

REVUE CRITIQUE

L'ÉVOLUTION DE LA MORPHOLOGIE DANS LE GENRE *TRYPANOSOMA*

Par G. LAVIER

Le genre *Trypanosoma* compte actuellement un nombre considérable, et qui ne cesse de s'accroître, d'espèces parasites d'invertébrés et de vertébrés. Aussi a-t-on, à diverses reprises, cherché à établir à son intérieur des coupures génériques ou subgénériques.

Dès 1906, Woodcock, sous l'influence des vues théoriques de Schaudinn et de L. Léger pour qui les trypanosomes dérivait d'organismes primitivement bi-flagellés, sépara du genre *Trypanosoma* dont le flagelle unique lui paraissait devoir être morphologiquement postérieur, l'espèce *T. noctuæ*, parasite de la chevêche, dont le flagelle était d'après lui originellement antérieur ; il établissait pour cette espèce le genre *Trypanomorpha* qui ne rencontra d'ailleurs pas de crédit.

La même année, Lühe, sur une conception également théorique mais différente de la précédente, créait un autre mode de division. Pour cet auteur, les trypanosomes avaient une origine double : les uns, véritablement uniflagellés, dérivait des *Crithidia* : c'étaient *T. lewisi* et les espèces parasites de mammifères ; il les réunissait dans le genre nouveau *Trypanozoon* ; les autres avaient une origine primitivement biflagellée et pour eux, il remettait en vigueur l'ancien nom d'*Hæmatomonas* usité bien antérieurement par Mitrophanow.

Ces coupures, basées sur de purs concepts théoriques, ne pouvaient avoir aucune solidité ; aussi, en 1912, Laveran et Mesnil, tout en reconnaissant que le nombre des espèces est devenu si grand qu'il serait utile de pouvoir scinder le genre ajoutent aussitôt : « Mais nous ne voyons pas encore nettement comment faire cette coupure générique ». En fait, ils n'admettent, à côté du genre *Try-*

panosoma, que, « provisoirement tout au moins », le genre *Schizotrypanum*. Celui-ci avait été créé en 1909 par Chagas pour *T. cruzi* en raison des particularités de son développement tel que l'avaient signalé Chagas et Vianna, c'est-à-dire d'un stade non flagellé du parasitisme et d'une multiplication dans les globules rouges. Les travaux postérieurs ont montré l'erreur de Chagas et collaborateurs sur ce point et, dès 1909, Chagas lui-même abandonnait son genre nouveau et en réintérait l'unique espèce dans le genre *Trypanosoma*. Cependant, le terme de *Schizotrypanum* a été depuis, et est encore parfois, usité par divers auteurs certainement plus par habitude que par raison voulue ; ce n'est que récemment que Dias l'a repris sur une base nouvelle que nous examinerons plus loin.

En 1918, Chalmers publia un mode de classification des espèces trypanosomiennes suivant une hiérarchie compliquée qui peut se résumer ainsi :

1^{re} Tribu : *Cystotrypanæ* ; formes existant seulement chez les invertébrés. Divisée en genres : *Rhynchoidomonas* Patton 1910, *Cystotrypanosoma* Roubaud 1911, les autres restant dans le genre *Trypanosoma sensu lato*.

2^e Tribu : *Trypanosomeæ* ; formes existant à la fois chez les invertébrés et les vertébrés à sang froid ; groupées toutes dans le genre *Trypanosoma sensu stricto* divisé en trois sections : trypanosomes de poissons, d'amphibiens et de reptiles.

3^e Tribu : *Trypocastellaneæ* ; formes existant à la fois chez les invertébrés et les vertébrés à sang chaud ; comprennent : 1^{re} section, les trypanosomes d'oiseaux, laissés provisoirement dans le genre *Trypanosoma sensu lato* ; 2^e section, les trypanosomes de mammifères divisés ainsi : formes non pathogènes (genres *Lewissonella* et *Endotrypanum*) ; formes pathogènes (genres *Schizotrypanum*, *Castellanella*, *Duttonella*) ; en outre, les formes ne rentrant pas dans ces genres et d'autre encore mal connues restent dans le genre *Trypanosoma sensu lato*.

Il est inutile de faire ici la critique de cette classification qui, basée sur des caractères purement contingents et jamais sur la base morphologique, aboutit à des coupures sans aucune netteté et n'a même pas ainsi un caractère pratique comparable à celui des entrées de catalogue. Le système de Chalmers n'a d'ailleurs rencontré aucun succès et il serait aujourd'hui entièrement oublié si l'on n'avait essayé récemment, comme nous le verrons plus loin, de le faire partiellement revivre sous une nouvelle forme.

Dans son traité de 1926, Wenyon, après avoir fait la critique des genres *Rhynchoidomonas* et *Cystotrypanosoma*, conclut, en ce qui concerne le genre *Trypanosoma* proprement dit, que toutes les tentatives faites pour subdiviser ce genre déjà compliqué n'ont abouti qu'à augmenter la confusion : « On morphological grounds alone, écrit-il, all the trypanosomes undoubtedly belong to one genus, *Trypanosoma* ». Cette opinion a été généralement adoptée.

Pendant, dans ces dernières années, des tentatives ont eu lieu pour restaurer quelques-unes des coupures génériques abandonnées. Tout d'abord Dias (1934) a voulu justifier le genre *Schizotrypanum*, non plus sur la base primitive de Chagas mais sur le fait de sa multiplication intracellulaire ; dans ce genre, il joint à *Trypanosoma cruzi* l'espèce *T. pipistrelli* dont le mode de division a été décrit par Chatton et Courrier. Les arguments de Dias ont été soumis à une critique précise et fort pertinente de Hoare (1936) à laquelle je ne puis que me rallier entièrement. Dias est cependant resté sur sa position et, tout récemment, dans une révision des trypanosomes de Chéiroptères, il considère toutes les espèces du groupe *T. vespertilionis* comme devant rentrer dans le genre *Schizotrypanum* ; bien plus, constatant que les formes sanguicoles de chauves-souris brésiliennes sont morphologiquement indistinctibles de *T. cruzi*, il penche pour l'identité de *T. vespertilionis* avec *T. cruzi*. En fait, cependant, il ne réfute pas les critiques solides de Hoare et la conclusion négative de ce dernier auteur persiste entière.

D'autre part Jacono (1935) a repris en partie les vues de Chalmers exposées plus haut. Pour lui, le nom générique *Trypanosoma* doit être réservé à l'espèce-type, *T. rotatorium*, les autres espèces appartenant au genre *Castellanella* Chalmers. Il est revenu en 1937 et 1938 sur ce point, insistant sur ce fait que chez *T. rotatorium*, la forme qui se divise est la forme « adulte » grosse et arrondie (du moins dans les cultures, car il n'envisage la division ni chez l'hôte vertébré ni chez l'hôte invertébré) ; en outre, dans le genre *Trypanosoma*, comme le conçoit Jacono, le kinétoplaste n'est pas terminal mais situé à proximité du noyau, tandis que chez *Castellanella* il est toujours à proximité de l'extrémité postérieure. Une remarque s'impose ici : l'article de Jacono de 1938, en langue anglaise, a dû être complété par un article postérieur de J.-C. Swartzwelder qui en constitue une glose destinée à présenter et à « clarifier » cette classification (tel est du moins le propre terme de l'auteur américain qui, par ailleurs, se défend d'exprimer une opinion personnelle quant à la validité des vues de Jacono). Il est

exact que si l'on compare avec *T. rotatorium* un trypanosome comme *T. lewisi*, on peut être frappé par le caractère très dissimilaire de position du kinétoplaste ; mais il ne faut pas oublier que d'autres et nombreuses formes existent, nous montrant entre ces deux termes éloignés toutes les transitions et l'on ne saisit pas bien à partir de quelle position exacte du kinétoplaste une espèce devra passer du genre *Trypanosoma* dans le genre *Castellanella*.

Un seul exemple, mais bien typique, suffira à illustrer la faiblesse générale des classifications de Chalmers, de Dias, de Jacono. C'est

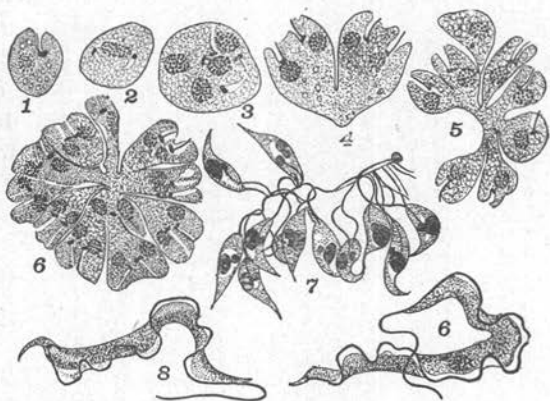


FIG. 1. — *Trypanosoma parroti* Brumpt du *Discoglossus pictus* d'Algérie. Formes leishmanoïdes de division dans le foie et en bas deux formes adultes du sang circulant, d'après E. Brumpt (1936, p. 300).

celui de *Trypanosoma parroti*. Cette espèce (fig. 1) a été signalée en 1923 par E. Brumpt chez l'Amphibien *Discoglossus pictus* ; la forme sanguicole « adulte » est longue, très mobile, rappelant, dit Brumpt, le trypanosome de l'anguille ; son kinétoplaste est gros, transversal, subterminal ; la division s'effectue dans le foie sous forme de corps leishmanoïdes. Si l'on suit Chalmers, cette espèce doit donc rentrer dans le genre *Trypanosoma sensu str.* puisque parasitant un vertébré à sang froid ; cependant, pour Jacono, le kinétoplaste étant terminal, ce serait une *Castellanella* ; mais d'autre part, le mode de division serait un argument pour le faire rentrer dans le genre *Schizotrypanum* si l'on suivait Dias. On voit ainsi avec quelle rapidité on tombe dans l'absurde en employant des bases de classification par trop artificielles et établies seulement en considération de quelques espèces, abstraction faite du nombre énorme des autres qui, quand on les examine, ne peuvent

être intégrées dans ce statut. A la vérité, la conclusion que Wenyon formulait en 1926 est encore valable en 1942 : nous n'avons pas actuellement de bases pour un démembrement du genre *Trypanosoma*.

Toutefois, y a-t-il possibilité, sans vouloir créer des coupures génériques ou subgénériques, d'établir dans le genre unique des groupements d'espèces ? Wenyon a proposé en 1926 (p. 346) un classement dont il dit lui-même qu'il a, si rien de plus, l'avantage de la commodité. Il fait pour cela intervenir le mode de transmission du parasite à l'hôte vertébré et le mode d'évolution du flagellé chez l'hôte invertébré. Ainsi sont reconnus deux groupes :

A. — Rassemblant les trypanosomes qui chez l'invertébré ont leur forme métacyclique infectieuse en station postérieure, c'est-à-dire dans le rectum, il comprend :

1° les trypanosomes de rongeurs, chéiroptères, insectivores, édentés, singes ;

2° l'espèce *T. cruzi* ;

3° les trypanosomes non pathogènes transmis par des Tabanides, des Pupipares ou autres Arthropodes, y compris les grandes formes rencontrées chez les bovidés et les antilopes

B. — Groupant les trypanosomes dont les formes métacycliques apparaissent chez l'invertébré en station antérieure ou qui se sont adaptés secondairement au passage direct de vertébré à vertébré, il comprend :

1° les trypanosomes pathogènes transmis par des Arthropodes piqueurs ; 2° les trypanosomes pathogènes adaptés au passage direct ; 3° les trypanosomes d'oiseaux (?) ; 4° les trypanosomes de reptiles terrestres (?) ; 5° les trypanosomes de vertébrés aquatiques (reptiles, amphibiens, poissons) transmis par des sangsues.

Hoare (1931) a repris ce classement en y introduisant une modification nécessitée par le mode d'évolution de *Trypanosoma grayi* : les trypanosomes des reptiles et amphibiens terrestres (groupe B 4°) doivent être transférés dans le groupe A. Il a développé avec Coutelen (1933) les vues de Wenyon en ce qui concerne principalement les trypanosomes de mammifères et enfin, en 1936, donné pour ceux-ci un groupement en deux sections :

A. — Caractérisée ainsi : morphologiquement, kinétoplaste non terminal, extrémité postérieure étirée et pointue ; division chez le vertébré sous forme crithidia ou leishmania (exceptionnellement sous forme trypanosome) ; biologiquement : multiplication dis-

continue chez le vertébré : développement cyclique chez l'invertébré formes métacycliques en station postérieure ; transmission contaminative ; rôle pathogène nul ou faible ; culture facile.

C'est le groupe de *T. lewisi* et de nombreuses formes voisines des petits mammifères auxquels sont joints *T. cruzi* et même *T. theileri*, *T. melophagium*, *T. theodori*.

B. — Morphologie : kinétoplaste terminal ou subterminal ; extrémité postérieure arrondie ; division chez le vertébré sous forme trypanosome. Biologie : multiplication continue chez le vertébré ; développement cyclique chez l'hôte intermédiaire avec formes métacycliques en station antérieure (excepté dans le groupe *evansi* qui n'a pas de développement cyclique). Transmission inoculative (excepté chez *T. equiperdum*) ; trypanosomes pathogènes, de culture difficile.

Cette section comprend quatre groupes :

gr. *evansi* : *T. evansi*, *T. equinum*, *T. equiperdum*.

gr. *vivax* : *T. vivax*, *T. capræ*, *T. uniforme*.

gr. *congolense* : *T. congolense*, *T. simiæ*.

gr. *brucei* : *T. brucei*, *T. rhodesiense*, *T. gambiense*.

Mais la base primitive prise par Wenyon pour sa classification, c'est-à-dire le mode de transmission et l'évolution chez l'invertébré, peut-elle amener à un groupement ayant une valeur naturelle ? Dans le nombre considérable des espèces trypanosomiennes, il en est peu en effet dont nous connaissons le cycle complet et cela explique les points d'interrogation, mis par Wenyon, à côté de certains des groupes. D'autre part les trypanosomes pathogènes des mammifères transmis, ou non, par les glossines se trouvent dans une telle classification occuper une place explicable certes par leur importance médicale et vétérinaire, mais exagérée du point de vue zoologique. Enfin la morphologie du parasite chez le vertébré (sauf en ce qui concerne le groupement de Hoare pour les espèces de mammifères) n'entre pas en ligne de compte. Il est vrai que pour tout parasite évoluant cycliquement chez un vertébré et un invertébré la question peut se poser de savoir lequel des deux hôtes est l'hôte primitif ou le plus important.

Il y a longtemps que le débat a été institué pour les trypanosomes et la thèse d'après laquelle ils étaient des parasites d'invertébrés, adaptés secondairement, a triomphé un certain temps et possède encore quelques défenseurs. Bien des faits en réalité parlent contre elle. On ne saurait en particulier ne pas être frappé par l'hom-

généité morphologique des espèces trypanosomiennes parasitant des vertébrés zoologiquement voisins et dont les vecteurs peuvent être cependant fort différents. Il me suffira ici d'un exemple typique : les trypanosomes de reptiles ont, sous des variations plus ou moins étendues, de grandes ressemblances d'aspect. Or, pour ceux dont nous connaissons l'évolution complète, nous savons qu'elle peut s'effectuer chez une sangsue (trypanosomes de chéloniens et de certains ophidiens) ; chez une glossine (tryp. de crocodile) ; chez un phlébotome (cas de *T. hemidactyli* d'un lacertilien) ; et les variations d'aspect que l'on peut observer ne coïncident pas avec la variation d'hôte intermédiaire. Tout montre que le vertébré est bien l'hôte primitif et que le trypanosome a trouvé, dans les parasites hématophages qu'offrait à celui-ci son milieu biologique, celui ou même ceux auxquels il a pu secondairement s'adapter.

D'autre part les modalités de développement chez l'invertébré sont en nombre restreint et d'une répartition fort inégale. Le mode d'évolution de beaucoup le plus répandu, celui qui, on peut le dire, en est le type même pour le genre *Trypanosoma*, c'est celui où le développement se fait dans le tube digestif et aboutit dans celui-ci à l'apparition des formes métacycliques ; c'est la « station postérieure » et l'infection du vertébré se fait par mode contaminatif, grâce aux déjections de l'invertébré ou encore par l'ingestion totale de celui-ci. L'invertébré se comporte somme toute comme un tube de culture et l'on comprend que l'adaptation ait pu, dans bien des cas, se faire avec facilité. *Trypanosoma cruzi*, par exemple, qui, dans la nature, évolue chez des réduvidés sud-américains, s'est montré capable, dans les conditions expérimentales, de se développer entièrement chez plusieurs espèces de punaises, chez des acariens ixodinsés ou argasinsés et même chez un pupipare, le mélophage. Ce n'est, en réalité, que lorsque l'hôte intermédiaire est une sangsue ou une glossine qu'il y a apparition possible des formes métacycliques au niveau de l'appareil piqueur. Pour certaines espèces trypanosomiennes de poissons et d'amphibiens, les formes infectantes se localisent en effet dans la gaine de la trompe ; ce processus, qui favorise évidemment l'infestation du vertébré, peut être considéré comme dérivant du mode plus habituel d'évolution totale dans le tractus digestif.

En ce qui concerne les glossines, on sait qu'il y a chez elles quatre types différents d'évolution, l'un, celui de *T. grayi*, est le mode normal à « station postérieure » ; les trois autres correspondent à trois espèces (le mot étant pris au sens le plus large) pathogènes pour les mammifères et font l'objet chacun d'un paragraphe dans

la section B de la classification Hoare ; cet auteur complète cette section en mettant à côté d'elles, formant un groupe distinct, les espèces *T. evansi* et *T. equiperdum* qui n'ont pas d'évolution cyclique. A vrai dire, dans une classification basée en premier lieu sur le mode d'évolution, ces deux espèces devraient former une catégorie à part, de même importance que les groupes A et B de Wenyon ; cependant, les caractères morphologiques et certains caractères biologiques les rapprochent en effet des espèces qui évoluent chez les glossines et légitiment en quelque mesure l'infraction que Wenyon et Hoare commettent à leur propre règle. Je reviendrai plus loin en détail sur cette question des affinités des espèces pathogènes de mammifères. Je me contenterai ici de souligner les similitudes morphologiques étroites qui unissent à *T. brucei*, *T. evansi* et *T. equiperdum* ; elles sont une preuve de plus que le mode d'évolution ne saurait, dans un classement naturel, constituer qu'un élément secondaire.

Reste donc la base primaire de toute classification, la morphologie ; celle du trypanosome chez le vertébré n'a jamais été utilisée pour un groupement d'ensemble. Cependant, ainsi que nous le verrons, si elle ne permet pas d'établir des catégories tranchées de façon aiguë (qui ainsi auraient la valeur de sous-genres), elle permet d'établir des types de formes ; les difficultés mêmes de démarcation entre ces types ont un grand intérêt : elles nous donnent en effet des indications précieuses sur le mode d'évolution à l'intérieur du genre.

Mais comme il ne faut comparer que des choses comparables, il est essentiel de préciser tout d'abord sur quelles formes pourra porter une telle étude. Au cours de l'infestation chez le vertébré, le trypanosome revêt en effet plusieurs aspects successifs ; les premiers qui correspondent à des formes jeunes peuvent parfois différer notablement de ceux qui leur succéderont ; ces stades juvéniles sont intéressants par les affinités qu'ils décèlent, mais ils le sont beaucoup moins quand il s'agit de faire une comparaison d'ensemble à cause de la pauvreté de leurs caractères. Les formes terminales de l'infestation, de taille généralement bien plus grande, offrent au contraire le maximum de détails structuraux que puisse présenter le flagellé ; ce sont les formes « adultes », pour employer le terme créé, je crois, par M. Robertson et que j'emploierai ici en précisant toutefois qu'il n'implique aucune aptitude spéciale à la division ni chez le vertébré ni chez l'invertébré (en fait, cette aptitude peut ou non exister, mais elle existe aussi chez des formes bien plus jeunes) ; la forme adulte est en somme celle qui réalise l'épanouissement morphologique de l'espèce.

Avant de passer en revue l'aspect de la forme adulte dans le genre *Trypanosoma*, il est encore un point à préciser. Des trypanosomes ont été rencontrés chez des invertébrés ; pour certains il s'agit certainement de formes métacycliques d'espèces parasites de vertébrés ; mais d'autres ont été vus chez des insectes non piqueurs (drosophiles, par ex.). Il est à remarquer qu'ils n'ont pas un aspect identique à ceux des vertébrés ; ce sont, pour employer l'expression de Chatton, des « trypanoïdes » ; en attendant que soit réglé leur statut définitif, je les laisserai de côté. Cette étude ne portera donc que sur les trypanosomes de vertébrés. Quelques-uns de ceux-ci cependant seront d'abord réservés pour n'être envisagés que par la suite, ce sont ceux qui sont couramment appelés « try-

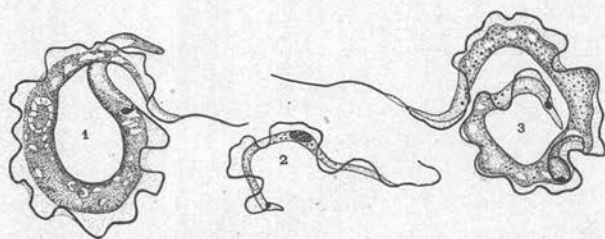


FIG. 2. — Trypanosomes de Poissons : 1, *Trypanosoma raja* de la raie, d'après M. Robertson (1909) ; 2, *Trypanosoma carassii* de *Carassius auratus*, d'après J.-D. Thomson (1908) ; 3, *Trypanosoma granulatum* de l'anguille, d'après Minchin (1909). Cette figure est au même grossissement que les suivantes (1.000 env.).

panosomes pathogènes des mammifères », c'est-à-dire les espèces (au sens le plus large du mot) suivantes : *T. evansi*, *T. equiperdum*, *T. brucei*, *T. congolense* et *T. vivax*. Elles forment un groupe qui, en effet, se sépare nettement des autres, non pas tant à cause de leur pouvoir pathogène (car ce phénomène peut exister dans bien d'autres espèces) que par des caractères nouveaux dont un est précisément l'absence de forme adulte au sens que j'ai défini plus haut. J'examinerai plus loin comment on peut envisager l'apparition de ce groupe aberrant. Mais, le laissant en attendant délibérément de côté, je passerai en revue l'aspect de la forme adulte chez les vertébrés en suivant tout d'abord l'ordre zoologique de ceux-ci.

Poissons. — Les trypanosomes de poissons sont singulièrement homogènes dans leur forme ; ils sont de grande taille, minces et allongés, avec une membrane ondulante bien développée et sinueuse ; le cytoplasme est dense, parfois chargé d'inclusions et présente

souvent un aspect de myonèmes. Le kinétoplaste est généralement volumineux et arrondi, subterminal ; dans la distance à laquelle il est situé de l'extrémité postérieure du flagellé, il y a des variations qui ne sont pas sans intérêt : chez les trypanosomes d'élasmobranches cette distance est nettement marquée, très marquée même chez certaines espèces comme *T. rajæ* (1, fig. 2). Ce caractère qu'il est donc permis de considérer comme très primitif se retrouve aussi chez certaines espèces parasites de téléostéens, mais généralement moins marqué, par exemple chez *T. granulosum* de l'anguille (3, fig. 2). Mais de nombreuses espèces montrent un kinéto-

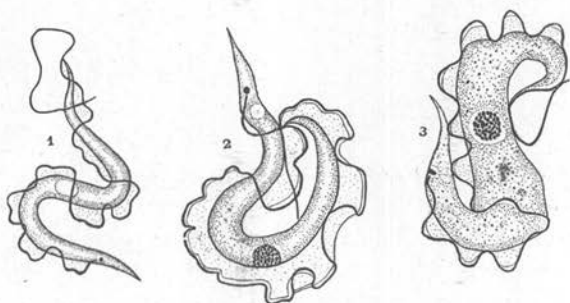


FIG. 3. — Trypanosomes d'Urodèles : 1, *Trypanosoma diemyctyli* de *Diemyctylus viridescens*, d'après Hegner (1921) ; 2 et 3, *Trypanosoma tritonis* de *Triton pyrrhogaster*, d'après Ogawa (1913).

plaste bien plus rapproché de l'extrémité postérieure ; tel est le cas des parasites de Cyprinidés : *T. carassii* (2, fig. 2), *T. tinca*, *T. danilewskyi* de la carpe, etc. ; il en est de même pour bien d'autres espèces parasitant des poissons d'eau douce (par ex. *T. perca*, *T. remaki* du brochet) ou marins (*T. solea*, *T. platessa*, etc.). Telle est la seule et faible variation que l'on observe dans ce que l'on peut légitimement considérer comme les formes les plus anciennes du genre.

Amphibiens. — Si nous passons aux amphibiens, les urodèles nous présentent tout d'abord un type parfaitement semblable à celui des poissons : *T. diemyctyli* Tobey de *Diemyctylus viridescens* (1, fig. 3) et *T. tritonis* Ogawa (2 et 3, fig. 3) ont des formes allongées et minces à membrane ondulante très développée ; le kinétoplaste est situé, comme dans le type le plus primitif des parasites piscicoles, à une certaine distance (de 4 à 10 μ) de l'extrémité pos-

térieure. Il est à noter toutefois que la deuxième des espèces mentionnées a une tendance très nette à l'élargissement de la forme. La même chose s'observe chez *T. cryptobranchi* Roudabush et Coatney de *Cryptobranchus alleganiensis*. Ainsi apparaît ici un phénomène qui va ensuite se généraliser.

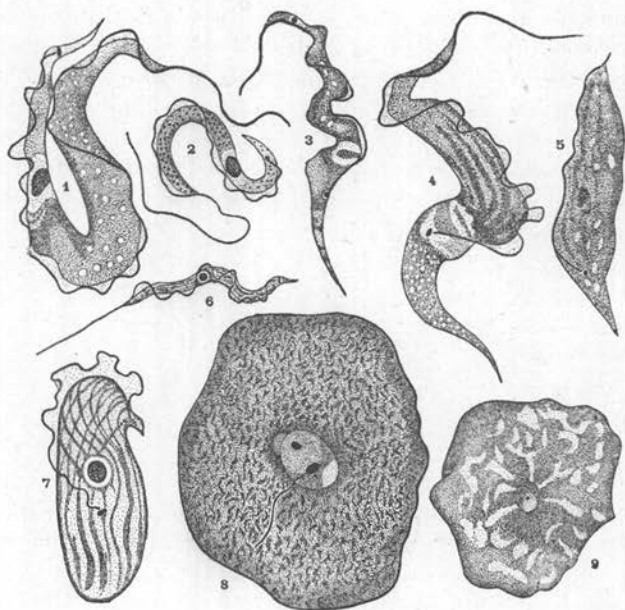


FIG. 4. — Trypanosomes d'Anoures : 1, *Trypanosoma leptodactyli* de *Leptodactylus ocellatus*, d'après E. Brumpt (1928) ; 2, *Trypanosoma nelspruitense* de *Rana angolensis*, d'après Laveran (1904) ; 3, *Trypanosoma karyozeukton* de *Bufo regularis*, d'après E. Brumpt (1928) ; 4, *Trypanosoma mega* de *Bufo regularis*, d'après E. Brumpt (1928) ; 5, *Trypanosoma inopinatum* (forme *undulans*) de *Rana esculenta*, d'après E. Brumpt (1910) ; 6, *Trypanosoma rotatorium* (forme du têtard), d'après Nöller (1913) ; 7, *Trypanosoma rotatorium* (forme adulte), d'après Nöller (1913) ; 8, *Trypanosoma chattoni* de *Bufo melanostictus*, d'après Mathis et Léger (1909) ; 9, *Trypanosoma arcei* Mazza et al. (= *T. celestinoi* Brumpt) de *Leptodactylus ocellatus*, d'après E. Brumpt (1936, p. 290).

Chez certains anoures, l'aspect de trypanosome pisciaire se rencontre encore mais avec une modification : le déplacement vers l'arrière du noyau qui était jusque là médian ; cette déviation, déjà sensible chez *T. parroti* de *Discoglossus pictus* l'est plus encore chez *T. nelspruitense* (2, fig. 4) de *Rana angolensis*. Un autre ordre

de modification se note également, c'est l'augmentation de la déviation vers l'avant du kinétoplaste, notable par exemple chez *T. karyozeukton* (3, fig. 4) de *Bufo regularis*. L'élargissement général du flagellé se produit en outre et nous aboutissons ainsi à des structures comme *T. leptodactyli* (1, fig. 4) de *Leptodactylus ocellatus*, *T. inopinatum* (dans sa forme *undulans*) de diverses *Rana* (5, fig. 4), le très typique *T. mega* (4, fig. 4) de *Bufo regularis* et *T. neveu-lemairei* Brumpt 1928 de *Rana esculenta*. Dans ces deux dernières espèces, le noyau, ovalaire, présente son grand axe transversal, disposition qui se rencontre aussi dans certaines espèces parasites de reptiles et d'oiseaux.

Enfin, toujours chez les anoures, nous voyons apparaître un type morphologique extrêmement curieux représenté par *T. rotatorium* qui par une ironie historique se trouve être le type du genre *Trypanosoma* encore qu'il ne corresponde guère à l'idée que nous nous en faisons actuellement. C'est l'étude des formes jeunes et de leurs transformations successives qui nous révèle comment on aboutit à une telle structure : les individus du début de l'infection qui se rencontrent chez les têtards (Nöller) rappellent les trypanosomes d'urodèles et indiquent bien ainsi les affinités primitives (6, fig. 4). Les formes adultes (on pourrait peut-être dire ici hyperadultes), arrondies ou ovoïdes, compactes, striées avec un noyau sphérique ou arqué, au voisinage duquel est le kinétoplaste, ne leur ressemblent guère (7, fig. 4). Mais une telle déformation est encore dépassée dans certaines espèces voisines où le kinétoplaste entre au contact immédiat du noyau et où le flagelle ondulant est réduit à un vestige ou même disparaît entièrement. Tel est le cas de *T. chattoni* Mathis et Léger de *Bufo melanostictus* (8, fig. 4) et plus encore celui de *T. arcei* Mazza, Gonzalez et Franke, 1927 (= *T. celestinoi* Brumpt, 1936) de *Leptodactylus ocellatus* (9, fig. 4). Ces curieuses espèces du type *rotatorium* constituent un cul-de-sac dans l'évolution de la forme chez les trypanosomes. Bien que fréquentes chez les anoures, elles ne sont pas limitées à eux et nous verrons des formes analogues chez certains reptiles.

Reptiles. — Parmi les reptiles, c'est chez les chéloniens que les trypanosomes présentent les caractères les plus primitifs. *T. chrysemidis* Roudabush et Coatney de *Chrysemis bellii* et *Chelydra serpentina* rappelle encore de façon frappante les espèces parasites de poissons ; mais chez d'autres espèces on note déjà des modifications : élargissement du corps du flagellé ; migration vers l'arrière du noyau et vers l'avant du kinétoplaste : chez *T. da-*

monix (1, fig. 5) de *Damonia reevesii*, le kinétoplaste est encore en situation assez postérieure mais chez *T. vittatæ* (2, fig. 5) d'*Emyda vittata*, il est plus éloigné de l'extrémité et le noyau est très nettement dévié vers l'arrière. Il en est de même chez *T. pontyi* Bouet de *Sternotherus derbianus* et *T. le royi* Combes de *Cinixys homeana*.

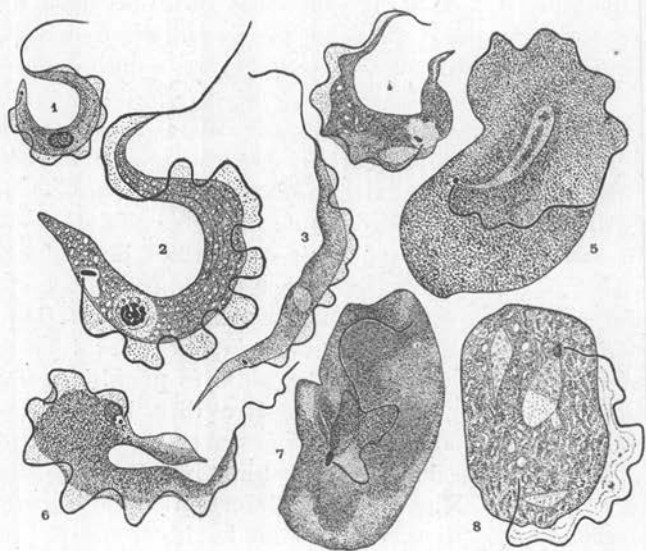


FIG. 5. — Trypanosomes de Chéloniens : 1, *Trypanosoma damoniæ* de *Damonia reevesii*, d'après Laveran et Mesnil (1902) ; 2, *Trypanosoma vittatæ* d'*Emyda vittata*, d'après M. Robertson (1909). — Trypanosomes de Sauriens : 3, Trypanosome d'*Acanthosaura fruhstorferi*, d'après Mathis et Léger (1909) ; 4, *Trypanosoma varani* de *Varanus niloticus*, d'après Wenyon (1908) ; 5, *Trypanosoma boueti* de *Mabuia raddonii*, d'après G. Martin (1907) ; 6, *Trypanosoma martini* de *Mabuia maculilabris*, d'après Bouet (in Laveran et Mesnil, 1912) ; 7, même espèce, d'après Schwetz (1931) ; 8, *Trypanosoma hemidactyli* d'*Hemidactylus* sp., d'après Shortt et Swaminath (1928).

Un certain nombre de trypanosomes ont été décrits chez les sauriens, surtout chez ceux de ces reptiles qui sont facilement accessibles. Ils présentent des aspects, à première vue assez divers. Les uns, comme l'espèce non nommée (3, fig. 5) signalée par Mathis et Léger chez *Acanthosaura fruhstorferi* (Agamidé) rappellent les formes allongées déjà vues chez les anoues ; le plus grand nombre, telles plusieurs espèces décrites chez des geckos (*T. les-*

chenaultii Robertson, *T. platydactyli* Catouillard, etc.), des mabuïas (*T. mabuïæ* Wenyon), des caméléons (*T. chamæleonis* Wenyon) des varans (*T. varani* Wenyon) (4, fig. 5) correspondent à des formes très arquées et larges, à kinétoplaste éloigné de l'extrémité postérieure et situé au voisinage du noyau.

Mais toutes ces formes représentent-elles bien l'aspect adulte réel de l'espèce ? Elles semblent en réalité correspondre plutôt aux sta-

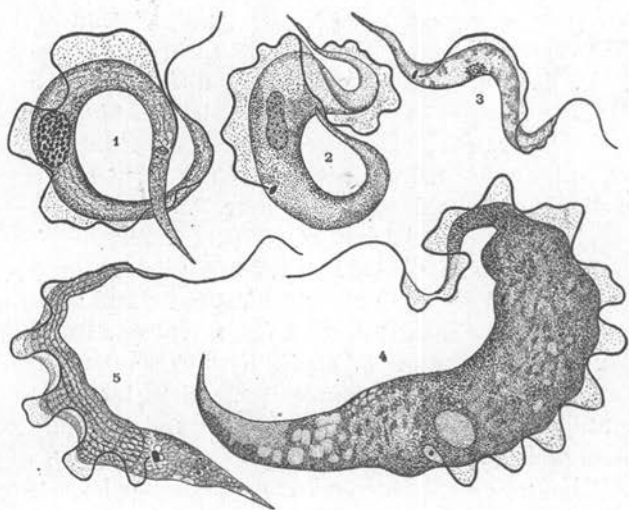


FIG. 6. — Trypanosomes d'Ophidiens : 1, *Trypanosoma vitali* Brumpt d'*Helicops modestus* (Original, d'après une préparation de E. Brumpt) ; 2, *Trypanosoma merremii* de *Radinia merremii*, d'après Arantes et da Fonseca (1931) ; 3, *Trypanosoma erythrolampri* d'*Erythrolamprus æsculapii*, d'après Wenyon (1909) ; 4, *Trypanosoma primeti* de *Tropidonotus piscator*, d'après Mathis et Léger (1909). — Trypanosome de Crocodilien : 5, *Trypanosoma grayi* de *Crocodilus niloticus*, d'après Bruce et al. (1911).

des qui chez *T. rotatorium* précèdent l'aspect globuleux final. Ce dernier aspect s'observe nettement, et en tout point comparable à *T. rotatorium*, chez *T. boueti* Martin de *Mabuia raddonii* (5, fig. 5) et *T. hemidactyli* Mackie, Gupta et Swaminath d'*Hemidactylus* de l'Inde (8, fig. 5). Il se pourrait donc bien que, pour les espèces connues seulement par les formes arquées et trapues, la forme adulte soit dans la règle du type *rotatorium* ; il suffit, pour s'en rendre compte, de confronter les deux figures données l'une par Bouet, l'autre par Schwetz pour *T. martini* Bouet (6 et 7, fig. 5) de *Mabuia maculilabris*. Il y a en tout cas une tendance générale vers le type

rotatorium qui est aussi frappante chez les sauriens que chez les anoures.

Chez les ophidiens, les espèces décrites se ramènent à deux types : l'un allongé et mince, l'autre long et large. Le premier, à membrane ondulante bien développée, rappelle le type pisciaire, mais il présente une déviation nette du kinétoplaste vers l'avant et aussi du noyau en sens contraire. De ce type mince, on peut citer *T. najæ* Wenyon de *Naja nigricollis* vu seulement à frais, le trypanosome de *Bitis arietans* vu et non nommé par Dutton, Todd et Tobey, le curieux *T. erythrolampri* Wenyon d'*Erythrolamprus æsculapii* (3, fig. 6) *T. brazili* Brumpt (1, fig. 6) d'*Helicops modestus* et *T. butantanense* Arantes et F. da Fonseca de *Radinia merremii*. Or, cette dernière espèce permet une remarque importante : Arantes et da Fonseca ont, chez le même hôte, à côté des formes minces et des formes en division qu'ils décrivent comme *T. butantanense*, rencontré des formes larges dont ils font une espèce différente *T. merremii* (2, fig. 6) ; mais, à bien considérer les figures des auteurs, on est amené à se demander si la forme large n'est pas simplement la forme adulte d'une espèce unique ; il semble également que les exemplaires décrits par Wenyon pour *T. erythrolampri* étaient récemment sortis de division. Les formes minces pourraient bien en somme se rapporter uniquement à des stades préadultes et ne sauraient ainsi être utilisées pour caractériser une espèce. L'autre type, qui, ainsi, réaliserait l'aboutissement morphologique de toutes les espèces parasites d'ophidiens, est un trypanosome long et large, parfois même très large avec kinétoplaste très dévié vers l'avant et noyau à son voisinage. Tels sont par exemple *T. clozeli* Bouet de *Tropidonotus ferox* et *T. primeti* Mathis et Léger (4, fig. 6) de *Tropidonotus piscator* et *Hypsirhina chinensis*. Ils rappellent beaucoup le *T. mega* des anoures.

Chez les crocodiliens, on ne connaît que *T. grayi* de *Crocodilus niloticus* ; c'est un grand trypanosome à cytoplasme strié avec kinétoplaste fortement dévié vers l'avant et au voisinage du noyau transversal donc également du type *mega* (5, fig. 6).

Oiseaux. — Les trypanosomes d'oiseaux sont ceux sur lesquels nos connaissances sont certainement les plus incomplètes. Il n'en est pas une seule espèce dont nous connaissions à l'heure actuelle le cycle évolutif certain. Ils ont dans leur ensemble des affinités parfois très fortes avec la forme grande des reptiles et des anoures. Certaines espèces avec cytoplasme dense et strié de myonèmes sont encore d'aspect nettement reptilien ; il est à noter cependant que

la largeur relative du flagellé a diminué et que, si le kinétoplaste est toujours très dévié vers l'avant, le noyau, généralement médian, est assez éloigné de lui. Tels sont, parmi les mieux connus *T. gallinarum* des poules (4, fig. 7), *T. noctuæ* des chevêches (2, 3, fig. 7), *T. hannaï* du pigeon.

Mais un autre type se différencie, caractérisé par des formes moins grandes, plus trapues, avec membrane ondulante moins déliée, cytoplasme moins dense et déviation du kinétoplaste moins marquée vers l'avant. Tels sont *T. catharistæ* de l'urubu, *T. numidæ* de la pintade (5, fig. 7), *T. paddæ* du calfat (1, fig. 7). Certaines

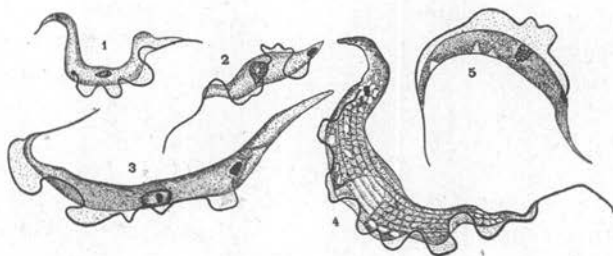


FIG. 7. — Trypanosomes d'Oiseaux : 1, *Trypanosoma paddæ* de *Padda oryzivora*, d'après Thiroux (1905) ; 2, *Trypanosoma noctuæ* d'*Athene noctua* (forme jeune), et 3, forme adulte, d'après Minchin et Woodcock (1911) ; 4, *Trypanosoma gallinarum* de la poule d'après Bruce et al. (1911) ; 5, *Trypanosoma numidæ* de la pintade, d'après Wenyon (1908).

descriptions, comme celles de *T. guyanense*, de *T. tinami*, de *T. calmettei* et d'autres, où cette modification de caractères est bien plus accusée, pourraient bien concerner des formes n'ayant pas encore atteint la pleine maturité. Entre les deux types, la démarcation ne peut être établie de façon absolue. Il est d'ailleurs un fait digne de remarque : chez *T. noctuæ*, qui est l'espèce dont la morphologie est la mieux connue, la grande forme adulte, qui est encore de type reptilien, est précédée de formes trapues et à kinétoplaste peu dévié (« formes d'été » de Minchin et Woodcock) qui ressemblent beaucoup aux formes adultes du deuxième type. Cela nous permet de comprendre la cause de la régression morphologique déjà commencée et qui va s'accroître désormais : tout se passe comme s'il y avait un raccourcissement dans l'évolution morphologique de l'individu, le stade préadulte devenant le dernier et le stade adulte primitif n'étant plus atteint.

Mammifères. — Ces deux types observés chez les oiseaux nous les retrouvons, mais plus marqués différentiellement, chez les mammifères. La grande forme, encore typiquement reptilienne, à membrane ondulante bien plissée, à cytoplasme dense et marqué de myonèmes, à kinétoplaste très dévié vers l'avant et approché du noyau, s'observe chez les antilopes ; tels sont *T. ingens* (1, fig. 8), *T. tragelaphi* (2, fig. 8) ; appartiennent encore à ce type, avec toutefois

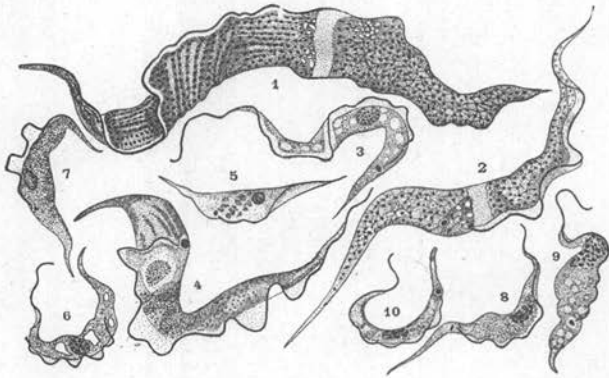


FIG. 8. — Trypanosomes de Mammifères : 1, *Trypanosoma ingens* d'antilope, d'après Bruce et al. (1910) ; *Trypanosoma tragelaphi* d'antilope, d'après Kinghorn et Yorke (1915) ; 3, *Trypanosoma theileri* du bœuf, d'après Lühe (1906) ; 4, Trypanosome de *Cercopithecus leucampyx*, d'après Schwetz (1934) (une erreur d'indication de cette figure, rectifiable par le contexte, s'est glissée dans le texte de Schwetz) ; 5, *Trypanosoma talpæ* de la taupe, d'après Coles (1914) ; 6, *Trypanosoma minasense* de *Hapale penicillatus*, d'après Carini (1909) ; 7, *Trypanosoma heybergi* de *Nycteris hispida*, d'après Rodhain (1923) ; 8-10, *Trypanosoma lewisi* du rat, d'après Wenyon (1926) : 8 et 9, formes observables au moment de la période de division ; 10, forme adulte.

des caractères plus atténués, les grands trypanosomes non pathogènes d'autres ruminants tels *T. theileri* des bovidés (3, fig. 8), *T. melophagium* du mouton, *T. theodori* Hoare de la chèvre ; il n'est pas impossible qu'ils se rencontrent également chez d'autres mammifères : Schwetz (1934), par exemple, a représenté sans le nommer un trypanosome qu'il a observé chez un *Cercopithecus leucampyx* (4, fig. 8) et qui, par ses dimensions et la position du kinétoplaste et du noyau, s'apparente nettement à *T. theileri*.

Le type trapu se retrouve également, mais avec une réduction nette de la taille ; il est assez largement distribué. Peuvent lui être

rattachés : chez les édentés, *T. legeri* de *Tamandua tridactyla* ; chez les carnivores, *T. pestanaï* du blaireau ; chez les insectivores, *T. talpæ*, des taupes (5, fig. 8) ; chez les cheiroptères, *T. megadermæ* de *Lavinia frons*, *T. morinorum* d'*Hipposiderus tridens*, *T. heybergi* de *Nycteris hispida* (7, fig. 8) ; enfin, chez les primates, *T. minasense* d'*Hapale penicillatus* et *H. jacchus* (6, fig. 8).

Un troisième type enfin peut encore être distingué chez les mammifères ; c'est celui qui est bien caractérisé chez *T. lewisi* des rats (8-10, fig. 8). De nombreuses espèces à morphologie très semblable sont connues chez beaucoup d'autres rongeurs et aussi chez des insectivores (par ex. *T. crociduræ*, *T. soricis*), des cheiroptères (par exemple *T. vespertilionis* et plusieurs autres espèces voisines), des prosimiens (*T. pterodictici* Reichenow) et des primates (*T. devei* de *Midas midas* ; *T. primatum* des gorilles et chimpanzés). Enfin une espèce est à rattacher à ce groupe avec une situation à part, c'est *T. cruzi*, pathogène pour de nombreux mammifères, y compris l'homme, et dont l'hôte primitif n'est pas actuellement discernable ; peut-être s'agit-il de tatous qui constituent encore le principal réservoir de virus.

Dans les aspects les plus typiques de ce groupe, le kinétoplaste est gros, transversal, situé en avant de l'extrémité postérieure qui s'effile en pointe plus ou moins aiguë ; le noyau montre une déviation nette vers l'avant. Ce type morphologique dérive manifestement du précédent : certaines espèces présentent encore une déviation notable du kinétoplaste vers l'avant et d'ailleurs, chez *T. lewisi* même, on rencontre des formes à extrémité postérieure très allongée (8, fig. 8), réalisant l'aspect que Lingard avait nommé *T. longocaudense* ; d'autre part, les individus larges qui apparaissent dans le sang au moment de la multiplication de *T. lewisi* rappellent aussi le deuxième type des trypanosomes de mammifères. L'évolution vers la forme adulte se ferait dans ce cas par l'amincissement du corps et la déviation en avant du noyau ou plutôt l'étirement de la moitié du corps postérieure à celui-ci. Les affinités sont encore attestées par les espèces qui réalisent des formes de transition entre les deux types et pour lesquelles il est difficile de décider le rattachement à l'un plutôt qu'à l'autre.

Ce dernier type dans le genre *Trypanosoma* compte beaucoup d'espèces parasites de rongeurs et semble donc s'être particulièrement épanoui dans cet ordre. Mais il est bon de ne pas perdre de vue que les rongeurs sont très nombreux en espèces et sont, pour la recherche des trypanosomes, facilement accessibles et que, par

contre, il y a des ordres entiers de mammifères sur les trypanosomes desquels nos connaissances sont très fragmentaires ou nulles.

*
**

Si maintenant nous reprenons dans son ensemble le genre *Trypanosoma* nous voyons que l'on peut y distinguer non pas des sous-genres tranchés mais un certain nombre de types morphologiques entre lesquels des transitions existent.

1. Le premier et certainement le plus ancien est réalisé par un trypanosome grand, mince et allongé, à membrane ondulante bien développée, à kinétoplaste situé à une certaine distance de l'extrémité postérieure. Ce type, bien défini en *T. rajæ*, est celui des *poissons*, chez qui il peut présenter une variation secondaire en importance : le kinétoplaste se rapprochant de l'extrémité postérieure pour devenir subterminal ou même terminal. Il se prolonge chez les *urodèles* avec une tendance à l'élargissement et chez les *chéloniens* avec élargissement et déplacement du noyau vers l'arrière. Des formes de ce type ont encore été vues chez des ophidiens, mais la question se pose de savoir si elles ne se rapportent pas à des stades encore jeunes des espèces du type suivant.

2. Le second type succède au premier ; il en dérive par l'augmentation du déplacement en avant du kinétoplaste, déplacement en arrière du noyau et enfin élargissement. Il apparaît chez les *anoures* et les *reptiles*, où il est représenté par de belles et grandes formes, dont *T. mega* est une des plus caractéristiques. Il se prolonge chez les *oiseaux* et chez les *mammifères* ; chez ces derniers, il aboutit aux grands trypanosomes de ruminants et à des formes de moins grande taille, dont certaines rencontrées chez des primates.

3. Un troisième type, dont *T. rotatorium* peut être pris pour chef de file, est dérivé du premier par une exagération de l'élargissement aboutissant, après une série de formes trapues, à des individus globuleux n'ayant à première vue que bien peu de rapports avec les trypanosomes. Ce type, qui s'est épanoui chez les *anoures* et les *sauriens*, représente un véritable cul-de-sac dans l'évolution du genre.

4. Le quatrième type apparaît chez les *oiseaux* ; il dérive manifestement du second dont les formes jeunes ont avec lui de grandes ressemblances : il se prolonge, mais avec une forte réduction de taille, chez les *mammifères*, des édentés aux primates. Il est trapu, large, à noyau médian et kinétoplaste assez éloigné de l'extrémité postérieure.

5. Le cinquième type ne se rencontre que chez les mammifères. Il est représenté par *T. lewisi* ; il dérive du précédent par amincissement, le kinétoplaste est moins dévié vers l'avant et le noyau a tendance vers la position antérieure. Il est répandu chez les insectivores, les chéiroptères et surtout les rongeurs, mais s'observe également chez les primates. Une espèce de ce type, *T. cruzi*, est pathogène.

Ainsi donc, le genre *Trypanosoma*, primitivement monotone, a brusquement diversifié sa morphologie chez les amphibiens et les reptiles, puis une régression continue s'est faite ensuite. Il est curieux de constater qu'ainsi, dans son ensemble, l'évolution du parasite se calque sur celle de ses hôtes et l'on est amené à formuler l'hypothèse, à jamais impossible à vérifier, que ce fut à la période secondaire que le genre *Trypanosoma* eut son plus bel épanouissement.

Comment s'est faite cette évolution régressive ? Les phases successives par lesquelles passe le trypanosome chez son hôte vertébré permettent de le saisir : chez les poissons, les flagellés sortis de division ne font guère qu'accroître leur taille sans changer de forme, pendant une vie qui paraît assez longue ; chez les amphibiens, le cycle évolutif de *T. rotatorium* nous montre une longévité relativement considérable des trypanosomes dont l'existence, commencée chez le têtard, se poursuit encore longtemps après chez la grenouille adulte. Il doit en être de même chez les reptiles. Certes, cette longévité du trypanosome ne détermine pas le nombre d'aspects si divers qu'il peut prendre, mais du moins elle les permet. C'est la diminution de cette longévité qui a ensuite pour conséquence, non seulement la diminution de taille qui s'observe par la suite, mais encore la simplification de la morphologie, les stades les plus complexes, qui sont aussi les plus tardifs, n'étant plus atteints : ainsi notre quatrième type, que nous voyons déjà chez les oiseaux et ensuite chez les mammifères n'est, devenu stade adulte, que le stade préadulte du second type.

Ce raccourcissement de la durée individuelle, dont on peut évaluer l'intensité en comparant ce qu'elle est chez *T. lewisi* et chez *T. rotatorium*, est le vrai facteur de l'évolution régressive générale dans la morphologie des trypanosomes ; nous le retrouverons, et avec un effet encore plus marqué, en étudiant le groupe des « trypanosomes pathogènes de mammifères ».

Les « Trypanosomes pathogènes de Mammifères »

Ce qui caractérise en réalité ce groupe, ce n'est pas seulement la pathogénicité. Celle-ci constitue en effet un phénomène que l'on voit apparaître occasionnellement chez diverses espèces habituellement non pathogènes et qui existe normalement chez *T. cruzi* que, nous l'avons vu, tous les autres caractères permettent de ranger dans le groupe *lewisi*. Aussi intéressantes, plus peut-être, sont d'autres propriétés biologiques concomitantes : 1° la division du trypanosome se fait de façon continue pendant toute l'infestation de l'hôte et non, comme chez les trypanosomes que nous avons vus précédemment, en une période préliminaire bien tranchée ; 2° le trypanosome est capable d'infecter des hôtes spécifiquement éloignés les uns des autres au lieu de ne pouvoir se développer que chez une seule espèce ou un groupe extrêmement restreint d'espèces très voisines ; il y a disparition de la spécificité parasitaire ; 3° ou bien il n'y a plus d'évolution chez un hôte invertébré, ou bien, quand il y en a une (chez une glossine), elle ne se fait pas suivant le type intestinal avec transmission contaminative, qui est, somme toute, le véritable mode normal d'évolution des trypanosomes. C'est à ces trois titres, plus encore qu'à celui de la pathogénicité, que le groupe peut être considéré comme véritablement aberrant.

Sur sa genèse, des indications peuvent être fournies par le cas des trypanosomes occasionnellement pathogènes. On connaît cette éventualité chez plusieurs espèces parasites d'amphibiens : *T. inopinatum*, *T. leptodactyli*, *T. parroti* (E. Brumpt), chez *T. paddæ*, des oiseaux (Thiroux, Anschütz) ; enfin, chez les mammifères (outre *T. cruzi*), *T. lewisi* lui-même s'est montré parfois pourvu de pathogénicité, et ce fait a donné lieu à un certain nombre d'études dont les résultats valent d'être rappelés. On a vu chez *T. lewisi* cette pathogénicité exister spontanément dans la nature (Jürgens ; Francis ; Mac Neal et Novy ; Terry ; Gwelessiany ; Slatineanu, Balmus et Balmus) ou apparaître brusquement dans une souche jusqu'alors inoffensive (Brown) ; on a pu la produire expérimentalement à partir de souches non pathogènes : Roudsky, par de rapides passages en série chez le rat ; Wendelstadt et Fellmer, par passage préliminaire sur des animaux à sang froid. Malgré ces expériences, d'ailleurs peu nombreuses, les causes déterminant l'apparition du pouvoir pathogène restent encore extrêmement obscures. Mais ce qui est intéressant à constater, c'est qu'avec lui, qu'il soit spontané ou provoqué, sont apparus d'autres caractères biologiques. Le premier

est la prolongation du temps de division du trypanosome : normalement, chez le rat blanc inoculé avec du sang infectieux, les formes de multiplication ont disparu du sang au 8^e ou 9^e jour ; avec un *T. lewisi* pathogène, Jürgens a vu chez un rat, mort au 25^e jour de son infection, des formes encore en division. Brown, avec une souche très virulente, a vu la multiplication jusqu'à la mort des rats. Slatineanu et collaborateurs ont fait des constatations analogues. Le second est un fléchissement net de la spécificité parasitaire, d'ordinaire si étroite, de *T. lewisi* : la souche « renforcée » de Roudsky s'est montrée pathogène, non seulement pour le rat, mais encore pour la souris, et capable en outre d'infecter mulots, campagnols, cobayes et lapins. De même, le *T. paddæ* pathogène peut donner des infections mortelles, non seulement au padda, mais encore au serin vert, au serin des Canaries, et de plus légères à trois autres espèces d'oiseaux. En même temps que la pathogénicité apparaissent ainsi deux des caractères notés plus haut. Il y a donc entre ces caractères, à première vue différents, une liaison évidente mais dont on ne peut actuellement discerner la nature ; il suffit toutefois d'en constater l'indubitable existence : quand un trypanosome habituellement inoffensif tend vers la pathogénicité, il présente aussi une tendance vers les autres caractères des trypanosomes habituellement pathogènes. A vrai dire, il n'y a avec *T. lewisi* qu'une faible étape réalisée dans ce sens, car le pouvoir pathogène, quand il apparaît dans cette espèce, est capricieux et fugace : s'il y a, dans l'ensemble, prolongation du stade de division, il y a néanmoins encore un nombre très important d'individus qui perdent le pouvoir de multiplication pour prendre la forme adulte ; le phénomène n'est ainsi que partiel. Le cas de *T. cruzi* représente une étape plus avancée, mais pas beaucoup plus ; si la multiplication peut durer pendant un temps pratiquement illimité, cela ne joue pas pour tous les individus et il y a encore apparition dans le sang de formes adultes.

Cela permet toutefois de comprendre ce qui s'est passé à l'origine des espèces pathogènes ; que le phénomène s'étende définitivement à l'ensemble de la lignée et nous aurons une disparition totale de la forme adulte, cette forme qui biologiquement est incapable de multiplication sans changement d'hôte et qui, par sa durée plus longue, permet la morphologie la plus complète et la plus caractéristique ; il n'y a plus alors que des formes juvéniles douées d'un pouvoir indéfini de division et morphologiquement plus simples. Ici encore joue donc pour la différenciation des espèces le raccourcissement de la vie individuelle qui a été, comme nous l'avons vu plus haut, le grand facteur d'évolution dans le genre.

Ainsi l'apparition des espèces qui nous intéressent maintenant est due en dernière analyse à l'augmentation définitive du pouvoir de multiplication du trypanosome ; c'est de ce phénomène que dérivent les caractères nouveaux qu'il présente, y compris probablement le pouvoir pathogène, et on ne peut se défendre de faire à ce sujet un rapprochement avec la cellule cancéreuse qui, elle aussi, acquiert la pathogénicité avec sa possibilité de multiplication indéfinie.

Au point de vue morphologique, les « Trypanosomes pathogènes de Mammifères » ne forment pas un groupement homogène. On peut distinguer parmi les espèces trois catégories différentes : une première, monomorphe, où tous les individus sont du type « long », c'est-à-dire pourvus d'un flagelle libre. Elle est constituée par *Trypanosoma vivax*, au sens large, c'est-à-dire englobant *T. uniforme* (considéré, suivant les opinions, soit comme espèce très voisine, soit comme variété, soit comme race).

Une seconde, également monomorphe, mais où tous les individus sont de type « court », c'est-à-dire dépourvus de flagelles libres ; elle est constituée par *T. congolense* au sens large (comprenant *T. simiæ*).

Une troisième, polymorphe, ou, plus précisément, dimorphe, rassemblant des espèces où l'on rencontre à la fois, dans une proportion d'ailleurs très variable, des individus « longs » et des individus « courts » ; elle comprend *T. brucei*, au sens large (englobant *T. gambiense* et *T. rhodsiense*) ; *T. evansi* (avec de nombreuses variétés parfois décrites comme espèces) et *T. equiperdum*.

T. vivax est bien reconnaissable à frais à ses mouvements rapides ; après coloration, à son extrémité postérieure obtuse, son gros kinétoplaste terminal ou subterminal, plus rarement marginal, toujours présent. Ce trypanosome évolue cycliquement chez les glossines, mais il peut aisément se passer de ces insectes. On le rencontre en effet en abondance dans des régions où les glossines n'existent pas, par exemple au Rwanda, dans l'île Maurice et en Amérique (Guyane française, Martinique, Guadeloupe, Venezuela, Surinam, Panama), et il est fort probable que dans ce continent sa distribution est plus large encore ; il n'est pas impossible qu'il existe en Asie, encore qu'il n'y ait jamais été signalé. L'évolution cyclique chez la glossine se fait entièrement dans la trompe ; en l'absence de glossines, la transmission paraît assurée par des diptères piqueurs, surtout des tabanides ; on admet qu'il s'agit d'une transmission directe, mais, en fait, nous ignorons si le taon ne permet pas une évolution cyclique analogue à celle qui se passe chez la glossine ; le

fait n'est pas facile à vérifier étant donné la difficulté de conserver les tabanides en captivité ; il serait intéressant également de voir comment se comportent, vis-à-vis des glossines, les souches américaines. Celles-ci sont généralement considérées comme provenant de l'acclimatement en Amérique d'un trypanosome africain ; le fait est probable, mais quant à l'époque d'importation du parasite, elle est impossible à préciser ; elle paraît en tout cas ancienne.

Trypanosoma vivax peut être envisagé comme dérivant d'un trypanosome d'un ongulé de l'ancien monde ; le gros kinétoplaste sphérique se rencontre dans nombre d'espèces ; quant à sa situation terminale dans une extrémité postérieure obtuse, c'est un caractère fréquent des formes jeunes. Devenu spontanément pathogène, le trypanosome a pu prendre pied chez de nombreuses espèces de ruminants, étant disséminé mécaniquement par les insectes piqueurs. Il a perdu ainsi le contact avec son vecteur primitif, chez lequel vraisemblablement il évoluait cycliquement suivant le type intestinal avec transmission contaminative. Une nouvelle adaptation s'est faite alors vis-à-vis des diptères piqueurs ; adaptation qui a été très poussée chez la glossine, dans le milieu salivaire de laquelle s'effectue assez facilement (50 p. 100 environ des repas infectants) une évolution cyclique sans migration.

Trypanosoma congolense est caractérisé à frais par sa forme trapue et son agitation sur place ; après coloration par sa taille relativement petite, son kinétoplaste bien développé (quoique nettement plus petit que celui de *T. vivax*), toujours présent, subterminal, presque toujours placé marginalement. Il évolue chez la glossine d'abord par multiplication intestinale, puis par infection ascendante du proventricule et enfin de la trompe. Il paraît être étroitement, mais pas entièrement, lié à la glossine. Il n'a été en effet signalé, en dehors de la distribution de ces insectes, qu'à deux endroits : une seule fois dans le centre de l'Inde, ce qui ne paraît pas avoir été confirmé par la suite, et à Zanzibar, où, par contre, il s'est acclimaté, en provenance de l'Afrique continentale. Son origine pourrait être trouvée parmi les trypanosomes du type trapu (2^e type) des mammifères, dont certains (par exemple *T. heybergi*) n'ont pas de flagelle libre ; chez nombre d'entre eux, également, existe la disposition marginale du kinétoplaste. On conçoit l'apparition de la pathogénicité chez un tel trypanosome, probablement aussi parasite d'un ongulé, et son adaptation secondaire à l'évolution cyclique chez la glossine, adaptation encore incomplète car la proportion des insectes chez qui le cycle s'effectue entièrement est faible.

Le troisième groupe comprend trois espèces (au sens large du mot) : *T. brucei*, *T. evansi*, *T. equiperdum*. Des trois, c'est certainement cette dernière dont la morphologie a été le moins étudiée ; mais pour ce qu'on en sait actuellement, on peut dire qu'elle est identique, à de très légères différences de taille près, à celle de *T. evansi* ; or, entre celle-ci et *T. brucei*, il n'y a que des différences de degré. Ces trois espèces sont dimorphes, présentant à la fois des formes « courtes » et des formes « longues ». J'ai déjà signalé (1933), chez *T. equiperdum*, l'existence des formes « courtes » ; elles y sont très rares, mais d'une fréquence analogue à celle que l'on observe chez *T. evansi* et dans les souches de *T. brucei* vieilles en laboratoire. Quant au dimorphisme de *T. evansi* sur lequel j'avais en même temps attiré l'attention, il ne fait pas de doute, et mes observations à ce sujet (1) ont été confirmées depuis par Hoare (1940), Joyeux et Sautet (1941). Ce dimorphisme est généralement faible, mais peut parfois, comme l'a signalé Hoare, atteindre un degré comparable à celui habituel chez *T. brucei* ou *T. rhodesiense*, comportant même l'apparition de formes postéro-nucléaires.

Les trypanosomes de ce groupe, à frais, présentent des mouvements sur place ; après coloration, ils montrent, en proportion très variable, les deux types longs et courts ; le kinétoplaste, jamais très volumineux, est de taille très irrégulière ; il est même totalement absent dans un pourcentage oscillant de 0,4 à 100 des individus. Dimorphisme et labilité spontanée du kinétoplaste sont donc leurs deux caractéristiques morphologiques principales qui les écartent de toutes les autres espèces.

A un groupe aussi homogène, on est forcément amené à attribuer une origine commune. On peut en effet envisager une dérivation à partir d'un trypanosome de grand mammifère, probablement un ongulé, devenu pathogène et s'étant adapté par le fait des circonstances écologiques à des modes de transmission divers. Une spécialisation parasitaire de ce trypanosome originel, chez les équidés, grâce à la production prédilective chez ceux-ci d'œdèmes génitaux, a déterminé la transmission directe au cours du coït qui caractérise actuellement l'épidémiologie de *T. equiperdum*. D'autre part, une race ayant plus de propension à la généralisation sanguine a vu sa

(1) Aux auteurs dont je rappelais les observations antérieures en ce qui concerne la forme « courte » chez *T. evansi*, il convient d'ajouter W. B. Fry : *Animal Trypanosomiasis in the Anglo-egyptian Sudan, 4th Rept Wellc. Res. Lab.*, London 1911, p. 41, qui écrit, il est vrai, dans son texte (p. 52) : « Flagellum free in all forms found », mais auparavant (p. 43) : « it is rarely dimorphic », et enfin donne dans sa planche I (due à Lady Bruce), en 3a, une forme courte avec la légende : very rare « short » form.

pérennité assurée par les diptères piqueurs et est devenue l'actuel *T. evansi*. Enfin, d'une adaptation à la glossine est dérivé *T. brucei*.

Les rapports entre *T. evansi* et *T. brucei* valent d'être vus de plus près. La parenté étroite entre ces deux espèces ne fait guère de doute pour personne et depuis longtemps, mais elle peut être envisagée de diverses façons. Hoare, dès 1925, voyait en *T. evansi* le précurseur de *T. brucei*, et j'avais, indépendamment, proposé la même hypothèse en 1927. Mais récemment (1940), Hoare est revenu sur son opinion précédente et a soutenu la thèse inverse : *T. evansi* est un *T. brucei* qui, ayant rompu le contact avec les glossines et perdu ainsi son évolution cyclique, a diminué son dimorphisme ; cet auteur invoque à l'appui de sa thèse le fait que sur la limite de distribution des glossines, il y a de nombreux points de contact actuels entre *T. evansi* et *T. brucei*, et que, soumis en laboratoire à une transmission directe, *T. brucei* perd beaucoup de l'intensité de son dimorphisme et devient inapte à évoluer chez la glossine.

En fait, on pourrait envisager entre les deux espèces des rapports non pas de filiation, mais de collatéralité, toutes deux dérivant d'une souche unique ; mais la dérivation de *T. brucei* à partir de *T. evansi* me paraît beaucoup plus vraisemblable que la dérivation inverse. Notons en effet que le contact actuel entre les deux espèces, qui est de façon non douteuse très large, joue dans les deux sens et favorise aussi bien l'introduction de *T. evansi* dans les zones à glossines. La tendance au monomorphisme de *T. brucei* chez les petits animaux de laboratoire est un phénomène curieux, mais purement artificiel, étant donné qu'on sort ainsi le trypanosome complètement de ses hôtes vertébrés habituels ; on peut aussi bien d'ailleurs l'interpréter comme une réminiscence atavique survenant lorsque disparaît l'influence de la glossine. Dans les mêmes conditions, *T. brucei* perd aussi son aptitude à évoluer chez la glossine, mais au bout d'un temps qui est extrêmement variable ; il y a d'ailleurs des souches d'isolement très récent qui se montrent d'emblée incapables d'évoluer cycliquement. La facilité avec laquelle un trypanosome peut infecter la glossine, à en juger par les nombreux travaux qui ont depuis quelques années été consacrés à cette question par plusieurs auteurs, et en premier lieu H.-L. Duke, paraît dépendre d'un grand nombre de facteurs liés les uns à la glossine (repas préliminaires par exemple), les autres au trypanosome (nature du dernier hôte vertébré, entre autres) et dont nous n'entrevoions encore qu'une faible partie. La signification qui s'en dégage, toutefois, c'est que la transmissibilité se tient en général à des chiffres modestes, ridicules par rapport à ce que l'on observe chez des trypanoso-

mes comme, par exemple, *T. melophagium* ou *T. cruzi* où l'infestation du vecteur est la plus sûre détection de celle du vertébré. Il en ressort que l'adaptation de *T. brucei* à la glossine est encore médiocre, incomplète et instable.

Actuellement, *T. evansi* a une distribution géographique considérable, beaucoup plus vaste que celle, bien délimitée, de *T. brucei*. Il est possible, certes, que la distribution des glossines ait été bien plus large qu'actuellement (nous n'avons que bien peu de documents paléontologiques à cet égard) et leur régression eût permis à *T. brucei*, préexistant comme espèce « parfaite » si l'on peut dire, c'est-à-dire pourvue d'une évolution cyclique, de devenir sur place *T. evansi*, espèce « imparfaite » à transmission directe ; mais, de nos jours en tout cas, nous ne voyons rien de pareil, et *T. brucei* ne s'acclimate pas en dehors des glossines : à Zanzibar et à Maurice, où *T. congolense* et *T. vivax* ont été importés, il est absent, et si, dans cette dernière île, l'on rencontre *T. evansi*, on en connaît bien l'origine indienne, provenant de ce vaste foyer asiatique qui est certainement extrêmement ancien ; en outre, *T. gambiense*, qui n'est somme toute qu'une sous-espèce adaptée à l'homme de la grande espèce collective, *T. brucei*, n'a pas pris pied en Amérique où cependant il a été continuellement importé pendant des siècles, et où *T. vivax* s'est largement acclimaté. Il est vrai, d'autre part, que *T. evansi* n'évolue pas chez la glossine (Duke, Künert et Krause, Hoare), mais ce fait ne saurait être invoqué contre une filiation *evansi-brucei* : l'adaptation à la glossine a dû être longue et difficile à en juger par le fait qu'elle est encore si peu stable et on ne saurait raisonnablement la réaliser en une seule expérience. Tout cela tend seulement à indiquer que les deux espèces sont maintenant biologiquement bien tranchées.

Je crois en définitive qu'on peut penser que *T. evansi* est bien l'ancêtre de *T. brucei*. Il s'est adapté à la glossine suffisamment pour pouvoir dans une proportion restreinte effectuer chez cet insecte un cycle évolutif complet ; cette adaptation secondaire (tertiaire même serait plus exact) a favorisé et exalté le dimorphisme qui existait jusqu'alors à un faible degré, et ce dimorphisme diminue quand les conditions d'évolution qui l'entretiennent viennent à disparaître (transmission directe en série au laboratoire). L'irrégularité et la labilité de la transmissibilité de *T. brucei* traduisent tout ce que l'adaptation à la glossine a encore d'incomplet. Une telle hypothèse me paraît plus d'accord avec la logique des faits que l'hypothèse inverse.

Le fait que dans nos trois groupes différents de « trypanosomes

pathogènes de mammifères », nous rencontrons comme hôte intermédiaire la glossine, n'a qu'une valeur de coïncidence qu'on ne saurait utiliser dans une classification naturelle. Il peut en effet s'expliquer simplement ; il s'agit dans tous les cas de trypanosomes de grands mammifères vivant de façon grégaire, en troupeaux ou en hardes, escortés par des essaims d'insectes piqueurs. Toutes les conditions sont ainsi facilement et constamment réalisées pour le « repas interrompu » qui permet à la trompe de l'insecte d'agir mécaniquement à la façon d'une aiguille ; mais il n'y a pas sans doute qu'une action aussi simple ; parmi les nombreuses espèces de diptères qui assaillent ces animaux, les tabanidés semblent jouer un rôle particulièrement prépondérant ; cela a été très nettement observé pour *T. vivax* à l'île Maurice (Adams) et est singulièrement en faveur d'une adaptation au moins partielle du trypanosome au taon. Il en est de même pour *T. evansi* et il est à noter que E. et E. Sergent (1905) obtinrent avec *T. berberum* (= *T. evansi*) et *Tabanus nemoralis* des infections expérimentales avec 22 heures d'intervalle entre les deux piqûres, ce qui est trop peu pour parler d'évolution, mais incontestablement beaucoup pour une transmission simplement mécanique, et suppose au moins une conservation du trypanosome dans le milieu salivaire de l'insecte, c'est-à-dire un début d'adaptation. Aussi bien, Wenyon écrivait en 1926, au sujet de la transmission mécanique de *T. evansi* : « It would seem very probable, however that this is not the whole of the story, and that further research will reveal some form of development in the fly leading to a permanent infection similar to that which occurs in various species of *Glossina* in Africa ». La glossine avec sa trompe plus longue et son liquide salivaire plus abondant offre un milieu plus favorable encore et on conçoit que l'adaptation puisse, là, être poussée plus loin. Celle de *T. vivax* a dû sans doute être rapide ; celle de *T. congolense*, et surtout de *T. brucei*, bien plus difficile, mais dans leur cas aussi, après l'infection intestinale, le retour à la salive est nécessaire pour l'apparition des formes métacycliques. Pour les trois espèces donc, le milieu salivaire a une importance capitale sur laquelle a insisté Roubaud. Ainsi se sont réalisés, par convergence, chez la glossine, insecte étroitement lié pour sa nourriture aux grands mammifères porteurs naturels des trois groupes de « trypanosomes pathogènes », les trois types classiques d'évolution en « anterior station » ; ceux-ci sont peut-être moins tranchés d'ailleurs qu'il n'est généralement admis, et Roubaud (1935), appuyé plus tard par Schilling (1936), a insisté sur les modalités atypiques que l'on peut observer parmi eux, anomalies qui sont encore en faveur d'un caractère récent d'adaptation à la glossine.

BIBLIOGRAPHIE

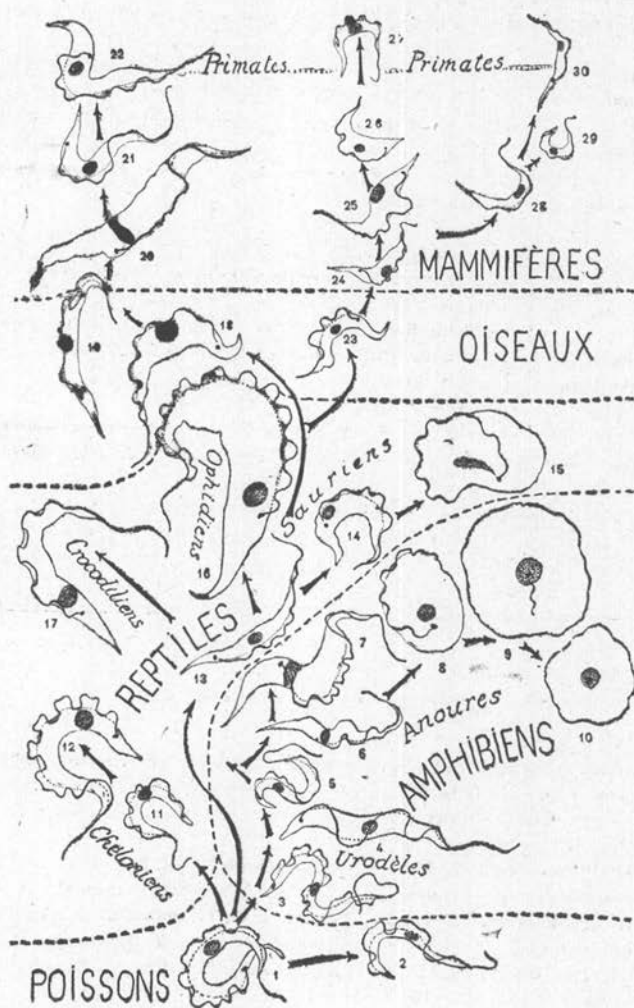
(Pour les travaux antérieurs à 1926, consulter : LAVERAN et MESNIL, *Trypanosomes et Trypanosomiasés*, Paris, 1912, et WENYON, *Protozoology*, Londres, 1926).

- ARANTES (J.-B.) et DA FONSECA (F.). — Pesquisas sobre Trypanosomas. *Mem. do Inst. Butantan*, VI, 1931, p. 215.
- BRUMPT (E.). — Un nouveau trypanosome, *T. neuve-lemairei*, n. sp. de la grenouille verte (*Rana esculenta*). *Ann. de Parasitol.*, VI, 1928, p. 18.
- Un nouveau trypanosome pathogène des vertébrés à sang froid, *Trypanosoma parroti* du *Discoglossus pictus*. *C.R. Acad. Sc.*, CLXXXVI, 1928, p. 1160.
- *Précis de Parasitologie*, 5^e éd., Paris, 1936.
- DIAS (E.). — *Trypanosoma cruzi* ou *Schizotrypanum cruzi*? *Mem. Inst. Osw. Cruz*, XXIX, 1934, p. 203.
- Revisão geral dos hemoflagelados de Cheiropteros. Estudio experimental do *Schizotrypanum* de *Phyllostomus hastatus*: identidade com *Schizotrypanum cruzi*. O grupo *vespertilionis*. IX^a Reunion Soc. argent. de Patol. reg. del Norte, Buenos-Aires, 1936, I, p. 10.
- GWELESSIANY (J.). — Recherches sur le passage de *Trypanosoma lewisi* à travers les muqueuses et sur son rôle pathogène. *C.R. Soc. Biol.*, CI, 1929, p. 281.
- HOARE (C.-A.). — Studies on *Trypanosoma grayi*. III, Life-cycle in the Tse-tse-Fly and in the Crocodile. *Parasitology*, XXIII, 1931, p. 449.

LEGENDE DE LA PLANCHE VIII

Evolution de la forme adulte des trypanosomes en fonction de l'hôte vertébré. (Les flèches, bien entendu, n'ont pas de signification phylogénique mais matérialisent les affinités morphologiques; tous les trypanosomes sont au même grossissement).

- 1, *T. rajæ* (Elasmobr.); 2, *T. carassii* (Cyprinidé); 3, *T. diemyctyli* (Urodèle); 4, *T. cryptobranchi* (Urodèle); 5, *T. nelspruitense* (Anoure); 6, *T. karyozekton* (Anoure); 7, *T. mega* (Anoure); 8, *T. rotatorium* (Anoure); 9, *T. chattoni* (Anoure); 10, *T. arcei* (Anoure); 11, *T. damoniæ* (Chélonien); 12, *T. vittatæ* (Chélonien); 13, trypan. d'*Acanthosaura fruhstorferi* (Saurien); 14, *T. varani* (Saurien); 15, *T. boueti* (Saurien); 16, *T. primeti* (Ophidien); 17, *T. grayi* (Crocodilien); 18, *T. gallinarum* (Oiseau); 19, *T. noctuæ* (Oiseau); 20, *T. ingens* (Artiodactyle); 21, *T. theileri* (Artiodactyle); 22, trypan. de *Cercopithecus leucampyx* (Primate); 23, *T. paddæ* (Oiseau); 24, *T. legeri* (Edenté); 25, *T. pestanai* (Carnivore); 26, *T. heybergi* (Chéiroptère); 27, *T. minasense* (Primate); 28, *T. lewisi* (Rongeur); 29, *T. cruzi* (hôte primitif inconnu); 30, *T. primatum* (Primate).



- HOARE (C.-A.). — The transmission of Chagas' disease. A critical review. *Trop. Dis. Bull.*, XXXI, 1934, p. 757.
- Morphological and taxonomic studies on mammalian trypanosomes. I. The method of reproduction in its bearing upon classification, with special reference to the *lewisi* group. *Parasitology*, XXVIII, 1936, p. 98.
- II. *Trypanosoma simia* and acute porcine trypanosomiasis in tropical Africa. *Trans. R. Soc. Trop. Med. and Hyg.*, XXIX, 1936, p. 619.
- et BENNETT (S. C. J.). — III. Spontaneous occurrence of strains of *Trypanosoma evansi* devoid of the kinetonucleus. *Parasitology*, XXIX, 1937, p. 43.
- et BROWN (J. C.). — IV. Biometrical study of the relationship between *Trypanosoma uniforme* and *T. vivax*. *Trans. R. Soc. trop. Med. and Hyg.*, XXXI, 1938, p. 517.
- V. The diagnostic value of the kinetoplast. *Trans. R. Soc. trop. Med. and Hyg.*, XXXII, 1938, p. 333.
- et BENNETT (S. C. J.). — VI. Further observations on the absence of the kinetoplast in *Trypanosoma evansi*. *Parasitology*, XXX, 1938, p. 529.
- Studies on the behaviour of *Trypanosoma evansi* in tse-tse flies with special reference to its philogeny. *Parasitology*, XXXII, 1940, p. 105.
- HOARE (C.-A.) et COUTELEN (F.). — Essai de classification des trypanosomes des mammifères et de l'homme basée sur leurs caractères morphologiques et biologiques. *Ann. de Parasitol.*, XI, 1933, p. 196.
- JACONO (I.). — Osservazioni sul tripanosomi e proposta di una nuova classificazione. *Ann. di Med. nav. e col.*, I, 1935.
- A further contribution to the proposal of a new classification of trypanosomes. *Jl. of trop. Med. and Hyg.*, XLI, 1938, p. 53.
- JOYEUX (Ch.) et SAUTET (J.). — Sur quelques détails morphologiques d'une souche syrienne de *Trypanosoma evansi* (Steel, 1885). *Arch. Inst. Pasteur d'Algérie*, XIX, 1941, p. 222.
- LAVIER (G.). — Etude morphologique des souches isolées au Laboratoire d'Entebbé par la Commission internationale de la Maladie du Sommeil. *Rapport final de la Commission de la Société des Nations pour l'étude de la trypanosomiase humaine*, Genève, 1927, doc. C.H. 629, p. 126.
- Sur le polymorphisme réel de certains trypanosomes réputés monomorphes. *Ann. de Parasitol.*, XI, 1933, p. 280.
- L'évolution de la morphologie par rapport à l'hôte dans le genre *Trypanosoma*. *C.R. Ac. des Sc.*, CCXV, 1942, p. 39.
- MAZZA (S.), GONZALEZ (C.) et FRANKE (J.). — Tripanosomas observados en ranas (*Leptodactylus ocellatus* L.) del país. *III^a Reunion Soc. argent. de Pat. reg. del Norte*, Buenos-Aires, 1927, p. 278.
- ROUBAUD (E.). — Les modalités atypiques de l'infection trypanosomienne cyclique chez les glossines. *Ann. Inst. Pasteur*, LV, 1935, p. 340.
- ROUDABUSH (R.-L.) et COATNEY (G.-R.). — On some blood Protozoa of Reptiles and Amphibians. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, LVI, 1937, p. 291.
- SCHILLING (C.). — Au sujet des modes divers de l'évolution trypanosomienne chez les glossines. *Bull. Soc. Path. exot.*, XXIX, 1936, p. 817.
- SCHWETZ (J.). — Sur quelques hématozoaires des lézards de Stanleyville et du lac Albert. *Ann. de Parasitol.*, IX, 1931, p. 193.
- Trypanosomes rares de la région de Stanleyville. *Ann. de Paras.*, XI, 1933, p. 287.

- SCHWETZ (J.). — Sur quelques trypanosomes rares de la région de Stanleyville (deuxième note). *Ann. de Paras.*, XII, 1934, p. 278.
- SHORTT (H.-E.) et SWAMINATH (C.-S.). — Preliminary note on three species of Trypanosomidae. *Ind. J. of med. Res.*, XVI, 1928, p. 241.
- SLATINEANU (A.), BALMUS (G.) et BALMUS (P.). — Sur une épizootie due au trypanosome Lewisi-Kent. *Arch. roumaines de Pathol. expér. et de Microbiol.*, X, 1937, p. 159.
- SWARTZWELDER (J.-C.). — Consideration of the classification of trypanosome with special reference to the classification of Jacono. *Jl. of trop. Med. and Hyg.*, XLI, 1938, p. 182.

Institut de parasitologie de la Faculté de médecine de Paris
(Directeur : Prof. E. Brumpt).
