

## LABILITÉ PARTICULIÈRE DU SEXE

### CHEZ *SCHISTOSOMA MANSONI*

(PLATHELMINTE, TRÉMATODE). ESSAI D'INTERPRÉTATION

Par Alice BUTTNER

#### HISTORIQUE

En 1931, H. Vogel, disséquant des cobayes infestés expérimentalement avec une souche de *Schistosoma mansoni*, originaire de Guinée française (Tamassadou Digbo, Cercle de Gueckedou), observait chez des vers mâles, au point de soudure des cæcums digestifs, une masse cellulaire mal définie (fig. I, 2).

Quelques années plus tard, R.-M. Gordon, T.-H. Davey et H. Peaston (1934) remarquaient à leur tour cet organe surnuméraire chez certains spécimens mâles originaires d'Afrique Occidentale (Sierra Leone).

H. Vogel poursuivit ses recherches et, en 1941, puis en 1947, il publiait d'intéressantes études sur l'hermaphroditisme présenté par sa souche africaine de *S. mansoni*. Le phénomène n'apparaissait guère que chez des vers dont le développement s'était effectué chez des hôtes expérimentaux inhabituels, tels que le hamster d'Allemagne, le cobaye, le lapin. Il restait exceptionnel chez la souris, utilisée normalement pour la conservation de la souche.

Sur des préparations fixées et colorées, achetées à Porto-Rico, R.-B. Short (1948) observait les mêmes anomalies sexuelles chez quelques exemplaires mâles de *S. mansoni* (pl. I, fig. 1), matériel dont il ne put malheureusement élucider l'origine géographique.

En juillet 1949, E. Lagrange, effectuant des recherches chimiothérapeutiques avec la souche de Vogel, constatait lui aussi, dans un fort pourcentage de cas (80 p. 100), ce curieux hermaphroditisme chez des mâles ayant évolué chez le cobaye.

## RECHERCHES PERSONNELLES

Au cours de l'été 1949, nous avons infesté, à partir de *Planorbis glabratus* parasités par la souche africaine de Vogel (1), un grand nombre de souris, deux mulots, un lérot, quatre jeunes cobayes (deux mâles et deux femelles), deux lapins (l'un domestique, l'autre sauvage). Un hamster doré fut infesté ultérieurement.

Souris, mulots, lérot (2) ont présenté des infestations normales, le coefficient d'efficacité de la souche se révélant chez ces animaux particulièrement élevé. Les quelque 550 mâles isolés après autopsie ne possédaient, après coloration, aucune trace d'ébauche génitale femelle.

Les deux lapins (3), en dépit du nombre considérable de cercaires auxquelles ils avaient été exposés (plus de 10.000), ont présenté une immunité totale, aucun ver n'ayant été retrouvé dans les organes après une durée d'infestation de un à cinq mois.

Les cobayes (4), soumis à des infestations répétées et massives, n'ont jamais montré d'œufs dans leurs selles. Sacrifiés au bout de 145 jours, en parfaite santé apparente, l'un était à peine parasité, les trois autres présentaient un foie rempli d'arborisations de pigment noir provenant du sang digéré rejeté par les vers adultes. Ceux-ci étaient rares dans les vaisseaux hépatiques, mais très nombreux dans ceux du mésentère et souvent accouplés. Après coloration, tous les mâles examinés (104 sur 104) possédaient une ébauche d'ovaire souvent bien différenciée (les cellules ovulaires étant parfaitement visibles) (fig. II, 1, 2, 3), un oviducte plus ou moins amorcé, parfois quelques follicules vitellins. Dans la majeure partie des cas, une diminution du nombre des testicules coïncidait avec l'apparition des lobes ovariens. Ces glandes paraissaient cependant fonctionnelles, car de nombreux spermatozoïdes étaient présents dans les masses testiculaires et la vésicule séminale. Toutefois, les œufs observés dans les ootypes des femelles étaient stériles (pl. II, fig. 4), bien que celles-ci parussent anatomiquement tout à fait normales. Elles étaient d'autre part en nombre suffisant pour ne pas justifier la tendance des mâles à la féminisation, hypothèse suggé-

(1) C'est grâce à l'amabilité du D<sup>r</sup> E. Lagrange de Bruxelles, du P<sup>r</sup> H. Vogel de Hambourg, du P<sup>r</sup> Kikuth et de son assistant, le D<sup>r</sup> Gönner, que nous avons pu obtenir cet intéressant matériel. Nous tenons à leur renouveler ici nos sincères remerciements.

(2) N<sup>os</sup> d'expériences : Souris (305 à 313/A.B.-I) ; Mulots (295 et 332/A.B.-I) ; Lérot (294/A.B.-I).

(3) N<sup>os</sup> d'expériences (273 et 314/A.B.-I).

(4) N<sup>os</sup> d'expériences (280 à 283/A.B.-I).

rée par A. Giovannola, puis par Vogel, en raison des hauts pourcentages d'hermaphrodites obtenus par lui dans les infestations de cobayes par des cercaires mâles seulement.

Nous avons conservé en outre 4 cobayes infestés, en vue d'étudier l'évolution dans le temps de l'hermaphrodisme des vers ♂. Deux cobayes (♂ et ♀, 637-638/A.B.), infestés par des cercaires ♂ seulement, ont été sacrifiés au bout de 6 mois ; les deux autres (♂ et ♀, 565-571/A.B.), infestés par des cercaires des deux sexes, ont été tués au bout de 12 mois. Précisons que ni le sexe de l'hôte, ni celui des cercaires infestantes, ne semblent avoir exercé une influence sur le pourcentage ou le degré d'intersexualité obtenus dans ces expériences. Tous les vers ♂ examinés étaient, en effet, hermaphrodites.

Dans les infestations de 6 mois, 60 ♂ sur 60 examinés, présentaient un ovaire plus ou moins développé et des testicules réduits (4 à 8).

Dans les infestations d'un an, tous les ♂ examinés, au nombre de 41, quelques-uns accouplés, possédaient un ovaire et des testicules en voie de dissociation ; les spermatozoïdes n'étaient plus visibles. Les 15 ♀ que nous avons retrouvées portaient presque toutes, dans l'ootype, un œuf vide à coque flétrie et leur utérus était rempli de spermatozoïdes dégénérés. Nous pensons donc qu'un séjour prolongé chez l'hôte responsable de l'hermaphrodisme de ces helminthes n'est pas favorable au développement du processus et constitue même un facteur entraînant sa régression.

Le hamster doré (*Cricetus auratus*) (1), infesté ultérieurement, a été baigné avec 500 cercaires environ, provenant d'un lot de *Planorbis glabratus* parasités par la souche de Vogel, qui émettaient des cercaires depuis cinq jours en assez grande abondance. Quatre souris et trois cobayes avaient été infestés avec les cercaires de ces mêmes mollusques, quatre, deux et un jours avant le hamster.

Les souris (631 à 634/A.B.-I) ont eu des infestations mixtes normales ; un des cobayes, sacrifié (636/A.B.-I), a présenté, comme ceux précédemment étudiés, une infestation mixte, et tous les vers mâles (21) étaient féminisés. Les deux derniers cobayes avaient été infestés peu de temps avant la mort des mollusques. Leur autopsie, six mois plus tard, n'a fait apparaître que des vers mâles, tous féminisés.

De même, l'autopsie du hamster doré, pratiquée sept mois après son infestation, n'a permis de retrouver dans les organes que des vers mâles, mais non féminisés. Il n'y avait aucune trace d'œufs dans le foie, ni dans l'intestin. Voici le protocole de cette autopsie :

(1) Nous remercions tout particulièrement le D<sup>r</sup> Deschiens, Chef de service à l'Institut Pasteur de Paris, et son assistant, le D<sup>r</sup> Joly, qui ont bien voulu mettre à notre disposition ce précieux petit animal.

*Cricetus auratus* : Sexe mâle. Poids : 55 gr. Foie : 30 vers mâles ; rate : 0 ; mésentère : 1 ver mâle ; poumons : 4 vers mâles (très actifs) ; cœur : 0.

Cette expérience permettrait donc d'admettre, comme pour les deux cobayes baignés avec les ultimes émissions des planorbes parassités, que les cercaires infestantes étaient toutes du sexe masculin. Dans ces conditions, les vers mâles ne se féminiseraient pas chez *Cricetus auratus*, même en l'absence de vers femelles.

## DISCUSSION

De l'ensemble des données expérimentales rassemblées ci-dessus, il semble que l'on puisse dégager quatre types différents d'évolution :

1. *Evolution chez la souris*, dont le milieu physiologique assure à la souche son maximum de fécondité et son caractère normalement gonochorique.

2. *Evolution chez le hamster d'Allemagne* : Dans ce cas, la souche présente, d'après les expériences de Vogel, un pourcentage d'efficacité presque aussi élevé que chez la souris dans les infestations à deux sexes et échappe, à de très rares exceptions près, à la féminisation ; tandis que dans les infestations à cercaires mâles, la labilité du sexe apparaît brusquement, atteignant 40 p. 100 des individus mâles.

3. *Evolution chez le hamster doré*, où, en dépit de l'absence de vers femelles, les schistosomes mâles ne se féminiseraient pas.

4. *Evolution chez le cobaye* : Quel que soit le mode d'infestation utilisé (à un ou deux sexes), cet animal peut déterminer la féminisation des vers mâles dans une proportion pouvant atteindre 100 p. 100, ainsi que nous l'avons démontré pour un total de 125 exemplaires mâles.

A quelle cause faut-il imputer cette sensibilisation croissante à la féminisation des mâles de *S. mansoni*, originaires de Guinée française, chez le cobaye ? Rappelons, en effet, que dans des infestations à deux sexes, Vogel obtient chez cet animal 43,4 p. 100 d'hermaphrodites en Allemagne ; Lagrange, 80 p. 100 en Belgique, et nous-même 100 p. 100 en France.

Il se peut que les hôtes expérimentaux utilisés pour conserver la souche depuis son isolement en 1931 (planorbes américains, singes, souris) l'aient quelque peu modifiée. Il se peut également que les

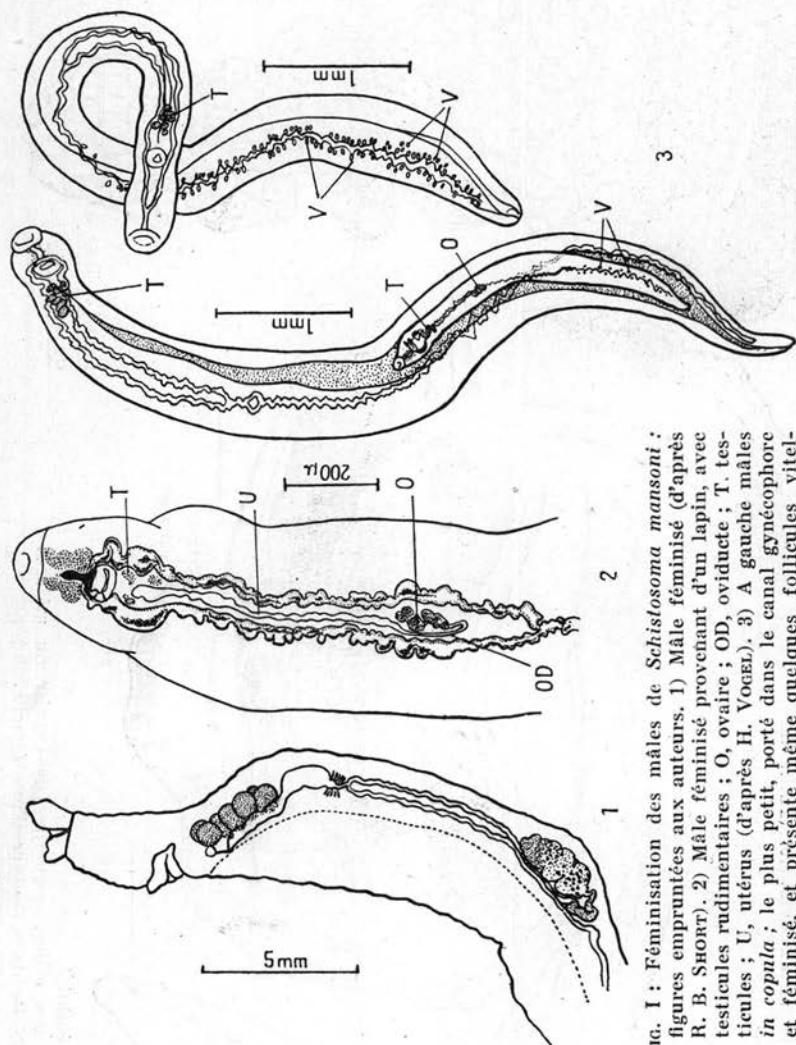
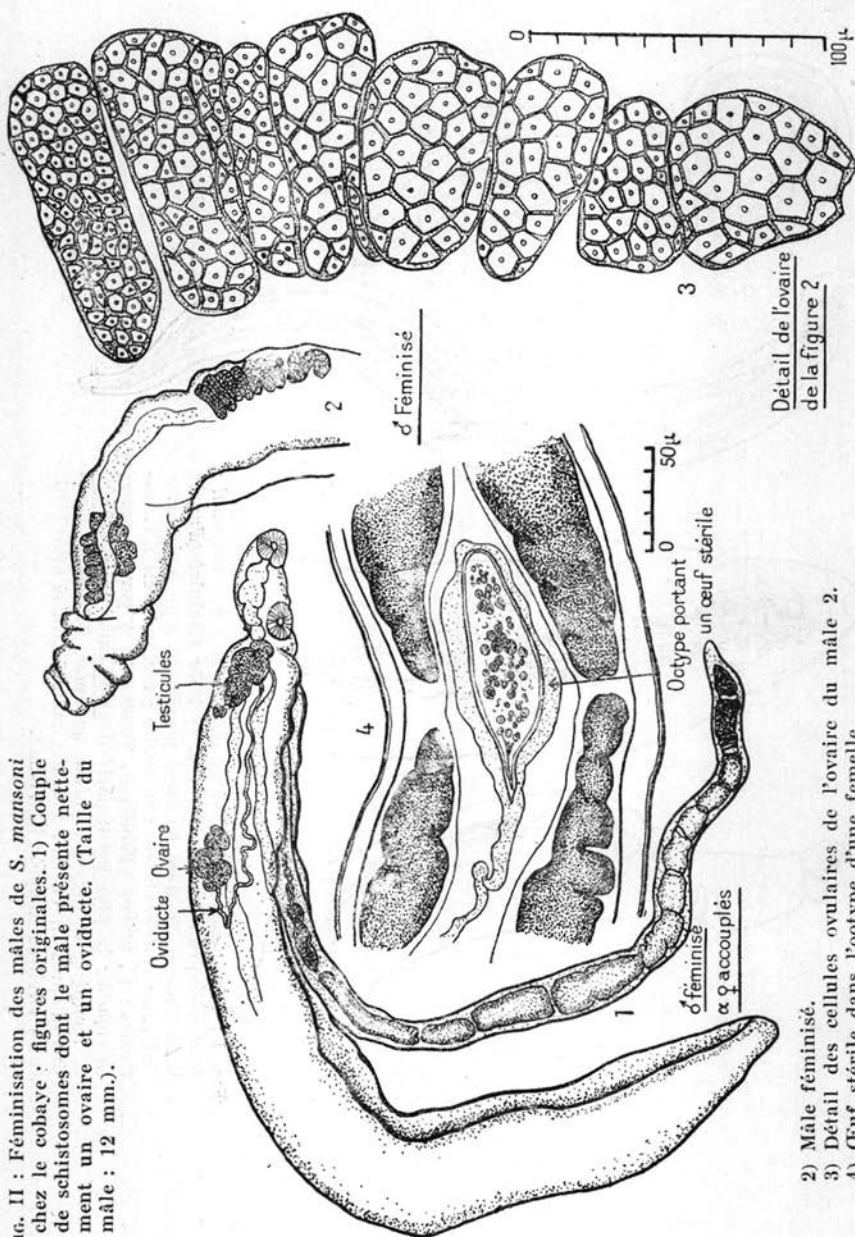


FIG. 1 : Féminisation des mâles de *Schistosoma mansoni* : figures empruntées aux auteurs. 1) Mâle féminisé (d'après R. B. SHORR). 2) Mâle féminisé provenant d'un lapin, avec testicules rudimentaires ; O, ovaire ; OD, oviducte ; T, testicules ; U, utérus (d'après H. VOGEL). 3) A gauche mâles *in copula* ; le plus petit, porté dans le canal gynécophore et féminisé, et présente même quelques follicules vitellins (d'après H. VOGEL). A droite mâle féminisé avec follicules vitellins (d'après H. VOGEL).

FIG. II : Féminisation des mâles de *S. mansoni* chez le cobaye : figures originales. 1) Couple de schistosomes dont le mâle présente nettement un ovaire et un oviducte. (Taille du mâle : 12 mm.).



- 2) Mâle féminisé.
- 3) Détail des cellules ovulaires de l'ovaire du mâle 2.
- 4) Œuf stérile dans l'ootype d'une femelle.

rares géographiques des cobayes infestés présentent quelques différences physiologiques susceptibles de rendre compte des coefficients variables d'hermaphrodites obtenus par les divers chercheurs.

En tout état de cause, il semble bien qu'il faille admettre, dans les cas analysés ci-dessus, une intervention qualitative de l'hôte définitif, sous la forme d'un facteur biologique qui, lorsqu'il existe, agit dans des proportions variables pour modifier le développement sexuel du ver.

De nombreuses observations ont déjà fait état de cette influence de l'hôte sur l'évolution de certains parasites. Elle se manifeste souvent à l'occasion d'une adaptation parasitaire à un milieu physiologique nouveau et, à cet égard, la plasticité des helminthes est très diverse, l'action de l'hôte sur le futur développement des larves qu'il héberge étant presque toujours fonction de leur spécificité, des exigences plus ou moins étroites de leur métabolisme. Les effets les plus fréquents se traduisent par des variations de croissance dans la taille ou dans la durée, ou par des évolutions incomplètes ou brusquement abortives.

Des expériences récentes ont montré l'action de certaines hormones sur la croissance du cestode *Hymenolepis diminuta*. Une carence en vitamine G chez le rat femelle qui héberge ce ver cause un arrêt de son développement. Chez le rat mâle, la croissance du cestode continue. C.-J. Addis (1948) a cherché à préciser les rapports entre les hormones sexuelles et le complexe vitamine G. La castration du rat mâle arrête l'évolution du ver, même si le régime alimentaire est normal ; l'administration de testostérone permet au cestode de reprendre son développement ; le progestérone produit les mêmes résultats ; chez la femelle, la gestation supplée à la carence du complexe G et permet l'évolution du cestode.

Une manifestation plus rare réside dans l'action sélective exercée par l'hôte vis-à-vis soit de virus différents, soit de parasites à sexes séparés, abrités par lui. C'est ainsi que R. Silva et R. Casteneda (1945) ayant inoculé à des cobayes mâles et femelles des mélanges de virus épidémique et murin, les mâles favorisèrent l'isolement de la souche murine, tandis que les femelles ne laissèrent subsister que celle du typhus classique.

En ce qui concerne la sélection des sexes, Liston et Soparkar (1918), qui venaient de découvrir le mollusque hôte intermédiaire de *Schistosoma spindale*, signalaient, sans y attacher beaucoup d'importance, que deux cobayes, baignés dans un récipient renfermant de nombreuses cercaires des deux sexes, ne présentaient que des infestations à vers mâles, alors que les chèvres, qui comptent

parmi les hôtes normaux de ces helminthes, avaient des infestations mixtes à vers mâles et femelles. En 1930, N.H. Fairley, F. P. Mackie et F. Yasudasan confirmèrent les observations de Liston et Soparkar lors de nouvelles infestations de cobayes par *Schistosoma spindale*.

Enfin, E. Brumpt, en 1921, observait l'influence exercée par l'hôte sur le déterminisme des sexes et le type d'évolution d'helminthes à double développement hétérogonique et parthénogénétique : avec des souches de *Strongyloides papillosus*, Nématode du mouton voisin de *S. stercoralis*, il a établi que « l'évolution était toujours du type direct quand la forme parthénogénétique vivait chez le mouton, alors qu'elle s'effectuait également suivant le type indirect, avec formes sexuées libres nombreuses, quand le parasite se développait chez le lapin où les deux types d'évolution étaient associés ». Cette brusque mutation physiologique a été confirmée ultérieurement par Sandground, aux Etats-Unis.

Des conditions de nutrition différentes, corrélatives d'un changement d'hôte, sont donc susceptibles de modifier le mode de reproduction et de provoquer dans la proportion sexuelle des variations remarquables.

Dans le cas de *Schistosoma mansoni*, Vogel a cherché à discriminer qui, de l'hôte ou du parasite, avait un rôle déterminant dans la féminisation des mâles. Infestant simultanément deux cobayes et une souris avec des cercaires mâles provenant d'un seul miracidium, il trouva 50 p. 100 de mâles hermaphrodites chez les cobayes et 100 p. 100 de mâles normaux chez la souris. Il en conclut que tous les vers ayant pris naissance à partir d'une même cellule ovulaire, possédant par conséquent le même génotype, leur évolution en mâles purs ou hermaphrodites ne pouvait dépendre que du milieu physiologique de l'animal qui les hébergeait et non de leur génotype. Génétiquement, ces vers étaient mâles ; leur hermaphroditisme n'apparaissait que secondairement, sous l'influence de facteurs externes.

Cependant, toutes les recherches expérimentales, entreprises jusqu'à ce jour pour retrouver de semblables anomalies chez d'autres espèces ou souches de Schistosomes (*S. hæmatobium*, *S. japonicum*, souche brésilienne de *S. mansoni*), n'ont donné que des résultats négatifs, ce qui semblerait prouver que cette labilité particulière du sexe est un caractère héréditaire, appartenant à la souche africaine.

Nous pensons, en effet, que le caractère labile du sexe s'inscrit dans le patrimoine héréditaire du ver et que, seule, sa manifesta-

tion est subordonnée à certaines conditions physiologiques inhérentes à la nature de l'hôte. L'appréciation qualitative des facteurs biologiques en cause ne nous a pas été possible ; peut-être s'agit-il d'un complexe hormonal, bien que, dans nos expériences, le sexe du cobaye hôte ne paraisse pas avoir joué de rôle prépondérant.

Vogel a obtenu un taux d'hermaphrodites 10 fois plus fort chez le cobaye et multiplié par 20 chez le hamster, quand ces animaux étaient soumis, non à des infestations mixtes, mais uniquement au contact de cercaires mâles. Il a émis l'hypothèse que l'absence de femelles pourrait être un facteur supplémentaire de féminisation des mâles.

Cette suggestion ne semble pas pouvoir être retenue depuis que les expériences de Lagrange et les nôtres ont permis de constater que la féminisation des mâles s'opère chez le cobaye en dépit de la présence de nombreuses femelles, et même chez des mâles accouplés dont la femelle porte, dans son ootype, un œuf de taille normale, mais non fécondé. Cependant, le cas inverse existe, signalé par R.-B. Short (1948), chez une espèce de *Schistosomidae* normalement gonochorique, *Schistosomatium douthitti* : en l'absence de mâles, les femelles se développent et mûrissent des œufs embryonnés dont les miracidiums ont donné naissance à des générations sexuées mâles et femelles. La carence des mâles a-t-elle joué en faveur de la conservation de l'espèce, et par quel mécanisme cytologique ? S'agit-il d'un retour des femelles à l'hermaphrodisme primitif ou d'un processus parthénogénétique deutérotoque ? Il y a là encore un problème troublant sur le déterminisme du sexe, dont Short semble s'appliquer à trouver la solution.

Il nous reste à interpréter cette labilité congénitale du sexe chez *S. mansoni*. Elle ne joue que dans le sens de la féminisation et n'atteint par conséquent pas les femelles. Elle semble n'intervenir que tardivement, le ver possédant tous ses attributs sexuels mâles, primaires et secondaires, et seulement une ébauche de tractus génital femelle. La formation de l'ovaire surnuméraire coïncide presque toujours avec une diminution du nombre des testicules ; elle apparaît tantôt comme un développement de cette glande *in situ*, tantôt comme une migration des cellules testiculaires. Dans le premier cas, la bipotentialité sexuelle du mâle pourrait être considérée comme la survivance d'un hermaphrodisme ancestral. Dans le second, l'évolution du distome en mâle, suivie d'une flexion vers l'état femelle, par une transformation progressive du tissu testiculaire en tissu ovarien, préjuge davantage en faveur d'un phénomène d'intersexualité mâle.

D'après R. Goldschmidt, auquel on doit les études les plus pénétrantes sur l'intersexualité, l'individu intersexué se développe d'abord selon son sexe génotypique, c'est-à-dire selon le sexe déterminé par les facteurs héréditaires supportés par ses gènes chromosomiques ; puis, à partir d'un certain stade (point de virage), son développement s'oriente vers celui de l'autre sexe. Ces formes intersexuées ont été rapportées à des constitutions chromosomiques aberrantes. Elles montrent que la notion qualitative d'hétérochromosomes n'est plus seule en cause dans la différenciation du sexe, mais qu'elle entre en balance avec celle, purement quantitative, d'un équilibre existant entre le nombre des autosomes et celui des hétérochromosomes. Que cet équilibre vienne à être rompu, par une anomalie quelconque, au cours de la méiose, et la constante du rapport est modifiée : c'est de ses variations que dépendrait, d'après Goldschmidt, le degré de sexualité. Si cette appréciation de l'intersexualité était exacte, c'est-à-dire si la constitution génétique des cellules influait directement sur le type sexuel de l'individu, on pourrait concevoir que, chez certaines espèces, la constitution chromosomique soit telle que tous les individus soient normalement hermaphrodites.

Seule, une étude cytologique précise, si ce matériel se montre favorable, permettra de trancher la question en ce qui concerne *Schistosoma mansoni*.

La gonade embryonnaire est toujours un complexe de deux systèmes antagonistes. De fait, le développement de l'ovaire chez les mâles féminisés exerce une action inhibitrice sur l'appareil sexuel mâle, le rendant inapte à féconder la femelle. Toutefois, cette inhibition reste partielle, car elle ne semble pas arrêter l'activité testiculaire : la spermatogénèse se poursuit et les spermatozoïdes foisonnent dans la vésicule séminale. D'autre part, même sans fécondation, le séjour des femelles dans le canal gynécophore de ces mâles intersexués suffit à conditionner leur évolution normale, témoignant de la présence de substances d'origine mâle (1). Il serait intéressant de savoir sous l'effet de quelle « chalone » ces couples de mâles féminisés, mais apparemment fonctionnels, et de femelles parfaitement constituées sont ainsi frappés de stérilité.

(1) On sait, depuis les études de A. E. Severinghaus sur *S. japonicum* que, dans les infestations à un seul sexe, les mâles présentent un développement normal, tandis que les femelles restent petites et immatures : une nouvelle infestation de leur hôte par des cercaires mâles leur permet d'acquies leur maturité sexuelle et leur taille normale. Ces faits ont été confirmés par E. Brumpt (1936) pour *S. hæmatobium*, *S. bovis* et *S. mansoni*, et par H. Vogel (1947) pour *S. mansoni*.

## CONCLUSION

Si l'aptitude à la féminisation de la souche africaine de *S. mansoni* est un facteur interne, permanent, inhérent à la nature du ver, sous quelles influences et dans quelle mesure le renversement des potentialités sexuelles va-t-il s'opérer ?

Ce problème est du ressort de la génétique physiologique. Entre le caractère porté par le gène et sa manifestation visible, se déroule une chaîne de réactions qui peuvent être inhibées ou déviées par telle ou telle substance biochimique intervenant au cours du développement. L'apparition de certaines influences, celle du métabolisme et des complexes biologiques de l'hôte définitif, semble bien leur attribuer ce rôle d'inducteurs ou d'inhibiteurs dans la différenciation des gonades. Cela ne diminue en rien le rôle fondamental des particules héréditaires dans le déterminisme du sexe, mais en atténue la portée, car, pour chaque hôte particulier, la différenciation sexuelle dépend probablement de l'interaction de deux facteurs : le patrimoine héréditaire du parasite et le métabolisme de l'hôte.

## RÉSUMÉ

Un rapide historique rappelle les observations expérimentales concernant l'apparition d'un ovaire chez les mâles d'une souche africaine de *S. mansoni*. Ce phénomène n'apparaissait dans des pourcentages appréciables que chez des hôtes expérimentaux particuliers (hamster, cobaye, lapin), infestés par des cercaires mâles seulement.

Nos expériences avec cette souche nous ont permis d'obtenir, chez le cobaye soumis à une infestation mixte à cercaires mâles et femelles, 100 p. 100 de mâles hermaphrodites, malgré une proportion de femelles adultes presque égale à celle des mâles, et de nombreux accouplements.

L'évolution normale de cette souche chez la souris et la féminisation constante des mâles chez le cobaye permettent d'admettre une action physiologique de l'hôte sur le développement sexuel du ver.

Toutefois, le résultat négatif des recherches entreprises pour retrouver les mêmes anomalies chez d'autres souches de *S. mansoni* ou d'autres espèces de Schistosomes incline à penser que cette labilité particulière du sexe est un caractère héréditaire, appartenant

à la souche africaine étudiée ici. C'est la manifestation de ce caractère qui serait liée à certaines conditions physiologiques inhérentes à la nature de l'hôte.

Comment dès lors interpréter la labilité sexuelle congénitale du ver ? La formation de l'ovaire coïncide en général avec une diminution du nombre des testicules. Tantôt, il se développe *in situ*, témoignant, semble-t-il, de la survivance d'un hermaphrodisme ancestral ; tantôt, il apparaît comme une transformation progressive du tissu testiculaire en tissu ovarien, ce cas préjugeant davantage en faveur d'un phénomène d'intersexualité mâle. En raison de la féminisation tardive des mâles, cette dernière conception nous paraît devoir être plutôt adoptée.

Le développement de l'ovaire exerce une action inhibitrice sur l'appareil sexuel mâle, le rendant inapte à féconder la femelle, mais ne suspend pas l'activité testiculaire.

Le déterminisme du sexe dépend probablement ici de la constitution génotypique des cellules du ver. Toutefois, la différenciation des gonades ne peut s'accomplir que sous l'influence de complexes biologiques appartenant à l'hôte définitif : le degré d'intersexualité du ver résulterait, pour chaque hôte envisagé, de l'interaction de ces deux facteurs.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ADDIS (C. J.). — Experiments on the relation between sex hormones and the growth of tapeworms (*Hymenolepis diminuta*) in rats. *J. Paras.*, XXXII, 1946, 574-580.
- BRUMPT (E.). — Recherches sur le déterminisme des sexes et de l'évolution des anguillules parasites (*Strongyloides*). *C.R. Soc. Biol.*, LXXXV, 1921, 148.
- Action des hôtes définitifs sur l'évolution et sur la sélection des sexes de certains helminthes hébergés par eux. Expériences sur des schistosomes. *Ann. Paras.*, XIV, 1936, 541-551.
- BUTTNER (A.). — Curieux cas d'hermaphrodisme chez une souche africaine de *Schistosoma mansoni* (Plathelminthe, Trématode). *C.R. Séances Acad. Sci.*, CCXXX, 1950, 1420-1422.
- FAIRLEY (N. H.), MACKIE (F. P.) et YASUDASAN (F.). — Studies in *Schistosoma spindale*. *Ind. Journ. Med. Res. Mem. suppl. Ser.*, n° 17, sept. 1930, p. 61.
- GIOVANNOLA (A.). — Unisexual infection with *Schistosoma mansoni*. *J. Paras.*, XXII, 1936, 289.
- GORDON (R. M.), DAVEY (T. H.) et PEASTON (H.). — The transmission of human bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the life-cycle of the schistosomes concerned, *S. mansoni* and *S. hæmatobium*. *Ann. Trop. Med. Paras.*, XXVIII, 1934, 323.
- LAGRANGE (E.) et SCHEECQMANS (G.). — La bilharziose expérimentale du cobaye. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIII, 1949, 1396.

- LISTON (W. G.) et SOPARKAR (M. B.). — Bilharziosis among animals in India. The life cycle of *Schistosoma spindale*. *Ind. Journ. Med. Res.*, V, 1918, p. 567.
- SEVERINGHAUS (A. E.). — Sex studies on *Schistosoma japonicum*. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, LXXI, 1928, 635.
- SHORT (R. B.). — Hermaphrodites in a Puerto Rican strain of *Schistosoma mansoni*. *J. Paras.*, XXXIV, 1948, n° 3.
- Inter-generic crosses among schistosomes (*Trematoda* : *Schistomatidæ*). *J. Paras.*, XXXIV, 1948, 30, suppl.
- Infective uniparental miracidia of *Schistosomatium douthitti* (*Trematoda* : *Schistosomatidæ*). *J. Paras.*, XXXIV, 1948, 30, suppl.
- SILVA (R.) et CASTANEDA (R.). — Simultaneous infection in laboratory animals with murine and classic typhus. II. Recovery of strains. *Proceed. Soc. Exp. Biol. Med.*, LIX, 1945, 84.
- VOGEL (H.). — Ueber den Einfluss des Geschlechtspartners auf Wachstum und Entwicklung bei *Bilharzia mansoni* und bei Kreuzpaarungen zwischen verschiedenen *Bilharzia*-Arten. *Zl. Bakt.*, I, Orig., CXLVIII, 1941, 78.
- Hermaphrodites of *Schistosoma mansoni*. *Ann. Trop. Med. et Paras.*, XLI, 1947, 266-277.

*Institut de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris*  
(Directeur : Professeur H. Galliard)

---