LA PONTE DES SCHISTOSOMES

Par E. BRUMPT

Dans un récent travail sur le cycle évolutif de *Schistosoma bovis*, j'ai établi que les diverses espèces de bilharzies étudiées par moi (*S. hæmatobium*, *S. mansoni*, *S. bovis*) avaient une fécondité à peu près aussi grande les unes que les autres, quel que soit le nombre d'œufs trouvés simultanément dans leur utérus. Je signalais même que la femelle de *S. mansoni*, ne présentant normalement qu'un seul œuf utérin, était plus précoce et plus féconde que celle de *S. bovis* pouvant en présenter jusqu'à 39 (1) à la fois.

Divers calculs me permettaient d'établir, d'autre part, que les femelles de *S. mansoni* pondaient de 157 à 191 œufs par jour, soit de 6 à 8 par heure, et celles de *S. bovis* de 25 à 111 par jour, soit de 1 à 4,6 par heure.

En me basant sur la grande fécondité des femelles, sur la fréquence de leur ponte et sur la lenteur avec laquelle les schistosomes se déplacent dans les veines, j'espérais arriver à saisir facilement le phénomène de la ponte en multipliant les expériences. Or, à chaque autopsie, ma déception était toujours aussi grande de ne pouvoir trouver ce que je cherchais. Cependant, à côté de souris autopsiées après leur mort naturelle, de nombreuses autres étaient sacrifiées, à différentes périodes de leur infection, par des procédés divers, et leur autopsie était effectuée immédiatement. Donc, même en admettant qu'au moment de la mort de leur hôte les schistosomes se retirent dans les gros troncs veineux, ce qui reste d'ailleurs à démontrer (2), je ne crois pas que ce mécanisme puisse jouer chez des souris laparotomisées et examinées une minute ou deux après les avoir sacrifiées par saignée dans le but de faire retenir les schistosomes en place par les parois veineuses ayant cessé d'être distendues par le sang.

Or, malgré l'examen systématique entre deux lames d'intestins de souris très parasitées dans lesquels on voyait des veinules et des

(1) J'ai obtenu expérimentalement en janvier 1930, chez une souris (162 XI), une femelle de *S. bovis*, âgée de 141 jours, montrant 64 œufs utérins (fig. 1).

(2) Chez le lapin 504 XI, autopsié environ 20 heures après sa mort et chez lequel la plus grande partie des glandes de la muqueuse du cæcum n'existait plus, les schistosomes abondaient cependant partout comme on peut s'en rendre compte d'après les coupes représentées sur les planches V, VI, VII et VIII.

FIG. 1. — *Schistosoma bovis* femelle. Exemple âgé de 141 jours provenant de la souris 162 XI, renfermant, ce qui est tout-à-fait exceptionnel, 64 œufs dans son utérus. Les œufs portant un numéro d'ordre ont été représentés à une plus forte échelle dans la fig. 4. oo, ootype ; v, vitelloducte ; ov, ovaire ; cæ, cæcum intestinal ; c ex, canal excréteur ; les branches latérales du tube digestif accompagnent l'utérus.

capillaires bourrés d'œufs (fig. 9, 10, 11, 12 ; pl. IX et X), je n'avais vu qu'une fois chez une souris (115 XI), infectée par *S. mansoni* et sacrifiée le 39^e jour, une femelle accouplée ayant le corps engagé dans une petite veinule dont les ramifications étaient riches en œufs récemment pondus. Cependant, cette observation, faite le 2 septembre 1929, ne me donnait pas entière satisfaction, par suite de la présence d'un petit fragment de mésentère dans lequel se trouvaient d'autres vers adultes.

L'autopsie d'un lapin infecté par *S. bovis* et mort le 51^e jour (1) m'a enfin permis de comprendre le mécanisme de la ponte et celui de l'évacuation des œufs dans le milieu extérieur.

Avant de décrire les faits observés dans les parois cæcales du lapin prélevées sur des points opposés à l'insertion mésentérique, je crois nécessaire de passer en revue les divers travaux publiés sur le déterminisme de la ponte des schistosomes, ainsi que sur les migrations des œufs dans les tissus et leur évacuation finale dans le milieu extérieur.

Historique. — Le premier auteur qui semble avoir émis une opinion formelle sur ce sujet est Griesinger (1854), qui attribue les lésions observées dans la vessie à l'inflammation déterminée successivement par les vers envahissant les petites ramifications veineuses pour y pondre leurs œufs, puis par la sortie de ces derniers dans les tissus environnants. Küchenmeister (1857), Sonsino (1875) admettent également que les vers s'introduisent dans les petits vaisseaux et y pondent leurs œufs qui ultérieurement seront mis en liberté dans les tissus par la rupture des parois vasculaires. Sonsino remarque, de plus, que la mise en liberté des œufs ne provoque aucune hémorragie. Leuckart (1876, p. 626-627) écrit que les bilharzies mâles, arrivées à l'état de maturité sexuelle, avancent avec la femelle contenue dans leur canal gynécophore, vers les embranchements périphériques du système veineux. En remontant le courant sanguin, ils arrivent bientôt dans des vaisseaux qu'ils remplissent complètement et qu'ils doivent peut-être dilater pour y pénétrer. Dans ces conditions, la circulation du sang s'arrête ; les œufs, s'accumulant dans les vaisseaux, provoquent l'irritation de leurs parois et celle des tissus voisins.

(1) Dans mon travail sur l'évolution de *S. bovis* (1930), j'avais admis, d'après des expériences sur des souris, que la ponte ne commençait pas avant le 60^e jour. Au cours de nouvelles expériences avec des *Bullinus* infectés en partant de mes premières souris, la ponte a été plus précoce dans plusieurs cas, dès le 41^e jour chez une souris (478 XI) infectée par des cercaires d'un premier passage expérimental sur *Bullinus*. Ce phénomène est-il dû à une adaptation à des hôtes nouveaux ? C'est ce que de nouvelles expériences avec des cercaires provenant d'un second passage sur mollusques me permettra peut-être d'établir prochainement.

Küchensmeister, dans sa seconde édition allemande, probablement, puis dans l'édition publiée en collaboration avec Zürn, en 1881, admet que les schistosomes se logent dans des diverticules de veines qu'ils rendent variqueuses, où ils pondent leurs œufs. Ces derniers s'échappent des vaisseaux en crevant leurs parois :

« Cet éclatement se produit par l'agrandissement ou le gonflement des œufs en voie de développement et par une force intérieure qui agit dans ces œufs comme le germe dans une graine. Peut-être que seuls les amas d'œufs déposés dans les diverticules peuvent être évacués dans les cavités des voies urinaires, etc. La formation des amas d'œufs n'est possible, dans le courant sanguin, que par la situation de la vulve qui se trouve dans la région des ventouses ventrales du mâle et de la femelle. Par suite de la fixation des ventouses ventrales des deux vers dans les diverticules, il se forme un espace vide, presque triangulaire, dans lequel les œufs, arrivant un à un mais très rapidement, se collent les uns aux autres sous l'influence d'une substance particulière. »

Belleli (1886) admet la ponte dans les petits vaisseaux de la vessie et du rectum, le cheminement des œufs sous l'influence du phénomène de la *vis a tergo*, enfin la mise en liberté de ces derniers, trop gros pour se diriger dans les capillaires, par la rupture des parois veineuses.

Dans la dernière édition de son traité des parasites de l'homme (1886-1901, p. 525), Leuckart écrit les lignes suivantes dont nous donnons la traduction :

« Dans les vaisseaux plus étroits, qui sont déjà occupés entièrement par les vers femelles, ils (les œufs) s'accumulent à tel point que la circulation du sang est rendue difficile ou impossible. Par conséquent, il s'exerce une pression sur la paroi de ces vaisseaux et sur leur voisinage qui détermine alors une irritation plus ou moins prononcée. Selon les conditions locales, cette irritation peut offrir des aspects différents ; elle produit des altérations qui conduisent à des troubles de tout genre. Les œufs déposés d'abord dans les vaisseaux parviennent, après perforation et destruction de la paroi d'enveloppe, dans le tissu adjacent (1) dans lequel ils provoquent par leur accumulation l'« infarcimento bilharzico » (Sonsino). »

Pour notre regretté maître, le Professeur R. Blanchard (1889), les œufs sont pondus par amas dans les vaisseaux sanguins, le

(1) « Küchenmeister cherche la cause de cette sortie dans l'« agrandissement et le gonflement des œufs en voie de développement ». Cela n'est pas le cas puisque les œufs contenant des embryons ne sont pas plus gros que ceux à peine formés ».

cours du sang les entraîne ensuite dans les capillaires où ils s'accumulent et dont ils provoquent la rupture. Cependant, ce même auteur (1895), pour expliquer la présence d'œufs dans des organes où l'hypothèse du transport par le courant sanguin ne saurait la justifier, admet qu'ils ont pu y être déposés par la migration d'un certain nombre de femelles.

En 1894, Lortet et Vialleton donnent de très bonnes microphotographies de préparations de muqueuse vésicale montrant des œufs dans les capillaires et, s'appuyant sur ces faits et sur la découverte par Bilharz de schistosomes adultes dans le pédicule d'un polype vésical, décrivent un mode de ponte à peu près identique à celui admis par Griesinger, puis par Leuckart. Pour eux :

« La femelle unie au mâle ou bien isolée, ce qui lui permet alors de pénétrer dans des ramuscules vasculaires plus grêles, arrive dans un vaisseau qu'elle remplit tout entier et où elle s'arrête. L'obstacle créé par sa présence détermine une accumulation du sang dans les vaisseaux situés en amont, et, par suite, une distension de ces derniers. La femelle pond alors et bourre d'œufs ces vaisseaux déjà distendus, puis elle se retire ; le cours du sang, bien que gêné par la présence des œufs, se rétablit ou tout au moins le plasma peut filtrer entre les œufs, les parois des vaisseaux reviennent sur elles-mêmes et aidées peut-être aussi par les mouvements des organes voisins chassent les œufs qui se répandent dans les capillaires environnants d'où ils ne tardent pas à sortir. Une fois dans les tissus, ils se comportent comme des corps étrangers durs et piquants et cheminent, poussés par les mouvements qui se passent dans leur voisinage. »

Dans un travail sur l'anatomie pathologique de la bilharziose, Gœbel (1903) signale, après Bilharz (1856) et Thurn (1882), la présence de vers adultes (1) dans les parois de la vessie et de l'intestin et admet que les vers se trouvent probablement dans des fentes lymphatiques dilatées. En ce qui concerne l'élimination des

(1) La présence de schistosomes adultes dans les tissus de la vessie a été signalée par Bilharz (1856) qui les a observés dans des lacunes à parois lisses, communiquant avec les vaisseaux sanguins, situées dans le tissu sous-muqueux de polypes vésicaux. Thurn (1882) a fait les mêmes constatations et a émis l'hypothèse que les formations polypeuses sont dues à la présence de ces vers. Gœbel (1903) a eu à trois reprises l'occasion de déceler des vers dans les tissus, deux fois dans des polypes de l'intestin et une fois dans la paroi de la vessie. D'après cet auteur, les vers se rencontrent, non dans des veines dilatées, mais dans des cavités pouvant être interprétées soit comme des culs de sac veineux de nouvelle formation, dépourvus d'endothélium et ne renfermant que de très rares globules rouges, soit comme des espaces lymphatiques dilatés ou peut-être même comme des kystes de nouvelle formation comparables à ceux qui sont déterminés par les trichines dans les muscles. Gœbel considère comme une preuve de l'habitat lymphatique la présence d'œufs de schistosomes dans les glandes mésentériques où Zancarol les a signalés le premier et où ils ont été revus depuis par divers auteurs.

œufs, il n'émet aucune opinion personnelle, mais il combat celles des auteurs cités dans les lignes qui précèdent. En premier lieu, il considère qu'il est impossible d'admettre qu'un instinct particulier dirige les femelles vers les parties superficielles des muqueuses, où elles ne pourraient d'ailleurs arriver par suite de leur structure ne leur permettant pas d'avancer contre le courant sanguin de la circulation périphérique. D'ailleurs, dit cet auteur, si les femelles allaient pondre dans les petits vaisseaux, on devrait en rencontrer d'isolées. Or, au cours de ses recherches, de ses opérations et de ses études anatomiques, il n'a rencontré que des vers accouplés en plus ou moins grand nombre et jamais de femelles isolées.

En ce qui concerne la dissémination des œufs dans les tissus, Gœbel ne pense pas qu'elle soit due à la rupture des veines, car celle-ci s'accompagnerait d'hémorragies ou d'une pigmentation particulière qui manquent toujours.

Letulle (1905), dans le travail anatomo-pathologique fondamental qu'il a publié à l'occasion d'un cas de bilharziose intestinale américain, se base, pour soutenir les hypothèses déjà avancées par les anciens auteurs, sur les lésions d'endophrébite qu'il signale pour la première fois dans cette maladie et qu'il considère comme déterminées localement par les schistosomes adultes. Comme les lésions ne se rencontrent plus dans les veinules ayant un diamètre inférieur à 180 μ , Letulle estime que les femelles ne vont jamais dans des veinules plus grêles, et que tous les phénomènes de la ponte s'effectuent dans des vaisseaux sanguins ayant de 180 à 250 μ de largeur. C'est dans ces veines que la femelle pond après les avoir obstruées en s'arc-boutant contre leurs parois. Puis, par le phénomène de la *vis a tergo*, les œufs les derniers pondus repoussent ceux évacués avant eux dans les vaisseaux, en sens contraire du courant sanguin ; la femelle resterait assez longtemps en place pour permettre à tous ses œufs de quitter le vaisseau qui les a vu naître. Pour Letulle, la sortie des œufs se ferait sans hémorragies et serait due à l'augmentation de la pression sanguine déterminée par la présence du corps du ver femelle. Les œufs s'enfonceraient ensuite dans la paroi et, une fois dans les tissus ambiants, leurs pérégrinations seraient facilitées par les secousses de l'embryon qui grossit et s'agit de plus en plus à l'intérieur de sa coque.

Verdun (1907), dans la première édition de son *Précis de Parasitologie* (p. 298), reprenant l'hypothèse de Letulle qu'il modifie légèrement, écrit ce qui suit :

« Dans la forme urinaire, la femelle occupe les veines du plexus vésical ; il est à supposer qu'elle avance aussi loin que lui permet son

calibre (0 mm. 2), car si elle restait dans les veines plus larges, les œufs pondus seraient entraînés, par le courant sanguin, loin de la muqueuse vésicale, ce qui serait évidemment contraire au but biologique que se propose d'atteindre la femelle, qui est de permettre à sa progéniture de parvenir à l'extérieur à travers la paroi de la vessie. Dans ces conditions, comment peut-on expliquer la pénétration des œufs dans la muqueuse ? L'hypothèse suivante rend compte de ces faits. La femelle, arrivée au point ultime de sa course, c'est-à-dire dans les capillaires ayant un calibre égal au sien, s'arrête au niveau d'une bifurcation ; elle engage l'extrémité antérieure de son corps, jusqu'au niveau de la ventouse postérieure, dans une des branches, et l'obture pendant que la majeure partie du corps reste dans le vaisseau primitif et l'obture également, quoi-

FIG. 2. — A. — Schéma de Verdun (fig. 115, p. 298) montrant, d'après cet auteur, la progression des œufs en sens inverse du courant sanguin. P, veine principale ; C, veine collatérale dans laquelle la femelle rejeterait ses œufs. Il s'agit d'une simple figure destinée à expliquer le mécanisme de la ponte aux étudiants, c'est pourquoi il est inutile de critiquer l'orientation inexacte des œufs.

que plus large, car il ne faut pas oublier que le diamètre de la femelle va en augmentant d'avant en arrière (fig. 115). Dans cette position, l'orifice de ponte se trouve placé en face de l'entrée de la deuxième branche de bifurcation qui reste perméable, mais où le courant sanguin est interrompu ; il en résulte que les œufs, au fur et à mesure de cette ponte, s'engageront dans ce vaisseau et seront refoulés, progressivement, en sens inverse du cours du sang, c'est-à-dire s'enfonceront de plus en plus vers la face interne de la vessie. Mais ces œufs ne séjourneront que très peu de temps dans le capillaire. Les pressions qu'ils exercent les uns sur les autres et la poussée du sang vont les faire sortir du vaisseau ; leur éperon acéré facilite leur passage à travers la paroi des veinules et leur migration dans les mailles du tissu conjonctif ambiant. »

Looss (1908) n'apporte pas dans ce débat la lumière que l'on pouvait espérer d'un aussi grand zoologiste. Il admet, comme divers auteurs, que les œufs pondus par les jeunes femelles dans les vaisseaux du système porte sont entraînés vers le foie où ils sont arrêtés dans des capillaires dont le diamètre est égal au leur. Puis,

pour expliquer la répartition des œufs dans la vessie et dans les parois intestinales, il admet que les vers s'avancent dans des ramifications veineuses ayant un diamètre égal ou même plus petit que celui du mâle. Dans ces conditions, il devient impossible aux œufs pondus par les femelles de se rendre dans la circulation générale, comme cela serait normalement le cas quand les vers se trouvent dans des veines supérieures à leur diamètre. Pour pondre, la femelle pourrait, en s'évadant plus ou moins du canal gynécophore, pénétrer dans des capillaires très fins et la répétition d'un pareil processus déterminerait l'existence de zones particulièrement riches en œufs. Les œufs ainsi pondus resteraient en place par suite de la rétraction des parois vasculaires, même si la femelle a quitté le vaisseau sanguin. Looss admet donc, comme Lortet et Vialleton (1894), l'existence d'un affaissement des parois vasculaires sur les œufs.

Dans la première édition de mon *Précis de parasitologie*, parue en 1910, époque à laquelle je connaissais les schistosomes, moins par les quelques exemplaires que j'avais récoltés au Congo, en 1902, au cours de la mission du Bourg de Bozas, que par les travaux des auteurs classiques, j'écrivais (p. 298) les lignes suivantes :

« Dans tous les cas, les œufs que l'on rencontre toujours en abondance dans les parties lésées ont été amenés par les femelles fécondées tout près de l'endroit où on les trouve. En effet, si ces œufs étaient pondus dans le plexus vésical ou dans les veines porte ou cave, ils seraient entraînés par le courant sanguin dans le foie et dans les poumons ; or, nous savons que leur rencontre dans ces organes est toujours accidentelle et que les œufs y sont toujours rares.

« Puisque les œufs ne suivent pas le cours du sang, on est obligé d'admettre ou que les femelles fécondées quittent les vaisseaux sanguins pour venir déposer leurs œufs dans le tissu conjonctif où on les rencontre, ce qui est vraisemblable dans certains cas ; ou encore, et cette hypothèse est la plus plausible, la femelle qui est très grêle (280 μ) peut s'avancer dans les veinules vésicales qu'elle obstrue (1), les œufs qu'elle pond s'accumulent dans la veine et, par le phénomène de la *vis a tergo*, se poussent les uns les autres. Comme leur diamètre est d'environ 60 μ , ils deviennent bientôt trop grands pour les veinules ou les capillaires et, grâce à leur éperon (2), ou par tout autre mécanisme, arrivent dans le tissu conjonctif où on les rencontre. »

(1) « Nous verrons plus loin page 305, que Letulle a constaté la possibilité de cette hypothèse en montrant que seules les veinules au-dessus de ce calibre sont altérées ».

(2) « La majorité des auteurs admet que c'est grâce à l'éperon que les œufs peuvent sortir des vaisseaux. Les œufs de *Schistosomes japonicum* dépourvus d'éperon agissent cependant de même ».

En 1914, Looss n'ajoute aucun fait nouveau à ce qu'il avait écrit en 1908. Toujours dominé par le désir de démontrer l'identité de *S. hæmatobium* et de *S. mansoni*, il continue d'admettre que les œufs pondus dans les veines sont recueillis et entraînés par le flux sanguin dans les organes. C'est ainsi que, d'après lui, tous les œufs provenant des branches de la veine porte arrivent dans le foie, et, c'est en se basant sur cette hypothèse, qu'il admet la présence, presque exclusive dans le foie, des œufs à éperon latéral qu'il attribue encore aux jeunes femelles de *S. hæmatobium*. C'est seulement quand les vers sont engagés dans les petits vaisseaux, qu'ils dilatent et obstruent, que :

« Les œufs pondus de cette façon, à part quelques exceptions, ne peuvent pas retourner dans la circulation puisque le corps des mâles leur barrerait le chemin même s'ils n'avaient pas déjà été retenus par les parois des vaisseaux qui s'affaissent de nouveau après le départ de la femelle. Ces œufs restent donc, en général, à la même place, pour voyager plus tard passivement à travers les tissus. Sur des coupes passant à travers des lésions récentes de la paroi intestinale ou vésicale, il n'est pas difficile de les observer au moment où ils perforent l'épithélium. Les œufs mis en liberté sont expulsés par les matières fécales et par l'urine. »

Leiper (1915-1918), auteur d'un travail expérimental fondamental sur les bilharzies égyptiennes dont il a découvert les hôtes intermédiaires, préoccupé surtout par le côté épidémiologique et morphologique du problème de la bilharziose, n'a malheureusement pas abordé le mécanisme de la ponte des œufs, ni celui de leur évacuation.

Parmi les auteurs ayant étudié le mode de dispersion des œufs en se basant, non sur les lésions anatomo-pathologiques observées chez l'homme, mais sur des lésions expérimentales obtenues sur des animaux de laboratoire, nous devons citer A. Lutz (1919), à qui l'on doit de très importantes recherches expérimentales sur la bilharziose intestinale du nord du Brésil. Cet auteur se déclare non satisfait de l'hypothèse de Letulle en ce qui concerne la ponte dans les veines. Il estime, comme j'en avais déjà admis la possibilité en 1910, que la femelle peut perforer la paroi des vaisseaux et pondre directement dans les tissus. L'endophlébite oblitérante observée par Letulle (1), toujours excentrique, localisée d'un seul

(1) Le fait que cette endophlébite n'existe que dans certaines infections humaines à *S. mansoni* et qu'elle manque dans le cas des autres espèces parasites de l'homme et des animaux montre qu'il s'agit non d'une lésion traumatique mais bien d'une lésion toxique spécifique provoquée par le parasite chez certains sujets prédisposés.

côté des veines, serait la preuve anatomo-pathologique de la sortie temporaire des femelles.

En 1920, Manson-Bahr et Fairley, puis ultérieurement Fairley, se basant sur l'étude d'infections expérimentales de singes par *Schistosoma hæmatobium* et *S. mansoni*, reprennent l'hypothèse de Letulle, avec cette seule différence qu'au lieu d'admettre que les derniers œufs pondus repoussent les autres dans les veinules, ils considèrent les chapelets d'œufs, observés dans le trajet des veines, comme dus au retrait de la femelle reculant après la ponte de chaque œuf. En ce qui concerne la sortie des œufs pondus dans les vaisseaux sanguins, le schéma donné par ces auteurs (fig. 3) en explique le mécanisme : la paroi du capillaire appliquée contre l'œuf est perforée par la pointe de ce dernier qui est rapidement mis en liberté. Manson-Bahr et Fairley appuient leur hypothèse sur les faits suivants :

1° Chez les singes anesthésiés et laparotomisés, on peut observer des femelles isolées.

2° Il est possible de rencontrer des femelles remplissant complètement des veinules d'un diamètre égal au leur.

3° L'examen de fragments d'intestin entre deux lames permet de voir des œufs dans les vaisseaux dont les dimensions ne dépassent pas leur propre diamètre. Ces vaisseaux prennent souvent un aspect moniliforme et les œufs qu'ils renferment conservent la même orientation que dans l'utérus de la femelle, leur pointe est toujours dirigée en arrière, donc dans le sens contraire du courant sanguin.

En ce qui concerne le mécanisme déterminant les pérégrinations des œufs dans les tissus et leur rejet dans le milieu extérieur, Fairley (1920) estime que l'éperon ne joue aucun rôle et que leur mise en liberté est conditionnée par un ramollissement inflammatoire et par l'accumulation de cellules diverses dans leur voisinage.

Des études anatomo-pathologiques conduisent Perry (1920) à critiquer cette dernière hypothèse de Fairley. Cet auteur, tout en admettant pour une certaine part l'importance de l'inflammation et du ramollissement des tissus, estime que l'éperon des œufs joue un rôle important dans les déplacements de ces derniers dans les tissus, ainsi d'ailleurs que les mouvements de contraction et de relâchement des organes, tels que la vessie et l'intestin, dans lequel on les rencontre. Perry, comme Lortet et Vialleton, compare, en dernier lieu, les pérégrinations des œufs de schistosomes à celles d'un corps étranger pointu, comme une aiguille par exemple, quand il est entré dans un muscle soumis à des contractions répétées.

Dans le traité de Byam et Archibald (1923), les auteurs ayant traité l'article bilharziose attribuent les migrations des œufs à une toxine sécrétée par ces derniers, toxine déterminant l'afflux leucocytaire observé si souvent.

Dew (1923) accepte les hypothèses de Fairley.

Le mémoire publié par Faüst et Meleney (1924) sur les infections expérimentales obtenues avec *Schistosoma japonicum*, est certainement le travail le plus approfondi qui ait été écrit sur le sujet que nous traitons ici. Leurs observations portent sur l'étude anatomo-pathologique de quatorze chiens morts ou sacrifiés entre le 28^e et le 119^e jour de leur infection.

FIG. 3. — Schéma de Bahr et Fairley (p. 47) représentant, d'après ces auteurs, le mode de dépôt des œufs dans la lumière d'une petite veine par la femelle et leur passage ultérieur dans la paroi des vaisseaux : A, dans le cas de *S. mansoni*, B, dans le cas de *S. haematobium*. 1, ventouse antérieure; 2, ventouse postérieure; 3, orifice vulvaire; 4, utérus renfermant des œufs.

Après avoir discuté les hypothèses de Letulle, Looss, Fairley, étayées, soit d'après la situation des œufs dans les tissus, soit d'après l'étude de vers vivants dans la paroi péritonéale de l'intestin, et admis que ces méthodes d'investigation étaient peu favorables, ces auteurs ont recherché, sans résultats d'ailleurs, la solution du problème en examinant des milliers de coupes. Ils devaient être plus heureux et entrevirent la solution du problème en autopsiant un chien, montrant, dès le 27^e jour après le début de l'expérience, des œufs dans ses déjections et sacrifié le 28^e. Dans aucun cas ils n'ont vu, comme Fairley l'a décrit, des femelles isolées situées dans des veines en avant des mâles; les vers étaient toujours accouplés, et il est probable, pour ces auteurs, que, pendant la ponte, les femelles introduisent la partie antérieure de leur corps dans les petites veinules de la sous-muqueuse et de la

muqueuse, mais sans quitter le mâle. Faust et Meleney attribuent leur échec de ne pouvoir observer de femelles pendant l'acte de ponte à ce fait que les vers doivent se retirer des petits vaisseaux au moment de la fixation des pièces anatomiques. Cependant, en se basant, d'une part, sur le fait que les femelles de *S. japonicum* peuvent présenter de 161 à 233 œufs dans leur utérus, et sur cet autre fait que les œufs s'observent dans la muqueuse intestinale du chien par amas de dix à deux cents, rayonnant autour d'un point central de la sous-muqueuse, et qu'enfin chacun de ces îlots renferme des œufs à des stades différents de développement, ces auteurs supposent que les femelles pondent un grand nombre d'œufs à la fois et qu'elles les expulsent distalement dans les capillaires et la muqueuse.

En résumé, Faust et Meleney admettent que les œufs semblent déposés par un ver dont la tête se trouve dans une veinule distendue de la muqueuse ou de la sous-muqueuse et que la présence d'œufs très jeunes dans les îlots disséminés dans la muqueuse permet d'affirmer l'expulsion simultanée de tout le contenu utérin, expulsion qui serait démontrée, d'autre part, par le grand nombre d'œufs trouvés dans ces îlots.

En ce qui concerne l'évacuation des œufs dans les selles, Faust et Meleney admettent que celle-ci se fait, soit par la desquamation de l'épithélium intestinal, soit par une légère réaction inflammatoire.

H. Maciel (1924) accepte l'hypothèse de la ponte directe de la femelle dans les tissus après perforation de la veine, et il admet, en outre, que, déjà vingt-quatre heures après cette ponte, les œufs peuvent se rencontrer dans les déjections des sujets parasités. Dans une seconde note, publiée en 1926, ce même auteur estime, à la suite de diverses observations cliniques, que la pression barométrique (1) exerce une influence sur la ponte des schistosomes, toujours plus abondante quand la pression atmosphérique diminue.

En 1928, en étudiant les viscères d'animaux divers, souris et hérissons succombant à des infections dues à *S. hæmatobium*, j'avais été frappé de rencontrer, en grande abondance, dans la rate, des œufs jeunes, récemment pondus, qui semblaient ne pas être dans des vaisseaux sanguins. C'est cette circonstance qui, m'ayant remis en mémoire ce que j'avais publié en 1910, me faisait écrire les lignes suivantes :

(1) Dans nos nombreuses infestations expérimentales, nous n'avons observé aucune différence dans la ponte des schistosomes au cours des diverses saisons de l'année. Il serait d'ailleurs possible, en variant la pression atmosphérique dans une cloche où seraient élevés des animaux infestés expérimentalement, d'étudier l'action de ce facteur physique.

« La présence de foyers renfermant de nombreux œufs de *Schistosoma hæmatobium*, tantôt tous normaux, tantôt tous anormaux, me permet de croire que, contrairement à l'opinion généralement admise, les œufs de bilharzies sont directement déposés dans les tissus des organes par les femelles susceptibles de sortir des petits vaisseaux sanguins pour pondre, et susceptibles d'y rentrer par effraction pour retrouver leur alimentation sanguine et leur habitat normal. Je ne crois pas que la distribution des œufs dans les organes puisse être expliquée par la migration des œufs pondus dans les veines ou entraînés par le courant sanguin après le départ des femelles qui bloquaient les vaisseaux. »

Depuis la publication de ce travail, j'ai continué mes recherches sur ce sujet et je suis arrivé à des conclusions différentes et beaucoup plus classiques.

Pour Hutchison (1928), qui adopte les vues de Fairley, l'évacuation des œufs dans le milieu extérieur est due à des petites ulcérations succédant à l'inflammation intense déterminée par les œufs disséminés dans les tissus.

L'étude très approfondie faite par Le Roux du nouveau schistosome (1) (*S. mattheei*), parasite du mouton et du bœuf, qu'il a décrit en collaboration avec Veglia (1929), a permis à cet auteur de faire quelques constatations intéressantes. C'est ainsi que, contrairement aux observations de Fairley et Dew, il n'a jamais vu de femelles isolées dans les vaisseaux sanguins ; toutes celles vues par lui étaient accouplées. Dans un cas, il a vu une femelle enga-

(1) Dans cette espèce le cæcum intestinal unique de la femelle serait à peu près égal à la moitié de la longueur totale de son corps. Le Roux (1929, p. 411) se basant sur la figure donnée par M. Khalil (1924) d'une femelle de *S. bovis*, du bœuf d'Égypte, ayant un cæcum unique, occupant seulement le quart postérieur du corps, estime que cette différence est assez caractéristique pour légitimer la création d'une nouvelle espèce. Mes recherches portant sur 6 exemplaires de *S. bovis* récoltés par moi chez le bœuf aux abattoirs du Caire et sur de nombreux exemplaires d'origine corse, obtenus expérimentalement chez le lapin, la souris, le hérisson, le cobaye, me permettent d'affirmer que la longueur de ce cæcum est très variable, même chez les animaux d'un même hôte et d'une même origine, dérivant même de cercaires sœurs. Chez les six femelles récoltées chez le bœuf, le cæcum est à peine inférieur à la moitié de la longueur totale du corps. Chez les animaux d'expérience, la longueur du cæcum varie entre le tiers et la moitié de la longueur totale chez des femelles fixées par la chaleur, donc bien comparables entre elles et ayant un corps bien cylindrique. Parfois, chez les animaux dont la partie postérieure, renfermant les vitellogènes, est contractée, le cæcum occupe, comme chez la femelle représentée par Khalil, un peu moins du tiers de la longueur totale du corps.

D'après la description de Veglia et de Le Roux (1929) et d'après les faits que je viens de signaler ci-dessus, il m'est difficile de croire que le schistosome de l'Afrique du Sud est différent du *S. bovis* d'Égypte et du bassin méditerranéen.

C'est ainsi que sur 47 femelles âgées de 51 jours provenant du lapin 504 XI, ayant une longueur moyenne de 11^{mm} 682, le cæcum et les vitellogènes occupaient les 41 centièmes de la longueur du corps. Sur 17 femelles âgées de 57 jours, provenant de la souris 570 XI infestée avec un seul mollusque, femelles dérivant probablement toutes d'un même miracidium, le cæcum unique occupait les 35 centièmes de la longueur totale.

ger la partie antérieure de son corps dans une veinule tributaire de celle où se trouvait le mâle accouplé avec elle. Comme, d'une part, la femelle de *S. mattheei* renferme normalement de 70 à 95 œufs dans son utérus, et comme, d'autre part, on trouve souvent des amas de 40 œufs disposés en file et chevauchant les uns sur les autres dans les tissus, Le Roux admet que la femelle engagée dans un petit vaisseau évacue, en une seule fois, le contenu de son utérus. Cette évacuation simultanée de nombreux œufs serait passive et provoquée par la contraction de la veine hébergeant le ver femelle qui se retirerait ensuite dans le canal gynécophore du mâle pour se nourrir et produire de nouveaux œufs. Les pérégrinations des œufs et leur sortie des vaisseaux seraient dues surtout, comme pour Lortet et Vialleton, aux mouvements péristaltiques de l'intestin.

Tels sont les faits publiés, à ma connaissance tout au moins, sur la ponte et la dissémination des œufs de diverses espèces de schistosomes.

Avec l'espoir d'être plus heureux que mes devanciers et d'arriver, grâce à un matériel abondant, à vérifier ou à infirmer les hypothèses admises comme vraisemblables, j'ai effectué, depuis 1928, un grand nombre d'expériences sur des souris, des hérissons et un singe, infectés par *S. hæmatobium*, sur des souris, des rats, des hérissons, un singe, un chat, infectés par *S. mansoni* ; enfin, sur des souris, des rats, des hérissons, des cobayes et des lapins infectés par *S. bovis* (1). En dépit d'examen portant sur l'intestin de ces divers animaux sacrifiés ou autopsiés, depuis l'apparition des premiers œufs dans leurs viscères, et malgré l'aide précieuse qui m'a été apportée par Mlle Vuillet et MM. Desportes et Halpern, il m'a fallu attendre l'occasion de pratiquer l'autopsie d'un lapin mort au 51^e jour de sa bilharziose, due à *S. bovis*, pour voir, avec certitude, ce que j'avais à peine entrevu en étudiant le gros intestin, cependant si facile à examiner, des souris blanches.

Recherches personnelles. — J'ai étudié expérimentalement, à l'état frais et sur des coupes d'organes de divers animaux, trois espèces de schistosomes : *S. hæmatobium*, *S. mansoni* et *S. bovis*, et, sur des vers conservés, de nombreux exemplaires de *S. spindalis* et de *S. japonicum* (2).

(1) Dans deux cas sur deux expériences le chat s'est montré réceptif à ce parasite. J'ai également réussi à infester, très faiblement d'ailleurs, deux hamsters de Tchécoslovaquie (*Cricetus cricetus*) que je dois à l'obligeance du Dr J. Drhbolav de l'Institut d'Hygiène de Prague.

(2) Le cæcum intestinal de la femelle de cette espèce présente comme chez *S. bovis* des variations de taille considérables. Faust (1929) et divers autres auteurs

sibilité qui détermine les localisations des schistosomes de préférence dans les vaisseaux de faible calibre. En effet, il est probable que le contact intime de la paroi interne des veines contre le corps des vers provoque des sensations diverses, de sécurité peut-être ou de bien-être, appréciées par tous les êtres vivants. Peut-être intervient-il aussi, dans la recherche d'un habitat favorable au ver adulte, au dépôt de ses œufs et à leur mise en liberté dans le milieu extérieur, un peu de cette mémoire spécifique (Bouvier, 1919, p. 76) dont on parle souvent en biologie et qui ne serait autre, dans le cas étudié ici, qu'une répétition de tendances ancestrales qui, par hasard, se sont montrées favorables à la conservation de l'espèce.

S'il est, en effet, difficile d'expliquer la cause des tropismes des êtres vivants, il est certain que dans bien des cas, s'ils n'existaient pas tels que nous les observons, certaines espèces seraient extrêmement rares ou auraient certainement disparu. Dans le cas des schistosomes en particulier, on peut dire que les exemplaires qui se localisent au foie sont dans une impasse. En premier lieu, leurs œufs ne peuvent aller dans le milieu extérieur continuer leur cycle évolutif et en second lieu ces œufs provoquent des lésions hépatiques incompatibles avec la vie de l'hôte qui meurt prématurément, ainsi que tous les vers qu'il héberge. La perpétuité des schistosomes ne peut être assurée que grâce aux animaux conduits par divers stimulants physico-chimiques vers des organes d'où leurs œufs pourront gagner le milieu extérieur.

Un fait intéressant à constater, c'est que les mâles et les femelles semblent avoir les mêmes tropismes, non seulement quand ils vivent ensemble chez le même hôte, mais même quand il existe chez l'hôte des infections à un seul sexe : tout au moins, d'après mes expériences, quand l'infection est produite uniquement par des mâles, car je n'ai encore pu obtenir d'infection pure à femelles.

Ponte. — Nous avons constaté que les mâles comme les femelles de schistosomes recherchaient les plus petites veinules de certains organes, variables d'ailleurs, suivant les hôtes qu'ils parasitent. C'est dans ces veinules ou dans leurs ramifications que la femelle déposera ses œufs, sans qu'elle semble avoir d'autre intérêt individuel que celui de se débarrasser d'éléments se reproduisant sans cesse dans son corps et encombrant son utérus.

En ce qui concerne l'acte de ponte de la femelle, je dois commencer par dire que, malgré mes efforts, je n'ai jamais pu voir un œuf utérin sortir de la vulve d'un schistosome et je crois d'ailleurs qu'il est impossible d'observer ce phénomène sur une femelle vivante, accouplée ou non, située dans une veine, étant donnés les

mouvements de ces animaux et la possibilité de trouver sur leur corps, ou dans la lumière de la veine, des œufs récemment pondus. Par contre, j'estime que la présence d'œufs tout à fait jeunes dans le territoire habité par le ver est la preuve que ce dernier les a déposés depuis peu.

D'après mes observations sur *S. bovis*, *S. mansoni* et sur *S. hæmatobium*, les femelles restent généralement accouplées. Cependant il n'est pas rare de trouver, chez les trois espèces, des femelles isolées, faciles à voir sur des coupes, dans les veinules de divers organes, comme cela a déjà été signalé dans le cas de *S. hæmatobium* et *S. mansoni* par divers auteurs (Piraja da Silva, 1908, etc.).

Mode de ponte. — Mes observations confirment celles de Lortet et Vialleton, de Looss et de Faust et Meleney en ce qui concerne la distribution des œufs dans la muqueuse. Faust et Meleney, en particulier, trouvent les œufs, chez le chien, dans le cas de *S. japonicum*, par amas de 10 à 200 rayonnant autour d'un point central de la sous-muqueuse. C'est également ce qui se voit partout dans la paroi du cæcum du lapin 504 XI : les œufs provenant d'une femelle située dans une veine de la sous-muqueuse envahissent les veinules et les capillaires de la muqueuse et donnent parfois un aspect rayonné au territoire de ponte du schistosome. Ce qui rend cette observation facile, c'est l'extrême minceur de la paroi du cæcum du lapin dont on peut se rendre compte sur les coupes des planches VI, VII et VIII.

Comme Faust et Meleney, j'ai observé dans les capillaires des amas d'œufs à divers stades de développement, mais cela ne prouve nullement, comme l'admettent ces auteurs, que la femelle de *S. japonicum* ait vidé tout son contenu utérin en une seule fois. En effet, les œufs utérins de tous les schistosomes que j'ai étudiés, y compris ceux de *S. japonicum* (1) et de *S. spindalis* (2), semblent toujours au même stade de développement et ont la même taille chez un exemplaire donné d'une espèce déterminée. Leur séjour dans l'utérus est trop bref pour qu'on puisse observer des différences entre eux, les plus âgés ayant seulement quelques heures de plus que les plus jeunes. D'après mes observations sur *S. bovis* et *S. mansoni*, il semble qu'un séjour d'au moins deux à trois jours

(1) J'adresse mes remerciements au Dr Chung Un Lee, de Péking, qui a bien voulu m'offrir des *S. japonicum* des deux sexes obtenus expérimentalement par lui chez le Hamster de Chine.

(2) Je remercie bien sincèrement aussi le Dr Soparkar, de Bombay, qui a eu l'obligeance de remettre pour moi au Dr Pelletier, membre de la mission antipaludique de la Société des Nations aux Indes, de nombreux exemplaires de *S. spindalis*, espèce dont il a découvert avec G. Liston, le cycle évolutif.

hors du corps de la femelle soit nécessaire pour que le miracidium puisse se former. D'ailleurs, l'étude très minutieuse faite par Faust et Meleney de l'œuf utérin de *S. japonicum* confirme notre façon de voir. Ces auteurs constatent que les œufs utérins mesurent en moyenne $67\ \mu$ de longueur sur une largeur de $50\ \mu$ et renferment un embryon présentant de 1 à 8 cellules (1), tandis que les œufs mûrs avec miracidium ont en moyenne $89\ \mu$ de long sur $66\ \mu$ de large, ce qui montre bien qu'après la ponte les œufs grossissent et évoluent comme dans les autres espèces de schistosomes.

Le fait que tous les œufs utérins ont les mêmes dimensions peut

FIG. 4. — *Schistosoma bovis*. 1 à 63, œufs utérins de la femelle représentée fig. 1. Remarquer que l'œuf 63 venant de sortir de l'ootype est aussi grand et a le même aspect que les œufs 1, 7, 18, placés très près de la vulve. M, œuf mûr du cæcum intestinal de la souris hébergeant ce ver. A, pôle arrondi d'un œuf utérin montrant le petit bouton cicatriciel sub-apical qui semble constant chez cette espèce et qui correspond probablement à l'opercule des œufs des autres trématodes.

prouver, soit que l'œuf n'évolue pas tant qu'il est dans le corps de la femelle, ce qui est une constatation banale en helminthologie, soit que les œufs, susceptibles ou non d'évoluer pendant leur séjour utérin, sont pondus si rapidement qu'ils n'ont pas le temps de se développer. Cette dernière éventualité me semble démontrée par mes études récentes (1930) sur la fécondité des femelles de schistosomes.

L'évacuation simultanée de tous les œufs d'une femelle, évacuation non spontanée, comme l'admettent Faust et Meleney, mais provoquée par la contraction de la veine qui héberge le ver, est une hypothèse émise par Le Roux dans le cas de *Schistosoma mattheei* (1929). Mes observations ne me permettent de souscrire ni à l'hypo-

(1) Des œufs dont l'embryon présentait quatre cellules ont été trouvés parfois dans les déjections de chiens infectés.

thèse de l'évacuation totale de l'utérus ni à celle du mécanisme qui la provoque.

Si la ponte s'effectuait en une seule fois, l'utérus mettrait au moins 10 à 20 heures à se remplir de nouveau, dans le cas de *S. bovis* tout au moins. En examinant des lots importants de femelles, on devrait en trouver beaucoup dépourvues d'œufs ou n'en possédant que quelques-uns, récemment formés dans la partie initiale de l'utérus, ce qui n'est jamais le cas. Chez les espèces dont

FIG. 5. — Paroi du cæcum du lapin 504 XI, mort le 51^e jour. On voit, dans un vaisseau, un couple (M et F) de *Schistosoma bovis*, qui, sous l'influence de la pression des lames destinées à maintenir la pièce, s'est engagée dans un vaisseau latéral ; l'extrémité antérieure de son corps qui devait être engagée dans un autre vaisseau pour déposer des œufs est repliée sous la partie antérieure du corps du mâle. Ce ver, qui a été microphotographié aussitôt après l'autopsie, est tout particulièrement intéressant, car la femelle qui est certainement responsable de tous les œufs déposés dans les veinules du territoire qu'elle habite renferme dans son utérus des œufs nombreux comme cela est toujours le cas chez les *S. bovis*.

l'utérus peut emmagasiner d'assez nombreux œufs, il est exceptionnel de rencontrer des femelles sans œufs utérins. J'en ai observé seulement trois sur un lot de 47 femelles de *S. bovis* âgées de 51 jours et aucune sur un lot de 17 âgées de 57 jours et sur un autre lot de 30 âgées de 65 jours. D'autre part, même quand l'utérus renferme un nombre d'œufs relativement faible, ces derniers sont distribués régulièrement de l'ootype à la vulve, ce qui montre également leur progression continue d'arrière en avant. Les fig. 5 et 6 montrent d'ailleurs qu'une femelle en pleine ponte peut renfermer de nombreux œufs utérins. En étudiant des statistiques établies d'après divers lots de *S. bovis*, j'ai pu constater qu'en général le nombre d'œufs utérins est proportionnel à l'âge et à la taille des vers et que si leur chiffre varie de 0 à 64, la moyenne générale de 47 femelles âgées

de 51 jours a été de 14,1 et celle de 17 femelles âgées de 57 jours a été de 17,5, chiffres élevés, en faveur d'une évacuation isolée à des intervalles de quelques minutes.

D'ailleurs, même si les faits que je viens de signaler ci-dessus étaient considérés comme ne permettant pas d'affirmer ce que je crois être exact dans le cas des femelles ayant de nombreux œufs

FIG. 6. — Partie gauche de la fig. 5 plus fortement grossie. On voit, dans les vaisseaux tributaires de la veinule B où est logée une partie du corps de la femelle, des œufs nombreux, mûrs ou non, dans les vaisseaux sanguins perméables. Les œufs ne prennent pas l'aspect en chapelets de saucisses décrit par Fairley. En A, où l'extrémité antérieure du ver est repliée, on aperçoit aussi de nombreux œufs plus ou moins récemment pondus. On voit même des œufs mûrs entre le corps de la femelle et la paroi supérieure de la veine où elle vit. Ces œufs semblent immobilisés sur la paroi, il était impossible de les faire déplacer en exerçant des pressions sur la lame.

M, mâle ; F, femelle ; A, extrémité antérieure ; B, hernie de la femelle.

dans leur utérus (*S. japonicum*, *S. bovis*, *S. spindalis*, *S. hæmatobium*), il est impossible d'admettre que les volumineux amas d'œufs déposés dans les tissus (fig. 9, 10, 11, 12, pl. IX et X) par les femelles de *S. mansoni* aient pu être expulsés en une seule fois, puisque ces femelles ne présentent normalement qu'un œuf utérin et très rarement deux.

Les faits exposés ci-dessus et ceux publiés déjà en janvier 1930, provenant d'observations effectuées sur diverses espèces de schistosomes, me permettent d'affirmer que les femelles pondent leurs œufs un à un par intervalles de quelques minutes.

En ce qui concerne la ponte provoquée par la contraction de la veine qui renferme la femelle, étant donné surtout que chez les schistosomes étudiés par Le Roux la femelle reste toujours accouplée, je ne vois pas très bien comment une pression d'arrière en avant pourrait se produire avec assez de force pour déterminer ce phénomène de ponte passive, d'ailleurs tout à fait insolite en biologie.

Répartition des œufs pondus par les femelles. — Les figures 5 et 6 et les microphotographies (1) 1 et 2 (pl. V) montrent une femelle

FIG. 7. — Situation des œufs de *Schistosoma bovis* dans quelques capillaires du cæcum d'une souris (1) (570 XI) morte le 57^e jour. A, deux œufs jeunes ou arrêtés dans leur évolution, entre deux œufs mûrs ; B et C, œufs accolés avec leurs éperons terminaux en sens inverse ; D, groupe de six œufs dont cinq mûrs, trois ont leur éperon dans un sens et les autres en sens contraire. Ces faits, qu'il est facile de constater en de nombreux points du cæcum de cette souris et du tube digestif d'autres animaux, montrent que ces œufs n'ont pu être déposés en place par une femelle introduite dans le capillaire. Si cette dernière éventualité s'était présentée, tous les œufs seraient orientés dans le même sens et bien que cela soit le cas le plus normal, les exceptions suffisent pour infirmer l'hypothèse de la ponte dans les petits capillaires.

(1) Cette souris, du poids de 22 gr. 53 au moment de sa mort, présentait l'infestation la plus intense qu'il m'ait été donné d'observer. Son foie renfermait 295 vers adultes mâles et 266 femelles ; son mésentère présentait 244 mâles et 242 femelles.

accouplée dont l'utérus est rempli d'œufs. Cette femelle, située dans la paroi cæcale du lapin 504, est dans son territoire de ponte, comme la présence de nombreux œufs jeunes permet de l'affirmer. Comment les œufs qu'elle pond un à un pourront-ils envahir les capillaires et aller ensuite dans le milieu extérieur ou être emprisonnés et mourir probablement dans les pseudo-tubercules qu'ils déterminent après un certain temps ?

L'examen de la paroi cæcale dans laquelle se trouvait cette femelle, ainsi que l'étude de très nombreuses préparations d'intestins de souris infestées, permettent de faire quelques constata-

(1) J'adresse mes bien sincères remerciements au Dr M. Langeron pour les microphotographies jointes à ce travail.

tions intéressantes concernant l'endroit où la femelle effectue sa ponte.

En premier lieu, dans les plus petits capillaires de la muqueuse intestinale, les œufs ne conservent pas toujours la même orientation que dans l'utérus de la femelle, c'est-à-dire, comme l'ont toujours admis les auteurs, le pôle postérieur de l'œuf tourné en arrière, dans le sens du courant sanguin (fig. 7). En second lieu,

Fig. 8. — Capillaire de l'intestin d'une souris à *S. bovis* (142 XI) morte le 73^e jour, montrant la disposition habituelle des œufs. La partie distale renferme les œufs les plus anciennement refoulés possédant déjà un miracidium et la partie initiale des œufs plus petits récemment pondus (in *Annales de Parasitologie*, VIII, 1930, p. 28).

dans les cas les plus typiques, les œufs les plus évolués, donc pondus les premiers, se trouvent dans les ramifications les plus éloignées du tronc veineux principal et les œufs les plus récemment pondus se trouvent plus rapprochés de ce dernier. Mais si cette disposition est la plus habituelle (fig. 8), on rencontre des aspects différents (fig. 7) et on trouve aussi parfois côte à côte, dans le même capillaire, des œufs mûrs et une file d'œufs jeunes pondus depuis peu, et, plus bas, c'est-à-dire plus près du tronc principal, une nouvelle file d'œufs embryonnés.

Pour expliquer ce fait que, dans un même capillaire (fig. 7), on peut trouver des œufs avec leur éperon orienté comme dans le corps des femelles à côté d'œufs ayant une orientation inverse, on pour-

rait admettre que ces derniers œufs ont été retournés par la friction du corps de la femelle, abandonnant le capillaire. Cette hypothèse est théoriquement possible, mais, n'ayant jamais vu une femelle dans un capillaire de la muqueuse, je la crois peu vraisemblable et j'estime que la présence d'œufs à polarité opposée dans un même capillaire suffit pour empêcher d'admettre le mécanisme de ponté invoqué par Letulle et surtout par Manson Bahr et Fairley, méca-

FIG. 9. — Situation des œufs de *Schistosoma mansoni* dans un capillaire de la muqueuse d'une souris (601 XI) morte le 58^e jour de son infection. On voit en *a* deux œufs orientés en sens inverse et en *b* des œufs jeunes, en voie d'évolution, mélangés à quelques œufs renfermant déjà un miracidium. Faits qui ont été discutés dans le texte (p. 285).

nisme schématisé dans la figure 3. Le schéma ci-joint (fig. 10) donne l'explication de la présence d'œufs orientés en sens inverse mélangés aux œufs d'orientation habituelle dans le même vaisseau. Les œufs pondus par une femelle dans le capillaire A sont tous orientés normalement, comme chez la femelle. Sous l'influence des mouvements de cette dernière et de ceux du mâle placé un peu plus bas et agissant comme le piston d'une pompe foulante, les œufs de la veinule A vont passer en *b*. Les œufs (*a*) conservent leur orientation, tandis que les œufs *b*, situés en avant de la ramification veineuse, entreront dans le capillaire avec leur éperon en avant. Cette dernière éventualité, bien que se présentant moins

souvent que la première, existe et mérite d'être bien étudiée. Dans le cas de *S. hæmatobium* et de *S. mansoni*, j'ai observé (fig. 9) des faits identiques. J'ai signalé, d'autre part, qu'il était possible de trouver dans les capillaires des îlots d'œufs jeunes, séparés par des îlots d'œufs ayant déjà un miracidium formé, situés en amont et en aval. Bien que, dans certains cas, il soit difficile de distinguer les œufs jeunes des œufs arrêtés dans leur développement, j'estime que cela peut encore démontrer l'injection des œufs et non leur ponte dans les capillaires. Il est évident qu'un semblable assemblage d'œufs

FIG. 10. — Schéma destiné à expliquer l'existence d'œufs avec des orientations différentes dans les capillaires sanguins. A, veine principale renfermant la partie antérieure du ver femelle (F) accouplé; a, œufs orientés comme dans l'utérus (U) de la femelle; b, capillaire secondaire dans lequel les œufs poussés par des contractions diverses, s'engageront en prenant des positions différentes, les uns auront l'épine en avant, les autres l'auront en arrière; M, mâle.

serait facile à interpréter si l'on admettait que la femelle pond dans les plus fins capillaires d'où elle se retire pour aller ailleurs et où elle peut revenir ensuite. Aucune difficulté, dans ce cas, à expliquer la présence d'œufs jeunes dans les ramifications ultimes d'une veinule au delà d'une masse d'œufs mûrs. Malheureusement personne n'a vu une femelle dans ces conditions et il est probable qu'on ne l'y rencontrera jamais.

On pourrait objecter, il est vrai, qu'au moment de la mort naturelle ou provoquée de l'hôte, les femelles se retirent dans les gros vaisseaux et qu'il est impossible de les trouver en place. Cette hypothèse, émise par divers auteurs, est inadmissible, d'une part parce que dans le cas de notre lapin 504, autopsié au moins 20 heures après la mort, les vers se trouvaient dans de très petites veinules de la sous-muqueuse (fig. 3 à 7, pl. VI à VIII), d'autre part parce que chez de nombreux animaux, examinés quelques minutes après leur mort provoquée, les vers n'ont jamais été vus dans ces capillaires de la muqueuse remplis de leurs œufs jeunes ou mûrs.

Mon opinion est que les vers femelles, presque toujours accouplés au moment de la ponte, restent au-dessous de la *muscularis mucosæ* et qu'ils pondent leurs œufs là où ils sont ou dans les petites veinules tributaires de celle où ils vivent. Les œufs, pondus un à un chaque quart d'heure ou même peut-être plus souvent au début de la période de ponte, restant orientés ou non comme chez la femelle, glissent pressés les uns par les autres dans les vaisseaux, même contre le courant sanguin si celui-ci existe encore au point où la ponte s'effectue. Comme les œufs sont immobiles, mais souples et déformables, c'est ensuite, sous l'influence des contractions intestinales, qu'ils seront poussés vers les extrémités les plus éloignées des capillaires.

Quand on trouve, comme dans les figures 7 et 9, des œufs tout récemment déposés placés au-dessus d'un groupe d'œufs anciennement pondus, il est probable que les derniers, qui d'ailleurs n'obtiennent jamais complètement la veine, sont accolés à la paroi de cette dernière par un début d'inflammation facile à voir sur les coupes dans un grand nombre de vaisseaux.

Je suis convaincu que la ponte ne s'effectue jamais dans les capillaires de la muqueuse. Les œufs y arrivent, poussés par le phénomène de la *vis à tergo* et par les contractions intestinales agissant sur des vaisseaux où la circulation est partiellement ou totalement interrompue et dans lesquels le sens du courant est peut-être renversé, sous l'influence des contractions du mâle, qui peut les obstruer presque complètement à certains moments. Dans ce dernier cas, les œufs suivraient le courant inversé, ce qui faciliterait dans une certaine mesure l'envahissement des capillaires.

Chez les petits animaux comme les souris, il est probable que les vers accouplés restent toujours dans les veinules du mésentère qui abordent l'intestin. Les femelles, accouplées ou non, s'engagent dans quelques veinules de la sous-muqueuse où elles pondent les œufs qui vont, par les mécanismes invoqués ci-dessus : péristaltisme, courants inversés par les mâles agissant comme un piston de pompe foulante, remplir les parties distales, muqueuses de ces veinules.

Un fait certain, c'est que les capillaires où se trouvent les œufs ne se contractent pas sur ces derniers après leur ponte, comme l'admettait Looss (1908). Rien n'est plus banal que de voir des champs entiers de veinules, comme celles représentées dans la figure 11, dans lesquelles le sang circule librement autour des œufs qui semblent adhérer par un mécanisme, souvent obscur d'ailleurs, parfois inflammatoire, aux parois vasculaires.

Pour expliquer le séjour des œufs dans les capillaires, d'où ils pourraient être entraînés dans la circulation porte quand les

FIG. 11. — Veinules superficielles de la paroi du cæcum du lapin 504 XI, en un point où la circulation du sang devait s'effectuer normalement, le vaisseau dans lequel se jetaient ces veinules n'étant pas obstrué par des vers. Il est facile de voir que, malgré la présence de nombreux œufs, le sang circulait facilement. On peut se demander par quel mécanisme ces œufs pourvus d'un miracidium (*a*), pondus depuis quelques jours et les quelques œufs jeunes (*b*) situés en trois points de la figure, peuvent résister au courant sanguin. Sont-ils agglutinés entre eux par la substance dont parle Griesinger ? ou simplement maintenus contre la paroi des veines par les leucocytes parfois très abondants autour d'eux ? C'est un point à établir. Chez les souris, dont les vaisseaux sont plus petits, les extrémités les plus fines semblent parfois tout à fait obstruées par les œufs, mais le sang circule dans la partie proximale voisine des veines plus volumineuses.

conditions mécaniques qui les ont amenés cessent d'agir, je crois inutile de faire intervenir le rôle de l'éperon terminal ou latéral des

œufs, puisque ceux du *S. japonicum* qui ont un éperon nul ou rudimentaire se comportent de même.

Passage des œufs des capillaires dans le tissu périveineux ou des capillaires dans le tube digestif. — Dans les publications des anciens auteurs, analysées au début de ce travail, il est souvent question de l'éclatement des veines et de la mise en liberté des œufs dans les tissus ambiants. Cet éclatement serait même produit, pour Küchenmeister, par l'agrandissement ou le gonflement des œufs dans les vaisseaux, hypothèse que Leuckart (1886-1901) réfute en affirmant, à tort d'ailleurs, que « les œufs contenant des embryons ne sont pas plus gros que ceux à peine formés ».

Dans des travaux plus récents, les auteurs font jouer un rôle plus ou moins important à l'épine des œufs des schistosomes pour leur libération hors des vaisseaux sanguins d'abord, puis pour leurs pérégrinations dans le corps, où ils semblent parfois se conduire comme un corps étranger pointu, comme une aiguille par exemple. Dès 1910 (p. 298), j'avais cru bon de signaler que les œufs de *S. japonicum*, qui sont souvent dépourvus d'éperon ou qui en possèdent parfois un tout à fait rudimentaire, étaient capables d'émigrer dans les tissus et d'arriver dans la lumière du tube digestif aussi bien que ceux des autres espèces.

En quittant le domaine de la pathologie humaine, nous pouvons signaler des cas encore plus typiques. Chez les vers hermaphrodites du genre *Spirorchis*, qui vivent exclusivement dans le cœur et dans les artères des tortues (Ward, Stunkard), les œufs, ovales, à coque épaisse et pourvus d'un opercule, sont pondus dans le sang et vont s'emboliser dans les ramifications les plus fines des artères de tous les organes, poumons, rate, foie, reins, paroi intestinale, cerveau, etc... Par la rupture des capillaires artériels, les œufs tombent dans les tissus et de là un certain nombre gagne passivement, comme le dit très justement Stunkard (1923), la paroi intestinale d'où ils atteignent le milieu extérieur où leur cycle évolutif recommencera. Comme, d'autre part, chez ces vers, le développement du miracidium se fait, après la ponte, dans les tissus, on ne peut pas admettre, comme le voulait Letulle dans le cas de *S. mansoni*, que ces migrations soient dues aux secousses imprimées à l'œuf par l'embryon qu'ils renferment. D'ailleurs, même chez les schistosomes, il reste à démontrer que le miracidium s'agit dans son œuf tant qu'il reste dans les tissus de son hôte dans un milieu isotonique, ce qui est d'ailleurs bien improbable. Je crois donc qu'il est permis d'éliminer ce mode de locomotion.

L'expérimentation elle-même permet de démontrer que des œufs

ovales sans éperon peuvent sortir des capillaires. Dans des expériences inédites, faites en 1906, des œufs d'*Ascaris* que j'avais injectés dans la veine marginale de l'oreille du lapin avaient été rejetés par l'artère pulmonaire dans les poumons et avaient ou quitté les capillaires pour entrer dans le parenchyme ou provoqué des pseudo-tubercules dans lesquels la paroi vasculaire ne pouvait plus être reconnue.

Le passage des œufs dans les tissus périveineux est difficile à expliquer. Un fait certain, c'est que souvent les œufs de *S. bovis* semblent sortir des capillaires superficiels de la muqueuse intestinale,

FIG. 12. — Mode d'évacuation des œufs de *S. bovis* dans la lumière du cæcum (lapin 504 XI mort le 51^e jour). Capillaire superficiel congestionné rempli d'œufs et de sang. Un œuf a traversé la paroi du vaisseau sanguin et sa pointe se trouve à la surface du chorion dépourvu d'épithélium, conséquence de l'autopsie tardive.

indifféremment par leur pôle pointu ou par le pôle arrondi (fig. 12 et 13), sans qu'il y ait la moindre inflammation dans les capillaires ou autour de ces derniers ; c'est lorsque ce processus de sortie s'étend à une grande surface d'intestin que les animaux d'expérience présentent des selles dysentériques ou même des hémorragies intestinales plus ou moins abondantes.

Mais cette rupture brutale des capillaires n'est pas un mécanisme général. Le plus souvent, quelques jours après leur dépôt dans les veinules, les œufs sont entourés de leucocytes polynucléaires et mononucléaires qui adhèrent à leur coque. Les leucocytes semblent beaucoup plus nombreux dans les capillaires riches en œufs que dans ceux, même voisins, qui en sont dépourvus. Au bout de quelques jours, le sang disparaît et l'inflammation gagne les parois du vaisseau qui sont détruites par les phagocytes. Le capillaire est

alors perdu pour la circulation sanguine, mais il sera remplacé au point de vue fonctionnel par des anastomoses d'autres vaisseaux.

C'est pourquoi, même chez des animaux sacrifiés plusieurs semaines ou plusieurs mois après le début de la ponte, on trouve encore les œufs dessinant le réseau veineux dans lequel ils ont été déposés. Autour de ce réseau, il s'est formé une couche cellulaire inflammatoire produisant des pseudo-tubercules isolés ou confluent, dans lesquels les œufs sont immobilisés, comme ceux qui se trouvent dans le foie. Ces œufs n'arrivent dans le milieu extérieur que si, par un hasard qui se produit rarement, les pseudo-tubercules se

FIG. 13. — Autre capillaire superficiel montrant un œuf de *S. bovis* sur le point de sortir du chorion par son extrémité arrondie. (Cæcum du lapin 504 XI, mort le 51^e jour.)

ramollissent et s'altèrent au contact de la muqueuse intestinale. Le plus souvent d'ailleurs, les œufs succombent en quelques semaines ou en quelques mois après la formation des pseudo-tubercules et on ne trouve plus dans le foyer inflammatoire que de nombreux débris de coques en voie de destruction et parfois peu reconnaissables.

Les œufs observés dans les selles sont surtout ceux qui sortent par les capillaires anciens ou par les nouveaux les remplaçant, quand ils sont devenus imperméables.

Je suis convaincu que pour la sortie des œufs, les mouvements péristaltiques, auxquels Lortet et Vialleton faisaient jouer un rôle dans les migrations des œufs dans les tissus, migrations d'ailleurs assez limitées d'après mes observations, sont très efficaces. Ils facilitent certainement la mise en liberté des œufs par la rupture

mécanique des petits capillaires superficiels de la muqueuse intestinale où ils sont logés. La rupture des capillaires par les œufs peut d'ailleurs être également facilitée, dans le tube digestif, par le passage des matières fécales et, dans la vessie vide, par le frottement de ses parois sous l'influence des dernières contractions expulsives de cet organe, ce qui explique la présence fréquente de sang dans les gouttes d'urine évacuées à la fin de la miction.

RÉSUMÉ

1. — L'exposé historique, donné au début de ce travail, montre que presque toutes les hypothèses, concernant la ponte des schistosomes et l'évacuation de leurs œufs, émises par les auteurs, présentent une part de vérité.

2. — L'habitat des schistosomes des différentes espèces connues est déterminé par un ensemble de facteurs physico-chimiques, agissant d'une façon variable suivant les hôtes parasités. La pesanteur et le sens du courant sanguin jouent peut-être un rôle, mais c'est surtout la recherche du contact avec les parois des veines, dans lesquelles ces vers éprouvent une sensation de sécurité et de bien-être, qui détermine aussi bien l'habitat des mâles, dans les infections où ils sont seuls présents, que celui des animaux accouplés quand les deux sexes existent chez un même hôte.

3. — Il résulte de nos études, portant sur plus de 300 autopsies d'animaux parasités par divers schistosomes (*S. mansoni*, *S. bovis*, *S. hæmatobium*), que, pour accomplir leur ponte, les femelles, presque toujours accouplées, s'avancent dans les petites veinules de la sous-muqueuse intestinale. Ces veinules sont d'une telle élasticité qu'elles peuvent devenir de 5 à 10 fois plus larges qu'à l'état normal quand elles renferment les animaux accouplés. Dans bien des cas, malgré l'abondance des vers, les veines ne sont pas obturées constamment et le sang peut circuler par intermittences.

Les femelles ne semblent jamais quitter la sous-muqueuse. Leurs œufs, pondus un à un, avec une rapidité plus ou moins grande suivant les espèces, dans les ramifications des petites veines où elles se trouvent avec les mâles, sont refoulés dans les capillaires de la surface muqueuse, en partie par le phénomène de la *vis a tergo* en se repoussant les uns les autres, en partie et surtout par les mouvements des vers et par ceux des organes parasités.

Nous croyons, en effet, que les mâles accouplés avec les femelles peuvent, en fonctionnant comme le piston d'une pompe foulante, produire dans les vaisseaux des courants en sens inverse du cou-

rant normal qui, aidés par les mouvements péristaltiques des organes, injectent les œufs dans les parties distales des ramifications veineuses où ils se maintiennent en place par suite d'un phénomène d'adhérence, purement physique dans certains cas, en partie biologique, par l'intermédiaire des leucocytes, dans d'autres cas.

4. — La présence d'amas renfermant des œufs à tous les stades de développement ne prouve nullement qu'ils ont été tous pondus simultanément par une femelle. Les femelles présentent toujours des œufs de même taille pour un exemplaire donné et ces œufs ne semblent pas évoluer pendant leur séjour, d'ailleurs très court, dans l'utérus. L'étude comparée de *S. hæmatobium*, *S. bovis*, *S. spindalis* et *S. japonicum* ayant toujours de nombreux œufs utérins et de *S. mansoni* n'en ayant qu'un seul, permet d'affirmer que l'utérus n'est jamais vidé en une seule fois, comme l'admettent certains auteurs. La ponte des œufs un à un est également démontrée par la position des œufs utérins distribués régulièrement de l'ootype à la vulve et par l'absence habituelle de femelles ayant leur utérus vide.

5. — Le mélange d'œufs à divers stades de développement peut être expliqué, même quand il s'observe dans un capillaire, par la plus grande ténuité et la plus grande souplesse des œufs jeunes qui peuvent glisser facilement dans les vaisseaux et se mélanger à ceux qui s'y trouvaient déjà.

6. — Les œufs sont mis en liberté dans le milieu extérieur par rupture pure et simple des capillaires superficiels des muqueuses, rupture entraînant des hémorragies parfois très importantes par leur multiplicité.

Dans des cas beaucoup plus rares, par suite du ramollissement et de l'ulcération des pseudo-tubercules où les œufs étaient retenus prisonniers jusqu'alors, certains d'entre eux, plus ou moins entourés de leucocytes, sont libérés et tombent dans la lumière d'un organe communiquant avec l'extérieur.

7. — Il est probable que les migrations des œufs dans les tissus sont très limitées, elles ne peuvent être comparées à celles d'une aiguille. Les déplacements des œufs sont certainement gênés par les pseudo-tubercules plus ou moins indurés qui se forment rapidement autour d'eux et dans lesquels beaucoup succombent.

La durée des migrations du lieu de ponte jusqu'à la lumière du tube digestif doit demander quelques jours. C'est tout au moins ce que semble démontrer la présence à peu près exclusive d'œufs mûrs dans les selles des animaux, dont les parois intestinales renferment parfois plus de 70 à 80 pour cent d'œufs jeunes et un faible pour-

centage d'œufs n'évoluant pas pour des raisons encore peu connues. Cette rupture peut être facilitée, dans la vessie vide, par le frottement des parois sous l'influence des dernières contractions expulsives, ce qui explique la présence fréquente de sang dans les dernières gouttes d'urine ou encore l'émission de quelques gouttes de sang à la fin de la miction. Cette rupture peut être facilitée dans le tube digestif par le passage des matières fécales s'enrobant de mucus sanglant parfois riche en œufs.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE V

Fig. 1. — *Schistosoma bovis*. Cette microphotographie, comme la suivante, a été prise en sens inverse des figures 5 et 6 du texte. On voit le corps du mâle M, obturant plus ou moins le vaisseau, et le corps de la femelle (F) faisant hernie dans un capillaire dont toutes les ramifications renferment des œufs à divers stades de développement. Comme cette photographie ne représente qu'un plan moyen, les œufs semblent moins nombreux que dans les figures 5 et 6 du texte.

Fig. 2. — Même préparation. Microphotographie prise à la partie antérieure des vers accouplés. Le corps de la femelle replié était engagé dans un vaisseau renfermant quelques œufs (O) et communiquant avec des capillaires bourrés d'œufs à divers stades de développement.

PLANCHE VI

Fig. 3. — *Schistosoma bovis*. Lapin 504 XI. Coupe d'une valvule du cæcum montrant une veinule (V) de la sous-muqueuse remplie de vers accouplés. La muqueuse (M, M) montre de nombreux œufs dans les capillaires superficiels.

Fig. 4. — *Schistosoma bovis*. Lapin 504 XI. Coupe d'une valvule du cæcum montrant des veinules (V) dont le diamètre est dix ou quinze fois plus grand que d'habitude, bourrées de vers accouplés. La muqueuse qui se trouve à leur niveau est très riche en œufs à divers stades de développement.

PLANCHE VII

Fig. 5. — *Schistosoma bovis*. Lapin 504 XI. Coupe de deux valvules du cæcum présentant le même aspect que celles de la planche VI. Remarquer les faibles dimensions des artérioles A, par rapport à celles des veinules correspondantes dilatées par les nombreux vers qu'elles hébergent.

Fig. 6. — *Schistosoma bovis*. Lapin 504 XI. Coupe du cæcum montrant une femelle (F) isolée dans un capillaire de la sous-muqueuse. A. A., artérioles accompagnant les veines hébergeant les vers.

PLANCHE VIII

Fig. 7. — *Schistosoma bovis*. Lapin 504 XI. Microphotographie montrant un mâle (M.) solitaire dans une veinule dilatée à l'extrême. Cette veinule se trouve au-dessous de la *muscularis mucosæ* (m) qui entoure le ver. Les œufs sont abondants dans les capillaires de la muqueuse, l'un d'eux (o) est sur le point de tomber dans la lumière du tube digestif.

Fig. 8. — *Schistosoma bovis*. Lapin 504 XI. Coupe de la paroi du cæcum montrant dans la veinule (V) des vers adultes et en C, des capillaires remplis de sang et renfermant de nombreux œufs.

PLANCHE IX

Fig. 9. — *Schistosoma mansoni*. Souris 574 X, morte le 52^e jour. Partie moyenne du gros intestin montrant des œufs à divers stades de développement. Bien que ces amas aient commencé à se former depuis trois semaines, on reconnaît très bien la forme des capillaires dans lesquels les œufs ont été déposés.

FIG. 10. — *Schistosoma mansoni*. Souris 575 X, morte le 52^e jour. Cæcum montrant la répartition des œufs le long des replis où se trouvent les plus grosses veinules se dirigeant vers les veines du mésentère où se trouvent les vers adultes.

PLANCHE X

FIG. 11. — *Schistosoma mansoni*. Souris 574 XI. Gros intestin examiné entre deux lames. Remarquer les amas d'œufs conservant la direction des capillaires. Ces amas d'œufs, formés par des femelles n'ayant qu'un seul œuf dans leur utérus, sont tout à fait identiques à ceux qui s'observent chez les animaux infectés par des femelles dont l'utérus renferme de nombreux œufs.

FIG. 12. — *Schistosoma mansoni*. Souris 574 XI. Gros intestin. Ilots d'œufs jeunes, petits, dont le germe se détache en clair et ilots d'œufs mûrs, plus volumineux et clairs, renfermant un miracidium.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLELI (V.). — La *Bilharzia hæmatobia*. Osservazioni anatomo-pathologiche e cliniche. *Gazetta degli Ospitali*, Milan, 1886, p. 4-5.
- BILHARZ (T.). — *Distomum hæmatobium* und sein Verhältniss zu gewissen pathologischen Bildungen. Veränderungen der menschlichen Harnorgane. *Wiener med. Wochenschr.*, VI, 1856, p. 49-65.
- BLANCHARD (R.). — *Traité de Zoologie médicale*, I, p. 648. Paris, Baillière, 1889.
- Les vers du sang. Les *Hématozoaires* de Laveran et R. Blanchard. Paris, Rueff, 1895.
- BOUVIER (E.-L.). — *La vie psychique des Insectes*. Paris, Flammarion, 1919.
- BRUMPT (E.). — *Précis de Parasitologie*, 1^{re} édit., p. 298. Paris, Masson, 1910.
- Réalisation expérimentale du cycle complet de *Schistosoma hæmatobium*. *Ann. de Parasit.*, VI, 1928, p. 440-446.
- Cycle évolutif du *Schistosoma bovis* (= *Bilharzia crassa*), infection spontanée du *Bullinus contortus* en Corse. *C. R. Acad. Sciences*, CLXXXIX, 1929, p. 879-881.
- Cycle évolutif complet de *Schistosoma bovis*. Infection naturelle en Corse et infection expérimentale de *Bullinus contortus*. *Ann. Parasitologie*, VIII, 1930, p. 17-50.
- Localisation vésicale expérimentale d'œufs de *Schistosoma mansoni* chez une souris. Localisations vésicales à *S. mansoni* et rectales à *S. hæmatobium* chez l'homme. *Ann. de Parasitologie*, VIII, 1930, p. 000-000.
- BYAM (W.) et ARCHIBALD (R. G.). — Schistosomiasis. *The Practice of Medicine in the Tropics*, III, 1923, p. 1768.
- DEW (H. R.). — Observations on the pathology of schistosomiasis (*S. hæmatobium* and *S. mansoni*) in the human subject. *Journ. of Path. and Bact.*, XXVI, 1923, p. 27-39.
- FAIRLEY (N.-H.). — A comparative study of experimental bilharziosis in monkeys, contrasted with the hitherto described lesions in man. *Journ. of Path. and Bact.*, XXIII, 1920, p. 289, 5 pls.
- FAUST (E.-C.) et MELENEY (H.-E.). — Studies on Schistosomiasis japonica. *Amer. Journ. of Hyg., Monograph. Series*, 3, 1924.
- FAUST (E.-C.). — *Human helminthology*. Philadelphie, Lea et Febiger, in 8° 616 p., 1929.
- GOEBEL (C.). — Clinical and pathological observations on bilharzial disease. *Journ. of trop. med. and hyg.*, VI, 1903, p. 106-109.
- GRIESINGER (W.). — Klinische und anatomische Beobachtungen. Über die Krankheiten von Egypten. *Arch. f. Physiol. Heilkunde*, XIII, 1854, p. 561-575.
- HUTCHISON (H.-S.). — The pathology of bilharziasis. *Amer. Journ. of Path.*, IV, 1928, p. 1-16.

FIG. 1.

FIG. 2.

FIG. 3.

FIG. 4.

FIG. 5.

FIG. 6.

FIG. 7.

FIG. 8.

FIG. 9.

FIG. 10.

FIG. 11.

FIG. 12.

- KÜCHENMEISTER (F.). — *On animal and vegetable parasites of the human body, a manual of their natural history, diagnosis and treatment* (Traduction de la seconde édition allemande). Sydenham Society, Londres, 1857.
- KÜCHENMEISTER (F.) et ZURN (F.-A.). — *Die Parasiten des Menschen*, 2^e édit. Leipzig, Ambrosius Abel, 1881.
- LEIPER (R.-T.). — Researches on egyptian bilharziosis. *Journ. of Roy. Arm. Med. corps*, XXV, 1915, p. 1, 147, 253 ; XXVII, 1916, p. 171 ; XXX, 1918, p. 235.
- LE ROUX (P.-L.). — Remarks on the habits and the pathogenesis of *Schistosoma mattheei*, together with notes on the pathological lesions observed in infested sheep. *15 th Annual Report Direct. Vet. Services, U. S. Africa*, 1929, p. 348.
- Notes on the life cycle of *Schistosoma mattheei* and observations on the control and eradication of schistosomiasis in man and animals. *15 th Annual Report Director Vet. Serv., U. S. Africa*, 1929, p. 407-438.
- LETULLE (M.). — Bilharziose intestinale. *Arch. de Parasitologie*, IX, 1905, p. 329-439, 2 pls.
- LEUCKART (R.). — *Die menschlichen Parasiten*, 1^{re} édit., vol. I, 1876, p. 617-632.
- *Die Parasiten des Menschen*, 2^e édit., vol. I, 1886-1901, p. 525.
- LOOSS (A.). — What is *Schistosoma mansoni*, Sambon 1907 ? *Ann. of. Trop. Med. and Parasit.*, II, 1908, p. 168.
- Bilharziosis. MENSE, *Handbuch der Tropenkrankheiten*, 2^e éd., II, 1924, p. 331-374.
- LORTET et VIALLETON. — Etude sur le *Bilharzia hæmatobia* et la bilharziose. *Ann. Univ. Lyon*, IX, 1894, p. 1-118, 8 pls.
- LUTZ (A.). — *Schistosomum mansoni* and schistosomiasis observed in Brazil. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, XI, 1919, p. 109-140, 7 pls.
- MACIEL (Her.). — Algumas notas sobre a postura do *Schistosomum mansoni*. *Scien- cia medica*, Rio de Janeiro, II, 1924, p. 419-425.
- A influencia das forças cósmicas sobre a postura do *Schistosoma mansoni*. *Scien- cia medica*, Rio de Janeiro, IV, 1926, p. 1-9.
- MANSON-BAHR (P.) et FAIRLEY (N.-H.). Observations on bilharziasis amongst the egyptian expeditionary force. *Parasitology*, XII, 1920, p. 33-71.
- PERRY (H.-M.). — The mechanism of passage of ova through the tissues in schistosomiasis. *Journ. Roy. Arm. Med. Corps*, déc. 1920.
- PIRAJA DA SILVA. — La schistosomose à Bahia. *Arch. de Parasitologie*, XIII, 1908, p. 281-300.
- SONSINO (P.). — Della *Bilharzia hæmatobia* e delle alterazioni anatomopatologiche, che induce nell' organismo umano, etc. *Imparziale*, Florence, 1875, p. 733-748.
- STUNKARD (H.-W.). — Studies on north american blood flukes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, XLVIII, 1923, p. 165-221.
- THURN (E.). — Ueber hæmaturia ægyptiaca, nach den neuesten Beobachtungen etc., zusammengestellt. *Wiener med. Blatt*, 1882, p. 1254-1290.
- VEGLIA (F) et LE ROUX (P.-L.). — On the morphology of a schistosome (*Schistosoma mattheei* sp. nov.) from the sheep in the Cape province. *15 th Annual Report Director Vet. Services, U. S. Africa*, 1929, p. 335-346.
- VERDUN (P.). — *Précis de parasitologie humaine*, 1^{re} édit. Paris, Doin, 1907.
- WARD (H.-B.). — A new blood fluke from turtles. *Journ. of parasitology*, VII, 1921, p. 114-128.