

**MORPHOLOGIE DES TÉGUMENTS DE *SCHISTOSOMA HAEMATOBIMUM*;
COMPARAISON AVEC *S. CURASSONI*, *S. BOVIS*
ET *S. INTERCALATUM***

L. D. NGENDAHAYO*, Ch. BAYSSADE-DUFOUR*,
J.-L. ALBARET*, H. PICOT**, O. T. DIAW ***, G. VASSILIADES***, G. C. ROSS****,
V. R. SOUTHGATE****, G. LUFFAU*****, A. G. CHABAUD*

RÉSUMÉ. Étude au M. E. B. des téguments dorsaux antérieurs des mâles de *S. haematobium* chez des Rongeurs.

La morphologie normale n'est observée que chez les mâles *in copula*, après au moins 100 jours d'infestation. La distinction avec les espèces proches obtenues expérimentalement chez les Rongeurs est facile :

- *bovis* : pas d'épines sur les tubercules ;
- *haematobium* : tubercules de 10-15 μm de diamètre avec épines serrées ;
- *curassoni* : tubercules de plus de 15 μm de diamètre avec épines grosses et serrées ;
- *intercalatum* : tubercules de moins de 10 μm de diamètre avec épines espacées.

Il est suggéré que les trois génotypes d'*haematobium* A, B et D pourraient être légèrement différents :

- A : épines pointues, présence de petites épines entre les tubercules ;
- B : épines pointues, pas de petites épines entre les tubercules ;
- D : épines à pointe mousse.

Par ailleurs, les durées de prépatence chez les Mollusques pourraient être différentes : A 72-86 jours, B 38-46 jours, D 55-58 jours.

La distinction entre A, B et D ne repose que sur un très petit nombre de données et les conclusions à ce sujet sont donc très hypothétiques.

Mots-clés : Morphologie des téguments. Systématique. *Schistosoma haematobium*. *S. curassoni*. *S. bovis*. *S. intercalatum*. M. E. B.

Morphology of the teguments of *Schistosoma haematobium*; comparison with *S. curassoni*, *S. bovis* and *S. intercalatum*.

SUMMARY. Study by SEM of the anterior dorsal teguments of male *Schistosoma haematobium* from infected rodents.

* Laboratoire de Zoologie (Vers), associé au CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61, rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

** Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine, 15, rue de l'École de Médecine, F 75006 Paris.

*** Parasitologie, Laboratoire National de Recherches Vétérinaires, B. P. 2057, Dakar, Sénégal.

**** Department of Zoology, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London SW7 5BD.

***** Station de Recherche de Virologie et Immunologie, INRA, F 78850 Thiverval-Grignon.

Accepté le 18 mai 1987.

Only paired males, at least hundred days post infection, display a typical morphology.

Differentiation from other closely related species obtained experimentally from rodents is possible:

- *bovis*: no spines on the tubercles;
- *haematobium*: tubercles 10 to 15 μm wide with closely packed spines;
- *curassoni*: tubercles over 15 μm wide, with large, closely packed spines;
- *intercalatum*: tubercles under 10 μm wide, with scattered spines.

It is suggested that the three *haematobium* genotypes A, B and D are slightly different:

A: pointed spines, numerous small additional spines between the tubercles;

B: pointed spines, no small additional spines between the tubercles;

D: blunt spines.

Moreover, the lengths of the prepatent periods in the molluscs of the three *S. haematobium* genotypes are possibly different: A 72-86 days, B 38-46 days, D 55-58 days.

The differentiation of A, B and D is supported by limited data and conclusions on this particular aspect are presented only as a working hypothesis.

Key-words: Tegument morphology. Systematics. *Schistosoma haematobium*. *S. curassoni*. *S. bovis*. *S. intercalatum*. S. E. M.

Introduction

L'étude des phénomènes de spéciation a généralement progressé plus vite dans les groupes pathogènes pour l'homme ou les animaux domestiques que dans les autres groupes animaux car les recherches ont été particulièrement nombreuses, mais ces groupes d'intérêt humain présentent une difficulté particulière puisqu'ils sont, par définition, cosmopolites.

Les phénomènes de spéciation ou de subséciation qui se sont produits au cours des siècles historiques et préhistoriques deviennent chaque année de plus en plus difficiles à analyser puisque les mélanges de populations s'intensifient constamment.

Pourtant une analyse approfondie d'un Helminthe pathogène pour l'homme révèle presque toujours des phénomènes de spéciation plus ou moins marqués (Trichinose, Echinococcose, Filarioses lymphatiques, Onchocercoses, etc...).

Ces phénomènes peuvent prendre une grande importance puisque le pouvoir pathogène peut être différent d'une espèce ou sous-espèce à l'autre.

Un travail préliminaire (Ross et coll., 1987) a indiqué les relations entre les génotypes enzymatiques et la morphologie des cercaires. Les génotypes des adultes de *S. curassoni*, *S. haematobium* et *S. bovis* employés dans le présent travail ont été décrits dans cette publication.

L'étude des corrélations éventuelles entre les différents génotypes des Schistosomes et leurs particularités morphologiques et biologiques est difficile car, lorsque les Mollusques sont infestés par de nombreux miracidiums, l'homogénéité du génotype n'est pas réalisée. Au contraire, si le nombre de miracidiums est insuffisant, on obtient des infestations unisexuées également inutilisables.

Nous pensons donc qu'il est utile de publier les observations dont nous disposons, bien que le faible nombre de documents disponibles rende l'interprétation aléatoire.

Matériel et méthodes

Les méthodes sont les mêmes que celles qui ont été utilisées dans le travail précédent (Ngendahayo et coll., 1987b).

Nous nous bornons cette fois à l'étude des téguments de la face dorsale du tiers antérieur du corps du mâle, en arrière du niveau de l'acétabulum, car l'aspect des téguments ventraux ne diffère pas nettement de celui des téguments dorsaux.

Les caractères des 19 souches examinées sont indiquées sur le *tableau I*. Les souches proviennent du Sénégal, à l'exception de la souche n° 2, isolée à Paris, d'un malade infesté au Mali. Au Sénégal, les souches ont été isolées soit dans le Nord-Est (Ouro-Sogui), soit dans l'Est (Sentiou-Malem, Sory), soit dans le Sud (Sare-Sara).

Les numéros 3, 9, 10, 16, 17, 18 et 19 proviennent de Mollusques spontanément infestés. Les autres viennent de Mollusques infestés expérimentalement avec des œufs provenant d'urines humaines.

Les génotypes ont été déterminés pour toutes les souches à partir des adultes obtenus chez les animaux expérimentalement infestés ; nous n'avons analysé que les souches qui ont un génotype pur sauf pour le n° 3, où tous les mâles sont de type A et les femelles de type D et le n° 15, où les mâles sont de type D et les femelles de type A.

Les n°s 4-5, 6-7, 11-12, 13-14, 16-17 et 18-19 se correspondent deux à deux, un même lot de Mollusques ayant été utilisé pour infester 2 animaux différents, le n° 11 n'a pas été testé directement pour son génotype, mais le lot « frère » n° 12 est de type D.

Les 4 souches 16, 17, 18 et 19 sont les mêmes que celles qui ont été utilisées précédemment pour permettre la comparaison avec *bovis* (Ngendahayo et coll., 1987b).

Résultats

I — MORPHOLOGIE DES TÉGUMENTS

Les tubercules dorsaux qui sont décrits ci-dessous sont assez polymorphes, chez un même spécimen, et l'aspect varie selon l'angle de la photo. Ils sont aplatis et circulaires lorsqu'ils sont vus de face, ils paraissent saillants et prennent parfois un aspect en fuseau lorsque la photo est oblique. Il semble donc plus sûr de mesurer le petit diamètre du fuseau. Les épines courtes et à pointe-mousse en vue de face paraissent plus longues et plus pointues en vue oblique. La photo reproduite au grossissement 3 000, concerne souvent un tubercule choisi parmi ceux qui ont une taille modérée, pour pouvoir donner l'aspect général dans les dimensions

TABLEAU I. — Liste des souches étudiées.

N°	HOTE D'ORIGINE	GEO	MOLL. EXP.	HOTE EXPER.	GENOTYPE	AGE DES VERS	♂/♀	MEB	LATENCE CHEZ LE MOLL.
1	Homme	Sare Sara	jousseaumei	Hamster	A	92	♂ ♀	α	72
2	Homme	Maïi	umbilicatus	Hamster	A	160	♂	o	86
3	B. umbilicatus	Sory	/	Hamster	♂A, ♀D	67	♂ ♀	o	/
4	Homme	Sentiou Malem	umbilicatus	Mastomys	B	77	♂ ♀	β juv.?	46
5	id.	id.	id.	Hamster	B	85	♂ ♀	β juv.?	id.
6	Homme	Sentiou Malem	umbilicatus	Mastomys	B	78	♂	ω	46
7	id.	id.	id.	Hamster	B	98	♂	ω	id.
8	Homme	Ouro Sogui	umbilicatus	Hamster	B	85	♂	o	38
9	B. umbilicatus	Sory	/	Hamster	B	112	♂ ♀	o+β	/
10	B. umbilicatus	Sory	/	Mastomys	B	93	♂	o	/
11	Homme	Ouro Sogui	umbilicatus	Hamster	/	111	♂ ♀	δ	58
12	id.	id.	id.	Hamster	D	142	♂ ♀	/	id.
13	Homme	Sentiou Malem	umbilicatus	Mastomys	D	93	♂	o	55
14	id.	id.	id.	Hamster	D	185	♂	o	id.
15	Homme	Sentiou Malem	umbilicatus	Hamster	♂D, ♀A	311	♂ ♀	δ	?
16	B. umbilicatus	Ouro Sogui	/	Ovis	E. curas.	147	♂ ♀	ε	/
17	id.	id.	/	Mus	E. curas.	128	♂ ♀	ε	/
18	B. umbilicatus	Sory	/	Ovis	F. curas.	135	♂	ζ	/
19	id.	id.	/	Mastomys	F. curas.	129	♂	ω	/

♂ = ♂ sans ♀ dans le canal gynécophore.

♂ ♀ = ♂ avec ♀ dans le canal gynécophore.

MEB = type morphologique des tubercules dorsaux.

disponibles pour la photo. Nous ne tenons pas compte du bouton apical dénudé, car nous ne notons pas de différence sensible à ce point de vue d'une espèce à l'autre.

— Morphe α : tubercules de 10 à 13 μm de diamètre, avec épines courtes, serrées, très pointues (*fig. 1 A, B ; 2 A*). Nombreuses petites épines entre les tubercules (*fig. 2 F*).

— Morphe β : tubercules de 10 à 13 μm de diamètre avec épines courtes, serrées, pointues (*fig. 1 C, D ; 2 B*). Pas d'épines entre les tubercules.

Sur deux lots, nos 4 et 5, les spécimens n'ont pas les 100 jours nécessaires à la pleine maturité. Le n° 4, âgé de 77 jours, a des tubercules ne dépassant pas 10 μm de diamètre, avec épines courtes, inégales, peu nombreuses (*fig. 2 B*) ; le n° 5, âgé de 85 jours, a des tubercules inégaux (*fig. 2 D*), qui nous paraissent intermédiaires entre ceux du spécimen précédent (n° 4) et ceux de morphe β (n° 9).

— Morphe δ : tubercules de 10 à 14 μm de diamètre, avec épines larges, courtes, très serrées, à pointe mousse (*fig. 1 E, F ; 2 E*). Souvent quelques épines éparses à la base des tubercules.

— Morphe ϵ : tubercules semi-sphériques de 20 μm de diamètre, avec épines longues, pointues et assez serrées (*fig. 4 C, D*). Pas d'épines entre les tubercules (mais elles sont présentes sur les téguments ventraux).

— Morphe ζ : plages légèrement saillantes de 12 μm de diamètre avec épines courtes à pointe mousse, assez serrées (*fig. 4 E, F*). Pas d'épines entre les plages saillantes.

— Morphe \omicron : tubercules aplatis, petits et polymorphes, d'environ 6 μm de diamètre (*fig. 3 A-F*). Il y a le plus souvent alternance de tubercules dénudés et de tubercules épineux. Dans ce cas, les épines sont peu nombreuses, courtes, assez pointues. Pas d'épines entre les tubercules.

— Morphe ω : tubercules petits, inermes, polymorphes, d'environ 5 μm de diamètre (*fig. 4 A, B*). Pas d'épines entre les tubercules.

II — PÉRIODES PRÉPARENTES DANS L'INFESTATION DU MOLLUSQUE

Les Mollusques infestés expérimentalement sont conservés à une température d'environ 22° C. Ils ont été testés une fois par semaine pour noter le jour où ils émettent les premières cercaires. 7 résultats sont disponibles :

- génotype A : 86 jours chez *B. umbilicatus* 72 jours chez *B. jousseaumei* ;
- génotype B : 38, 46 et 46 jours chez *B. umbilicatus* ;
- génotype D : 55 et 58 jours chez *B. umbilicatus*.

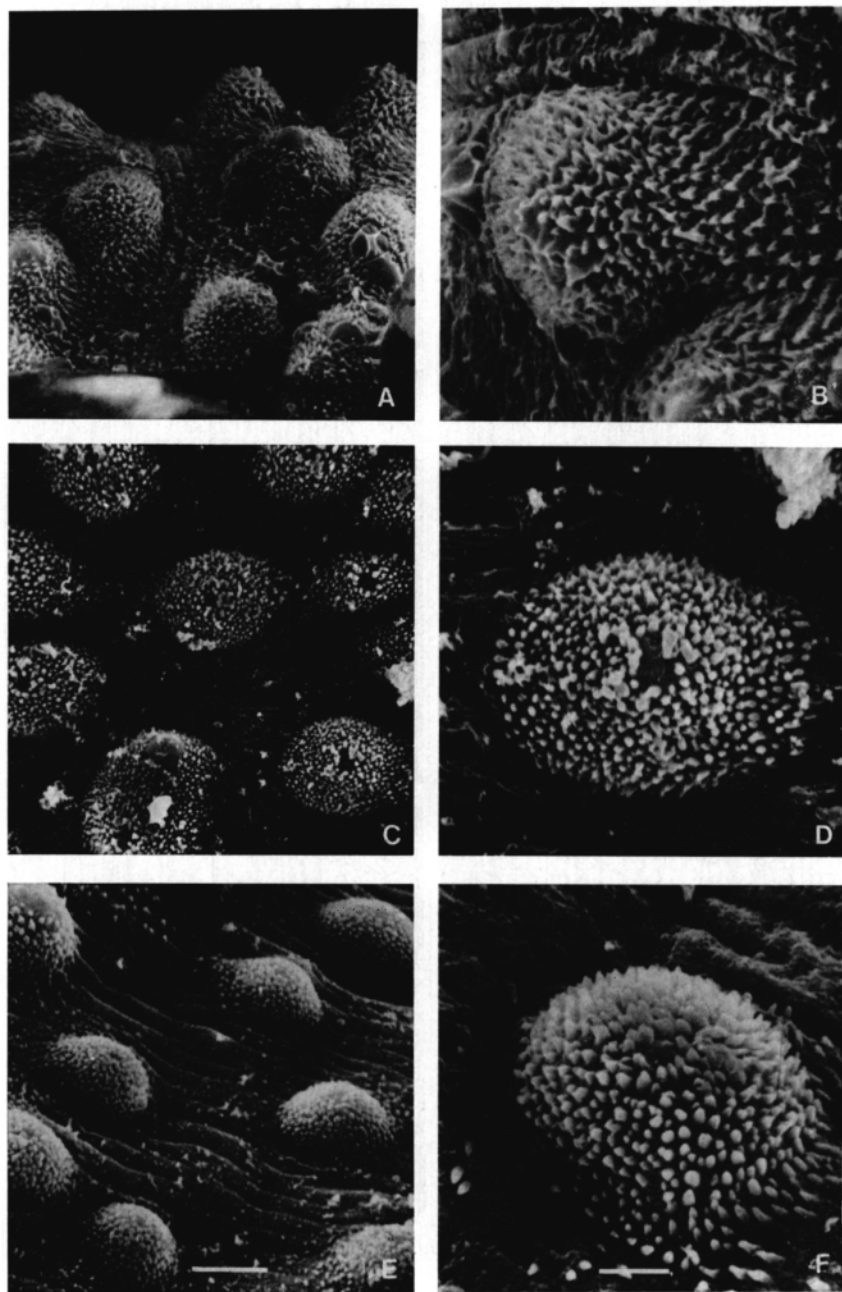


FIG. 1. — *S. haematobium*. Téguments dorsaux, vues de face.
A, B : exp. n° 1, morphe α ; C, D : exp. n° 9, morphe β ; E, F : exp. n° 11, morphe δ .
A, C, E : $\times 1\ 250$, éch. $8\ \mu\text{m}$; B, D, F : $\times 3\ 000$, éch. $3\ \mu\text{m}$.

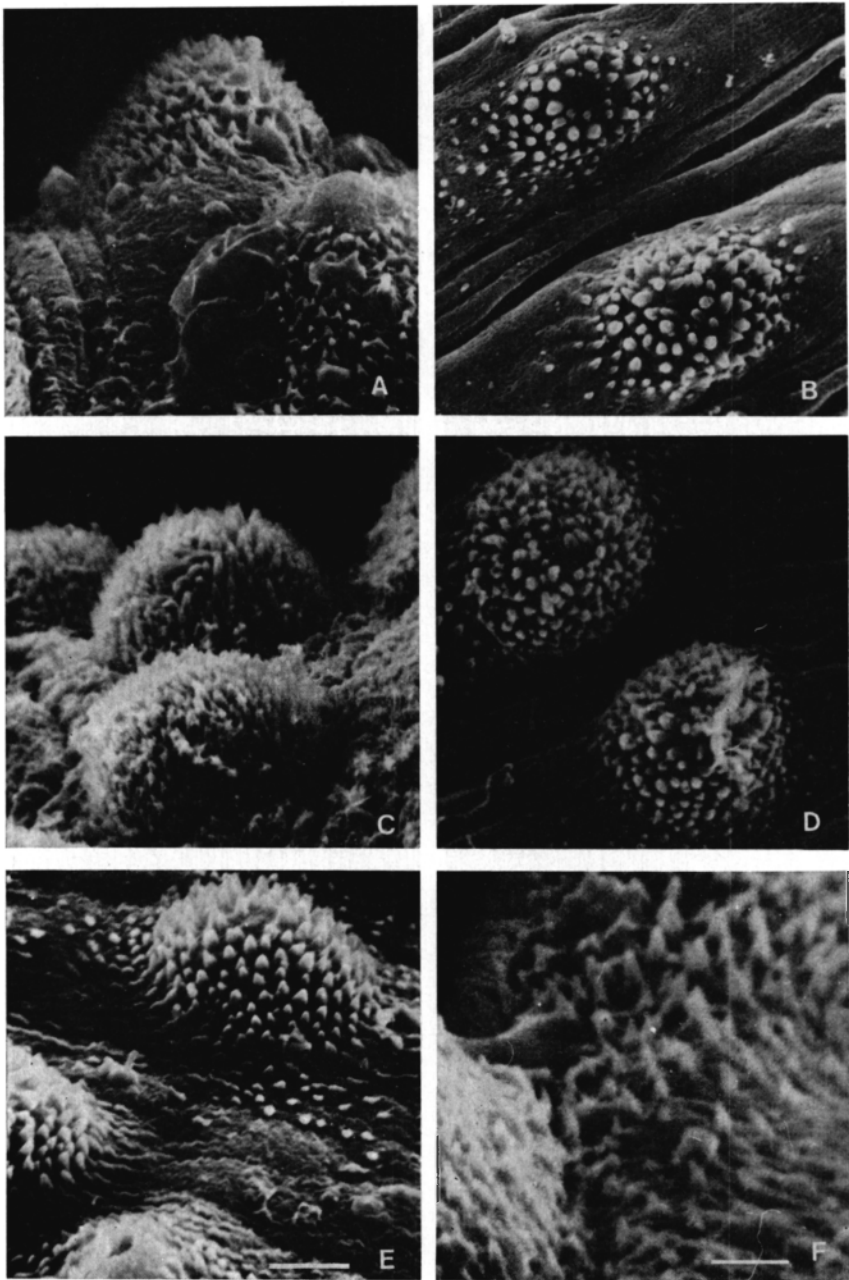


FIG. 2. — *S. haematobium*. Téguments dorsaux.

- A : exp. n° 1, morphe α , vue latérale ;
 B : exp. n° 4, morphe β juv., 77 jours ;
 C : exp. n° 9, morphe β , vue latérale ;
 D : exp. n° 5, morphe β juv., 85 jours ;
 E : exp. n° 11, morphe δ , vue latérale ;
 F : exp. n° 1, morphe α , épines entre les tubercules.
 A-E : $\times 3\ 000$, éch. $3\ \mu\text{m}$; F : $\times 6\ 000$, éch. $1,5\ \mu\text{m}$.

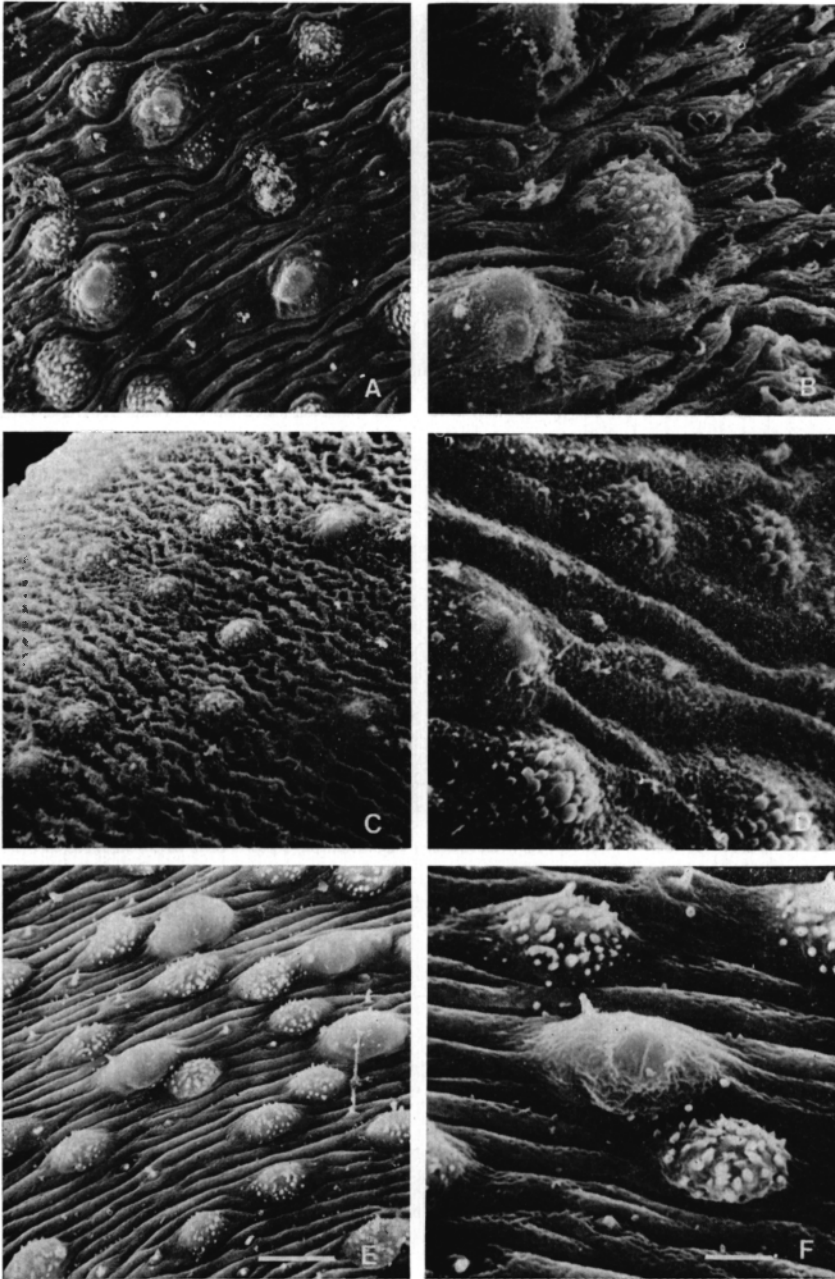


FIG. 3. — *S. haematobium*. Téguments dorsaux.
Mâles sans femelle dans le canal gynécophore. Morphe o.

A, B : exp. n° 2, génotype A ;
C, D : exp. n° 10, génotype B ;
E, F : exp. n° 14, génotype D ;
A, C, E : $\times 1\,250$, éch. $8\ \mu\text{m}$; B, D, F : $\times 3\,000$, éch. $3\ \mu\text{m}$.

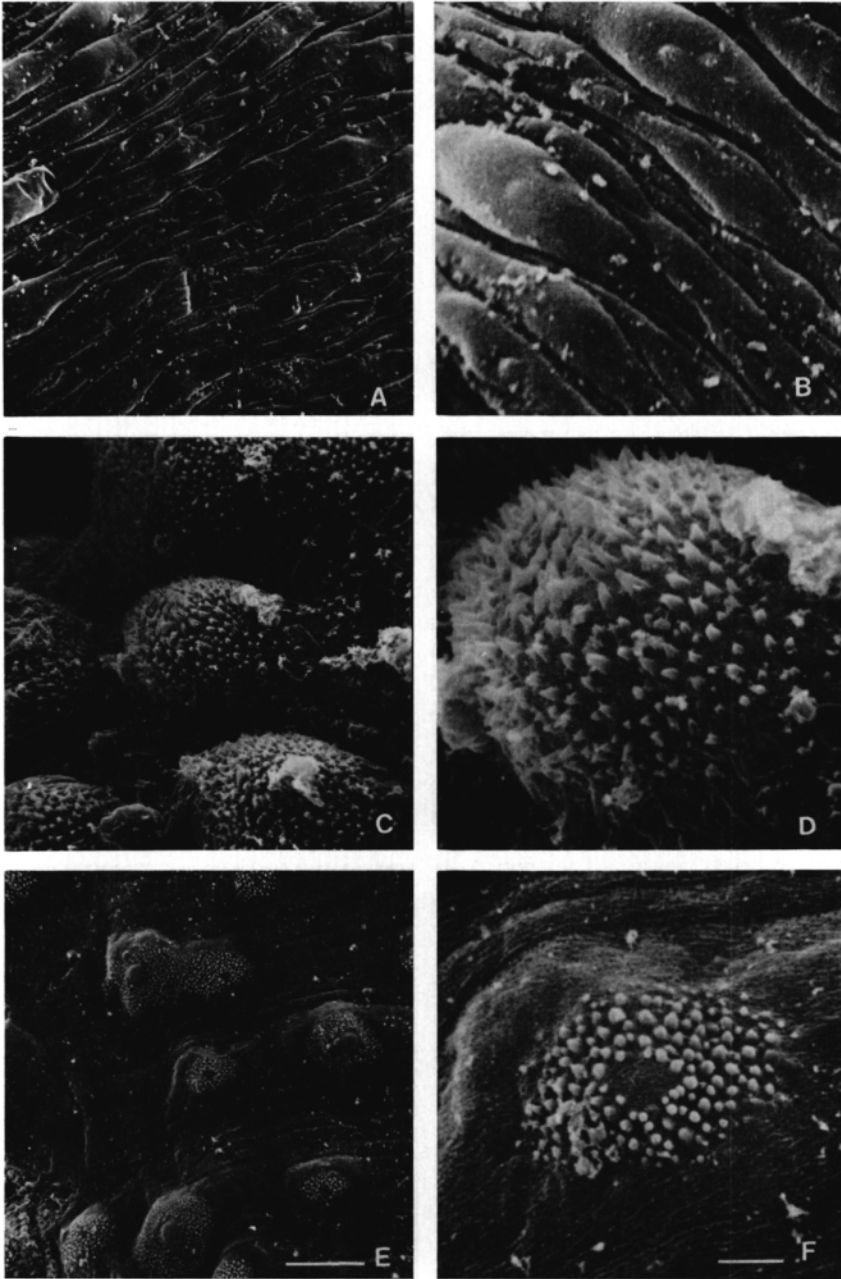


FIG. 4. — *S. haematobium*. Téguments dorsaux.

A, B : morphe ω *S. haematobium*, exp. n° 7, génotype B, ♂ sans ♀, 98 jours.
 C, D : morphe ϵ *S. curassoni*, exp. n° 17, génotype E ;
 E, F : morphe ζ *S. curassoni*, exp. n° 18, génotype F, ♂ sans ♀.
 A, C, E : $\times 1\ 250$, éch. 8 μm ; B, D, F : $\times 3\ 000$, éch. 3 μm .

Discussion

I — TÉGUMENTS

— Le morphe ω (*fig. 4 A, B*) est observé dans les cas où, pour une raison quelconque, la morphogenèse est incomplète (n^{os} 6-7-19).

Il se retrouve :

. Chez *bovis*, même lorsque les mâles sont mûrs et accouplés, mais que l'hôte est un Rongeur et non un Bovidé (Ngendahayo et coll., 1986, 1987b).

. Chez *curassoni* F, lorsque les mâles ne sont pas accouplés et que l'hôte est un Rongeur (n^o 19).

. Chez *haematobium*, lorsque les mâles sont juvéniles et non accouplés (n^{os} 6 et 7).

— Le morphe \circ (*fig. 3*) est observé chez *haematobium* A (n^{os} 2 et 3), B (n^{os} 8 et 10), D (n^{os} 13 et 14) et dans d'autres cas où plusieurs génotypes coexistent. Dans tous les cas, les spécimens sont mûrs, mais ne sont pas accouplés.

Le n^o 9 (génotype B) est particulièrement démonstratif, car le Hamster est infesté par de nombreux Vers mâles et peu de femelles ; les mâles accouplés sont de morphe β , les mâles non accouplés de morphe \circ .

— Le morphe ζ (*fig. 4 E, F*) est observée une fois (n^o 18), dans le cas où *curassoni* F est obtenu chez un mouton dans une infestation unisexuée.

Nous n'avons pas d'infestation unisexuée chez le mouton avec *curassoni* E.

Nos documents sont donc insuffisants pour permettre une comparaison et donner une signification précise à ce type morphologique, cependant bien caractéristique.

— Le morphe ϵ (*fig. 4 C, D*) est observée pour *curassoni* E chez le Mouton (n^o 16) et chez le Rongeur (n^o 17). Les tubercules des spécimens récoltés chez le Rongeur sont plus petits que ceux des spécimens provenant du Mouton. Pour permettre la comparaison avec *haematobium*, nous figurons les spécimens du Rongeur (*fig. 4 C, D*), puisque nous ne connaissons pas la morphologie d'*haematobium* chez son hôte normal, l'homme.

— Le morphe δ (*fig. 1 E, F ; 2 E*) est observé chez les n^{os} 11 et 15 dans des infestations mûres et bisexuées. En 11, l'infestation est de génotype D pur. En 15, les mâles sont de génotype D et les femelles de génotype A. Les téguments observés sont tous de type δ .

— Le morphe β (*fig. 1, C, D ; 2 C*) est observé chez le n^o 9 dans une infestation mûre et bisexuée de génotype B. Comme il a été dit plus haut, le n^o 9 présente le morphe β pour les mâles accouplés et le morphe \circ pour les mâles non accouplés.

Les n^{os} 4 et 5 sont interprétés comme des formes légèrement immatures, intermédiaires entre \circ et β .

— Le morphe α (fig. 1 A, B ; 2 A) est observé exclusivement chez le n° 1, qui est le seul lot où nous ayons une infestation mûre et bisexuée avec le génotype A.

II — PÉRIODES PRÉPARENTES

— En ce qui concerne les durées des périodes préparentes dans l'infestation de *Bulinus umbilicatus* ou de *B. jousseaumei*, c'est-à-dire le nombre de jours qui sépare le moment où le Mollusque est mis en contact avec des miracidiums et le moment où il émet les premières cercaires, il semble y avoir des différences entre les trois génotypes A, B, et D : 72-86 jours pour A ; 38-46 jours pour B ; 55-58 jours pour D.

Données bibliographiques

I — TÉGUMENTS

En cherchant à comparer les résultats précédents avec les données bibliographiques, nous trouvons 4 travaux qui traitent de la morphologie de *S. haematobium* au M. E. B.

Kuntz et coll. (1976) donnent des photos d'une souche de provenance iranienne, à faible grossissement, qui semblent se rapporter au morphe β , mais l'échelle indiquée paraît erronée, car le diamètre serait nettement plus grand que celui indiqué par les autres auteurs et les papilles sensorielles auraient une taille très anormale.

Dans la publication de Hicks et Newman (1977) sur une souche égyptienne, les tubercules sont à fort grossissement, en vue très oblique. Les épines paraissent donc être longues. Les épines sont trop pointues pour appartenir au morphe δ , et il n'y a pas de petites épines entre les tubercules comme dans le morphe α . Le spécimen pourrait donc, ici aussi, appartenir au morphe β .

Leitch et coll. (1984) ont une souche nigériane ; les spécimens étudiés n'ont que 98 jours, donc à la limite de la maturité. La photo des tubercules nous paraît correspondre à notre n° 5 (85 jours) et le génotype est donc difficile à préciser.

Southgate et coll. (1986) étudient des souches sénégalaises. Les épines des tubercules sont pointues et les épines situées entre les tubercules sont nombreuses. D'après nos hypothèses, ils auraient donc affaire à un génotype A.

II — PÉRIODES PRÉPARENTES

Comme le montre le travail de Pflüger et coll. (1984) les durées des périodes préparentes chez les Mollusques sont fonction de la température de l'élevage.

Nous ne pouvons comparer les durées que nous avons observées qu'à celles qui ont été obtenues aux environs de 22° C.

Gordon et coll. (1934) avec *B. globosus* en Sierra Leone observent 66-68 jours à 20-22° C, chiffres comparables à ceux obtenus pour nos souches de génotype A.

Avec une souche égyptienne chez *B. truncatus*, Pflüger et coll. trouvent de 44 à 54 jours, ce qui correspond plutôt à nos souches de génotype B.

L'ensemble de ces résultats, aussi bien sur les téguments que sur les périodes prépatentes, n'est pas en contradiction avec la provenance géographique des souches étudiées.

En effet, Wright et Ross (1983) ont trouvé généralement le génotype B en Égypte et Proche-Orient, le génotype A en Afrique australe et un mélange de génotypes A, B et D en Afrique Occidentale, mais les exceptions sont nombreuses, et l'on ne peut, bien entendu, attribuer beaucoup de valeur à ces concordances.

Conclusions

Comme il a été indiqué dans une note préliminaire (Ngendahayo et coll., 1986), les caractéristiques tégumentaires d'une espèce déterminée ne sont réalisées qu'à trois conditions :

- hôte normal,
- mâle *in copula*,
- durée d'infestation du Vertébré suffisante.

Chez *haematobium*, qui est l'espèce la plus lente à mûrir (90 jours) (Capron et coll., 1965), les femelles peuvent avoir des œufs avec miracidium fertile, alors que les téguments du mâle sont encore légèrement immatures.

Parmi ces développements incomplets, nous pouvons distinguer :

. Le morphe ω : avec tubercules sans épines, par exemple chez *S. bovis* chez les Muridés, *S. haematobium* très immature, etc...

. Le morphe σ , avec tubercules petits, polymorphes (alternance de tubercules inermes et de tubercules épineux). Ce morphe s'observe chez *S. haematobium* lorsque le mâle n'a pas de femelle dans le canal gynécophore ; c'est un stade intermédiaire entre ω et l'un des morphes α , β ou δ .

Ces réserves étant faites, les quatre espèces *bovis*, *intercalatum*, *curassoni*, *haematobium*, peuvent être différenciées (cf. Ngendahayo et coll., 1987a, 1987b et ce travail) :

A — CHEZ LES RONGEURS

— Tubercules sans épines.....	<i>bovis</i>
— Tubercules de moins de 10 μm de diamètre ¹ , avec épines peu serrées	<i>intercalatum</i>

1. Le diamètre pris en considération, si le tubercule n'est pas sphérique, est le petit diamètre car les tubercules en fuseau ont un grand axe de longueur très variable.

- Tubercules de plus de 15 μm de diamètre, avec épines
grosses et serrées..... *curassoni*
— Tubercules de 10 à 15 μm de diamètre, avec épines serrées. *haematobium*

B — CHEZ L'HÔTE NORMAL

- *Haematobium* et *intercalatum* : inconnu.
— *Bovis* : plages avec épines peu serrées ; parfois pas d'épines.
— *Curassoni* : très gros tubercules, avec épines serrées.

La valeur systématique éventuelle des différents morphes observés chez *S. haematobium* est plus difficile à préciser car nos observations ne reposent que sur des cas isolés.

S. haematobium a trois types enzymatiques distincts : A, B et D (Wright et Ross, 1983, Southgate et coll., 1985).

Nous avons constaté que :

. Au génotype A correspond le morphe α (épines des tubercules pointues ; nombreuses épines entre les tubercules) (1 observation) ; prépatence chez le Mollusque environ 75 jours (2 observations).

. Au génotype B correspond le morphe β (épines des tubercules pointues ; pas d'épines entre les tubercules) (1 observation) ; prépatence chez le Mollusque environ 42 jours (3 observations).

. Au génotype D correspond le morphe δ (épines des tubercules à pointe mousse ; quelques épines éparées à la base des tubercules) (2 observations) ; prépatence chez le Mollusque environ 55 jours (2 observations).

Les hypothèses selon lesquelles les différents génotypes de *S. haematobium* auraient des éléments morphologiques (téguments du mâle) et biologiques (prépatence chez le Mollusque) caractéristiques, sont actuellement cohérentes, mais elles ne reposent que sur des données trop peu nombreuses.

Cependant, des expériences rigoureuses de ce type sont longues et difficiles à réaliser. Il a donc paru utile de publier les quelques données actuelles, car la question ne peut progresser que par l'accumulation de documents.

BIBLIOGRAPHIE

- CAPRON A., DEBLOCK S., BIGUET J., CLAY A., ADENIS L., VERNES A. : Contribution à l'étude expérimentale de la bilharziose à *S. haematobium*. *Bull. WHO*, 1965, 32, 755-778.
GORDON R. M., DAVEY Th., 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. haematobium*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 1934, 28, 323-415.
HICKS R. M., NEWMAN J. : The surface structure of the tegument of *S. haematobium*. *Cell Biol. Intern. Reports*, 1977, 1, 157-167.
KUNTZ R. E., TULLOCH G. S., DAVIDSON D. L., HUANG T. C. : Scanning electron microscopy of the integumental surfaces of *S. haematobium*. *J. Parasitol.*, 1976, 62, 63-69.
LEITCH B., PROBERT A. J., RUNHAM N. W. : The ultrastructure of the tegument of adult *S. haematobium*. *Parasitology*, 1984, 89, 71-78.
NGENDAHOYO L. D., BAYSSADE-DUFOUR Ch., DIAW O. T., VASSILIADES G., ALBARET J.-L., CHABAUD A. G. : Conditions requises pour l'étude systématique des mâles de Schistosomes au M. E. B. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1986, 61, 595-596.

- NGENDAHAYO L. D., BAYSSADE-DUFOUR Ch., ALBARET J.-L., FRANSEN F., CHABAUD A. G. : Morphologie des téguments de *Schistosoma intercalatum*; comparaison de trois souches provenant du Cameroun, du Zaïre et du Gabon. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1987a, 62, 235-240.
- NGENDAHAYO L. D., BAYSSADE-DUFOUR Ch., ALBARET J.-L., GRUVEL J., DIAW O. T., DEIANA S., SOUTHGATE V. R., ROSS G. C., LUFFAU G., CHABAUD A. G. : Morphologie des téguments de *Schistosoma bovis*; variations selon l'hôte vertébré; comparaison avec *S. curassoni*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1987b, 62, 530-541.
- PFLÜGER W., ROUSHDY M. Z., EL EMAN M. : The prepatent period of cercarial production of *S. haematobium* in *B. truncatus* (Egyptian field strain) at different constant temperatures. *Z. Parasitenkunde*, 1984, 70, 95-103.
- ROSS G. C., BAYSSADE-DUFOUR Ch., SOUTHGATE V. R., ALBARET J.-L., NGENDAHAYO L. D., CHABAUD A. G. : Relationships between Cercarial Indices of *Schistosoma haematobium*, *S. bovis* and *S. curassoni* from Senegal and the Isoenzyme Genotypes of the Adult Worms. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1987, 62, 507-515.
- SOUTHGATE V. R., ROLLINSON D., ROSS G. C., KNOWLES R. J., VERCRUYSSÉ J. : On *Schistosoma curassoni*, *S. haematobium* and *S. bovis* from Senegal: development in *Mesocricetus auratus*, compatibility with species of *Bulinus* and their enzymes. *J. Nat. Hist.*, 1985, 19, 1249-1267.
- SOUTHGATE V. R., ROLLINSON D., VERCRUYSSÉ J. : Scanning electron microscopy of the tegument of adult *S. curassoni*, and comparison with male *S. bovis* and *S. haematobium* from Senegal. *Parasitology*, 1986, 93, 433-442.
- WRIGHT C. A., ROSS G. C. : Enzymes in *S. haematobium*. *Bull. WHO*, 1983, 61, 307-316.
-