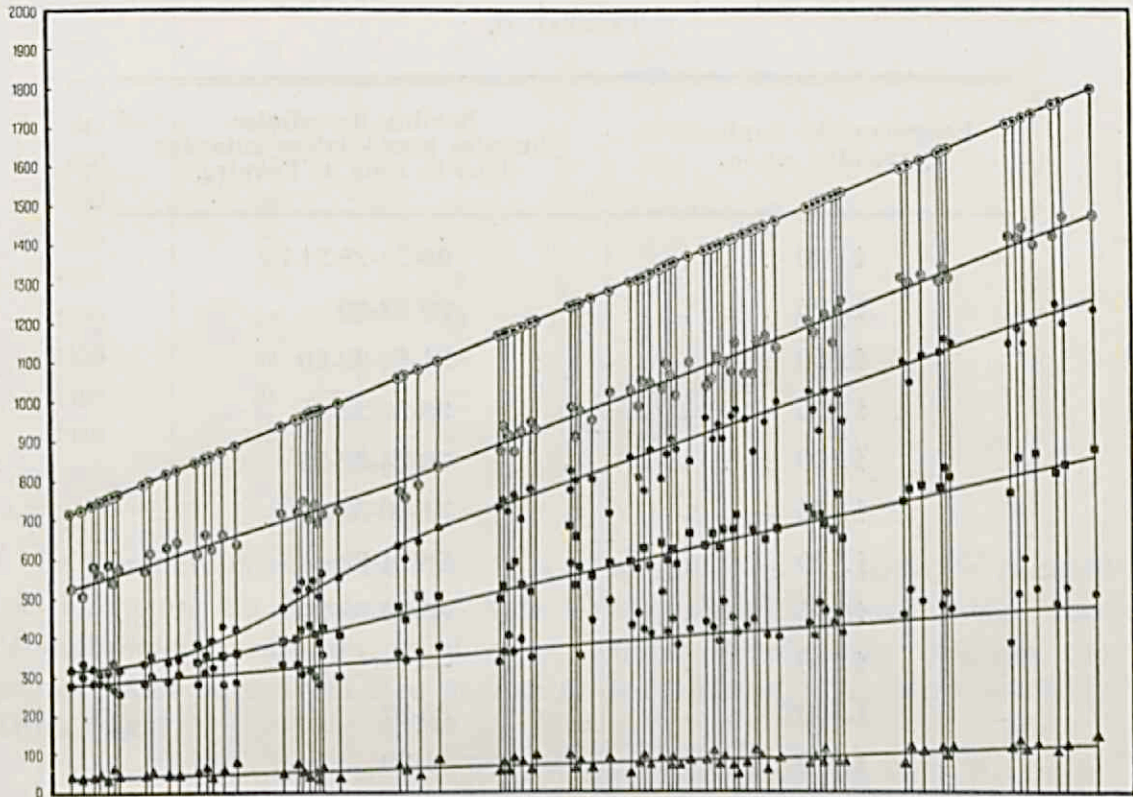


FIG. 96. — *Anaplectus granulosus*. Croissance de l'œsophage O, de l'ébauche génitale * et de la queue à partir de l'anus ▲ chez les individus ♀, à partir du stade larvaire, ■ = Vulva.

gueur de l'animal ne s'accroît que faiblement pendant cette période, il s'en suit qu'au début, la croissance de l'ovaire est de loin supérieure à celle du tissu environnant.

Bientôt, l'ovaire continue à croître régulièrement, avec une vitesse moindre cependant, parfaitement en harmonie avec la vitesse de croissance de la zone intestinale du corps. (J'entends par zone intestinale la partie du corps située entre l'extrémité de l'œsophage et l'orifice anal.) Je déduis ceci du fait que le nombre de cellules glandulaires cutanées dans la zone de l'ovaire n'augmente plus dès ce moment, mais demeure pour ainsi dire constant (25-35), ce qui ressort du tableau 6.

Des mensurations de la longueur de l'œsophage et de la queue font ressortir que la longueur de ces deux parties du corps s'accroît dans une mesure

beaucoup moindre au cours du développement : elle est définitive très tôt. Alors que la partie de la queue croît encore légèrement, et ceci exclusivement par l'agrandissement des cellules, la longueur de la partie de l'œsophage n'augmente guère. En dehors de cette différence dans la vitesse de croissance, j'en ai trouvé une autre, non moins remarquable, en ce qui concerne les déplacements de cellules qui ont lieu dans ces parties du corps.

TABLEAU 6.

Longueur de l'animal (arrondie) en μ .	Nombre de cellules dorsales glandulaires cutanées dans la zone de l'ovaire.
1.000	30-32-28-21-32
1.025	28-28-30
1.050	31-35-32-29
1.075	38-30-32
1.100	30-24-32-29
1.125	31-30-33-34
1.150	28-31-32
1.175	35-36-38-39
1.200	—
1.250	35-37
1.300	41-39
1.350	—
1.400	37
1.450	38-32-31
1.500	32-40
1.600	—
1.700	31-34
1.800	29-22-31

Dans la partie de l'œsophage il se produit notamment pendant le développement un déplacement considérable de cellules en direction caudale, ce qui ressort du fait que le nombre de cellules glandulaires cutanées diminue progressivement dans cette partie du corps. Il en est tout autrement dans la région caudale : le nombre de cellules glandulaires cutanées y augmente légèrement pendant la croissance de la queue, ou bien reste constant.

Pour ces variations de croissance, voir le tableau ci-dessous :

TABLEAU 7.

Longueur de l'animal en μ .	Nombre de cellules dans la région de l'œsophage.	Nombre de cellules dans la région caudale.	Longueur de l'animal en μ .	Nombre de cellules dans la région de l'œsophage.	Nombre de cellules dans la région caudale.
620	30	6	1430	19	9
628	29	6	1432	17	11
640	27	7	1450	22	10
650	33	9	1500	24	11
672	30	9	1510	20	8
750	26	9	1800	22	9
1000	27	9	1820	16	11
1020	28	10	1830	18	11
1130	32	10	1850	13	10
1400	21	8	1900	13	8
1420	18	10	1950	16	9

La première ébauche de l'organe génital masculin est parallèle pendant très longtemps au développement de l'ovaire décrit ci-dessus. Aussi, sans dénombrement exact du nombre de cellules glandulaires cutanées, les jeunes mâles ne peuvent être distingués des femelles. (Cfr. MAUPAS 1900 et KREIS 1930.)

L'appareil spiculaire se développe, d'après des recherches de S. PAI (1928), comme la vulve de la ♀, de la cellule S 1.

Il est apparu que l'époque à laquelle la première ébauche de l'appareil spiculaire devient visible chez différents individus de *Anaplectus granulosus*, se situe à des stades très distants du développement. Chez 18 % des animaux examinés, les spicules étaient déjà présentes à des stades au-dessous de 650 μ .

En ce qui concerne les papilles préanales, ici aussi l'époque de l'ébauche chez différents individus est tellement différente qu'il n'est pas possible, pour eux non plus, d'indiquer une marche de développement plus ou moins fixe. Ainsi, j'ai trouvé de petits individus (en dessous de 500 μ) où déjà des papilles préanales étaient ébauchées, alors que des individus de très grande taille possédaient un appareil spiculaire, mais absolument pas de papilles préanales (voir fig. 97).

Comme cependant le pourcentage de jeunes animaux avec moins de trois papilles est de loin supérieur à celui des adultes avec trois papilles ou moins,

je crois pouvoir me rallier à l'avis de MICOLETZKY (1921), d'après lequel le nombre de papilles augmente pendant le développement.

Ceci ne doit pas être en contradiction avec le principe de la constance des cellules. Ces glandes cutanées pourraient, en effet, être déjà présentes en ébauche, alors que les canaux abducteurs ne sont ébauchés que plus tard.

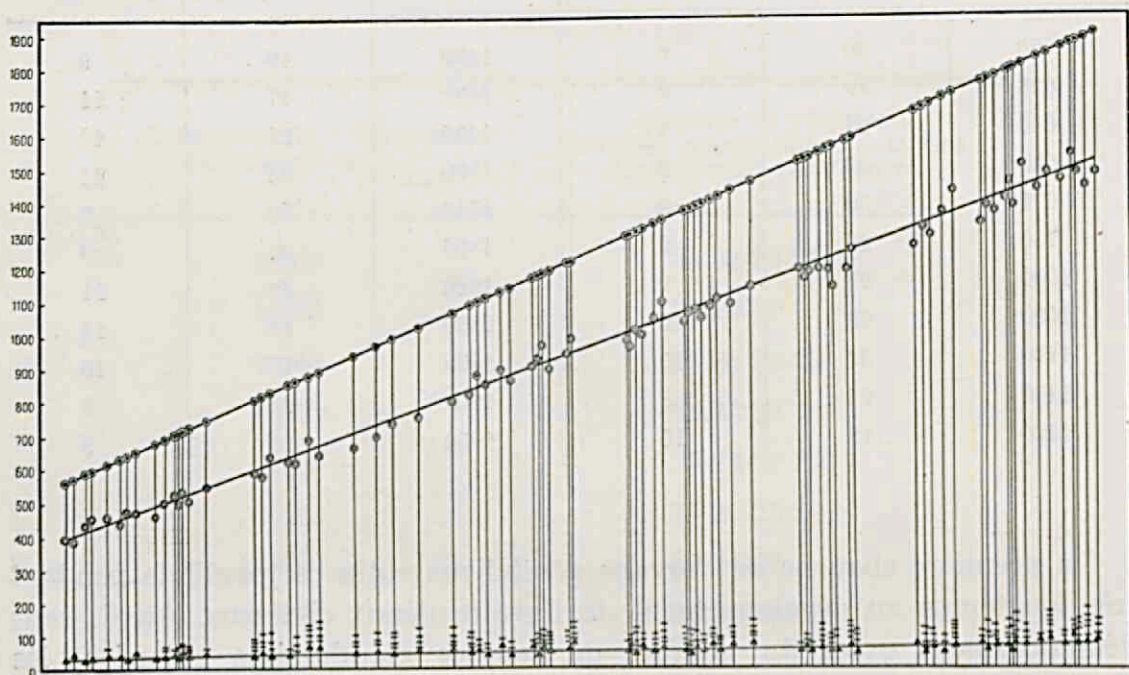


FIG. 97. — *Anaplectus granulosus*. Croissance des différentes parties du corps chez les individus ♂. ○ œsophage, ▲ anus, — papille préanale.

Cette hypothèse est appuyée par deux observations chez des individus *Anaplectus*, où les cellules glandulaires situées vers le dos étaient déjà présentes, sans aucune indication de canaux abducteurs. Les glandes anales se trouvaient dans ces deux cas sous forme de cellules rondes à ovales contre la couche cutanée dorsale (fig. 91 F).

Bien que ce nombre restreint d'observations ne permette pas d'arriver à des conclusions définitives, il n'en est pas moins possible que ces cellules glandulaires ne dérivent pas, comme on l'admettait généralement jusqu'à présent, de cellules cutanées situées à l'origine du côté préanal-ventral, lesquelles se sont différenciées en de grandes cellules glandulaires et ont ainsi obtenu une situation plus dorsale, mais que ces cellules soient originaires de cellules cutanées dorsales, qu'elles atteignent pendant la première mue une situation subcuticulaire et qu'elles ne se mettent que secondairement en rapport avec la région préanale ventrale.

D. — EXISTENCE DE LA PROGENÈSE.

1. — OBSERVATIONS GÉNÉRALES.

Avant d'examiner en détail l'existence de la progenèse chez *Anaplectus granulatus*, il me paraît désirable de définir exactement la notion de ce terme, ainsi que les notions souvent confuses de *Néoténie*, *Paedogenèse* et *Dissogonie*.

KOLLMANN (1883) est le premier auteur qui ait employé le mot néoténie; il ne s'est pas attaché à définir le phénomène qu'il avait découvert : il ne parle que de la conservation de la forme juvénile.

Il découvrit la néoténie, et supposait la maturation sexuelle pendant le stade larvaire, chez *Triton vulgaris*. Ce n'est que beaucoup plus tard que DE FREMERY montra définitivement que la néoténie est provoquée chez ces animaux par un mauvais fonctionnement de Thyreoidea.

KOLLMANN parle également de néoténie totale et partielle : cette division de la notion de néoténie en deux notions distinctes n'a pas contribué à rendre la définition plus claire. C'est surtout chez Boas que les deux notions sont traitées en détail. Par néoténie totale, il faudrait entendre une maturation sexuelle précoce, ce qui correspond en réalité à la *Progenèse* de GIARD. Pour Boas, la néoténie partielle est le phénomène qui consiste en ce qu'un organe déterminé ou quelques organes seulement se maintiennent à un degré ontogénétiquement inférieur de développement.

Tandis que la plupart des auteurs impliquent dans la notion de néoténie la question de la présence ou de l'absence de maturité sexuelle, il me semble préférable, comme à DE MAREES VAN SWINDEREN (voir SLIPER, E. J. 1936), de ne parler de néoténie que chez les animaux dont le développement normal est une vraie *métamorphose*. Lorsque nous parlons de l'idée que les notions de néoténie et de métamorphose sont inséparables l'une de l'autre, la notion de néoténie peut se définir rigoureusement. Il ne faut considérer comme cas de néoténie que les phénomènes dans lesquels la métamorphose normale, c'est-à-dire le passage d'une direction de développement à l'autre, par exemple de la vie aquatique à la vie terrestre, ne se produit pas. L'animal suit, plus longtemps que dans des circonstances normales, une direction de développement déterminée, d'où il résulte — l'état de développement des organes génitaux étant complètement mis à part — une différenciation de structure qu'il n'atteindrait pas dans des circonstances normales.

La *paedogenèse* est le phénomène de la maturation sexuelle du stade larvaire d'un animal, avec maintien de tous les caractères larvaires ou des plus typiques d'entre eux. La *paedogenèse* va ordinairement de pair avec la parthénogénèse. (Par exemple, la larve de Cecidomyide *Miastor metroloas*. Cfr. MEISENHEIMER.)

La *Dissogonie* tombe sous la notion de paedogenèse telle qu'elle a été décrite pour différents Cténophores, dans lesquels la larve arrive d'abord à maturité pour devenir plus tard un animal adulte pubère.

En général, l'on ne pourra pas parler de paedogenèse chez les Nématodes libres, attendu que les jeunes Nématodes libres ne se distinguent guère des adultes en ce qui concerne la forme du corps ou par suite d'adaptations spéciales. Il existe, il est vrai, des différences de structure entre les jeunes et les adultes (organe excrétoire, tête, organes des sens, appareil sexuel, etc.), mais il n'est pas question de métamorphose dans le sens indiqué ci-dessus. Il est donc à recommander de ne pas parler de « larves » chez les Nématodes, de sorte que le terme « métamorphose » ne peut être employé ici, pas plus que celui de « néoténie ».

Aussi, lorsqu'un Nématode libre passe à l'état parasitaire, ne voyons-nous qu'une adaptation progressive aux circonstances de vie modifiées et il ne se produit de modifications plus radicales qu'à l'occasion d'une évolution totale. (Cfr. *Anchylostoma*, chez qui la capsule buccale définitive n'apparaît qu'à la dernière mue.) Il est vrai que chez les Nématodes parasites, nous voyons la forme générale du corps se modifier profondément, mais ces modifications se produisent toujours pendant un stade de développement déterminé et n'ont pas sur la structure générale une influence telle que nous pourrions parler de métamorphose.

Vient enfin la notion de *progenèse* (GIARD), par laquelle je voudrais entendre une maturation avant que l'animal n'ait atteint sa croissance complète. La progenèse peut donc se produire aussi bien en connexion avec la néoténie (voir MARTINI 1909) que complètement indépendante d'elle.

Aussi la progenèse chez les Nématodes peut-elle être considérée comme un cas extrême d'eutélie, et ceci est en relation étroite avec la tendance eutélique générale de ces animaux. Il sera question de la notion d'eutélie dans le chapitre relatif à la constance cellulaire (voir pp. 187, 188).

2. — LA PROGENÈSE CHEZ ANAPLECTUS.

Dans les mensurations précédentes, j'ai rencontré quelques animaux chez lesquels une longueur très restreinte du corps allait de pair avec la possession de gonades remplies de cellules sexuelles mûres, et que je considère donc comme des animaux progénétiques. Le phénomène s'est présenté aussi bien chez ♀♀ que chez ♂♂.

A. — *Mâles progénétiques*. (Voir fig. 98, 1, 2, 3, 4 et 5.) Dans cinq cas observés, la longueur du corps restait sensiblement inférieure à 700 μ . La plupart des animaux juvéniles qui atteignent cette longueur ne présentent généralement pas encore d'ébauche d'appareil spiculaire ni de papilles (fig. 98, 1); dans quelques cas seulement, on note la présence de spicules et d'une, tout au plus de deux papilles, tandis que le testicule est encore petit et ne renferme pas de spermes mûrs.

La figure 98, 2, 3, 4 et 5 représente, au contraire, des animaux qui, bien qu'entièrement juvéniles en ce qui concerne la longueur du corps, ne possèdent pas seulement leur appareil spiculaire complètement développé et deux (98, 2 et 3) ou même quatre (98, 4 et 5) papilles préanales, mais aussi

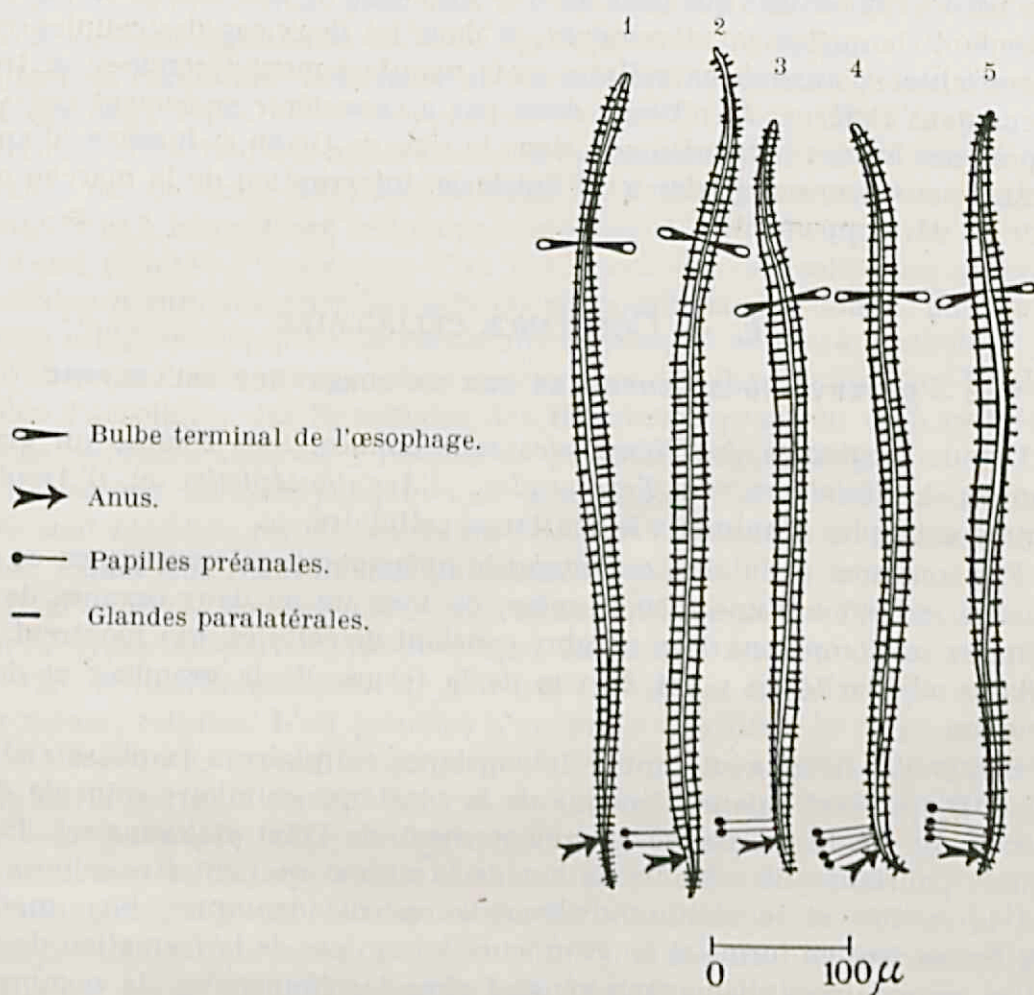


FIG. 98. — 1. Animal juvénile normal
2, 3, 4, 5. Mâles progénétiques.

un testicule avec du sperme manifestement mûr. Les papilles sont plus accumulées que chez les adultes normaux. La distance entre les cellules glandulaires cutanées est encore très régulière, comme c'est généralement le cas pendant les stades de la jeunesse; le nombre en est identique à celui des mâles adultes. Ceci montre que, par suite du développement de cellules dans la région moyenne (région intestinale) du corps, la croissance a été entravée, et que nous avons affaire ici à des cas typiques de progénèse.

Le matériel très restreint dont je disposais ne m'a pas permis d'établir si ces animaux progénétiques avaient déjà passé par quatre stades de mue. Le cas où déjà quatre papilles préanales étaient présentes, semble donner une indication dans ce sens.

B. — *Femelles progénétiques*. J'ai également rencontré des individus analogues chez quelques animaux ♀. Alors qu'ici aussi, la distance réciproque et le nombre de cellules glandulaires cutanées sont égaux à ceux des animaux juvéniles ou des femelles très jeunes, les ovaires, bien qu'étant de plus petites dimensions que chez les ♀ ♀ au terme de leur croissance, étaient cependant complètement développés, et dans les deux cas des cellules-œufs mûres (chez n_2 aussi deux cellules-œufs manifestement fécondées) se trouvaient dans l'utérus. Je n'hésite donc pas à considérer également ces ♀ ♀ comme des formes progénétiques, dans le sens de GIARD et BONNIER (d'après JAEKEL, nous devrions parler ici d'Épistasie, interruption de la marche normale de développement).

E. — CONSTANCE CELLULAIRE.

1. — OBSERVATIONS GÉNÉRALES SUR LA CONSTANCE CELLULAIRE.

Depuis longtemps, les *Nématodes* sont donnés, tout comme un grand nombre de *Rotateurs*, de *Tardigrades*, d'*Acanthocéphales* et d'*Ascidies*, comme exemples d'animaux à constance cellulaire.

Par constance cellulaire, on entend le phénomène qui consiste en ce que tous les individus d'une même espèce, ou bien un ou deux organes de ces animaux, se composent d'un nombre constant de cellules, qui montrent une certaine régularité au point de vue de la forme, de la grandeur et de la situation.

SITSAN PAI (1928) veut limiter la constance cellulaire à la phase stationnaire. D'après cet auteur, l'époque de la constance cellulaire coïncide donc avec la fin de la croissance (commencement de l'état stationnaire). Il me semble pourtant que cette limitation de la notion ne peut être admise, vu que le modèle et le nombre d'éléments restent identiques, bien que les cellules varient en forme et en grandeur. Aussi, lors de la formation de syncyties secondaires, phénomène général chez les Nématodes, le nombre de noyaux montre-t-il une constance cellulaire évidente.

La constance cellulaire ⁽¹⁾ est la *suite d'un développement mosaïque bien déterminé*. Le nombre des cellules du corps est déjà ébauché dans le déve-

(1) Pour la constance cellulaire, voir :

Tardigrades, cfr. BAUMAN, H., 1920, 1921.

MARCUS, E., 1929, 1936.

RAHM, G., 1925.

ENGLISCH, H., 1936.

TEUNISSEN, R., 1938.

Rotateurs (Hydatina senta); MARTINI, G., 1909, 1910, 1912, 1919; PETERS, HERMES, NACHTWEY, SEEHAUS.

Acanthocéphales, CLEAVE, H. J., v. 1914; MEYER, A., 1931; WÜLKER et SCHUURMANS STEKHOFEN, 1933; *Gigantorhynchus*.

Temnocéphales MERTON.

loppement embryonnaire à un stade précoce, après quoi il ne se produit plus d'autres divisions; la croissance ultérieure provient exclusivement d'extension cellulaire, de modification de forme et de déplacement éventuel de cellules.

Comme, d'après moi, dans tout le règne animal, on ne peut maintenir une distinction rigoureuse entre le développement mosaïque et le développement de régulation (déterminé et non déterminé), mais on doit admettre que ces deux types de développement doivent être considérés comme des extrêmes, entre lesquels apparaissent diverses transitions, il en résulte qu'il n'existe pas de limite bien définie entre les animaux à constance cellulaire complète et à inconstance cellulaire complète.

Aussi résulte-t-il également d'un grand nombre de recherches que chez beaucoup d'animaux chez lesquels on supposait dans le temps une inconstance cellulaire complète, il existe une constance cellulaire partielle.

Différentes observations, entre autres chez les Tardigrades, les Rhabdocoeles Turbellaria, les Nématodes, les Hirudinés, prouvent qu'à cette constance cellulaire s'associe l'absence de puissance régénératrice.

KORSCHOLT pense cependant que des cellules différenciées peuvent, si elles sont blessées, revenir en totalité ou partiellement à un état embryonnaire, lequel leur rendrait leur puissance initiale.

Bien qu'il cite nombre d'exemples semblant indiquer une réelle régénération (Polypes, Planaries, Ascidies, etc.), sa théorie est loin d'être prouvée : en effet, la dédifférenciation ne doit pas être suivie d'une redifférenciation des mêmes cellules. L'on pourrait s'imaginer que dans le corps au terme de sa croissance, il reste toujours quelques cellules à l'état embryonnaire. Lors de la perte de parties déterminées du corps, ces cellules pourraient, par leur puissance, régénérer ces parties. Elles trouveraient la quantité de nourriture nécessaire à cette fin dans les cellules du corps différenciées environnantes. Comme, chez les Nématodes, les différents organes ont atteint bien vite leur nombre maximum de cellules, il est aisé de constater le processus par lequel un organe arrive à la constance cellulaire.

C'est la raison pour laquelle tant d'auteurs (BÜTSCHLI 1876, NUSSBAUM 1880, GÖTTE 1882, HALLER 1885, GRASSI 1887, LEUCKART 1887, STRUBELL 1888, WANDOLLEK 1892, SPEMANN 1895, LIST 1894, ZIEGLER 1895, HAMANN 1892, ZOJA 1896, ZUR STRASSEN 1896, BOVERI 1899, MARTINI 1903, MÜLLER 1903, NEUHAUS 1903, GOLDSCHMIDT 1907-1910, POTTS 1910, KRÜGER 1913, SEURAT 1919, FILIPJEV 1924, WALTON 1924, SITSAN PAI 1928, KREIS 1930, PANAGIA 1933, CHITWOOD 1934), se sont occupés de l'étude du développement des Nématodes parasites et libres, afin d'approfondir ainsi le problème de la détermination.

Alors qu'au début, on s'occupait surtout de l'étude des Nématodes parasites (*Parascaris equorum* syn. *Ascaris megaloccephala* : BOVERI 1899, *Ascaris lumbricoides* : BONNEVIE 1901, *Metastrongylus elongatus* syn. *Strongylus paradoxus* : SPEMANN 1895), l'on trouva, lors de recherches ultérieures sur le cellinéma de divers Nématodes libres (*Rhabdias bufonis* syn. *Rhabdonema nigrovenosum* : ZIEGLER 1895, *Cucullanus elegans* : MARTINI 1903, *Cosmo-*

cerca commutata syn. *Nematoxys ornatus* : MARTINI 1903), une généalogie cellulaire absolument égale même après les derniers stades de développement, à part quelques variations dans le rythme de multiplication, dans la grandeur relative des cellules et dans la forme totale du germe. La mosaïque cellulaire se maintient toujours pendant un temps très long, et même les divisions de cellules qui se produisent plus tard se passent d'une façon déterminée. Lorsque nous considérons que, lors de son examen biologique de différents Nématodes (par exemple *Cucullanus elegans*, *Oxyuris*), MARTINI (1903, 1906 A, 1906 B, 1907 A, 1907 B, 1908, 1909 A, 1909 B, 1913) trouve une mosaïque cellulaire fixe dans la peau des larves, l'hypothèse est justifiée que la peau des animaux adultes est jusqu'à un certain point également à constance cellulaire, quoique cette constance soit troublée par le phénomène, surtout connu chez les formes parasitaires, de la formation d'amas de noyaux dans l'hypodermis syncytium. Les auteurs prénommés ont bien fait connaître la signification prévisible des blastomères. Déjà à un stade très précoce de développement, se produit une séparation dans les matériaux de signification prévisible différente. La marche de développement rigoureusement déterminée des Nématodes est appelée par MARTINI *Eutélie*, lequel terme renferme l'idée téléologiquement orientée de MARTINI que, par une marche de développement simplifiée, le stade final, dans ce cas-ci l'état de maturité sexuelle, est atteint dans un laps de temps moins long avec une perte moindre d'énergie.

D'après lui, cette *Eutélie* n'est aucunement en connexion avec le phénomène de la Néoténie, traité au chapitre D₁, tandis que GARSTANG (1929) considère l'*Eutélie* comme une *Néoténie partielle*.

L'on a pu observer de nombreux cas de constance cellulaire partielle non pas seulement chez les animaux à organisation inférieure ici mentionnés où nous rencontrons la constance cellulaire des organes et des parties du corps, mais aussi chez les animaux avec une organisation de loin supérieure, dont la structure du corps est compliquée et riche en cellules (C. APATHY 1897 pour le système nerveux des *Hirudinés*; H. KUNZE 1917, 1919 pour le système nerveux de *Helix pomatia*; E. MARTINI 1909, 1910, 1912, 1919 pour différents organes des *Tunicates*, pour les glandes salivaires, les ommatidies, le revêtement capillaire de divers insectes; G. FRITSCH 1886 pour la Medulla oblongata de *Lophius piscatorius*; J. BEARD 1892 pour *Raja batia*; R. KOLSTER 1898 pour la Medulla spinalis de *Perca fluviatilis*; G. TAGLIANI 1899 pour la Medulla spinalis de *Solea impar*; P. SARGENT 1899 pour la Medulla spinalis de *Ctenolabrus*; C. RABL 1900 pour la lentille de l'œil et autres organes des *Vertébrés*); même dans l'organisme humain, nous trouvons un exemple de constance cellulaire évidente dans l'organe de Corti.

2. — CONSTANCE CELLULAIRE CHEZ ANAPLECTUS GRANULOSUS.

Il ressort clairement de ce qui précède que les cellules glandulaires cutanées chez *Anaplectus granulatus* nous fournissent, d'après le nombre

et la disposition, un exemple classique de constance cellulaire. Les cellules glandulaires cutanées se trouvent des deux côtés de chaque champ latéral et s'abouchent ici vers le dehors, de sorte qu'il y a en tout quatre rangées longitudinales de ces cellules.

Bien que ces cellules aient déjà été observées chez *Anaplectus* par BASTIAN (1865), BÜTSCHLI (1873) et DE MAN (1876), ces auteurs n'en ont pas reconnu le caractère propre, notamment celui de cellules cutanées excrétoires. BASTIAN parle de « rather large colourless granules », BÜTSCHLI et DE MAN de « groszen kernartigen Gebilden ».

BRAKENHOFF (1913) est le premier qui ait reconnu la fonction de ces cellules et les décrive en détail.

Deux autres cas où des cellules glandulaires cutanées de l'espèce sont présentes, sont décrits par MICOLETZKY (1914) pour *Aphanolaimus aquaticus* et *Aphanolaimus attentus*, alors que ces cellules étaient déjà connues pour un grand nombre de Nématodes marins, par exemple pour *Synonchus strasseni* (TÜRK), *Thoracostoma zolae* (RAUTHER), *Thoracostoma setosum* (DE MAN), *Oncholaimus vulgaris* (STEWART), *Cylicolaimus magnus* et *Jägerskiöldia acuticaudata* (JÄGERSKIÖLD). D'après JÄGERSKIÖLD, les glandes des champs latéraux manquent chez les Nématodes qui possèdent une *glande ventrale*, d'où il conclut à une vicariation des deux espèces de glandes. La glande ventrale serait ici une glande de champ latéral déplacée. Elle s'abouche vers le dehors par un pore ventromédian, de même que les canaux latéraux des formes parasitaires; RAUTHER (1909) et STEINER (1916) considèrent ces canaux comme homologues de la glande ventrale, en ce sens que celle-ci serait un système excrétoire de champ latéral resté embryonnaire. Chez *Enterobius vermicularis*, COBB décrit la naissance d'un système excrétoire de champ latéral d'une telle glande ventrale unicellulaire. Ceci ne vaut certainement pas pour *Anaplectus granulosus*, car à côté des glandes des champs latéraux j'ai trouvé dans les deux sexes une glande ventrale bien apparente. MICOLETZKY (1921) aussi l'a observée. A mentionner le fait que STEWART (1901) a rencontré dans *Oncholaimus vulgaris* un cas où des animaux ♂ et jeunes animaux ♀ présentent des cellules glandulaires de champ latéral à côté d'une glande ventrale, alors que celle-ci est absente chez les femelles adultes.

3. — NOMBRE DE CELLULES GLANDULAIRES CUTANÉES PARALATÉRALES; DIFFÉRENCE ENTRE INDIVIDUS ♀ ET ♂ D'*ANAPLECTUS GRANULOSUS*.

Le nombre moyen de ces cellules glandulaires cutanées paralatérales s'élevait dans une rangée longitudinale à 68 (faute moyenne : 0,042) pour 38 mâles de moins de 800 μ (pour des animaux donc où l'organe sexuel n'est pas du tout ou incomplètement développé), à 73 (faute moyenne : 0,031) pour une quarantaine de mâles ayant entre 800 μ et 1.110 μ , à 79 (faute moyenne :

0,094) pour une trentaine de mâles adultes ayant entre 1.100 μ et 1.700 μ . Le nombre croît donc légèrement pendant le développement des mâles, si peu cependant que nous pouvons certainement parler ici de constance cellulaire.

Chez les mâles progénétiques dont il est question au chapitre précédent, le nombre de ces cellules se montaient respectivement $\frac{62|68}{71|69}$ et $\frac{67|64}{62|70}$ (voir note 1), correspondant ainsi au nombre moyen de cellules glandulaires cutanées des animaux très jeunes (en dessous de 800 μ).

Le nombre de cellules glandulaires cutanées des animaux ♀ est en moyenne supérieur à celui des mâles. Le nombre de cellules glandulaires cutanées s'élevait pour des animaux ♀ de moins de 800 μ (où le *primordium génital* est déjà visible et où la *vulve* est ou non présente) : pour moyenne de 25 animaux, à $79 \pm 0,052$, contre $68 \pm 0,095$, pour les mâles avec longueur de corps correspondante. Ici le nombre était donc sensiblement supérieur. Pour une trentaine de femelles ayant entre 900 μ et 1.200 μ , le nombre de ces cellules se montait en moyenne à $80 \pm 0,142$, pour dix-huit femelles ayant entre 1.300 μ et 1.500 μ , à $84 \pm 0,110$, pour trente-deux femelles ayant entre 1.500 μ et 2.000 μ , à $83 \pm 0,089$. Donc, chez les femelles aussi, le nombre de cellules glandulaires cutanées augmente légèrement pendant le développement. Si déjà dans les stades très jeunes, où il n'y a pas encore d'ébauche de l'organe sexuel, le nombre de cellules glandulaires cutanées dépasse en moyenne 74, l'on pourrait déduire de ce qui précède que ces jeunes animaux en ébauche sont des femelles; lorsque le nombre moyen n'atteint pas 70, l'on aurait dans la plupart des cas affaire à de très jeunes mâles. Bien qu'une pareille diagnose ne soit pas justifiée à tous les points de vue, attendu que la différenciation sexuelle est influencée par divers facteurs de milieu, je donne ci-après une table de quelques expériences, pour lesquelles j'ai isolé et élevé séparément quelques très jeunes animaux.

	L: 798 μ	L: 790 μ	L: 782 μ	L: 780 μ	L: 699 μ	
Isolés le	82 78 ⁽¹⁾	79 76	76 79	79 71	70 75	moins de 800 μ .
10 décembre 1937.	71 64	70 68	68 67	78 ?	78 73	
		L: 810 μ		L: 792 μ	L: 708 μ	
		79 ?		80 82	79 78	
22 décembre 1937.		78 72		78 80	80 77	
		avec P. G. ⁽²⁾ et vulve.		avec P. G. et vulve.	avec P. G. et vulve.	

- (¹) $\frac{82|78}{71|64}$: 82 : Nombre de cellules glandulaires cutanées, à gauche dorso-latérales;
 78 : " " " " à droite dorso-latérales;
 71 : " " " " à gauche ventro-latérales;
 64 : " " " " à droite ventro-latérales.

(²) P. G. : Primordium génital; P. P. : Papilles préanales; SP. : Spicule; G. : Gubernaculum.

	L : 790	L : 781	L : 730	L : 728	L : 700
Isolés le	70 69	71 ?	68 ?	69 73	62 60
19 décembre 1937.	62 68	70 72	61 ?	62 65	68 61 (?)
	L : 818			L : 781	L : 728
23 décembre 1937.	71 74			75 74	69 71
	69 74			68 71	69 73
	avec 2 P. P. et Sp. + G.			avec 4 P. P. et Sp. + G.	avec 4 P. P. pas de Sp. pas de G.

Bien que le nombre d'expériences d'isolation soit trop restreint pour permettre d'arriver à des conclusions fondées, elles appuient cependant l'avis exprimé ci-dessus, notamment qu'il est possible, uniquement en comptant le nombre de cellules glandulaires cutanées, d'isoler d'une quantité d'animaux très jeunes, nullement différenciés au point de vue sexuel, les futurs ♂♂ et les futures ♀♀.

PARTIE II.

CONSIDÉRATIONS ÉCOLOGIQUES SUR LES RHABDITIDES AVEC QUELQUES OBSERVATIONS SUR L'ENDOPARASITISME.

I. — L'EXTENSION DES RHABDITIDES ET LEUR CULTURE.

Les Rhabditides, qui forment à plusieurs points de vue un excellent sujet pour des recherches histologiques et écologiques expérimentales, sont répandus dans le monde entier. Chez plus de 85 % des échantillons hollandais que j'ai examinés, figuraient des espèces du genre *Rhabditis*, surtout *Rhabditis teres*, *Rhabditis elongata* et *Rhabditis incrimis*, que j'ai également trouvées en grand nombre dans les échantillons du Parc Albert. Des 40 échantillons du Parc Albert, qui contenaient des Nématodes, 23, c'est-à-dire 57,5 %, comprennent une ou plusieurs espèces du genre *Rhabditis*.

Au Congo, le pourcentage des échantillons renfermant des Rhabditides paraissait être de loin inférieur à celui de Hollande. Pour le moment, on ne peut en donner une raison plausible : il est possible que cette situation soit en rapport avec des facteurs microclimatologiques, qui exercent, sans aucun doute, une influence sur la principale source de nourriture des Rhabditides, notamment la flore bactérienne. Un fond humide, riche en éléments organiques, sera en général un excellent substratum alimentaire. Il n'est donc pas étonnant que, suite à l'examen d'un grand nombre d'échantillons de Hollande, ce soit précisément pendant les mois humides et plutôt chauds de septembre et d'octobre, que l'on ait observé un maximum dans le développement des Nématodes.

Lors de l'examen des échantillons précités, une grande quantité de particularités se sont manifestées concernant la distribution, la proportion sexuelle et l'infection parasitaire de *Rhabditis*; ces faits m'ont amené à rechercher des éléments précisant ces observations au moyen d'expériences de culture sur quelques espèces de *Rhabditis*.

Quelques observations écologiques générales au sujet des Rhabditides, et une analyse de la méthode de culture qui a été suivie, précèdent la discussion des résultats, obtenus par ces cultures.

Méthode de culture suivie. — Suivant les indications de MAUPAS (1900), de MICOLETZKY (1916) et de HERTWIG (1922), j'ai constitué un milieu de culture à base d'extrait de viande, mélangé dans des proportions différentes avec du suc de pommes de terre. La meilleure proportion m'a paru consister

en une partie de suc de pommes de terre pour quatre parties d'extrait de viande. A ce milieu de culture j'ai ajouté un peu de peptone et l'ensemble fut rendu alcalin au moyen de potasse caustique. Si l'extrait de pommes de terre est ajouté en plus grande quantité, le développement des Nématodes est encore plus rapide, mais dans ce cas il arrive souvent que des cultures meurent par suite du développement bactérien trop prononcé. Au bout de 14 à 20 jours, on peut procéder à la greffe. Le nombre d'individus augmente quand on ajoute du lait au lieu de suc de pommes de terre. (Cfr. H. DOTTERWEICH 1938.) L'inconvénient de cette méthode consiste en ce que les animaux se retrouvent difficilement sur le substratum blanc. Le milieu de culture fut réparti en couche très mince (0,4-0,5 mm.) dans de petites plaques de Pétri. En couches plus épaisses de milieu de culture, les Nématodes périssent par manque d'oxygène. En vue d'empêcher le passage des formes d'une culture dans une autre, chaque plaque fut mise dans une plaque de Pétri plus grande, sèche à l'intérieur. DOTTERWEICH donne une autre méthode de culture, que je n'ai cependant pas appliquée à l'occasion de cet examen : dans cent parties 0,05 % de solution Knop sont dissous 29 gr. d'Agar, 0,2 gr. d'extrait de viande Liebig, 0,3 gr. de NaCl et 0,2 gr. de peptone.

Après refroidissement à 50° C, on ajoute à cette solution 5 cc. de suc de pommes de terre. Ce milieu de culture est rendu alcalin par adjonction de potasse caustique. On coule des couches épaisses de 3-5 mm. de ce milieu dans des plaques de Pétri.

Dans les différentes expériences de culture auxquelles j'ai procédé, il m'est apparu que le très commun *Rhabditis teres* était le plus facile à élever. Les générations se succèdent très rapidement. Dans une culture 5-6 générations se développent au maximum par mois, pourvu que le développement bactérien soit contenu dans certaines limites et que le développement des moisissures soit combattu.

II. — FACTEURS DU MILIEU QUI ONT, DANS LE SOL, UNE INFLUENCE SUR LA FAUNE DES NÉMATODES.

La faune des Nématodes est influencée par un très grand nombre de facteurs de milieu. Dans l'étude de la faune du sol, il s'agit donc de tenir compte de différents facteurs, tant biotiques qu'abiotiques.

Pour les Rhabditides, le facteur biotique le plus important est la quantité et la nature des bactéries du sol. Parmi les principaux facteurs abiotiques je mentionnerai la structure et le chimisme du sol, le degré d'humidité, la température et la qualité de l'air du sol.

1. STRUCTURE DE FOND ET DEGRÉ D'HUMIDITÉ. — La teneur en eau du sol est bien l'un des facteurs de milieu abiotiques les plus importants pour la vie des Nématodes, attendu que ceux-ci sont en principe des animaux

aquatiques. Quelques formes, adaptées à la vie en milieu sec, grâce à une structure cuticulaire très particulière (plusieurs espèces *Ogma*), sont traitées dans la partie systématique (partie I A).

La teneur en eau est sujette à des modifications continues par l'interaction des précipitations pluvieuses, de l'état des eaux souterraines et de l'évaporation. En même temps, le caractère chimique (et, par conséquent, le pH) s'altère continuellement par suite de processus microbiologiques tant aérobies qu'anaérobies. (Cfr. D. FEHER 1933).

Tandis qu'une certaine teneur en eau des couches supérieures du sol est indispensable au développement d'une faune riche en Nématodes, une trop grande quantité d'eau du sol est nuisible à la plupart des Nématodes libres, probablement parce que la quantité d'oxygène pouvant pénétrer dans le sol est trop minime.

La capacité en eau du sol dépend surtout de sa structure, notamment de la grandeur, de la densité et de la forme des granules qui le constituent. Ainsi, par exemple, un fond de limon retiendra plus d'eau qu'un fond de sable, attendu que dans ce dernier, l'eau s'évapore plus vite. La richesse en humus augmente la capacité en eau et exerce en même temps une grande influence sur la flore bactérienne. (Cfr. E. RAMANN 1911, RUSSEL et APPELYARD 1915-1916, M. THOMPSON 1924, D. AUGUSTINE et W. SMILLIE 1926, F. ZUNKER 1930, G. FRENZEL 1936.)

La grandeur des pores et donc les espaces où vivent les Nématodes dépendent en même temps de ces facteurs. Cet espace des pores occupe, d'après RUSSEL (1915), environ $\frac{1}{3}$ du volume total du fond. Il est donc aisé de comprendre que dans les sols sablonneux, où l'oxygène pénètre plus profondément grâce aux grands pores et où les plantes ont des racines très profondes, les Nématodes se rencontrent à une plus grande profondeur que dans les sols argileux ou limonneux. ZUNKER (1930) distingue les catégories suivantes d'eaux du sol :

- a) Eau retenue capillairement, qui remplit les cavités étroites et larges.
- b) Eau retenue par des tensions de surfaces dans les espaces les plus fins entre les particules du sol.
- c) Eau d'absorption, qui forme une mince couche d'eau autour des particules du sol isolées.

Tandis que l'eau capillaire s'évapore facilement du sol, il n'en est pas de même de l'eau d'absorption et de l'eau des tensions de surface. C'est pourquoi même les sols très secs ont une teneur en eau bien mesurable.

A mesure que l'eau disparaît des couches supérieures par évaporation, de nouvelle eau est amenée par capillarité de couches plus profondes. Il est apparu que la grandeur granulaire des particules du sol est en raison inverse de la hauteur de l'eau de ce sol, ce qui est naturellement en relation avec la largeur des capillaires.

Le rapport entre la quantité de Nématodes et la structure du sol n'a été examiné plus ou moins en détail que dans quelques cas, notamment par D.-L. AUGUSTINE et W.-G. SMILLIE, qui ont étudié le rapport entre la présence de larves d'*Anchylostoma* et la structure du sol. Ils ont trouvé des différences très marquées dans le développement des larves de sols sablonneux et de sols argileux. (Dans les sols sablonneux à grains fins, 40 % en moyenne se développaient en larves mûres, dans les sols argileux, 0,006-12 % seulement.)

2. TEMPÉRATURE. — Un deuxième facteur de milieu important est la température. La température du sol est sujette, pendant l'année, à des variations moindres que la température de l'air. Presque partout, la moyenne mensuelle de la température du sol est, en été, inférieure à celle de la température de l'air. Au printemps, en automne et en hiver, le contraire se produit.

La température du sol dépend aussi fortement de sa structure. Dans un sol limoneux, par exemple, la plus grande partie des rayons de soleil captés servira à l'évaporation de l'eau de ce sol, laquelle est en général abondante. Un tel sol humide peut aussi retenir plus longtemps la chaleur acquise, vu que, à la baisse de la température, la vapeur d'eau se condense dans les pores du sol, ce qui permet un dégagement de chaleur de condensation. Pour un tel sol, les températures extrêmes ne seront donc pas aussi distinctes comme c'est le cas pour un sol de sable sec et bien ventilé. Ainsi la chaleur d'un sol est en raison inverse de sa capacité en eau. (Cfr. G. KRAUS 1911).

3. COMPOSITION DE L'AIR DU SOL. — Dans les sols humides, riches en humus, la teneur en CO_2 de l'air de ces sols est toujours supérieure à celle de l'air atmosphérique, attendu qu'il se produit ici une décomposition continue de matières organiques.

Au printemps et en automne, cette teneur en CO_2 sera supérieure en moyenne à celle de l'été, par suite de la transformation plus grande de matières organiques. La diffusion qui a lieu entre l'air atmosphérique et l'air du sol, est insuffisante pour maintenir la teneur en oxygène dans le sol. S'il n'y avait pas d'autres facteurs en jeu, la teneur en CO_2 du sol s'élèverait bien vite à une hauteur telle, que dans un sol riche en humus, la vie serait impossible au-dessous de 5-10 cm. pour la plupart des organismes. Parmi les facteurs qui rendent plus intensif l'échange de gaz entre l'air atmosphérique et l'air du sol, il y a lieu de mentionner en premier lieu la précipitation, qui a pour effet de remplacer temporairement l'air des pores du sol par de l'eau riche en oxygène, et, en second lieu, la nouvelle pénétration dans le sol de l'air atmosphérique après évaporation de cette eau du sol. Les variations de température ont aussi une grande influence sur le déplacement des gaz dans le sol. Il en est de même des variations de la pression atmosphérique : la différence de pression entre l'air du sol et l'air atmosphérique

produit un courant d'air qui pénètre dans le sol ou se dirige en sens opposé. Il serait intéressant d'établir, par un examen plus approfondi en rapport avec la faune du sol, s'il existe dans le sol des facteurs qui en rendent le mécanisme comparable au principe de la « branchie physique » et s'il existe d'autres facteurs qui donnent lieu à un tamponnement chimique, avec, comme conséquence directe, une certaine limitation de la teneur CO_2 .

III. — DÉPLACEMENTS DE L'ÉQUILIBRE ENTRE LES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE RHABDITIS DANS LE SOL ET DANS LES CULTURES.

Lors de l'examen d'un grand nombre d'échantillons de sol, qui avaient été pris à un même endroit et à différentes époques de l'année, j'ai été frappé par la forte variation que peut présenter la composition de la faune des Rhabditides. Ainsi la composition de cette faune d'une localité des environs d'Utrecht paraissait s'être modifiée, comme il est indiqué dans la table ci-dessous (tableau 8) avec graphique (fig. 99).

OBSERVATIONS SUR QUELQUES CULTURES DE RHABDITIS.

Comme il est certain qu'un grand nombre de facteurs écologiques influent les variations de pourcentage des différentes espèces de Nématodes, j'examinerai dans la partie suivante s'il est également question d'une certaine périodicité dans des cultures où les facteurs de milieu sont mieux dominés.

TABLEAU 8.

Dates	Espèces de <i>Rhabditis</i> en % du nombre total des Nématodes des échantillons du sol.					
	<i>Rhabditis teres</i>	<i>Rhabditis filiformis</i>	<i>Rhabditis papillosa</i>	<i>Rhabditis producta</i>	<i>Rhabditis incermis</i>	<i>Rhabditis elongata</i>
2 novembre 1937	48	5	0,5	4,5	—	40
5 novembre 1937	50	42	—	—	—	3
8 novembre 1937	25	38	—	3,5	0,5	40
42 novembre 1937	—	68	2,3	4,2	7,8	—
47 novembre 1937	—	28,5	0,4	7,2	—	—
21 novembre 1937	—	43	4,8	15	—	—
24 novembre 1937	4,3	40	7,9	42	—	—

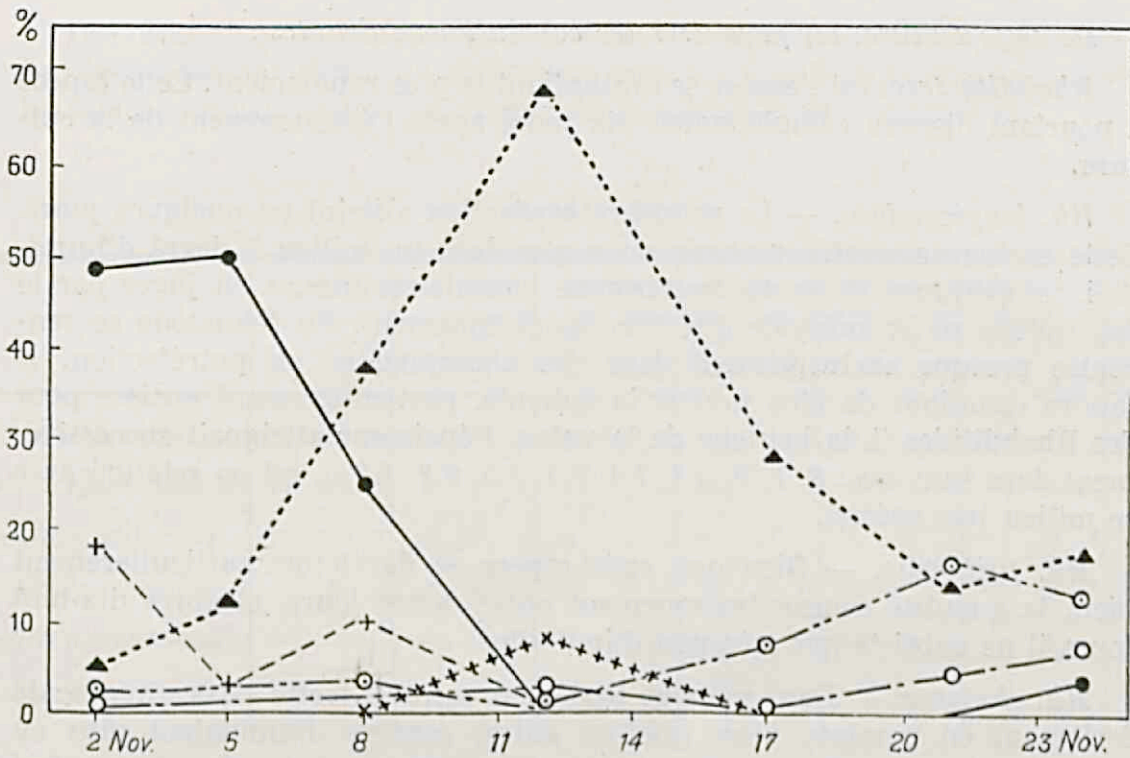


FIG. 99. — Variabilité dans la quantité des Rhabditides.

- *Rhabditis teres*.
 ▲—▲ *Rhabditis filiformis*.
 ○—○ *Rhabditis producta*.
 ×++++× *Rhabditis inermis*.
 +-----+ *Rhabditis elongata*.

Dans du terreau stérilisé à 15 cc., j'ai introduit 15 femelles adultes de chacune des espèces suivantes :

Rhabditis teres A. SCHNEIDER.
Rhabditis longicaudata BASTIAN.
Rhabditis filiformis DE MAN.
Rhabditis elongata A. SCHNEIDER.
Rhabditis curvicaudata A. SCHNEIDER.
Rhabditis producta A. SCHNEIDER.

Cette culture a fourni le résultat suivant :

TABLEAU 9.

Quantité d'animaux calculés par cc. de substance de fond.

ESPECE	12 nov.	15 nov.	18 nov.	21 nov.	24 nov.	27 nov.	30 nov.
<i>Rh. teres</i>	1	18	12,5	3,2	—	—	—
<i>Rh. longicaudata</i> . . .	1	3,1	—	—	—	—	—
<i>Rh. filiformis</i>	1	0,4	8	12	14	3,2	0,8
<i>Rh. elongata</i>	1	8	9,5	7	15	13,8	14
<i>Rh. curvicaudata</i> . . .	1	0,8	0,5	—	2,7	3,8	1,1
<i>Rh. producta</i>	1	0,5	—	—	—	—	—

De cette culture, on peut tirer les conclusions suivantes :

Rhabditis teres est l'espèce se multipliant le plus rapidement. Cette espèce a pourtant disparu complètement dix jours après l'établissement de la culture.

Rh. longicaudata. — La première génération s'éteint en quelques jours. Cette espèce ne semble pouvoir vivre que dans un milieu à degré d'humidité, température et teneur bactérienne bien déterminés, à en juger par le fait qu'elle ne se présente que très sporadiquement. Ce Nématode se rencontre presque exclusivement dans des champignons en putréfaction. Il faudra examiner de plus près si la cuticule, particulièrement épaisse pour des Rhabditides (à la hauteur de la vulve, l'épaisseur atteignait successivement dans huit cas : 8, 7, 9, 5.8, 7.4, 9.8, 8.5, 9.2, 8.8 μ), est en relation avec ce milieu très spécial.

Rh. filiformis. — Bien que cette espèce se développe particulièrement bien, la quantité décroît brusquement après douze jours, et après dix-huit jours il ne subsiste que très peu d'individus.

Rh. elongata. — Dans presque toutes les cultures, cette espèce augmenta fortement en nombre, alors que les autres espèces diminuaient plus ou moins rapidement. Dans plusieurs cas, les cultures mixtes donnèrent ainsi naissance à des cultures exclusives de *Rh. elongata*. Ce Rhabditide est l'une des espèces les plus communes, surtout dans les milieux où les bactéries pullulent. Cas très typique pour cette espèce : à plusieurs reprises, j'ai trouvé après quelque temps dans des cultures mixtes (dans de la terre stérilisée) *Rh. elongata*, alors qu'elle n'y avait pas été cultivée. Il est à présumer que les Nématodes cultivés portaient des œufs ou des cystes de *Rh. elongata*. Peu après l'apparition de *Rh. elongata*, la plupart des autres Rhabditides disparurent.

Une observation analogue a été décrite par REITER (1928), qui déposa des morceaux de ver de terre sur de la terre calcinée. Après deux jours, il trouva *Rh. maupasi*, qui se développait bien pendant quelques semaines. Ce n'est qu'après trois semaines qu'apparurent soudainement *Diplogaster* sp. et *Rh. elongata*, qui se multiplièrent rapidement pour supplanter *Rh. maupasi*. Malgré sa cuticule très mince, *Rh. elongata* paraît résister aisément à diverses influences nuisibles (sécheresse, froid, manque de nourriture, etc.).

Rh. curvicaudata. — Alors qu'au début, le nombre d'individus de cette espèce diminua, après douze jours il se produisit dans la culture un accroissement soudain, mais momentané (périodicité manifeste). *Rh. curvicaudata* est fréquent dans la nature avec *Rh. teres* et *Rh. longicaudata*.

En culture, *Rh. curvicaudata* se multiplie le plus rapidement sur un fond d'extrait de pommes de terre.

Rh. producta. — Cette espèce, qui, de même que *Rh. longicaudata*, ne se rencontre dans la nature libre que dans un milieu très spécial (sur les champignons), ne se développa pas dans cette culture.

Des résultats presque identiques furent obtenus dans la culture 4 (2 décembre 1937-7 janvier 1938), qui commença avec 5 ♀ ♀ mûres de chaque espèce. Le tableau suivant donne un aperçu de la variation de composition :

TABLEAU 10.

	10 déc.			14 déc.			18 déc.			22 déc.			27 déc.			29 déc.			7 janv.		
	♀	♂	juv.	♀	♂	juv.	♀	♂	juv.	♀	♂	juv.	♀	♂	juv.	♀	♂	juv.	♀	♂	juv.
<i>Rhabditis teres</i>	20	5	40	37	18	1	48	16	3	11	—	—	8	—	1	10	—	—	2	—	—
<i>Rhabditis longicaudata</i>	14	12	3	8	7	1	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhabditis filiformis</i>	15	28	25	47	17	8	42	11	7	31	4	2	4	—	1	—	2	4	2	1	1
<i>Rhabditis elongata</i>	18	6	0	40	4	17	54	7	11	68	4	8	64	17	—	62	8	3	60	5	10
<i>Rhabditis curvicaudata</i>	—	—	—	—	—	—	—	8	—	20	4	2	38	2	7	4	3	—	—	—	—
<i>Rhabditis producta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

La culture 11 fournit un bon exemple de la prédominance finale d'une espèce de *Rhabditis* déterminée (*Rh. elongata*). Pour cette culture, je remplace la table par un graphique (voir fig. 100), qui fait clairement ressortir la forte variation dans la composition des Rhabditides.

Dans diverses cultures, il se produisit des variations intéressantes dans les proportions numériques entre ♀ ♀ et ♂ ♂. Comme ce phénomène était le plus apparent avec le *Rhabditis teres*, cette espèce fut employée pour des cultures exclusives, dans le but d'examiner si en réalité, comme le présumaient déjà plusieurs auteurs, la quantité de nourriture peut exercer une influence sur la proportion entre ♀ ♀ et ♂ ♂.

A cette fin, j'ai examiné cinq séries, chacune de six plaques de culture avec *Rhabditis teres*. Chaque série fut divisée en trois groupes séparés. Les deux plaques de chaque groupe contenaient le même milieu de culture. La composition des milieux de culture employés et le développement des cultures de *Rhabditis* ressortent du tableau ci-dessous (tableau 11). Les séries IV et V n'y figurent pas, attendu que la culture de Nématodes de chaque plaque s'éteignit après quelques jours déjà, ce qui est très probablement imputable au fait que, contrairement aux milieux de culture des séries I, II et III, le milieu de culture employé ici n'avait pas été alcalinisé au préalable par addition de potasse caustique. En outre, d'après les indications de quelques auteurs, une quantité de glucose avait encore été ajoutée au milieu de jus de viande et de pommes de terre employé. La réaction acide et la teneur en sucre du milieu de culture provoquèrent un développement rapide de diverses espèces de *Mucor* et de *Penicillium*, qui ne tardèrent pas à envahir complètement la culture de Nématodes.

Bien que le nombre d'expériences de culture soit insuffisant pour permettre d'arriver à des conclusions définitives, l'examen du tableau ci-dessus montre cependant une différence manifeste entre les différents groupes de chaque série de culture.

Il en ressort clairement que le pourcentage des animaux ♀♀ va en croissant, tandis que celui des ♂♂ diminue lorsque la proportion jus de pommes

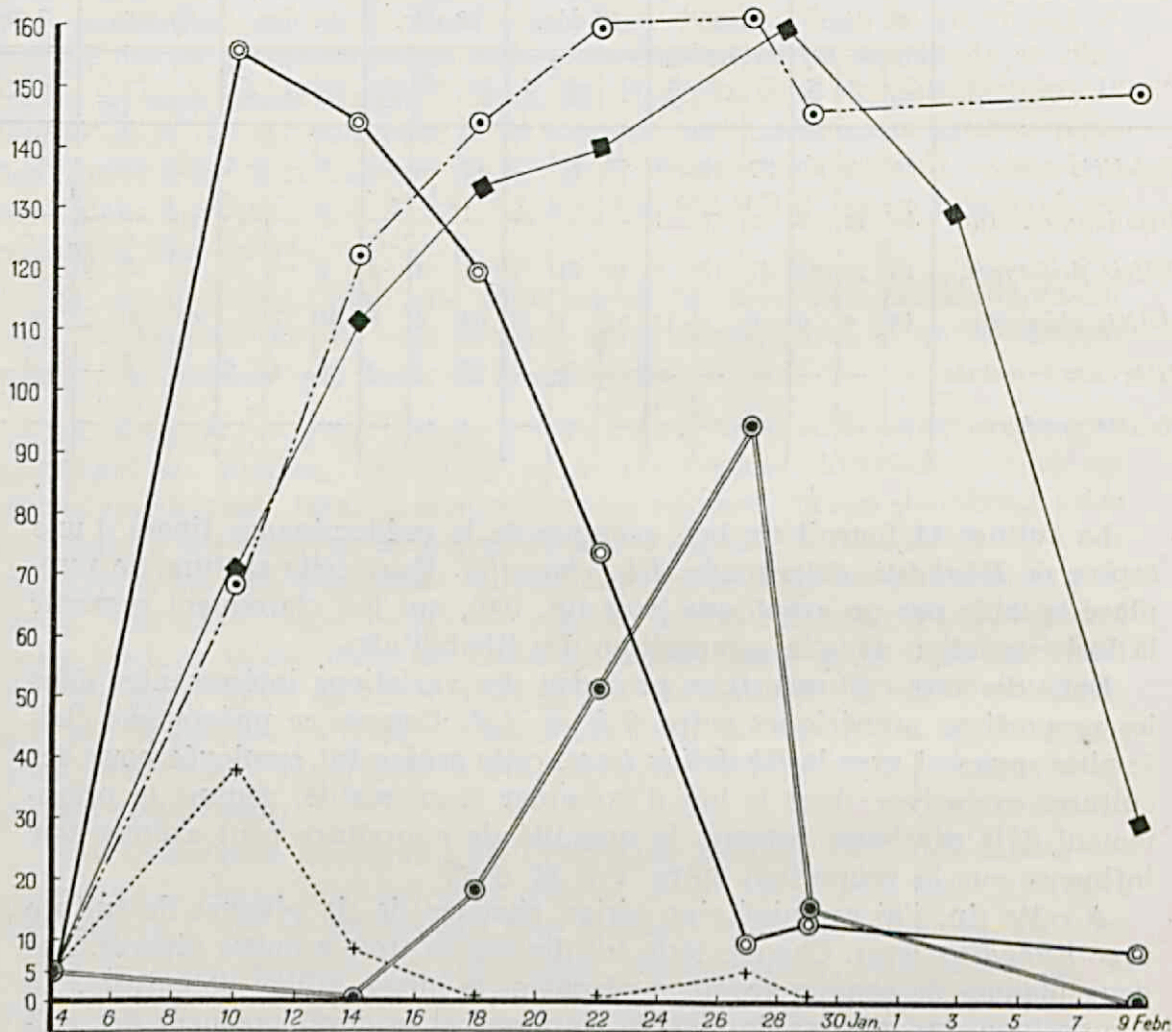


FIG. 100. — Variation dans le nombre d'espèces de la culture 11.

Au début, chaque espèce était représentée par 5 ♀♀ adultes.

La culture se modifie graduellement en une culture pure de *Rhabditis elongata*.

○ — ○ *Rhabditis filiformis*.

● — ● *Rhabditis curvicaudata*.

○ · — ○ · *Rhabditis elongata*.

+ — + *Rhabditis longicaudata*.

■ — ■ *Rhabditis teres*.

de terre-extrait de viande est modifiée, notamment par l'adjonction d'une plus grande quantité de jus de pommes de terre. Aussi bien dans la série I que dans la série II, ces différences sont bien établies. Elles ne le sont pas moins dans la série III, où le jus de pommes de terre est remplacé par le lait.

TABLEAU 11.

Numéro de la culture	Composition du fond alimentaire	Nombre d'exemplaires par cc.								
		Après 8 jours			Après 12 jours			Après 16 jours		
		♀	♂	juv.	♀	♂	juv.	♀	♂	juv.
Série I	1 1 partie jus pommes de terre	12	4	18	31	6,4	12,2	10	4,2	36
	2 + 4 parties extrait de viande + peptone, + potasse caustique Température 17°	16	2	11	38	3,1	8	12	2,6	18,5
	3 2 parties jus pommes de terre	26	—	12	38	—	19,8	42	—	17,5
	4 + 3 parties extrait de viande + peptone, + potasse caustique Température 17°	32	—	8	39	1,2	18	—	—	—
	5 3 parties jus pommes de terre	38	—	21	41	2	21	11	—	32
	6 + 2 parties extrait de viande + peptone, + potasse caustique Température 17°	36	2	18	36	—	11	8	—	19
Série II	1 Comme à la Série I (1, 2)	14	2	12	30,2	4,3	14	11	3,2	38
	2 Température 20°	13	3	8	30	2,1	12	10	3,8	11
	3 Comme à la Série I (2, 3)	28	1,1	10,5	35,5	—	18	31	—	16
	4 Température 20°	24	—	8	12	—	4	—	—	—
	5 Comme à la Série I (5, 6)	4	—	—	—	—	—	—	—	—
	6 Température 20°	30	1	14	28	—	9	14	—	12
Série III	1 1 partie lait	18	5,2	19,5	41	6,8	10,5	11	—	18
	2 + 4 parties extrait de viande + potasse caustique Température 20°	21	4,8	13,5	48	5,2	14	2	—	14
	3 2 parties viande	20	2	18	34	—	16	12,5	—	21
	4 + 3 parties extrait de viande + potasse caustique Température 20°	26	3,1	12	38,5	1,2	8	—	—	—
	5 3 parties lait	38	1,4	18,2	2,4	—	—	—	—	—
	6 + 1 partie extrait de viande + potasse caustique Température 20°	41	—	12	12	—	—	—	—	—

Pour des expériences de longue durée, ce fond alimentaire convient cependant moins, vu qu'il s'y accumule trop de bactéries, ce qui peut provoquer en très peu de temps le dépérissement de toute la culture de *Nématodes* par suite de l'accumulation des produits d'échanges vitaux des bactéries ou par suite de l'attaque de bactéries pathogènes (voir pp. 199 et 203).

A quoi faut-il maintenant attribuer cette différence dans la proportion entre les ♀♀ et les ♂♂ des cultures ? Une analyse circonstanciée des mensurations des animaux rend très probable le fait que le pourcentage des ♀♀ croît en comparaison de celui des ♂♂ au fur et à mesure que le milieu est plus riche en matières alimentaires. Ainsi, dans les séries I et II, une augmentation de la quantité de jus de pommes de terre a fait croître le nombre de ♀♀, en même temps qu'elle provoquait une diminution du nombre de ♂♂. Le même résultat a été obtenu pour la série III par l'addition d'une plus grande quantité de lait au milieu de culture. L'addition de ces matières revient en fait à un accroissement des matières alimentaires utilisables : cela ressort du fait que les animaux avaient des dimensions de loin plus considérables dans les plaques de culture contenant une grande quantité de jus de pommes de terre ou de lait. Ces différences entre les dimensions atteignaient notamment :

TABLEAU 12.

Dimensions des ♀♀ adultes de diverses cultures de *Rhabditis teres*.

SÉRIE I						SÉRIE II						SÉRIE III					
Numéro de la culture.	L	α	β	γ	V	Numéro de la culture.	L	α	β	γ	V	Numéro de la culture.	L	α	β	γ	V
1	1,5	14,8	5,4	20,5	56	1	1,3	15	5,2	18	55	1	1,8	14	6,2	19	50
2	1,4	15	5,8	21	56	2	1,2	16	5,4	19,2	55	2	2,1	18,2	6,4	21	54
3	1,62	15,2	6,2	20,8	55,5	3	1,8	17	5,8	21,5	57	3	1,9	19	7	18,8	52,3
4	1,85	16	6,8	16	58	4	2,1	16,5	5,9	18	57,5	4	1,9	19,2	8	19,5	52,8
5	2,41	18,5	7,2	15,2	57	5	2,2	19	9	24	58,2	5	2,5	20,1	8,5	20,5	54
6	2,21	20	7,5	19	56	6	2,42	19,4	8,2	23,1	55,4	6	2,48	20	9,5	21	51

Dans ce tableau, chaque chiffre a été obtenu d'après une moyenne de dix observations. La longueur des femelles (L) augmente considérablement avec les quantités de jus de pommes de terre et de lait présentes dans le milieu de culture.

Il en est de même des valeurs α et β . La valeur γ , par contre, ne montre pas clairement d'augmentation de longueur, ce qui peut s'expliquer par l'extrême variabilité de la longueur de la queue de *Rhabditis teres*.

CHRISTIE (1929) trouva une influence analogue des circonstances alimentaires sur la proportion des sexes chez *Agamermis fuscilabris*, se présentant

comme parasite dans *Ceratomegilla fuscilabris*. D'ordinaire on ne rencontre dans cet hôte qu'un parasite à la fois, exceptionnellement, plusieurs, et même jusque dix. Dans de telles circonstances, les larves de *Agamermis* paraissaient toujours se développer en animaux mâles.

Le même phénomène se manifesta dans les expériences avec des œufs de *Mermis subnigrescens*, un mermithide qui se développe dans les sauterelles (*Chortophaga viridifasciata*), et de *Melanoplus femurrubrum*. Diverses sauterelles furent infectées par 40 à 50 parasites. Des 264 mermithides, 262 étaient des mâles. Des expériences précises ont montré qu'il se développait toujours des femelles lorsqu'il n'y avait dans l'hôte que 1 à 3 parasites; quand il y en avait de 3 à 23, il se développait autant de ♀♀ que de ♂♂; au delà de 23, c'étaient exclusivement des ♂♂.

Il est probable que les phénomènes décrits n'ont rien à faire avec la modification sexuelle. Les ♂♂ ont besoin de moins de matières alimentaires pour leur développement. Dans un milieu pauvre en nourriture, les larves femelles ont donc peu de chance d'arriver à un développement complet. Provisoirement cependant, il n'est pas encore établi que chez *Rhabditis teres* dans un milieu riche en nourriture, il ne se développe pas de ♂♂.

En résumant les observations faites sur les cultures de Nématodes et les résultats de l'examen des échantillons du sol, nous pouvons formuler les conclusions suivantes :

1. Il y a toujours dans le sol un certain équilibre entre les diverses espèces de Nématodes. Par suite d'une foule de facteurs de milieu, difficiles à analyser, la composition des groupes d'espèces est parfois très différente, même à des endroits voisins avec composition identique de sol. Ceci est en contradiction avec ce que SCHUURMANS STEKHOVEN, ADAM et PUNT ont trouvé pour la composition de la faune des Nématodes du Zuiderzee, où, sur une plus grande surface, la composition en Nématodes peut être identique. Ce phénomène est en rapport avec le fait que la vase constitue un milieu beaucoup plus homogène que la terre et qu'en outre, en mer moins de facteurs locaux exercent une influence sur le milieu de vie des Nématodes.

En ce qui concerne la différence dans la fréquence des Rhabditides en Europe et au Congo, dont il a été question ci-dessus et dans la partie systématique, il serait de la plus grande importance de procéder également au Congo à des observations correspondantes sur la périodicité des espèces de *Rhabditis* dans le sol. On pourrait établir alors si les différences trouvées sont essentielles, ou bien si elles doivent être attribuées à une constellation défavorable fortuite des facteurs de milieu au moment de la prise des échantillons.

2. Par des circonstances favorables déterminées (humidité, température, quantité de nourriture, etc.), les diverses espèces peuvent s'accroître rapide-

ment en très peu de temps, ce qui souvent, indirectement ou directement, se passe au détriment des autres espèces de Nématodes présentes.

3. Cette forte augmentation de quelques espèces se manifeste très clairement dans des cultures mixtes de *Rhabditis*. Une seule espèce finit par dominer, dans une culture mixte de 5-8 espèces de *Rhabditis*. A ce développement rapide d'une espèce déterminée correspond une plus grande susceptibilité de cette espèce aux infections bactériennes.

4. Chez quelques espèces, il se présente une périodicité non encore suffisamment analysée dans les proportions des sexes. Dans les cultures pures, une nourriture abondante a généralement pour effet une augmentation du pourcentage du nombre de ♀♀.

5. Il est possible que, dans une culture pure, réapparaissent soudainement d'autres espèces, surtout *Rh. elongata* et plusieurs *Diplogasteridae*. La culture apparemment pure comprenait donc encore des cystes ou des œufs d'autres espèces.

IV. — INFLUENCE DE L'INFECTION PARASITAIRE SUR LA CROISSANCE DES RHABDITIDES ET SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LEURS GONADES.

A. — INTRODUCTION.

L'on ne peut parler de véritable parasitisme que dans les cas où une plante ou un animal vit aux dépens de la substance d'un autre être vivant, de telle sorte que le parasite et l'hôte constituent une unité harmonique. La pénétration de bactéries, de moisissures ou de protozoaires dans les tissus d'un Nématode peut avoir pour effet la destruction, après quelque temps, de ces tissus, alors que les parasites ne périssent pas, mais passent de la vie biophage à la vie nécrophage. Ce phénomène ne peut pas être considéré comme simple parasitisme, vu qu'il n'est pas question d'un équilibre harmonique : hôte-parasite. (De tels parasites, dont la manière de vivre provoque la mort de l'hôte, sont appelés, par REUTER (1913), Parasitoïdes.)

Les bacilles et les champignons qu'on trouve dans les Nématodes sont dans plusieurs cas des *Saprophytes*, qui se nourrissent de tissus en putréfaction. Ce sont des parasites facultatifs dans l'organisme, mais ils peuvent vivre aussi bien à l'état de liberté.

MICOLETZKY est le premier qui se soit occupé spécialement des parasites des Nématodes libres. La plupart des protozoaires qu'il y trouva étaient des organismes pathogènes et principalement des Amœbosporidies, qui vacuolisent les tissus, ou des *Acephalina* (par exemple *Coelosporidium dorylaimicola*, qui se trouve dans le *Dorylaimus carteri*).

La détermination de ces parasites est rendue difficile et même impossible dans plusieurs cas, du fait qu'on n'en connaît pas le développement tout entier.

L'on trouve donc chez un grand nombre de Nématodes des infections plus ou moins fortes provoquées par des bacilles, des champignons ou des levures.

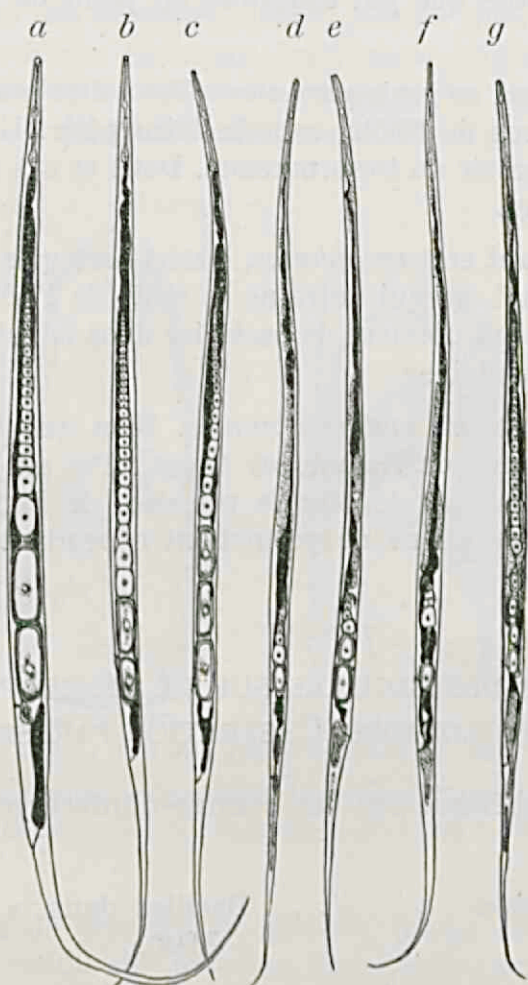


FIG. 101. — *Anguina filiformis* (BÜTSCHLI, 1873), GOODEY, 1932.

a, b, c) ♀♀ normales non infectées. — d, e, f) ♀♀ infectées à un stade très précoce de développement : longueur du corps inchangée, ovaires très réduits. — g) ♀ infectée à un stade de développement ultérieur : longueur de l'ovaire normale, grandeur des oocytes et des cellules d'œufs très réduite.

D'après MICOLETZKY, on trouve généralement les Nématodes infectés de Zooparasites ou de Phytoparasites dans la terre, rarement dans les mares et les lacs.

La cavité du corps semble être d'ordinaire le lieu de l'infection.

Les individus infectés montrent une réduction plus ou moins forte de plusieurs organes, surtout des gonades (voir fig. 101, 102 pour *Anguina filiformis*).

Par un grand nombre d'expériences de culture, j'ai pu constater que l'infection artificielle de cultures saines de Rhabditides est très possible dans

des circonstances déterminées, et peut provoquer le dépérissement complet de la culture ou une castration parasitaire. Ceci inclut la possibilité d'une lutte biologique contre les espèces de Nématodes nuisibles. C'est pourquoi il est à souhaiter que les observations consignées aux pages suivantes, soient continuées à l'aide de matériaux plus étendus.

Chez les Nématodes que j'ai examinés au point de vue des bactéries, je distingue trois cas :

1° Bactéries vivant en vrais *parasites*, c'est-à-dire que ces bactéries vivent aux dépens des tissus de l'hôte, sans le faire périr. L'infection parasitaire semble alors être limitée au tissu parasité. Dans ce cas peut se produire une castration parasitaire.

2° Bactéries vivant en *saprophytes*, c'est-à-dire que le tissu de l'hôte est détruit graduellement, ce qui entraîne la mort de l'hôte. Le résultat d'une telle infection est le pullulement de bactéries dans la cuticule. Ici aussi il y a de la castration parasitaire.

3° Bactéries vivant en *endosymbiontes*. Bien que, lors de l'examen de matériaux très étendus de Nématodes libres, il y ait pu y avoir quelques observations qui semblent dénoter la présence de l'endosymbiose chez les Nématodes, les constatations ne permettent cependant pas d'arriver à des conclusions nettes.

B. — INFLUENCE DES BACILLES SUR LE DÉVELOPPEMENT DU CORPS ET DES GONADES. CASTRATION PARASITAIRE.

I. Aperçu alphabétique des cas connus d'infection bactérienne chez les Nématodes libres.

<i>Cephalobus oxyuroides</i>	Bacilles dans la cavité du corps (DE MAN).
<i>Cephalobus persegnis (nanus)</i> . . .	{ Bacilles se trouvant dans la cavité du corps, parfois aussi dans les gonades, jamais dans l'intestin (MICOLETZKY).
<i>Cephalobus rigidus</i>	
<i>Cyatholaimus lacustris</i>	
<i>Plectus cirratus</i>	Micrococcus dans la cavité du corps (MICOLETZKY).
<i>Plectus cirratus</i>	Bacilles dans la cavité du corps et dans les gonades (MICOLETZKY).
<i>Plectus tenuis</i>	Bacilles dans la cavité du corps et dans les gonades (MICOLETZKY).
<i>Trilobus gracilis</i>	Bacilles dans la cavité du corps (MICOLETZKY).

II. Ci-dessous je donne la liste complète des cas d'infection bactérienne que j'ai observés, avec les résultats d'un examen approfondi de quelques cas.

1. *Anguina filiformis* (fig. 101 et 102). — Dans les échantillons de sol, j'ai trouvé un très grand nombre d'exemplaires de ce Nématode, plus ou moins infectés de très petits bacilles. Lorsque les Nématodes furent écrasés, le mouvement typique des parasites libérés montra que nous avions réellement affaire à des bactéries. Quelques *expériences d'infection* furent faites; je pus constater une influence manifeste des parasites sur le développement des gonades. L'infection de stades très jeunes, où les gonades ne se présen-

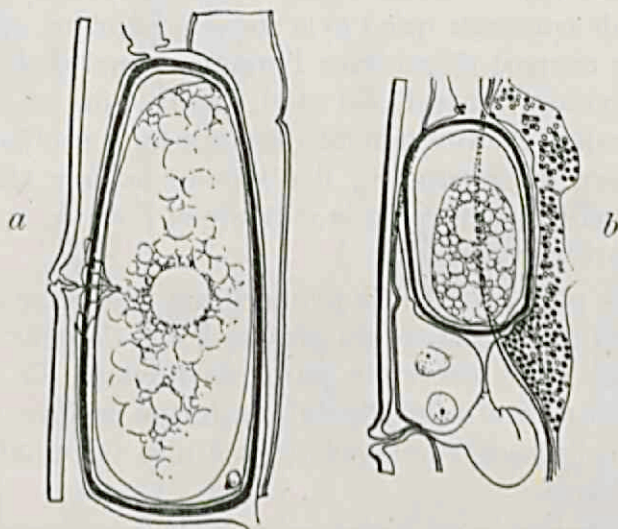


FIG. 102. — *Anguina filiformis* GOODEY, 1932.

a) Œuf dans l'utérus d'une ♀ normale. — b) Œuf dans l'utérus d'une ♀ avec forte infection bactérienne, correspondant au f) de la figure précédente.

taient que sous forme de *primordium génital*, donna lieu en beaucoup de cas à une *réduction sensible des gonades*. En d'autres cas, les gonades restèrent complètement développées, tandis que les autres parties du corps atteignaient leur grandeur normale (*castration parasitaire*).

Les expériences pouvaient se faire sans difficulté, vu que je connaissais deux localités de cette espèce de Nématodes aux environs d'Utrecht; la première de ces localités me fournit plus de 35 % d'animaux infectés, alors qu'aucun cas d'infection ne fut constaté dans l'autre.

Si l'on introduit quelques animaux infectés dans une plaque Petri, dans laquelle se trouve une culture pure d'animaux non infectés, il est possible de suivre le cours de l'infection chez des animaux d'âge différent.

Quelques cas sont signalés à la figure 101d-g : la figure 101a, b, c représentent des femelles normales pour rendre la grandeur des différentes parties du corps, principalement des gonades. Les dimensions d'une vingtaine d'individus normaux variaient de 0,98 mm. à 1,19 mm. En outre, α était égal à

31-42, β à 5-6,1 et γ à 5-7,4, alors que la situation de la vulve variait entre 60 et 65 %. Longueur de l'ovaire : 0,48-0,56 mm. La figure 101 *d, e, f*, au contraire, représentent des animaux qui furent infectés à un stade de développement très précoce et qui furent élevés ensuite séparément. Alors que la croissance du conduit intestinal et des autres tissus suivait un cours normal, les gonades restèrent très longtemps au stade de primordium génital, sans se développer davantage.

Les dimensions d'une trentaine d'adultes infectés variaient de 0,81 à 1,08 mm. En outre, α était égal à 30,2-43,6, β à 4,95-6,0 et γ à 5,3-6,7, alors que la situation de la vulve variait entre 58 et 61 %. La vulve se trouvait donc plus à l'avant que chez les animaux non infectés. Ces observations permirent encore de constater que l'avis souvent exprimé que la vulve prendrait naissance en rapport direct avec l'organe sexuel déjà assez bien développé, est probablement inexact. En effet, tandis que les animaux infectés présentaient une vulve manifestement développée, d'origine purement ectodermale (notamment du groupe S), il n'y avait aucune trace d'un rapport quelconque entre cette structure de la cuticule et l'ovaire, qui n'était présent que comme primordium génital.

Dans son état le plus primitif, le primordium génital se compose de deux protocellules sexuelles originaires du groupe P5 et de deux cellules dérivant du groupe S5, qui vont former la paroi de l'ovaire. Ce sont les cellules terminales. Le petit primordium génital, en forme de fève, donne naissance, par division des cellules sexuelles et des cellules terminales somatiques, à un ovaire plus allongé.

L'ovaire est télogone, c'est-à-dire qu'à la fausse extrémité se trouve la zone embryonnaire, où les *cellules sexuelles* ont leur origine dans les *cellules primordiales génitales*, qui se divisent plusieurs fois et donnent ainsi naissance à des oogonies. La zone embryonnaire du testicule ressemble fort à celle de l'ovaire : le testicule est notamment aussi télogone. A côté d'ovaires télogones, on distingue des ovaires hologones, qui ne se rencontrent que chez les Diocetophymoidés et les Trichuroidés.

Chez *Anguina filiformis*, des expériences d'infection ont donc prouvé que *la vulve peut se développer sans aucun rapport avec la gonade*.

Une émancipation analogue, bien que moins prononcée, de l'organe de copulation en rapport avec l'ovaire se constate chez *Allantonema mirabile*. Ici (d'après G. WÜLKER, 1923), l'ovaire ne se compose que de quelques cellules (primordium génital), tandis que la vulve est déjà présente et est reliée à l'ovaire au moyen d'un cordon cellulaire.

Peu après, ce cordon cellulaire acquiert un lumen et devient par là un *receptaculum seminis*. Aussi, au moment de la copulation, ce tube ne se prolonge-t-il pas encore jusqu'à l'ovaire; ce n'est qu'à un stade de développement ultérieur que s'effectue la liaison. Un développement analogue de l'organe génital se rencontre chez les parasites des Coléoptères des genres apparentés *Bradynema* et *Parasitylenchus*.

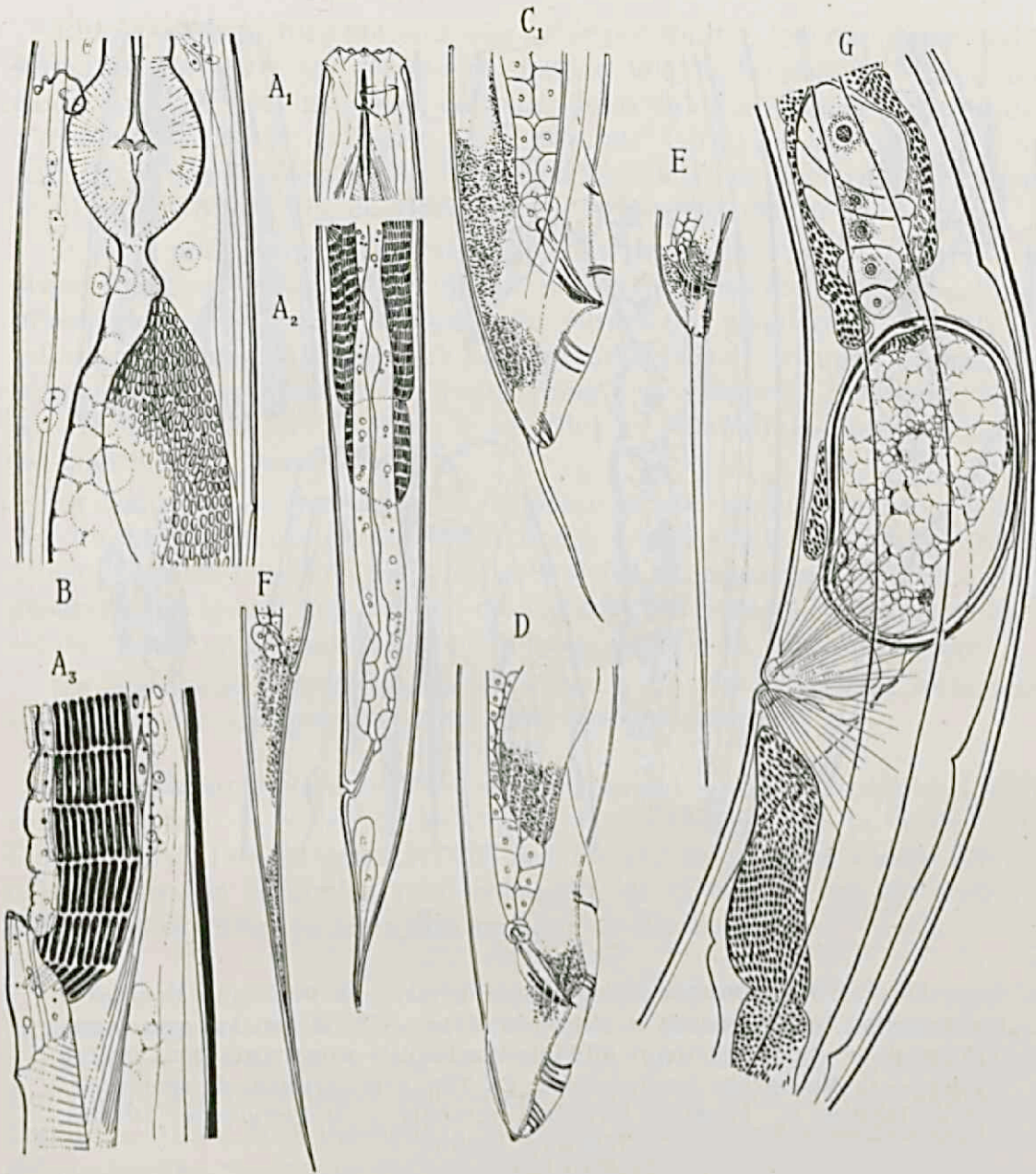


FIG. 103. — Infection bactérienne.

A. *Dorylaimus* spec. (voir Partie Systématique, p. 132). — A₁. Tête. — A₂. Bacilles de la cavité du corps. — A₃. Groupement régulier des bacilles de la région œsophagienne. — B. *Plectus armatus* ♀ avec micrococques. — C. *Rhabditis longicaudata* ♂ avec micrococques. — D. *Rhabditis teres* ♂ avec micrococques. — E. *Rhabditis elongata* ♂. — F. *Rhabditis elongata* ♀. — G. *Mononchus muscorum*, bacilles dans la cavité du corps et surtout dans les œufs fécondés.

L'ovaire d'individus *Anguina filiformis*, qui furent infectés dans le stade de jeunesse, n'atteignait que 1/8-1/4 de la longueur normale de l'ovaire.

Des animaux non infectés, du même âge, qui, pour comparaison, furent élevés dans une autre culture, possédaient déjà des gonades à la fin de la

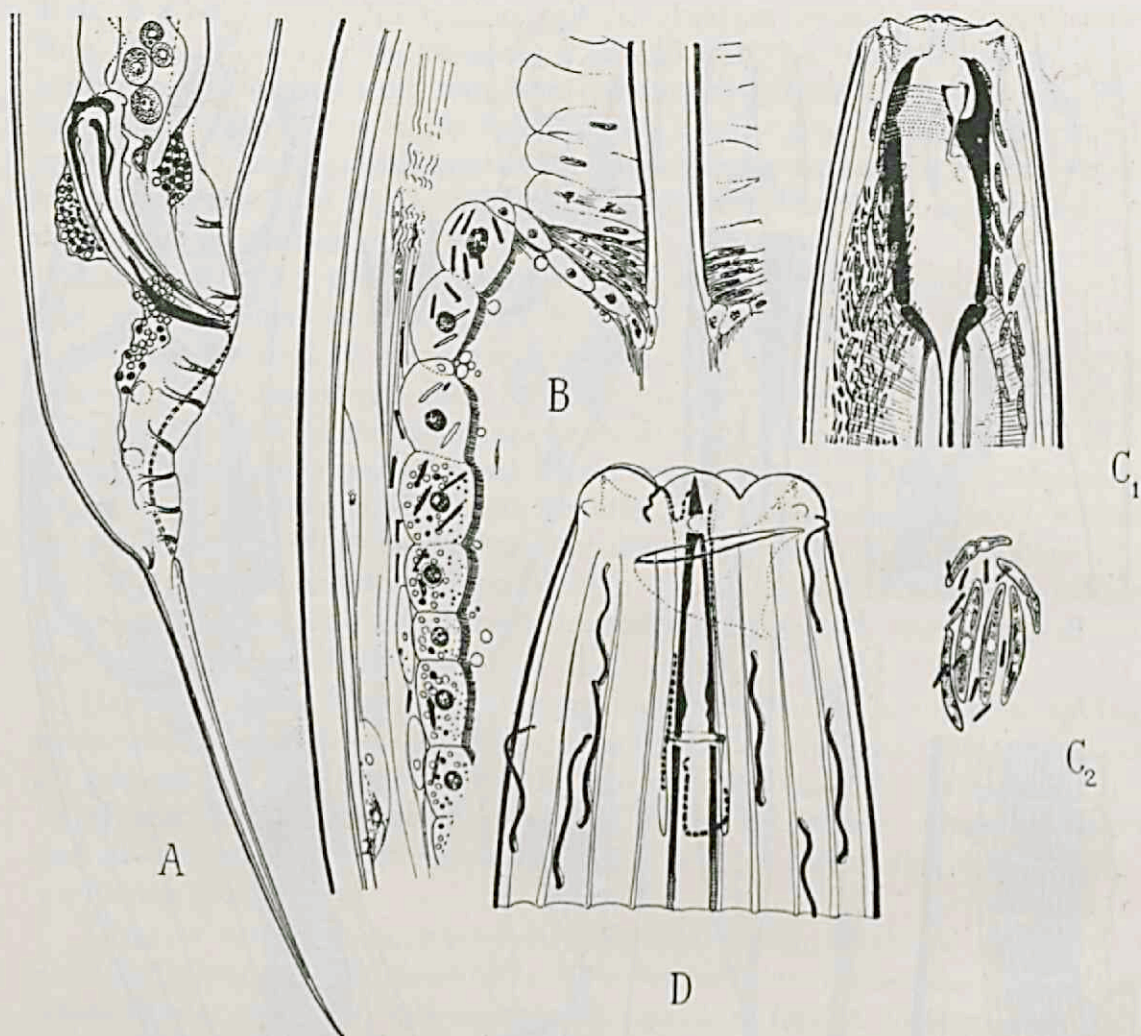


FIG. 104. — A. *Rhabditis brevispina* ♂ avec parasites de l'intestin : *Monocystis* et infection bactérienne de la cavité du corps. — B. *Mononchus muscorum*. Coupe de la région antérieure de l'intestin; bacilles parasitaires dans les cellules. — C. *Mononchus longicaudatus*. C₁. Tête avec infection de sporocystes et de bacilles. C₂. Parasites fortement agrandis. — D. *Dorylaimus striatus*. Tête avec bacilles.

croissance au moment où les animaux infectés présentaient encore exclusivement un primordium génital.

Ce n'est que lorsque les animaux étaient près d'atteindre leur longueur finale que l'ovaire commençait à croître, pour n'atteindre cependant que tout au plus 1/4 de la longueur normale. Les cellules d'œufs mûrissaient, mais ils n'atteignirent pas non plus la grandeur des cellules d'œufs des animaux normaux. La différence entre une cellule d'œuf normale et celle d'un animal infecté au jeune âge par des bactéries, ressort des figures 102a, b. Dans quelques cas d'infection extrême, il n'était pas question de développement des gonades, de sorte que nous avons à faire à des cas de *castration parasitaire*.

Enfin, la figure 101g présente une autre possibilité : lorsque des animaux furent infectés dans leur avant-dernier stade de mue, les gonades se développaient jusqu'à leur longueur normale, mais la plus grande des cellules d'œufs restait de loin en dessous de la normale. Parmi les cellules d'œufs ou dans les coques des œufs, je n'ai jamais rencontré de bactéries, contrairement au cas d'infection chez *Mononchus muscorum* décrite ci-dessous.

Il est à présumer que les bactéries sont introduites avec la nourriture, vivent quelques temps dans l'intestin et pénètrent ensuite entre les cellules intestinales jusque dans la cavité du corps (un pseudocoele, rempli de cellules de tissu conjonctif), où elles se multiplient fortement en peu de temps. On n'a pu observer de troubles manifestes dans les fonctions vitales des Nématodes, ce qui fut bien le cas chez les Rhabditides infectés dont il est question aux pages 214-218.

Le cas décrit ici chez *Anguina filiformis* tombe complètement en dehors des limites d'un réel parasitisme, vu que l'hôte n'est pas ordinairement attaqué par les bactéries au point qu'il doive nécessairement périr; c'était généralement le cas, sous l'action de bactéries parasitaires, telle que celle-ci est décrite au n° 6, page 214, pour diverses espèces du genre *Rhabditis*.

On trouve aussi une réduction des gonades chez les Nématodes fortement infectés de coccidiospores (voir fig. 106, *Rhabdolaimus*).

2. *Dorylaimus obtusicaudatus*. — Dans quelques cas, des bacilles furent rencontrés dans la région de la tête et dans le voisinage de la vulve et de l'orifice anal. Les bactéries étaient accumulées en groupes contre l'hypoderme. Aussi la formation très irrégulière de la cuticule en ces endroits peut-elle être attribuée à l'action nuisible de ces bactéries.

3. *Dorylaimus striatus*. — Cette espèce est caractérisée, entre autre, par la structure typique de la cuticule. Ici on trouve des coulisses longitudinales, dans lesquelles on peut voir des bacilles très longs et mobiles (voir fig. 104D). Entre les lèvres prononcées ils glissent dans l'espace entourant l'aiguille. Aussi dans l'œsophage et même dans l'intestin se trouvent les mêmes bacilles, vivants ou partiellement digérés.

En outre, j'ai trouvé chez plusieurs individus de cette espèce des microcces dans la cavité du corps.

4. *Mononchus longicaudatus*. — J'ai trouvé dans cette espèce des renflements irréguliers de la peau, remplis de petits grains sphériques (microcces ?, ainsi que des sporocystes (fig. 104c).

5. *Mononchus muscorum*. — Dans la cavité du corps de cette espèce, j'ai trouvé des bactéries régulièrement rangées et enveloppées par une membrane mince. Je n'ai jamais observé une influence fondamentale de ces bactéries sur le développement du corps entier ou sur les gonades. L'infection parasitaire fut de même contenue dans certaines limites par les tissus

du Nématode. L'infection bactérienne commence déjà dans les œufs fécondés. Dans les cellules d'œufs et dans les coques des œufs, on trouve souvent un groupe de ces bacilles (voir fig. 103 G, 104 B et 105).

6. *Rhabditides*. — Les tissus des différents Rhabditides paraissent fort bien résister à l'action nuisible des bactéries et des moisissures, puisque ces Nématodes, mangeurs de bactéries, vivent souvent dans des milieux large-

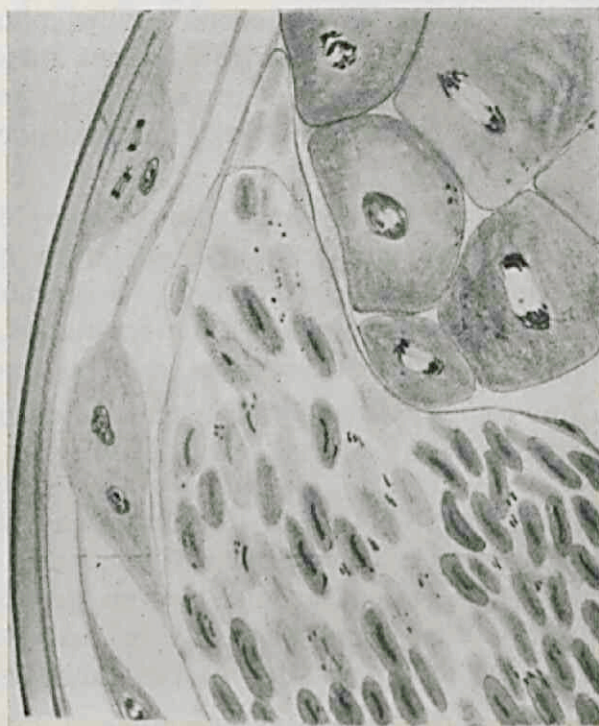


FIG. 105. — *Mononchus muscorum*.
Spermatozoïdes infectés dans le tube abducteur.

ment infectés par les bactéries; malgré cela il s'est souvent produit en culture des infections bactériennes, attaquant et faisant périr en peu de temps la culture entière (voir les fig. 103 C, D, E, F et 104 A). Il en a été de même pour quelques plaques de culture avec *Diplogaster*. Le phénomène de la castration parasitaire, ainsi qu'elle a été décrite pour *Anguina filiformis*, se produit également ici.

J'ai trouvé une infection bactérienne chez les espèces suivantes de *Rhabditis*.

1. *Rhabditis brevispina*.
2. *Rhabditis elongata*.
3. *Rhabditis inermis*.
4. *Rhabditis longicaudata*.
5. *Rhabditis teres*.

Pour obtenir de plus amples données sur le cours de l'infection, j'ai procédé à quelques expériences de culture de la façon indiquée pour *Anguina*, et étudié plusieurs cultures de *Rhabditis elongata*.

Chaque culture commença avec 20 ♀ ♀ adultes, avec des œufs in utero.

Les tableaux des pages 216 et 217 donnent un aperçu des résultats des expériences d'infection.

Cette expérience d'infection a permis de faire les constatations suivantes : comme l'infection ne se manifeste clairement qu'après les deux générations qui ont suivi l'introduction d'animaux infectés dans la culture, il ne se présente pas au début de troubles importants dans les fonctions vitales des Nématodes. Les bactéries qui ont fait irruption se nourrissent provisoirement presque exclusivement de matières de réserve accumulées dans la cavité du corps, sans s'attaquer directement aux organes les plus importants. Mais, si les Nématodes sont arrivés au terme de leur croissance, c'est bientôt le tour de ces organes (muscles, ganglions et intestin) d'être attaqués avec, comme conséquence, une période d'immobilité et la mort.

Une expérience avec la même espèce de *Rhabditis* montre cependant que les bactéries n'ont pas toujours autant de prise sur les Nématodes. Sur des cultures entièrement infectées, j'ai prélevé quelques animaux mûrs pour les transporter dans des cultures saines. Dans les cultures ainsi contaminées, le pourcentage maximum d'animaux infectés paraissait approcher de 11,8 %. Ces observations nous mènent à la considération suivante :

Par suite de circonstances déterminées, non encore connues (il est possible que des facteurs climatologiques défavorables, pénurie de nourriture, etc., jouent un rôle), les Nématodes acquièrent une certaine résistance contre les attaques des bactéries pathogènes ou des moisissures. En outre, les parasites sont, tout comme l'hôte, dépendants dans une large mesure de facteurs climatologiques. Des facteurs nuisibles au développement de l'hôte (température élevée, degré d'humidité trop élevé, manque de O₂, etc.) sont précisément ceux qui favorisent souvent le développement des bactéries pathogènes. Dans les expériences de culture précitées, en effet, les expériences d'infection réussirent le mieux là où les plaques de culture furent maintenues dans un thermostat à 25° C., température déjà trop élevée pour un bon développement des Nématodes. (Les observations de KRUGER et MAUPAS sont concordantes à ce sujet.) Cette température élevée, à laquelle précisément les bactéries peuvent très bien se développer, provoque chez les Nématodes une diminution de la résistance.

On peut expliquer de la même façon que les expériences d'infection à de basses températures (de 16 à 18,5°) n'ont fourni aucun résultat ou, dans tous les cas, qu'un résultat beaucoup moins important comme il est dit plus haut, le pourcentage le plus élevé d'animaux infectés paraissant approcher de 11,8 %.

Série A. — 10 décembre-30 décembre 1937. Chaque culture commença avec 20 ♀ de *Rhabditis elongata*.

COUPES DE CULTURE EN THERMOSTAT PRÈS DE 24° C.

Dates	Nombres d'exemplaires par cm ² de culture																							
	Culture n° I						Culture n° II						Culture n° III						Culture n° IV					
	♀		♂		tot.		♀		♂		tot.		♀		♂		tot.		♀		♂		tot.	
	♀		♂		tot.		♀		♂		tot.		♀		♂		tot.		♀		♂		tot.	
	♀	♂	♀	♂	tot.	♀	♂	♀	♂	tot.	♀	♂	♀	♂	tot.	♀	♂	tot.	♀	♂	tot.	♀	♂	tot.
10 déc.	2	—	2	2	—	2	2	—	2	2	—	2	2	—	2	2	—	2	2	—	2	2	—	2
15 déc.	7	1	—	8	10	—	10	4	2	—	6	8	3	1	12	6	—	6	11	4	2	17	4	18
20 déc.	18	3	9	30	20	5	11	36	31	4	10	45	18	—	18	12	4	16	31	2	6	39	—	36
22 déc.	20	—	5	25	18	1	7	26	41	3	8	52	7	—	7	38	2	42	32	4	4	40	—	45
24 déc.	35	—	20	55	30	2	18	50	50	4	20	74	—	—	41	12	53	—	28	2	12	42	—	47
27 déc.	82	4	20	106	70	8	1	79	75	5	—	80	—	—	40	—	40	—	34	3	16	52	—	51
28 déc.	18	3	10	31	17	4	9	30	15	5	—	20	—	—	8	—	8	—	11	—	—	11	—	42
29 déc.	22	4	—	26	30	1	—	31	2	4	—	6	—	—	—	—	—	—	8	—	—	8	—	41
30 déc.	8	2	—	10	8	4	—	12	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28

O. = juvénile.

Série B. — 10 décembre-30 décembre 1937. Chaque culture commençait avec 20 ♀ de *Rhabditis elongata*, originaires de la même souche que les ♀ de la série A.

COUPES DE CULTURE PRÈS DE 16-18,5° C.

Dates	Nombre d'exemplaires par cm ² de culture																								Infectés avec	Quantité d'animaux infectés (Total des cultures)	Contrôle																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												
	Culture n° I				Culture n° II				Culture n° III				Culture n° IV				Culture n° V				Culture n° VI						Culture n° VII				Culture n° VIII				Culture n° IX				Culture n° X																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																
	♀		♂		♀		♂		♀		♂		♀		♂		♀		♂		♀		♂				♀		♂		♀		♂		♀		♂		♀		♂																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																														
	tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.				tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.		tot.																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																														
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂			♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀

O = juvénile.

En dehors de cette diminution de la résistance, sous l'action de facteurs de milieu défavorables, l'âge des animaux paraît avoir une influence sur la sensibilité à l'infection bactérienne. Lorsque les animaux se trouvent dans leur dernière phase de vie, appelée par S. PAI « phase régressive », il se produit des phénomènes séniles, entre autres la locomotion plus lente, la

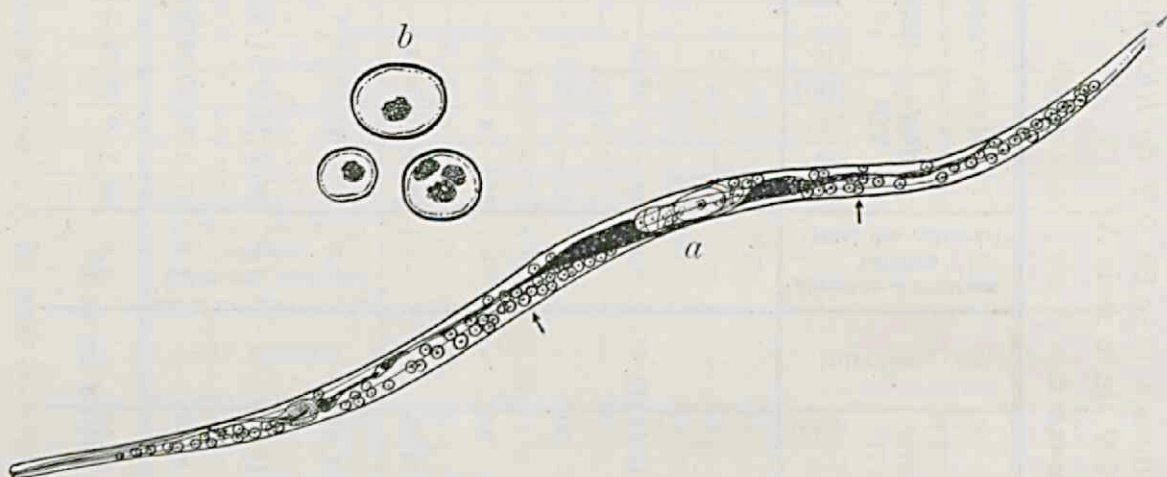


FIG. 106. — *Rhabdolaimus* sp. DE MAN, 1880.

- a) ♀ infectée de coccidiospores. Réduction des deux ovaires.
Les flèches indiquent l'endroit où se trouve la courbure de l'ovaire
chez les exemplaires normaux.
- b) Quelques coccidiospores.

cessation de la reproduction, diverses modifications histologiques des organes. Pendant cette période, qui ne dure que de deux à cinq jours, la résistance à l'infection paraît être très réduite.

Parmi un grand nombre d'individus de *Rhabditis teres* et de *Rhabditis elongata* qui étaient dans leur dernière phase de vie, on amena quelques animaux infectés : après deux jours déjà, le nombre d'animaux infectés atteignait 68 % pour *Rhabditis teres*, 84 % pour *Rhabditis elongata*.

RÉSUMÉ DE LA PARTIE GÉNÉRALE.

PARTIE I.

1. Chez *Anaplectus granulosus*, espèce commune au Parc National Albert, on rencontre des cellules glandulaires cutanées, distribuées en quatre rangées longitudinales, c'est-à-dire une rangée à chaque côté des deux champs latéraux. La détermination de la distance réciproque de ces cellules et leur situation par rapport aux principaux organes, donne une mesure pour la croissance des diverses parties du corps.

2. *Anaplectus granulosus* accomplit son cycle biologique en culture en 14-20 jours. Pendant ce développement complet se produisent cinq stades de développement, séparés par quatre mues.

3. Les larves quittent l'œuf 4-8 jours après la maturation, elles possèdent quatre rangées de 60-80 cellules glandulaires chacune.

4. Les mâles possèdent un nombre des cellules glandulaires qui est en moyenne moins élevé que celui des femelles.

5. Chez les femelles, ainsi que chez les mâles, le nombre de cellules glandulaires cutanées augmente légèrement pendant le développement.

6. Les larves très jeunes, où il n'y a pas encore d'ébauche de l'appareil génital, peuvent être divisées en deux groupes :

a) Celles chez lesquelles le nombre de cellules glandulaires cutanées paralatérales dépasse en moyenne 74; ces jeunes en ébauche sont probablement des femelles; b) celles chez lesquelles le nombre n'atteint pas 70; dans ce cas on a affaire à de futurs mâles.

7. La longueur de l'œsophage et de la queue s'accroît dans une mesure beaucoup moins forte au cours du développement que la partie intestinale du corps. L'œsophage et la queue ont atteint, très tôt, leur longueur définitive.

8. L'ébauche de l'ovaire, composé de quatre cellules (deux cellules sexuelles initiales et deux cellules terminales), s'accroît pendant le développement par division cellulaire dans deux directions.

Chez les individus, d'une longueur de moins de 700 μ , la croissance de l'ovaire est de loin supérieure à celle des tissus environnants du corps. Quand l'individu atteint une longueur de 900 μ , l'ovaire croît parfaitement en harmonie avec la vitesse de croissance de la partie du corps située entre l'extrémité de l'œsophage et l'orifice anal.

9. Le développement de l'organe génital masculin est pendant très longtemps parallèle au développement de l'ovaire. Par le dénombrement exact du nombre des cellules glandulaires, les futurs mâles peuvent en plusieurs cas être distingués des femelles.

10. Le nombre des papilles préanales semble s'augmenter pendant le développement. Quelques observations font croire, que ces papilles préanales sont déjà présentées à l'état d'ébauche, tandis que les canaux abducteurs ne sont ébauchés que plus tard.

11. Au cours des mensurations, j'ai rencontré des exemplaires chez lesquels une longueur très restreinte du corps allait de pair avec la possession de gonades présentant des cellules sexuelles mûres.

Je considère ces exemplaires comme des mâles et femelles progénétiques.

12. La notion de progénèse peut être définie comme une maturation sexuelle avant que l'animal n'ait atteint sa longueur définitive.

13. Une comparaison du nombre des glandes préanales chez les individus mâles du Parc National Albert avec ceux des individus mâles appartenant à la même espèce du sol hollandais a abouti à la constitution de races géographiques.

PARTIE II.

14. Plusieurs espèces du genus *Rhabditis* de Hollande qui ont été aussi rencontré en étudiant la faune du Parc National Albert, ont pu sans inconvénient être observés longtemps en culture.

15. L'examen des échantillons du Parc National Albert et de Hollande, en comparaison avec les résultats de plusieurs cultures, a permis de déceler les facteurs du milieu, qui ont une influence sur la composition de la faune des Rhabditides.

16. Souvent dans le sol de même que dans les cultures, un déplacement de l'équilibre entre les différentes espèces de *Rhabditis* pouvait être constaté.

17. Plusieurs Nématodes des échantillons africains étaient infectés de parasites, vraisemblablement divers sporozoaires et bactéries.

18. L'influence d'une infection artificielle par bactéries sur le développement des tissus des Nématodes et sur les phénomènes vitaux a pu être suivi. Une castration parasitaire s'accomplit parfois.

19. La possibilité d'une infection artificielle fournit des indications en rapport avec la question du contrôle des Nématodes nuisibles parasitaires.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

- ALLGÉN, C., Ueber parasitäre und andere Angriffe auf freilebende marine Nematoden (*Zool. Anz.*, 92, 1931).
- Ueber einige freilebende Nematoden aus dem Niederkongo (*Zool. Anz.*, 103, 11/12, 1933).
- Das Männchen des *Actinolaimus africanus* Filipjev (*Folia Zoologica et Hydrobiologica*, vol. VIII, 1935).
- ALTHERR, E., La faune des mines de Bex, avec étude spéciale des Nématodes (*Revue Suisse de Zoologie*, 45, 567-720, 1938).
- D'ARCY THOMPSON, W., On growth and Form (*Cambridge University Press*, 1917).
- BALLY, W., en REYDON, G.-A., De tegenwoordige stand van het vraagstuk van de wortelaaltjes in de koffiecultuur (*Archief voor de Koffiecultuur*, 5, nr 2, 1931).
- BASTIAN, CH. H., Monograph on the Anguillulidae or Free Nematoids, marine, land and freshwater; with descriptions of 100 new species (*Trans. Linn. Soc. London*, 25, 1865).
- BELAR, K., Ueber den Chromosomenzyklus von parthenogenetischen Erdnematoden (*Biologisch Zentrallblatt*, Bd. 43, 1923).
- Die Cytologie der Monospermie bei freilebenden *Rhabditis*arten (*Zt. f. Zellen- u. Gewebelehre*, Bd. 1, 1924).
- Zytologische Technik (*Methodik der wiss. Biologie*, Bd. I, 1928).
- BOVERI, TH., Ueber Geschlechtschromosomen bei Nematoden (*Arch. f. Zellforsch.*, Bd. IV, 1909).
- Ueber das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa* (*S. B. phys.-med. Ges. Würzburg*, 1911).
- BRAKENHOFF, H., Beitrag zur Kenntnis der Nematodenfauna des nordwestdeutschen Flachlandes (*Abh. Nat. Ver. Bremen*, Bd. 22, 1913).
- BUCHNER, P., Tier und Pflanze in intracellulärer Symbiose. 1921. Ergebnisse der Symbioseforschung (*Erg. Biologie*, Bd. 4, 1928).
- BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden (*Nova Acta der K. L. C. Dtsch. Akad. der Naturf.*, 36, 1873).
- Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans* (*Zt. f. w. Zool.*, Bd. 26, 1876).
- COBB, N. A., Nematodes, mostly Australian and Fijian (*MacLeay Memorial Volume, Department of Agriculture, New South Wales*, 13, Sydney, 1893).
- Fungus maladies of the Sugar Cane. IX. Freelifving Nematodes inhabiting the roots of cane and their relation to root diseases, in Report of the work of the Hawaiian Sugar Planters Association (*Division of Path. Phys. Bull.*, 6, Honolulu, 1906).

- COBB, N. A., New Nematode Genera found inhabiting freshwater and nonbrackish soils (*J. Washington Acad. Sc.*, Bd. 3, 16, 1913).
- Notes on Nemas (*Contribution to a Science of Nematology*, V, 1917).
 - Filter-bed Nemas : Nematodes of the slow sand filter-beds of american cities with notes on Hermaphroditism and Parthogenesis (*Nematology*, VII, 1918; *Waverly Press*, Baltimore, 1918).
- COLLIER, W. A., Züchtung parasitischer Würmer (*Abderhalden Handbuch d. biol. Arbeitsmethode*, Abt. IX, Teil I, 2. Hälfte, Bd. I, 1928).
- DADAY, E. v., Beiträge zur Kenntnis der Mikrofauna von Deutsch Ost-Afrika (*Meth. Therm. Ertas, Magyar Ak.*, 24, 37-77, 1906).
- DE CONINCK, L. A., Over de oekologische verspreiding van vrijlevende Nematoden in België (*Botanisch Jaarboek*, XXII, 1930).
- Contribution à la connaissance des Nématodes libres du Congo belge. I. Les Nématodes libres des marais de la Nyamuamba (Ruwendori) et des sources chaudes du mont Banze (lac Kivu) (*Revue de Zoologie et de Botanique africaines*, XXVI, 2 et 3, 1935).
 - *Metaraeolaimoides oxystoma* n. gen., n. sp. (Nematoda) en zijne afleiding van *Araeolaimoides* DE MAN, 1893, door Allometrie (*Biol. Jaarboek Genootschap Dodo-naea*, Gent, Jg. III, p. 182, 1936).
 - Eutelle (*Natuurwetenschappelijk Tijdschrift*, Congresnummer, Jg. 20, 1938).
- DE MAN, J. G., Onderzoekingen over vrij in de aarde levende Nematoden (*Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver.*, II, 1876).
- Die einheimischen, frei in der reinen Erde und im Süßwasser lebende Nematoden, monographisch bearbeitet (*Ibid.*, V, 1880).
 - Die frei in der reinen Erde und im Süßwasser lebenden Nematoden der Niederländischen Fauna (*Eine systematisch-faunistische Monografie*, Leiden, Brill, 1884).
- DE WITTE, G.-F., *Exploration du Parc National Albert*, Mission G.-F. de Witte 1933-1935, fasc. 1. Introduction.
- DOTTERWEICH, H., Die Züchtung von *Rhabditis teres* (A. SCHN.) für physiologische und genetische Untersuchungen (*Zool. Anz.*, Bd. 122, 1938).
- DRECHSLER, C., Organs of capture in some fungi, preying on nematodes (*Mycologia*, 26, 135-144, 1934).
- A new species of conidial Phycomycete, preying on nematodes (*Mycologia*, 27, 206-215, 1935).
 - Morphological features of some more fungi that capture and kill nematodes (*Journ. Washington Acad. Sc.*, 267-270, 1933).
 - Morphological diversity among fungi capturing and destroying nematodes (*Journ. Washington Acad. Sc.*, 23, 138-141, 1933).
- FEHER, D., *Untersuchungen über die Mikrobiologie des Waldenbodens*, Berlin 1933.
- FILIPJEV, I. N., Two new species of *Actinolaimus* from South Africa (*Annals Mag. Nat. History*, 10, 4, 433-439, 1929).
- Report on freshwater Nematoda : Mr. Omer-Cooper's investigation of the abyssinian freshwaters (Hugh Scott Expedition) (*Proceedings of the Zoological Society of London*, 1931, 2, 429-443).
 - On the classification of the Tylenchinae (*Proc. Helm. Soc.*, 1934).
- FILIPJEV, I. N., und MICHAJLOVA, E., Zahl der Entwicklungsstadien bei *Enoplus communis* BAST.

- FREMERY, D., Over neotenie bij *Triton taeniatus* L. (Diss. Utrecht, 1928).
- FRENZEL, G., Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens (Fischer, Jena, 1936).
- FRITSCH, G., Ueber einige Bemerkungswerte Elemente des Zentralnervensystems von *Lophius piscatorius* (Arch. f. Mikrosk. Anat., Bd. 27, 1886).
- GIESECKE, F., Das Verhalten des Bodens gegen Luft (E. Blanck. Handbuch Bodenlehre, Bd. 6, 1930).
- GOFFART, H., Die Aphelenchen der Kulturpflanzen (Monographien zum Pflanzenschutz, No. 4, 1930).
- GOODEY, T., The species of the genus *Aphelenchus* (Journ. of Helminthology, VI, 121-160, 1928).
- On some new and little-known freeliving species (Ibidem, VII, 27-62, 1929).
 - The Genus *Anguillulina* GERV. et V. BENED. 1859 (Ibidem, X, 75-180, 1932).
 - Plant parasitic Nematodes and the diseases they cause (Methuen, London, 1933).
 - A new Dorylaimoid nematode : *Xiphinema radiculicola* (Journ. of Helminthology, XIV, 2, 69-72, 1936).
- GRASSI, B., *Trichocephalus* und *Ascaris* Entwicklung (Cbl. f. Bakt. und Parasitenkunde, Bd. I, 1887).
- HAMANN, O., Zur Entstehung des Exkretionsorgans, der Seitenlinien und der Leibeshöhle der Nematoden (Cbl. f. Bakt. und Parasitenkunde, Bd. 11, 1892).
- HERTWIG, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden (Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890).
- Betrachtungen über die Fortpflanzungsweise und die systematische Einteilung der Regenwurmnematoden (Z. w. Z., Bd. 119, 1922).
- HILGERMANN et WEISSENBERG, Nematodenzüchtung auf Agarplatten (Zbl. Bakter., Abt. I, 1918).
- HOFMÄNNER, B., und MENZEL, R., Neue Arten freilebender Nematoden aus der Schweiz (Zool. Anz., Bd. 49, 1914).
- Die freilebenden Nematoden der Schweiz (Rev. suisse Zool., Bd. 25, 1915).
- HUXLEY, J. S., und TEISSIER, G., Zur Terminologie des relativen Grossenwachstums (Biol. Zenbl., Bd. 56, 7/8, 1936).
- IMAMURA, Nematodes in the paddy field (Journ. Coll. of Agriculture, vol. XI, n° 2, 1931).
- JOHNSON, G. E., On the Nematodes of the Common Earthworm (Quarterly Journal of Micr. Sc., vol. 58, pp. 605-652, 1913).
- KOLSTER, R., Ueber bemerkenswerte Ganglien-zellen im Rückenmark von *Perca fluviatilis* (Anat. Anz., Bd. 14, 1898).
- KORTSCHELT, E., Ueber das Verhalten wirbelloser Tiere gegen niedere Temperaturen (Zool. Anz., Bd. 45, 1914).
- KRAUS, G., Boden und Klinia auf kleinsten Raum, Jena, 1911.
- KREIS, H. A., Entwicklung von *Actinolaimus* (Zt. Morph. u. Okol., Bd. 18, 1930).
- Oncholaiminae Filipjev, 1916. Eine monographische Studie (Capita Zoologica, Dl. IV, Afl. 5, 1934).
- KRÜGER, E., Fortpflanzung und Keimzellenbildung von *Rhabditis aberrans* n. sp. (Zeitschr. w. Zool., Bd. 105, 1913).
- KUDO, R., and HETHERINGTON, D. C., Notes on a microsporidian parasite of a nematode (J. Parasit., 8, 1922).
- KUNZE, H., Ueber das ständige Auftreten bestimmter Zellenelemente im Zentralnervensystem von *Helix pomatia* (Zool. Anz., Bd. 49, 1917).

- LEMMERMAN, O., Methoden für die Untersuchung des Bodens (*Zt. Pflanzenernährung, Düng. u. Bodenkunde*, Beiheft I, 1932).
- LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen, Leipzig, 1876.
- Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden (*Abhl. d. Königl. Sachs. Akad. Wiss.*, Bd. 13, 1887).
- LUDWIG, H., Die Variabilität von *Rhabditis teres* unter veränderten Ernährungsbedingungen (*Z.w.Z.*, 291, 1938).
- MARTINI, E., Ueber Furchung und Gastrulation bei *Cucullanus elegans* Zed. (*Z. w. Z.*, Bd. 74, 1903).
- Ueber Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I. (*Z.w.Z.*, Bd. 81, 1906 A).
 - Die Nematodenentwicklung als Mosaikarbeit (*Verh. Anat. Ges.*, 20, 1906 B).
 - Ueber Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. II. (*Z.w.Z.*, 86, 1907 A).
 - Die Konstanz histologischer Elemente bei Nematoden nach Abschluss der Entwicklungsperiode (*Verh. Anat. Ges.*, 22, 1908; *Arch. Ver. Tr. Nat. Mecklenburg*, 61, 1907 B).
 - Studien über die Konstanz histologischer Elemente : 1. *Oikopleura longicauda* (*Zt. f. w. Z.*, Bd. 92, 1909); 2. *Fritillaria pellucida* (*Ibid.*, 94, 1910); 3. *Hydatina senta* (*Ibid.*, 102, 1912).
 - Ueber die Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden (mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung). III. (*Z. w. Z.*, 91, 1908 A).
 - Zur Anatomie der Gattung *Oxyuris* und zur Systematik der Nematoden (*Zool. Anz.*, 32, 1908 B).
 - Ueber die Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. Vergleichend histologischer Teil (*Zool. Anz.*, 32, 1909).
 - Ueber Eutolie und Neotenie (*Verh. D. Zool. Ges.*, 19, 1909 B).
 - Die Stellung der Nematoden im System.
 - Die Anatomie der *Oxyuris curvula*. I. u. II. (*Z. w. Z.*, 116, 1916).
 - Die Zahlenkonstanz im Aufbau des biologischen Zellenstaates (*Naturwiss.*, Bd. 7, 1919).
 - Die Zellkonstanz (*Zt. f. Anat. u. Entw. Gesch.*, Bd. 70, 1923).
- MAUPAS, E., La mue et l'enkystement chez les nématodes (*Arch. zool. expér.*, 3, t. VII, 1899).
- Modes et formes de reproduction chez les nématodes (*Arch. zool. expér.*, 3^e sér., vol. 7, pp. 463-496, 1900; vol. 8, pp. 463-624, 1901).
 - Sur un champignon parasite des *Rhabditis* (*Bull. de la Soc. d'Hist. natur. de l'Afrique du Nord*, 1915).
 - Essais de hybridation chez les nématodes (*Bull. biol. France-Belgique*, 52, pp. 466-498).
- MICOLETZKY, H., Freilebende Süßwasser-Nematoden der Ostalpen mit besonderer Berücksichtigung des Lunzer Seengebietes (*Zool. Jahrb.*, Bd. 36, *Systematik*, 1914).
- Süßwasser-Nematoden aus Süd-Afrika (*Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, Math. Naturwiss.*, Klasse 92, 1915).
 - Die Bedeutung der freilebenden Nematoden für die Experimentalzoologie (*Verh. Zoolog. Botan. Gesell. Wien*, Jahrg. 1916).
 - Freilebende Süßwasser-Nematoden der Bukowina (*Zool. Jahrb.*, Bd. 40, *Systematik*, 1917).

- MICOLETZKY, H., Die freilebende Erd-Nematoden mit besonderer Berücksichtigung der Steiermark und der Bukowina, zugleich mit einer Revision sämtlicher nicht mariner freilebender Nematoden in Form von Genus-Beschreibungen und Bestimmungsschlüsseln (*Arch. f. Naturges.*, Jahrg. 87, H. 8-9, 1922).
- Die freilebende Süßwasser- und Moor-Nematoden Dänemarks (*Kgl. Danske Vid. Selsk. Skrifter Naturvidensk. og Mathem.*, Afd. 8, R. X2, 1925).
- Zur Kenntnis tropischer, freilebender Nematoden aus Surinam, Trinidad und Ost-Afrika (*Zool. Anz.*, LXIV, 1925).
- MÜLLER, H., Beiträge zur Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala* (*Zoologica*, Bd. 17, 1903).
- NEUHAUS, C., Die Postembryonalentwicklung der *Rhabditis nigrovenosa* (*Jen. Zt. f. Naturw.*, Bd. XXXVII, 1903).
- PAI, S., Lebenszyklus der *Anguillula aceti* EHREG. (*Zool. Anz.*, 74, 257-270).
- Die Phasen der Lebenszyklus der *Anguillula aceti* EHREG. und ihre experimentell morphologische Beeinflussung (*Z. w. Z.*, 131, 293-344, 1928).
- PANAGIA, A., Osservazioni sullo sviluppo della uova di *Ascaris lumbricoides* (*Ann. Igiene*, Bd. 43, 1933).
- PETERS, The vinegar eelworm (*Journ. Helminth.*, 13, 159-162, 1935).
- POTTS, F. A., Notes on the freeliving Nematodes (*Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. 55, 1910).
- RAMANN, E., Bodenkunde, Berlin, 1911.
- RAUTHER, M., Morphology und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden (*Spengels Ergebn. u. Fortschr. der Zoologie*, Bd. I, Jena, 1909).
- Nematodes. Kükenthal-Krumbach *Handbuch d. Zool.*, Bd. II, Liefg. 8, Berlin-Leipzig, 1930).
- REITER, M., Zur Systematik und Oekologie der zweigeschlechtlichen Rhabditiden (*Arb. aus d. Zool. Institut der Universität Innsbruck*, III, 4, 1928).
- RENSCH, B., Zoologische Systematik und Artbildungsproblem, Leipzig, 1933.
- ROBIJNS, W., Vegetatiebeelden der Nationale Parken van Belgisch Congo : Deel 1, Afl. 1-2 : Algemeen overzicht der vegetatie, 1937.
- RUSSEL, The atmosphere of the soil : its composition and the causes of variation (*Journ. agricult. Sc.*, Bd. 7, 1-49, 1915-1916).
- SCHNAKENBECK, W., Zum Rassenproblem bei den Fischen (*Zt. f. Morph. u. Ok. d. Tiere*, Bd. 21, 1931).
- SCHNEIDER, G., Monografie der Nematoden, 1, 357, Berlin, 1866.
- SCHNEIDER, W., Freilebende Nematoden (*Arch. Hydrobiologie*, Bd. 28, 1-20).
- SCHULZ, E., Beiträge zur Kenntnis mariner Nematoden aus der Kieler Bucht (*Zool. Jharb. Syst.*, 62, 1932).
- SCHUURMANS STEKHOVEN (Jr), J. H., Nematoden und ihre Larven (*Zt. f. Parasitenkunde*, Bd. 1 u. 2, 1930).
- Morphologische Fragen zur Systematik der freilebenden Nematoden (*Verh. Deut. Zool. Ges.*, 35, 138-143, 1933).
- *Heterodera marioni* au Congo belge (*Bull. Mus. roy. d'Hist. natur. de Belgique*, X, 36, 1934).
- Nouvelles recherches sur les Nématodes parasites des plantes du Congo belge (*Ibidem*, t. XII, 9, 1936).

- SCHUURMANS STEKHOVEN (Jr), J. H., et DE CONINCK, L., Zur Synonymie von *Ascolaimus elongatus* (BÜTSCHLI), 1874 (*Zool. Anz.*, Bd. 99, *Syst.*, 1932).
- SEURAT, L. G., Contribution à l'étude des formes larvaires des Nématodes (*Bull. Biol. Scient. France-Belgique*, Bd. 49, 1916; Bd. 52, 1919).
- SLIJPER, E. J., *Die Cetaceen*.
- SOUTHERN, R., Clare Island Survey, Part 54 : Nematelmia, Kinorhyncha and Chaetognatha (*Proc. of the Royal Irish Academy*, vol. 31, Dublin, 1914).
- SPEMANN, H., Zur Entwicklung des *Strongylus paradoxus* (*Zool. Jahrb.*, Abt. *Morph.*, Bd. 8, 1895).
- SPEIJER, W., Entomologie, Verlag Th. Steinkopff, 1937.
- STEINER, G., Freilebende Nematoden aus der Schweiz (*Arch. Hydrobiol.*, Bd. 9, 1914).
- Beiträge zur geographischen Verbreitung freilebender Nematoden (*Zool. Anz.*, Bd. 46, 1916).
- Bemerkungen über die sogenannte Verpuppung der *Rhabditis coarctata* LEUCKART und das Bilden von Zysten bei Nematoden überhaupt (*Biol. Zentrabl.*, Bd. 39, 1919).
- Freilebende Süßwasser-Nematoden aus peruanischen Hochgebirgseen (*Rev. suisse Zool.*, 28, 11-44, 1920).
- Untersuchungen über den allgemeinen Bauplan des Nematodenkörpers. Ein Beitrag zur Aufhellung der Stammesgeschichte und der Verwandtschaftsverhältnisse der Nematoden (*Zool. Jahrb.*, Abt. *Morph.*, Bd. 43, 1919).
- STRASSEN, O., Zur *Bradynema rigidum* (*Z. w. Z.*, Bd. 54, 1892).
- STRUBELL, A., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rüben-nematoden. *Heterodera schachtii* (*Bibliotheca Zoologica*, H. 2, 1888).
- SVESNIKOVA, N. M., and SKARBILOVITCH, T. S. A., A study of the penetration of Nematodes into the roots of the rubber-plant *Tau-saghyz* Papers on Heminthology in commemoration of the 30 year jubileum of K. J. Skrjabin, Moscow, 1937, 699.
- TEUNISSEN, R. J. H., Tardigraden (*Exploration du Parc National Albert, Mission G. F. de Witte*, fasc. 16, 1938).
- THOMPSON, H., The soil population. An Investigation of the Biology of the soil in certain districts of Aberijst-wijth (*Amer. Applied. Biol.*, Bd. 11, pp. 349-394, 1924).
- THORNE, G., and SWANGER, H. H., A monography of the Nematode genera *Dorylaimus* DUJARDIN, *Aporcelaimus* n. g., *Dorylaimus* n. g. and *Pungentus* n. g. (*Capita Zoologica*, VI, P. 4, 1936).
- VOGEL, R., Fortpflanzung, Eireifung, Befruchtung und Furchung von *Oxyuris* (*Zool. Jahrb. Allg. Zool.*, Bd. 42, 1925).
- WÜLKER, G., Ueber Fortpflanzung und Entwicklung von *Allantonema* und verwandten Nematoden (*Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.*, Bd. V, 1923).
- ZARAPKIN, S. R., Zur Phänoanalyse von geographische Rassen und Arten (*Arch. f. Naturgesch.*, H. 2, 1934).
- ZIEGLER, H. E., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden (*Z. w. Z.*, Bd. 60, 1895).
- ZOJA, R., Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascaris megaloccephala* (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 47, 1896).
- ZUNKER, F., Das Verhalten des Bodens zum Wasser (*E. Blanck. Handb. d. Bodenlehre*, Bd. 6, 1930).

D
Utr

19