

Contribution à l'étude du système nerveux des formes adultes et larvaires de *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 (Trematoda Digenea)

I. - Aspects morphologiques : anatomie, histologie et ultrastructure chez la forme adulte

par E. DEL-CAS (*), N. DHAINAUT-COURTOIS (**) et A. VERNES (*)

* Unité 42 de l'I.N.S.E.R.M., Domaine du C.E.R.T.I.A., 369, rue Jules-Guesde,
59650 Villeneuve-d'Ascq, France.

** Laboratoire de Biologie Animale associé au C.N.R.S., Université de Lille I,
59655 Villeneuve-d'Ascq Cedex, France.

Résumé.

Dans cette première contribution nous abordons les aspects historiques, morphologiques, histologiques, ultrastructuraux et biométriques du système nerveux de *Schistosoma mansoni* adulte. Nous réalisons une comparaison entre nos observations et les résultats de divers auteurs.

Le neuroplasma des fibres nerveuses est particulièrement étudié. Parmi d'autres structures, il contient deux types de granules denses et deux types de vésicules claires, caractérisées par leur morphologie et par leur taille. Nous proposons une correspondance entre ces structures et celles trouvées par divers auteurs chez d'autres trématodes. Le rôle des structures neuroplasmiques est discuté brièvement en rapport avec les résultats de nos expériences radioautographiques avec la sérotonine et la dopamine.

Summary.

Contribution to the study of the nervous system of adult and larval *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 (Trematoda Digenea). I. Morphological aspects : Anatomy, histology and ultrastructure in the adult worms.

In this first contribution we report on the historical, morphological, histological, ultrastructural and biometric aspects of the adult *Schistosoma mansoni*'s nervous system. We realized a comparative study between our observations and the results of various authors.

Accepté le 6 novembre 1979.

The neuroplasm of nerve fibers is studied in detail. As with several other structures, it contains two types of denses granules and two types of clear vesicles, which differ in morphology and diameter. A probable correspondance is proposed between these structures and those of other trematodes. The role of these neuroplasmic structures is discussed briefly dealing with the results of our radioautographic experiments with the serotonin and dopamine.

Introduction

L'étude du système nerveux des Schistosomes a un double intérêt. D'une part, elle nous permet d'approfondir la connaissance d'un modèle de système nerveux qui est très différent de celui des Pseudocoelomates et Coelomates, surtout en ce qui concerne la structure et les rapports avec les autres organes du ver. D'autre part, la biologie et le cycle du parasite semblent largement tributaires des structures neuromusculaires sur lesquelles agissent certaines drogues anti-Schistosomes (Senft, 1975).

Nous nous sommes proposés de faire :

- une description détaillée de la neuroanatomie de *Schistosoma mansoni* ;
- une étude de l'histologie des organes nerveux de la forme adulte ;
- d'approfondir la connaissance de certains aspects ultrastructuraux du tissu nerveux bien étudié par Silk et Spence (1969) ;
- et d'aborder l'étude des aspects cytophysiologiques du système nerveux en rapport avec les phénomènes de neurosécrétion et de neurotransmission.

L'ensemble de notre étude sera publiée en trois parties. Dans la présente contribution nous n'aborderons que les aspects morphologiques et histologiques, en faisant une caractérisation quantitative des granules et des vésicules neuroplasmiques; celle-ci nous a semblé être une condition préalable, nécessaire à toute autre étude sur le contenu et le rôle physiologique de ces structures.

Historique

Fritsch (1885, 1888), Leuckart (1893), Lortet et Vialleton (1894) avaient déjà décrit le système nerveux des Schistosomes. Cependant, la première monographie contenant une description complète du système nerveux des Schistosomes est celle de Looss (1895). L'auteur dessine le système nerveux du ver et signale qu'il est formé par deux ganglions péricsophagiens situés à mi-distance entre les deux ventouses. Selon Looss (1895), les ganglions cérébraux sont constitués essentiellement par des fibres. Les cellules sont disposées sur la surface extérieure des ganglions. Elles mesurent 10 à 25 μ , ont un noyau ovalaire avec un caryosome central et quelques fins filaments chromatinien. Looss décrit trois paires de nerfs antérieures et deux paires postérieures prenant naissance au niveau des ganglions. Le même auteur signale que

les cellules nerveuses ne sont pas situées le long du trajet des nerfs mais dispersées dans le parenchyme. Elles ont le même aspect que les cellules ganglionnaires. Les cellules nerveuses se trouveraient en nombre assez important dans le parenchyme des deux ventouses. Looss suppose qu'elles sont reliées aux troncs nerveux par de fins faisceaux.

Fripp (1967), Bueding et coll. (1967) et Dei-Cas (1976) retrouvent chez *Schistosoma* le même modèle de système nerveux en mettant en évidence histochimiquement l'activité cholinestérasique du ver adulte.

D'après Dawes (1946, p. 53), Hyman (1951, p. 226), Baer et Joyeux (1961, in Grassé, vol. IV, p. 603), Rhode (1968), Ramisz et Szankowska (1970), le modèle de système nerveux le plus souvent retrouvé chez les *Trematoda digenea* consiste en deux ganglions reliés par une large commissure dorsale. Chaque ganglion émet 3 nerfs antérieurs et 3 nerfs postérieurs. Parmi ces derniers, le *Nervus lateralis* est souvent absent dans les formes allongées.

Silk et Spence (1969) font une étude ultrastructurale du système nerveux de *S. mansoni* adulte et décrivent des cellules nerveuses ganglionnaires et des fibres nerveuses. D'après ces auteurs, les cellules nerveuses ont un grand noyau et un cytoplasme qui contient de nombreux ribosomes, mitochondries et granules osmiophiles mesurant 620-680 Å. Le péricaryon renferme également des particules de glycogène, des corps multivésiculaires et un appareil de Golgi assez clair ; le réticulum endoplasmique est rare.

Selon Silk et Spence (1969), les axones de la commissure sus-œsophagienne montrent :

- des vésicules synaptiques claires (type 1) (200-500 Å) ;
- des particules α et β de glycogène ;
- des granules plus ou moins osmiophiles (type 3) (320-900 Å) qui contiendraient des catécholamines ;
- des granules denses, osmiophiles (type 4) (1 000-1 600 Å), limités par une membrane, de nature apparemment neurosécrétoire ;
- des vésicules claires (type 5) (500-1 500 Å), associées souvent aux granules de type 4 ;
- des mitochondries et des microtubules.

Les auteurs montrent aussi des synapses neuromusculaires et des images synaptiques axo-axonales.

Reissig (1970), dans une étude ultrastructurale des cellules du parenchyme, décrit les neurones de *S. mansoni*. Cet auteur signale que les neurones ont un grand noyau rond avec un seul nucléole. Le cytoplasme a de grandes rosettes de glycogène peu nombreuses, des vacuoles denses aux électrons (1 000-3 000 Å) bordées par une membrane à laquelle sont parfois accolés des granules. Il existe un ou plusieurs complexes de Golgi bien développés et des mitochondries nombreuses. Le cytoplasme des neurones est en contact avec des fibres nerveuses qui possèdent des vésicules semblables

à celles du cytoplasme. « The presence of nerve cells with electron-dense granules in their cytoplasm is particularly interesting. The worm contains high levels of 5-HT... This and other monoamines, which may act as neurotransmitters or neurosecretory substances... » (Reissig, 1970).

En fait, plusieurs auteurs (Dixon et Mercer, 1965 ; Silk et Spence, 1969 *b* ; Wilson, 1970 ; Reissig, 1970 ; Grasso et Quaglia, 1974 ; Dei-Cas, 1976) ont rapporté la présence de granules et/ou de vésicules dans les fibres nerveuses des Trématodes étudiés par la microscopie électronique à transmission.

Dei-Cas (1976) a proposé une correspondance entre les granules et vésicules neuroplasmiques trouvées par les différents auteurs chez les Trématodes adultes et larvaires (tableau I).

Matériel et méthodes

Nous avons travaillé avec la souche brésilienne (Surinam) de *Schistosoma mansoni* entretenue à l'I.N.S.E.R.M. (C.E.R.T.I.A., Flers-Bourg, Lille) chez le Hamster.

Techniques histologiques.

Les deux techniques d'imprégnation argentique qui ont été faites sont celles de l'urée-nitrate d'argent (Gurr, 1956) et du sulfate de cuivre-nitrate d'argent (Betchaku, 1960).

Dans le but d'un traitement ultérieur par l'imprégnation argentique, les pièces ont été fixées au fixateur A.F.A. (alcool 70° : 90 ; formol : 7 ; acide acétique : 3).

Pour l'étude histologique du système nerveux, les colorations suivantes ont été faites : fuchsine paraldehyde (Gabe, 1968) ; fuchsine paraldehyde-hématoxyline de Groat picroindigocarmin (Gabe, 1968) ; fuchsine paraldehyde d'après Clark (1955) ; fuchsine paraldehyde d'après Cameron et Steele (1959) et Bonner (1968) ; bleu alcian et hématoxyline chromique-phloxine (Gabe, 1968).

La fixation a été effectuée par :

- le Bouin contenant ou non de l'acide acétique et le formol neutre à 10 % additionné ou non de ClNa à 2,5 % pour les techniques de Gabe (1968) et Clark (1955) ;
- le propane refroidi par l'azote liquide en plongeant ensuite les pièces dans l'acide picrique en solution alcoolique à 1 %, pour la technique de Cameron et Steele (1959) et Bonner (1968).

Déshydratées par l'alcool, les coupes sont incluses dans la paraffine à point de fusion égal à 58 °C. Les coupes ont une épaisseur de 6 à 10 μ ; le montage a été fait au baume.

Tableau I. - *Ultrastructure :*
Correspondance probable entre les granules et les vésicules des structures nerveuses des Trématodes trouvées par les différents auteurs.

Dixon et Mercer 1965	Silk et Spence 1969	Wilson 1970	Reissig 1970	Grasso et Quaglia 1974	Dei-Cas 1976
cercaire de <i>Fasciola hepatica</i>	adulte de <i>Schistosoma mansoni</i>	miracidium de <i>F. hepatica</i>	adulte de <i>S. mansoni</i>	adulte de <i>F. hepatica</i>	adulte de <i>S. mansoni</i>
type (d) (2000 Å)	type 4 (1000-1600 Å)	« large vesicular bodies » (1650 Å)	« droplets electron- dense » (1000-3000 Å)	-	type (1) (800-2300 Å)
Granules					
type (b) (600-1000 Å)	type 3 (320-900 Å)	« medium sized dense vesicles » (600-750 Å)	-	« neurosecretory granules » (800-1000 Å)	type (2) (370-1600 Å)
type (a) (200-800 Å)	type 1 (200-500 Å)	« small clear vesicles » (300-450 Å)	-	-	type (1) (200-500 Å)
Vésicules					
-	type 5 (500-1500 Å)	-	-	-	type (2) (600-1000 Å)

Microscopie électronique.

Technique de routine.

Les vers, prélevés *in vivo* par perfusion, sont fixés directement 3 heures à 4 °C par une solution de glutaraldéhyde à 3 % dans le tampon phosphate Sorensen à 0,2 ou 0,1 M et pH 7,2.

Après lavage dans du tampon contenant du sucrose 0,33 M, on fait une post-fixation pendant 1 heure à la température du laboratoire par une solution de tétroxyde d'osmium à 1 % dans le même tampon. Les pièces sont ensuite déshydratées par l'acétone et incluses dans l'Araldite.

Les coupes sont effectuées au couteau de verre avec les microtomes Porter Blum MT 1 et LKB, montées sur des grilles en cuivre parfois recouvertes d'une membrane de parlodion, puis contrastées par l'acétate d'uranyle (Watson, 1958) et le citrate de plomb (Reynolds, 1963) et observées au microscope électronique Siemens Elmiskop 1.

Pour le repérage des différents éléments cellulaires et fibreux du système nerveux, des coupes semi-fines ont été colorées par une solution aqueuse de bleu azur à 1 %.

Etude quantitative de certaines structures neuroplasmiques.

Les pièces ont été traitées pour la microscopie électronique selon la technique décrite précédemment. Plusieurs dizaines d'exemplaires des deux sexes ont été étudiés. Les diamètres des granules et des vésicules ont été mesurés sur des micrographies électroniques en prenant le diamètre maximum, l'épaisseur de la membrane (lorsqu'elle était visible) étant comprise. Les mesures ont été effectuées avec un appareil destiné à mesurer les diamètres (Transidyne General Corporation Model 2743, U.S.A.).

Nous avons calculé la moyenne, l'écart type et la variance de chaque mesure, l'écart type de la moyenne et le coefficient de variation pour chacune des 4 séries de structures (granules de type 1 et 2, vésicules de types 1 et 2). Nous avons appliqué le test de Student pour établir le degré de signification statistique des différences ($P = 95 \%$).

Planche I. — Neuroanatomie de *S. mansoni* adulte.

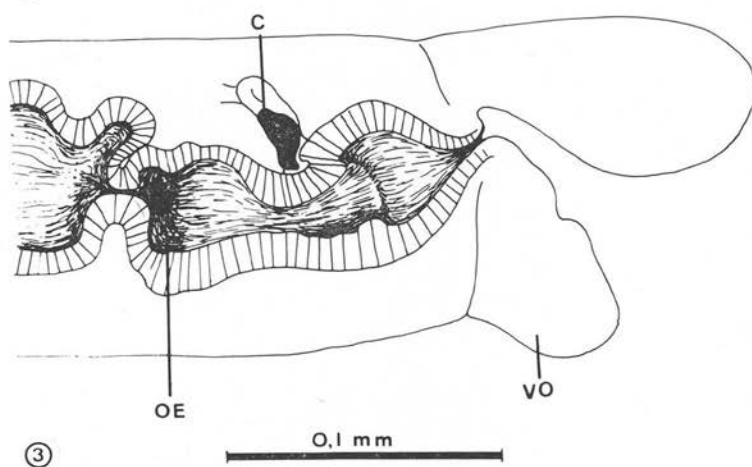
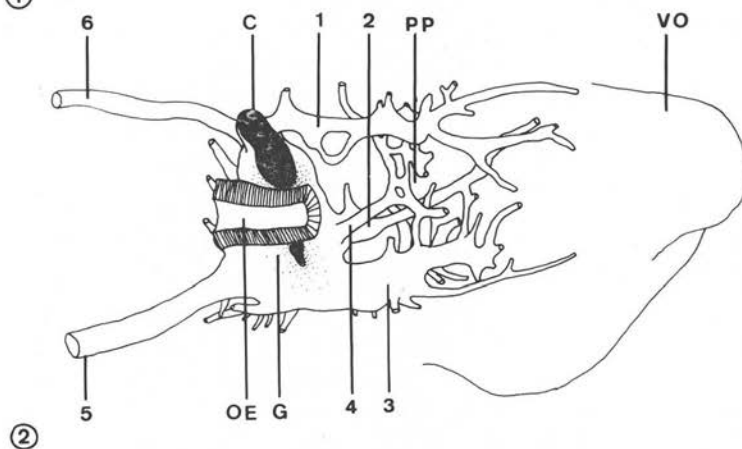
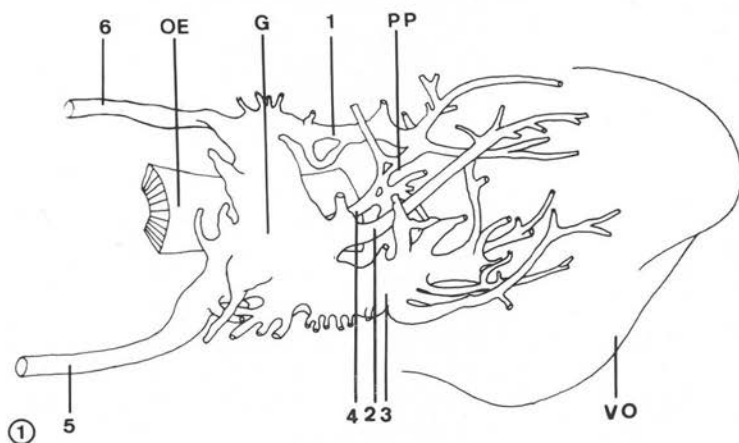
Fig. 1. Vue externe du système nerveux central. Mâle. Reconstitution à partir de coupes sériées (chambre claire).

G : ganglion ; OE : œsophage ; PP : plexus perœsophagien ; VO : ventouse orale.

1 : *nervus dorsalis* antérieur ; 2 : *n. lateralis* antérieur ; 3 : *n. ventralis* antérieur ; 4 : *n. œsophagealis* ; 5 : *n. ventralis* postérieur ; 6 : *n. dorsalis* postérieur.

Fig. 2. Vue interne du système nerveux central. Mâle. Reconstitution à partir de coupes sériées (chambre claire). Mêmes références que pour la fig. 1.
C : commissure sus-œsophagienne.

Fig. 3. Rapports anatomiques entre la commissure œsophagienne et l'œsophage (chambre claire).



Résultats

Neuroanatomie.

L'étude de coupes sériées (6 μ d'épaisseur) de pièces fixées par le liquide de Bouin dépourvu d'acide acétique, et colorées à la fuchsine-paraldéhyde (Clark, 1955), nous a permis d'effectuer une reconstitution dans l'espace du système nerveux central.

Dans ces conditions, le tissu nerveux est coloré en rose violacé. Les prolongements nerveux ont pu être suivis sur des coupes successives. Cependant, nous n'avons pas réussi à mettre en évidence les branches les plus fines ; aucune des deux techniques d'imprégnation argentique employées ne nous ayant donné des résultats supérieurs à ceux obtenus avec la fuchsine-paraldéhyde.

Le système nerveux central de *Schistosoma mansoni* est formé de deux ganglions latéraux symétriques, situés à mi-distance entre la ventouse orale et l'acétabulum et réunis par une commissure dorsale ou sus-œsophagienne (Pl. I, fig. 1 et 2).

Chaque ganglion se présente sous une forme plus ou moins pyramidale à sommet orienté vers la face dorsale.

Les faces distale et proximale à l'œsophage de chaque ganglion sont respectivement convexe et concave. La première est en rapport avec une grande cellule flammigère du système protonéphridial située constamment au niveau du ganglion dans le parenchyme. La dernière est en rapport avec l'œsophage.

La commissure dorsale a une section transversale ovale dont l'axe longitudinal a un pôle antéroventral et l'autre postérodorsal (Pl. I, fig. 3).

Chez le mâle, de chaque ganglion se détachent 2 groupes de nerfs principaux (Pl. I, fig. 1 et 2), que nous dénommerons par analogie avec ce qui a été décrit chez d'autres Trématodes digénétiques (Rohde, 1968).

Le groupe antérieur comprend trois nerfs : le *Nervus ventralis* antérieur, le *Nervus lateralis* antérieur et le *Nervus dorsalis* antérieur.

Des trois nerfs, le plus gros est le *Nervus ventralis* antérieur qui se ramifie abondamment, envoyant : 1) des branches à la ventouse orale, 2) un connectif pour le *Nervus lateralis* antérieur et 3) des branches qui le mettent en rapport avec le plexus périœsophagien.

Le *Nervus lateralis* antérieur a un diamètre moyen par rapport aux diamètres des autres nerfs. Près de son origine, il émet une branche reliée au plexus périœsophagien : le *Nervus œsophagealis*.

Le *Nervus dorsalis* antérieur donne beaucoup de branches qui entrent dans la ventouse orale et aussi dans le plexus périœsophagien. Ce plexus met en rapport les trois nerfs du groupe antérieur.

Le groupe postérieur de chaque ganglion comprend 2 nerfs principaux : le *Nervus ventralis* postérieur et le *Nervus dorsalis* postérieur. Près de l'origine de ces 2 nerfs, il en existe d'autres, plus petits, reliés, semble-t-il, au plexus périœsophagien.

Le *Nervus ventralis* postérieur est plus gros que le *Nervus dorsalis* postérieur. A la base de l'acétabulum, au niveau des régions antérieure et postérieure, les 2 nerfs *ventralis* postérieurs sont réunis par les 2 commissures préacétabulaire et postacétabulaire.

Histologie et cytologie du système nerveux.

Dans les coupes histologiques classiques et dans les coupes semi-fines (Pl. II, fig. a et b), les ganglions se présentent sous l'aspect de 2 masses fibreuses, situées de chaque côté de l'œsophage, qui émettent les grands nerfs par leurs angles latéraux. Les cellules sont à la surface de chaque masse fibreuse. Les ganglions et les nerfs n'ont pas de gaine : ils sont en rapport direct avec le parenchyme. Nous n'avons pas trouvé plus de 3 à 5 cellules dans chaque ganglion. Les cellules ganglionnaires, mesurant 7 à 10 μ de diamètre, ont un contour net. Leur forme est plus ou moins étoilée. Il est difficile de suivre les prolongements qui disparaissent dans le parenchyme.

Dans les coupes semi-fines colorées au bleu azur et au bleu de toluidine, le cytoplasme est bleu pâle et le noyau est rond avec un nucléole fortement coloré (Pl. II, fig. a). Un mince dépôt chromatinien se trouve sur la face interne de l'enveloppe nucléaire. Les cellules ganglionnaires que nous venons de décrire sont assez différentes des cellules musculaires à cytoplasme bleu foncé et des cellules tégumentaires : ces dernières ont une chromatine disposée en plusieurs grosses mottes et un cytoplasme encore plus foncé que celui des cellules musculaires. Les grandes cellules à noyau sphérique du parenchyme des ventouses sont de nature musculaire.

Observations sur l'ultrastructure du système nerveux de *S. mansonii* adulte.

Dans les coupes ultrafines pratiquées au niveau de la partie céphalique du parasite, chaque ganglion montre trois à cinq cellules situées périphériquement mais noyées dans un ensemble de fibres nerveuses qui forment les racines des grands nerfs d'origine ganglionnaire et de la commissure sus-œsophagienne. Une cellule flamigère, toujours en rapport anatomique avec le ganglion, se situe du côté distal par rapport à l'œsophage.

Le ganglion a une structure essentiellement fibreuse. La présence, au niveau du ganglion, de fibres musculaires interposées entre les fibres nerveuses est un fait remarquable qui avait déjà été observé par Silk et Spence (1969 b) au niveau de la commissure sus-œsophagienne.

Chaque ganglion est séparé du tégument notamment par les fibres musculaires sous-tégumentaires.

Quelques-unes des cellules observées au niveau ganglionnaire sont de nature musculaire.

Les neurones ganglionnaires, mesurant 6,5 à 10 μ , ont une forme plus ou moins étoilée (Pl. II, fig. a), parfois triangulaire, avec un seul prolongement (neurones uni-

polaires ?). Le cytoplasme est moins dense que celui des cellules musculaires, tégumentaires et protonéphridiales. Dans le cytoplasme, nous avons observé des ribosomes libres et groupés (*Pl. II, fig. d*), souvent en rapport avec l'appareil de Golgi et la membrane cellulaire. Chaque neurone contient plusieurs corps de Golgi. Des granules denses mesurant 500 à 1 350 Å, avec une densité variable, souvent en rapport avec le ou les corps de Golgi, ont été observés dans tous les cas. Cependant, la présence de granules denses n'est pas spécifique des neurones. Les cellules musculaires peuvent contenir des granules ayant les mêmes caractéristiques.

Les mitochondries ont une forme ronde ou ovale, avec des crêtes assez droites et une matrice qui présente de petits granules denses.

Le péricaryon a aussi des granules libres qui ressemblent fortement à ceux des particules β de glycogène et mesurent 130 Å. Ils sont parfois groupés et ressemblent alors à des particules α de glycogène.

Les noyaux (2,7 à 4,8 μ) sphériques des neurones, parfois pénétrés par des digitations cytoplasmiques, montrent sur un fond clair un nucléole qui mesure 8 900 à 10 000 Å. La chromatine est disposée en couche mince sur la face interne de l'enveloppe nucléaire et en granules chromatiniens denses et délicats distribués variablement dans la surface du noyau. La présence des granules chromatiniens ne nous a pas semblé constante.

Les neurones parenchymateux ont la même ultrastructure que les neurones ganglionnaires.

Les neurites visibles au niveau des commissures et des nerfs présentent : des granules, des vésicules, des microtubules et des mitochondries. Notre description de ces structures confirme, en général, celle qui a été faite par Silk et Spence (1969 *b*). Comme ces auteurs, nous trouvons, en dehors des granules de glycogène, deux sortes de granules osmiophiles et deux sortes de vésicules : granules denses de type 1 (1 000 à 3 235 Å) ; granules denses de type 2 (365 à 1 680 Å) ; vésicules claires de type 1 (165 à 900 Å) ; vésicules claires de type 2 (620 à 1 900 Å) (*Pl. II, fig. f*).

Planche II. — Ultrastructure du système nerveux de *S. mansoni* adulte.

Fig. a. Coupe semi-fine sagittale de la partie antérieure (mâle). La flèche longue signale le ganglion nerveux. La flèche courte indique un neurone volumineux. Coloration par le Bleu Azur.

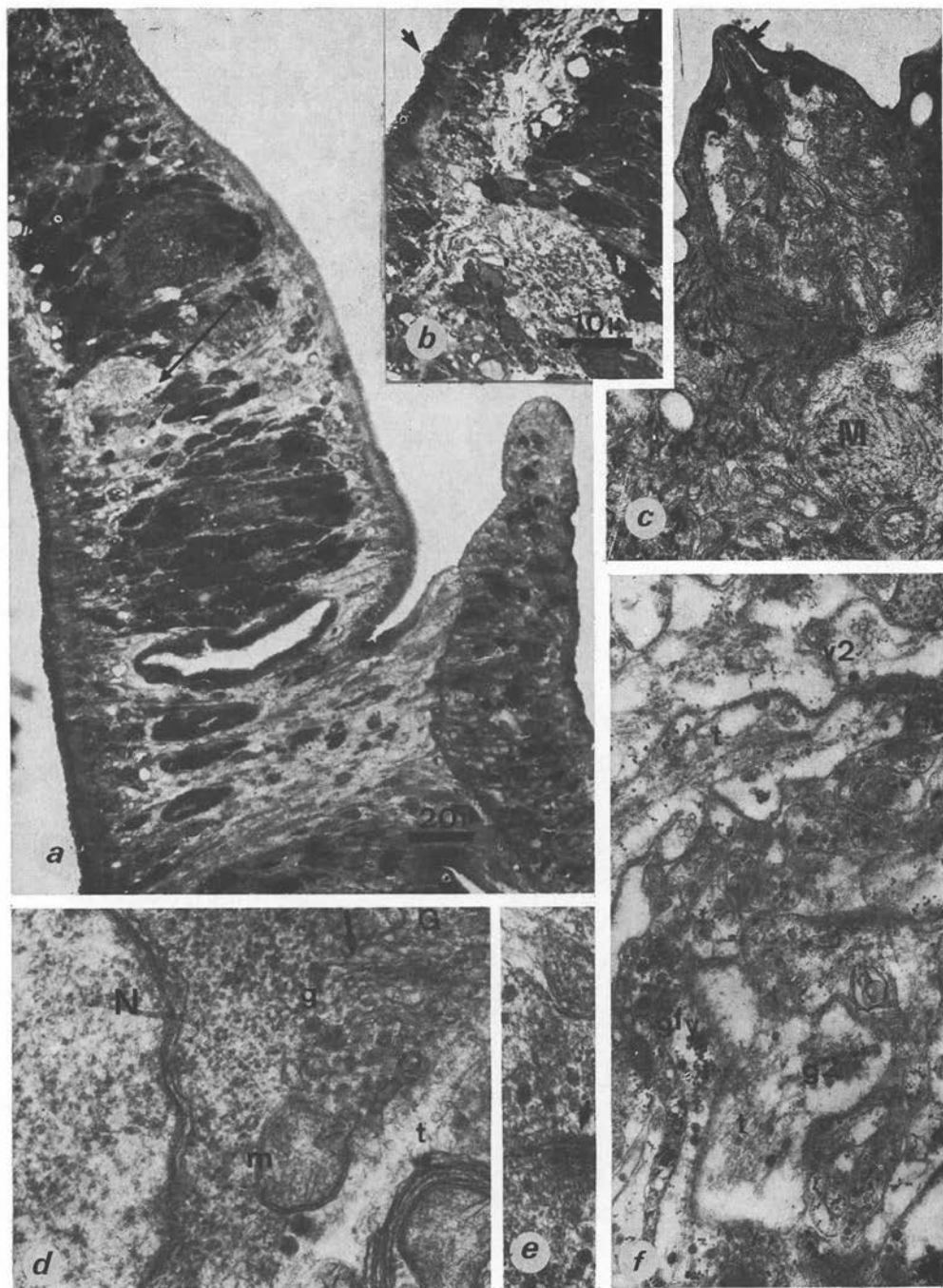
Fig. b. Coupe semi-fine sagittale de la région du ganglion nerveux (mâle). La flèche indique un organe sensoriel tégumentaire. Coloration par le Bleu Azur.

Fig. c. Organe sensoriel tégumentaire. $\times 26\ 000$.

Fig. d. Neurone du ganglion : g : granules denses ; N : noyau ; t : microtubules ; G : appareil de Golgi ; m : mitochondries. La flèche signale la genèse de granules denses à partir de l'appareil de Golgi. $\times 58\ 000$.

Fig. e. Synapse (flèche). $\times 64\ 000$.

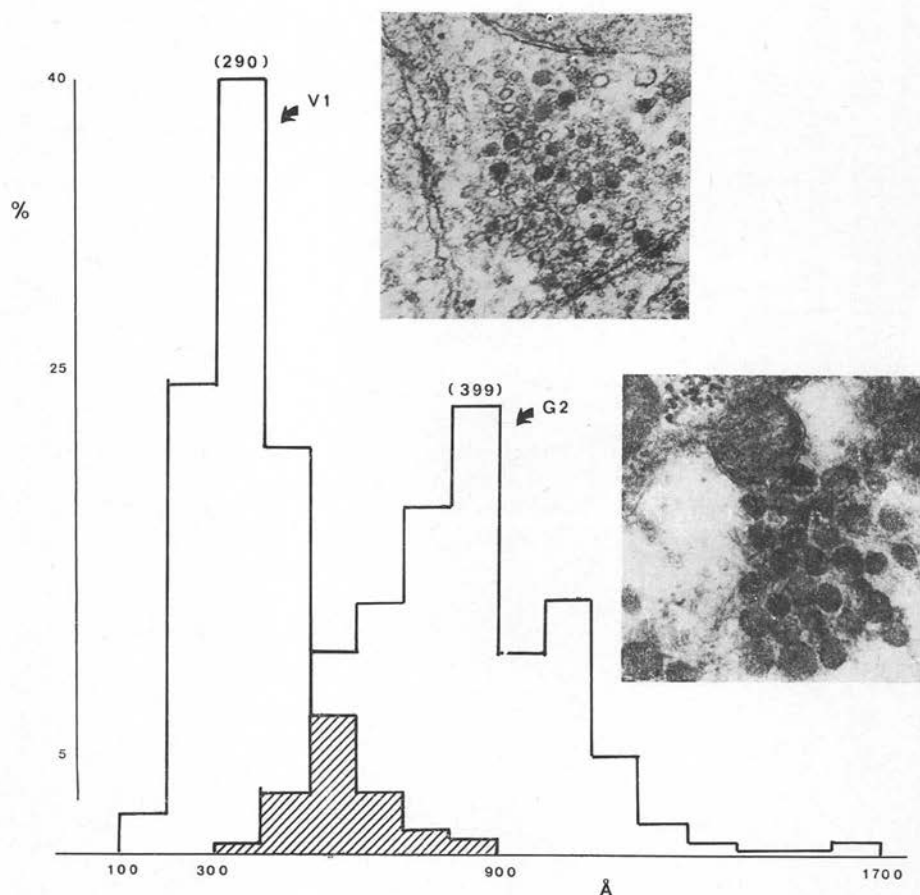
Fig. f. Fibres nerveuses. g 2 : granules de type 2 ; gly : glycogène ; t : microtubules ; v 2 : vésicules de type 2. $\times 42\ 000$.



Ces structures se trouvent associées entre elles ou avec d'autres structures neuroplasmiques. Les granules de type 2 et les vésicules de type 1 sont beaucoup plus abondants dans les coupes que les granules de type 1 et les vésicules de type 2.

Les synapses axo-axonales (Pl. II, fig. e) et neuromusculaires correspondent, en général, à celles décrites chez les Plathelminthes, mais elles sont vraiment différentes de celles trouvées par Koopowitz et Chien (1975) chez le Polyclade *Notoplana acticola*.

Enfin, nous avons retrouvé chez les adultes de *Schistosoma* un organe tégumentaire (Pl. II, fig. c) ayant très probablement une nature sensorielle ; la morphologie de ce dernier a été bien décrite (Morris et Threadgold, 1967, 1968 ; Silk et Spence, 1969 b ; Dei-Cas, 1976), mais sa fonction reste inconnue.



V 1 : $\times 52\,000$. Granules de type 2 (G 2) : $\times 30\,000$.

Fig. 1. Distribution des diamètres des infrastructures neuroplasmiques (voir texte).

Etude quantitative de certaines structures cellulaires des fibres nerveuses.

Les résultats sont rassemblés dans le *tableau II*. Les *figures 1 et 2* montrent la distribution de taille des 4 structures neuropasmiques considérées.

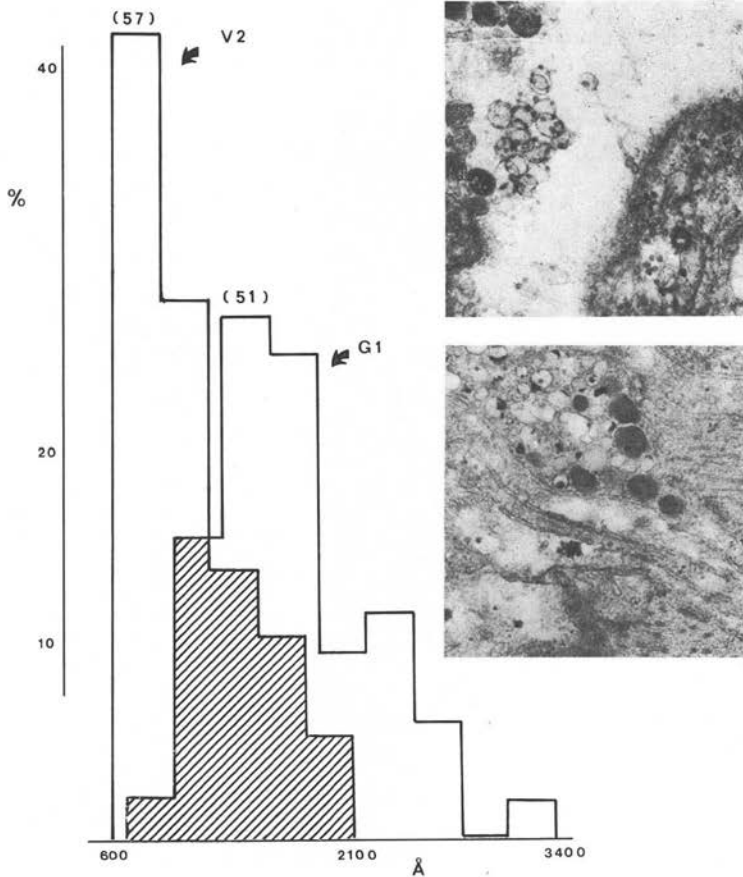


Fig. 2. Distribution des diamètres des infrastructures neuropasmiques (suite) (voir texte).
V 2 : $\times 30\,000$. Granulés de type 1 (G 1) : $\times 36\,000$.

Tableau II : Taille (Å) des granules et vésicules de *S. mansoni*

Structure	Extrêmes	Moyenne	Ecart type	n
g 1	1 000-3 235	1 750	480	51
g 2	365-1 680	820	200	399
v 1	165- 900	375	116	290
v 2	620-1 900	1 040	340	57

g 1 : granules de type 1 ; g 2 : granules de type 2 ;

v 1 : vésicules de type 1 ; v 2 : vésicules de type 2.

La distribution des diamètres des granules de type 1 suit un modèle bimodal avec un premier mode vers 1 410 Å et un deuxième plus bas, vers 2 340 Å.

La distribution des diamètres des granules de type 2 est également bimodale : un premier mode à 850 Å et un deuxième mode plus bas à 1 050 Å (fig. 1).

Les diamètres des vésicules de type 1 et 2 montrent une distribution monomodale (fig. 1 et 2).

Le test de Student (tableau III) confirme nettement la présence de 4 populations de diamètres qui sont significativement différents entre eux.

Tableau III

	g 1/v 1	g 1/v 2	g 1/g 2	g 2/v 1	g 2/v 2	v 1/v 2
t =	22,6	8,7	13,6	36,1	4,71	14,4
d.d.l. (1)	341	106	448	687	454	345

(1) Degrés de liberté.

Discussion

Depuis la monographie de Looss (1895), et malgré le grand nombre de publications concernant de façon directe ou indirecte les structures nerveuses des schistosomes, la présente contribution contient la première description détaillée du système nerveux central du ver adulte. Looss (1895) a décrit l'organisation générale des ganglions nerveux, de la commissure sus-œsophagienne, et déterminé avec certitude le nombre de grandes branches nerveuses qui se détachent des ganglions. Il avait aussi aperçu des nerfs qui semblaient relier entre eux les trois nerfs du groupe antérieur, mais il n'avait pas pu préciser les ramifications de ces trois derniers.

L'anatomie générale du système nerveux de *S. mansoni* suit le modèle général du système nerveux des Trématodes : une paire de ganglions péri-œsophagiens reliés

l'un à l'autre par une commissure dorsale ou sus-œsophagienne. Les nerfs qui prennent origine dans le système nerveux central suivent aussi la distribution du modèle habituel.

Notre conclusion relative à l'absence, chez *Schistosoma*, du *Nervus lateralis* postérieur, est en accord avec l'affirmation de Hyman (1951) : « ...the lateral cords may be absent in elongated types » (p. 226).

Les organes nerveux de *Schistosoma* ne sont pas séparés structuralement des éléments parenchymateux. Les fibres nerveuses et les cellules sont groupées tout en conservant leur individualité au sein des organes du système nerveux central. Cependant, des neurones sont aussi observés dans le parenchyme, loin des nerfs et d'autres cellules nerveuses.

Webb et Davey (1976) ont rappelé que les Plathelminthes sont les premiers métazoaires qui possèdent des ensembles de neurones constituant un système nerveux central. Le tissu glial ne semble pas exister.

La petite taille des cellules ainsi que les difficultés pour obtenir une bonne fixation en employant les moyens ordinaires de la microscopie électronique sont des obstacles importants qui pourraient expliquer notre méconnaissance de la structure cytologique.

Les coupes semi-fines se sont avérées particulièrement utiles pour l'étude cytologique du tissu nerveux et du parenchyme. La coloration au bleu azur et l'adaptation d'autres colorations aux coupes semi-fines nous ont permis de préciser la structure cytologique du système nerveux central de *S. mansoni*. Les résultats de cette étude seront rapportés dans la troisième note de cette série.

Comme l'ont déjà signalé Dixon et Mercer (1965) (cités par Silk et Spence, 1969 b), il est possible que le passage de neuromédiateurs et/ou de la neurosécrétion des éléments nerveux vers les organes cibles se fasse par transfert direct de cytoplasme à cytoplasme.

L'ultrastructure du système nerveux de *S. mansoni* adulte suit le modèle général du système nerveux des Plathelminthes.

L'analyse de la bibliographie relative à l'ultrastructure du tissu nerveux des Trématodes et des Plathelminthes nous a permis de déceler, au niveau de l'interprétation des structures, des difficultés dérivées des différences existant entre les tissus des Acœlomates et ceux des autres groupes du règne animal.

En fait, nous avons souvent rencontré l'impossibilité d'appliquer à notre matériel des critères qui sont utilisés habituellement pour les tissus des Vertébrés, l'extrapolation n'étant pas toujours possible.

L'identification des neurones, soit dans les organes nerveux (où il y a aussi des cellules non nerveuses), soit dans le parenchyme, où l'identification des types cellulaires est loin d'être un problème résolu, est encore parfois difficile à haute résolution. Webb et Davey (1976), en travaillant sur le Cestode *Hymenolepis microstoma*, identifient les neurones notamment par l'absence de rangées de citernes ergastoplasmiques

aplaties, par la présence de citernes ergastoplasmiques isolées, et par la présence de microtubules : le seul caractère vraiment « spécifique » et propre aux neurones d'invertébrés et de vertébrés. Nous avons pris les mêmes critères.

La distinction entre axone et dendrite, sauf dans le cas des synapses où il est facile d'identifier les structures pré et post-synaptiques, est souvent impossible.

Pour cela, l'emploi du terme « neurite », proposé par Webb et Davey (1976) et utilisé parmi d'autres auteurs par Gilloteaux (1977), nous a semblé plus adéquat.

Quatre populations de structures fines neuroplassmiques peuvent être distinguées sur les plans morphologique et biométrique :

- granules denses de type 1 ($1\,750\text{ Å} \pm 480$), probablement de nature neurosécrétoire ;
- granules denses de type 2 ($820\text{ Å} \pm 200$), contenant de la 5-HT, d'après nos études autoradiographiques (Dei Cas *et al.*, 1979) ;
- vésicules claires de type 1 ($375\text{ Å} \pm 116$), d'aspect synaptoïde ;
- vésicules claires de type 2 ($1\,040\text{ Å} \pm 340$), dont la nature est inconnue.

Nous ne pouvons pas exclure l'influence possible des méthodes de préparation des tissus pour la microscopie électronique sur la taille et sur la densité des granules et des vésicules. Cette influence peut rendre plus discutable la comparaison entre nos résultats et ceux d'autres auteurs. L'importance des différences constatées laisse toutefois envisager avec quelque certitude l'existence de 4 populations (2 de granules denses, 2 de vésicules claires).

Le critère « taille » est d'ailleurs en accord avec le critère morphologique.

Il est cependant probable que des changements physiologiques au niveau des fibres nerveuses (stimulation électrique ou chimique par exemple ; incorporation de substances différentes) puissent influencer la distribution (cf. Zimmermann et Whitaker, 1977) des tailles.

Bibliographie

- Baer J., Joyeux Ch. (1961) : Classe des Trématodes (*Trematoda* Rudolphi). In : Grassé P.-P., Traité de Zoologie, Tome IV, Masson, édit., Paris.
- Betchaku T. (1960) : A copper sulfate-silver nitrate method for nerve fibers of planarians. *Stain Technol.*, 35, 215-218.
- Bonner T. P. (1968) : Technique for demonstrating neurosecretory cells in parasitic helminths. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 87, 127-128.
- Bueding E., Schiller E. L., Bourgeois J. G. (1967) : Some physiological, biochemical and morphological effects of tris (p-aminophenyl) carbonium salts (TAC) on *Schistosoma mansoni*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 16, 500-515.
- Cameron M. L., Steele J. E. (1959) : Simplified aldehyde-fuchsin staining on neurosecretion cells. *Stain Technol.*, 34, 265-266.
- Clark R. B. (1955) : The posterior lobes of the brain on Nephthys and the mucus gland of the prostomium. *Qu. J. Microsc. Sci.*, 96, 545-565.

- Dawes B. (1946) : The Trematodes. *Cambridge University Press*, Publ., New-York.
- Dei-Cas E. (1976) : Sur le système nerveux de l'adulte *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 (*Trematoda : Digenea*). Univ. Sciences et Techniques, Lille, *Diplôme d'Etudes Approfondies*.
- Dei-Cas E., Dhainaut Courtois N., Dhainaut A., Vernes A. (1979) : Ultrastructural localization of Tritiated 5-HT in Adult *Schistosoma mansoni*. A preliminary report. *J. Biol. Cell.*, 35, 311-314.
- Dixon K.E., Mercer E.H. (1965) : The fine structure of the nervous system of the cercaria of the liver fluke, *Fasciola hepatica* L. *J. Parasitol.*, 51, 967-976.
- Frapp P. J. (1967) : Histochemical localization of esterase activity in Schistosomes. *Exp. Parasitol.*, 21, 380-390.
- Fritsch A. (1885) : Zur Anatomie der *Bilharzia haematobia* Cobbold. *Zool. Anzeiger*, 199, 407-411 (Cité par Looss, 1895).
- Fritsch A. (1888) : Zur Anatomie der *Bilharzia haematobia* (Cobbold.) *Archiv. f. mikroskop. Anatomie*, 31, 1-192 (Cité par Looss, 1895).
- Gabe M. (1968) : Techniques histologiques, Masson, édit., Paris.
- Gilloteaux J. (1977) : Innervation du muscle rétracteur antérieur du byssus (ABRM) de *Mytilus edulis* L. III. Localisation histochimique des terminaisons nerveuses à 5-HT. *Histochem.*, 51, 343-351.
- Grasso M., Quaglia A. (1974) : Phénomènes de neurosécrétion chez *Fasciola hepatica* au microscope électronique. *Parasitol.*, 16, 113-115.
- Gurr E., (1956) : A practical manual of medical and biological staining techniques. *Leonard Hill Ltd*, Publ., London.
- Hyman L.H. (1951) : The Invertebrates. Vol. II. *Mc Graw-Hill*. Publ., New-York.
- Koopowitz J., Chien P. (1975) : Ultrastructure of nerve plexus in flatworms. II. Sites of synaptic interactions. *Cell. Tiss. Res.* 157, 207-216.
- Leuckart R. (1893) : Parasiten der Menschen. 2. Anfl. Leipzig und Heidelberg. (Cité par Looss, 1895).
- Looss A. (1895) : Zur Anatomie und Histologie der *Bilharzia haematobia* (Cobbold). *Arch. mikr. Anat.*, 46, 1-108.
- Lortet F., Vialleton L. (1894) : Etude sur le *Bilharzia* et la Bilharziose. *Ann. Univ. Lyon*, 9, (Cité par Looss, 1895).
- Morriss G.P., Threadgold L.T. (1967) : A presumed sensory structure associated with the tegument of *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol.*, 53, 537-539.
- Morriss G.P., Threadgold L.T. (1968) : Ultrastructure of the integument of adult *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol.*, 54, 15-27.
- Ramisz A., Szankowska Z. (1970) : Studies on the nervous system of *Fasciola hepatica* and *Dicrocoelium dendriticum* by means of histochemical method for active acetylcholinesterase. *Acta Parasitol. Pol.*, 17, 217-223.
- Reissig M. (1970) : Characterization of cell types in the parenchyma of *Schistosoma mansoni*. *Parasitol.*, 60, 273-279.
- Reynolds E.S. (1963) : The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, 17, 208-212.
- Rohde K. (1968) : The nervous system of *Multicotyle purvisi* Dawes 1941 (Aspidogastrea) and *Daschistorchis multitesticularis* Rohde, 1963 (Digenea). Implications for the ecology of the parasites. *Z. F. Parasitenk.*, 30, 78-94.
- Senft A.W. (1975) : The design of better drugs for treatment of schistosomiasis. *J. Toxicol. Environ. Hlth.*, 1, 335-337.
- Silk M.H., Spence I.M. (1969 a) : Ultrastructural studies of the blood fluke *Schistosoma mansoni*. II. The musculature. *S. Afr. J. Med. Sci.*, 34, 11-20.
- Silk M.H., Spence I.M. (1969 b) : Ultrastructural studies of the blood fluke *Schistosoma mansoni*. III. The nerve tissue and sensory structures. *S. Afr. J. Med. Sci.*, 34, 93-104.

- Watson M.G. (1958): Staining of tissue sections for electronic microscope. *J. Biophys. Cytol.*, 4, 475-727.
- Webb R.A., Davey G.K. (1976): The fine structure of the nervous tissue of the metacystode of *Hymenolepis microstoma*. *Can. J. Zool.* 54, 1206-1222.
- Wilson R.A. (1970): Fine structure of the nervous system and specialized nerve endings in the miracidium of *Fasciola hepatica*. *Parasitol.*, 60, 399-410.
- Zimmermann H., Whittaker V.P. (1977): Morphological and biochemical heterogeneity of cholinergic synaptic vesicles. *Nature*, 267, 633-635.
-