LES REINFESTATIONS DES MOLLUSQUES : PAR LES PROTOSTRONGLES : Phénomènes de limitation et de facilitation

J. CABARET

RÉSUMÉ. Des Mollusques terrestres (*Otala lactea*, *Theba pisana*, *Cochlicella ventricosa* et *C. conoidea*) préalablement infestés par des Protostrongylidés ont été réinfestés à des intervalles de temps différents (un à 126 jours).

L'efficacité des réinfestations journalières est nulle. La réceptivité de toutes les espèces est réduite lors des réinfestations à intervalle court (jusqu'à 15 jours), elle est augmentée pour des intervalles longs (plus de 21 jours). Le premier phénomène est appelé limitation et le second, facilitation. Il est suggéré que la limitation est liée à la survie des larves du premier stade ayant pénétré le Mollusque et que la facilitation est le résultat d'une meilleure pénétration des larves du premier stade.

Reinfection of Molluscs by Protostrongylids : limitation and facilitation phenomena

SUMMARY. Land-snails (*Otala lactea*, *Theba pisana*, *Cochlicella ventricosa* and *C. conoidea*) previously infected experimentally by Protostrongylids were reinfected at different time-lags, from one day to 126 days.

The efficacy of daily reinfestations was nil. The susceptibility of all species of snails was lowered for reinfestation at short time-lags (up to 15 days) and enhanced for long time lags (over 21 days). The former phenomenon was called limitation and the latter, facilitation. It is suggested that limitation is related to the survival of penetrated first-stage larvae and that facilitation is induced by a better penetration of first-stage larvae.

Introduction

La majorité des connaissances sur la réceptivité des Mollusques aux Protostrongles reposent sur des primo-infestations expérimentales (Kassai, 1957 ; Cabaret, 1979 ; Urban, 1980). Les mollusques disposent de mécanismes de défense tant humoraux (Tripp, 1975) que cellulaires (Michelson, 1975). Les Mollusques réagissent

Institut National de la Recherche Agronomique, Station de Pathologie Aviaire et de Parasitologie, Unité d'Écologie Parasitaire, F 37380 Monnaie et Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Vers), 61 rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

Accepté le 13 décembre 1983.

à l'infestation : une production de pigments d'origine mélanique est observée à la périphérie des larves (Hobmaier et Hobmaier, 1929 ; Joyeux et Gaud, 1946) ainsi qu'une fibrose diffuse (Hobmaier et Hobmaier, 1929). L'existence de mécanismes de défense n'implique pas nécessairement la mise en place d'une immunité ou d'une prémunition au cours des réinfestations. Gerichter (1948) et Kassai (1958) n'observent pas de phénomènes de protection ; Sauerlander (1979) indique au contraire que les Mollusques déjà infestés sont moins réceptifs que des Mollusques indemnes. Nous avons observé (Cabaret, 1982) que *Theba pisana* s'infeste plus lors de réinfestations que de primo-infestations. Les résultats sont donc très diversifiés et les Mollusques déjà infestés peuvent présenter une réceptivité identique, plus faible ou plus forte que les Mollusques indemnes.

Les Mollusques présentent une « mémoire » immunitaire de courte durée (Lackie, 1980). L'hypothèse la plus vraisemblable qui justifierait les résultats contradictoires, consisterait à admettre que selon le délai entre les infestations, la protection serait plus ou moins intense. L'objectif du présent travail est d'apprécier l'efficacité des réinfestations selon le délai qui les sépare d'une primo-infestation. Cette efficacité sera également envisagée en tenant compte du fait qu'il s'agit d'une première, d'une seconde, troisième ou quatrième réinfestation.

Matériel et méthodes

Larves du premier stade (L1) de Protostrongles.

Elles sont soit extraites de fèces ovins naturellement infestées (espèce dominante : *Muellerius capillaris* soit issues d'une souche maintenue expérimentalement (*M. capillaris*).

Mollusques hôtes intermédiaires.

Ce sont des individus indemnes de parasites ayant évolué dans leur biotope naturel sur un pâturage protégé à Rabat (Maroc).

Infestation des Mollusques.

Les conditions de l'infestation, l'entretien des Mollusques sont exposés par ailleurs (Cabaret et Dakkak, 1979). Suivant les infestations les doses s'échelonnent de 60 à 600 L1 par Mollusque. L'intervalle entre les réinfestations s'étend de 1 à 126 jours.

L'examen parasitologique a lieu après digestion pepsique (Cabaret, 1979) pour les grosses espèces (*Otala lactea*, *Theba pisana*) et après écrasement entre deux lames pour les petites espèces (*Cochlicella* sp.). Il est réalisé 3 semaines après l'infestation, cette durée permettant l'évolution des L1 en larves du troisième stade (L3).

Traitement des données.

L'intervalle de confiance (seuil de 5 p. cent) des degrés d'infestation par lot est déterminé par la formule de Rojas (1964), car la population vermineuse n'est pas normale. Pour une infestation de moyenne $\bar{x}$, l'intervalle est $\pm \bar{x} D$ avec :

$$D^2 = (1/\bar{x} + 1/k)/N$$

$$k = \bar{x}^2/(s^2 - \bar{x})$$

et s^2 : variance de la population des larves au sein d'un groupe de Mollusques,

k : coefficient d'agrégation,

N : Nombre de Mollusques examinés.

Le rendement des infestations est évalué de la façon suivante :

— Primo-infestation.

$$Ro = (D.I.)_o/Mo$$

avec $(D.I.)_o$: nombre moyen de larves L2 et L3 au sein des mollusques (degré d'infestation).

Mo : dose infestante moyenne (L1)

— Première réinfestation.

$$R1 = ((D.I.)_1 - (D.I.)_o/M1)/((D.I.)_o/Mo)$$

— $n + 1^{\text{re}}$ réinfestation.

$$Rn + 1 = ((D.I.)_{n+1} - (D.I.)_n/M_{n+1})/((D.I.)_o/Mo)$$

Les indices 0, 1, n , $n + 1$ correspondent respectivement à la primo-infestation, la première, nième et $n + 1$ lième réinfestation.

L'avantage de ce calcul du rendement des réinfestations est d'obtenir des valeurs sans unité (Legendre et Legendre, 1979) d'une part et de présenter les résultats sous une forme unique quelle que soit la réceptivité initiale des espèces étudiées d'autre part.

Résultats

Réinfestations à intervalles courts (inférieur ou égal à 15 jours)

Des infestations successives, journalières ont été réalisées sur des *Otala lactea* juvéniles et des *Theba pisana* juvéniles, les premiers avec un mélange pluri-générique (*Muellerius capillaris* : 82 p. cent, *Neostromylus linearis* 18 p. cent) et les seconds avec *M. capillaris*. Pour les deux espèces, seule la primo-infestation est efficace : les Mollusques infestés une fois ou plusieurs fois ne présentent pas des degrés d'infestation différents (tableau I).

Des réinfestations de *T. pisana* adultes par *M. capillaris* ont été réalisées à des intervalles de temps variables : 1, 3, 8 et 15 jours. Les résultats sont consignés dans le tableau II. Le groupe réinfesté journellement est significativement moins infesté

TABLEAU I. — Influence des réinfestations journalières sur le degré d'infestation de deux espèces de Mollusques.

Espèces de protostrongylides	Dose infestante (L1/Mollusque) et rythme d'infestation	Espèce de Mollusque	Taille du lot	Degré d'infestation
<i>M. capillaris</i> (82%) et <i>N. linearis</i> (18%)	70 70/jour 4 jours consécut.	<i>O. lactea</i>	10 15	4,1 ± 1,0 2,6 ± 0,6
<i>M. capillaris</i>	100 100/jour 6 jours consécut.	<i>E. pisana</i>	9 9	0,67 ± 0,23 0,62 ± 0,40

TABLEAU II. — Variations du degré d'infestation de *E. pisana* en fonction de l'intervalle entre les infestations.

Dose infestante pour chaque infestation (L1/Mollusque)	Nombre d'infestations	Intervalle entre chaque infestation (jours)	Taille du lot	Degré d'infestation moyen
100	6	1	9	2,8 ± 1,2
600	1	—	25	12,1 ± 3,4
300	2	3	10	8,9 ± 3,8
300	2	8	10	9,3 ± 2,3
300	2	15	6	14,0 ± 6,0

que les autres lots. Une infestation de 600 L1, en dose unique ou en deux doses de 300 L1, séparées par un intervalle de 15 jours donnent des résultats similaires. Lorsque l'intervalle est de 3 ou 8 jours les différences sont faibles ; l'augmentation de la durée de l'intervalle entre les infestations paraît avoir un effet favorable sur les rendements lorsque l'on considère les degrés d'infestation médians : 2,5 (intervalle de 3 jours), 9,3 (intervalle de 8 jours) et 14,0 (intervalle de 15 jours).

Les réinfestations rapprochées ont un effet défavorable également chez *Cochlicella conoidea* juvénile.

Un mélange plurigénérique a été employé (*M. capillaris* 78 p. cent et *N. linearis* 22 p. cent). Les résultats sont :

— primo-infestation : 60 L1/Mollusques ; degré d'infestation $0,23 \pm 0,12$ (13 individus).

— primo-infestation de 60 L1 et réinfestation 3 jours plus tard de 60 L1/Mollusque ; degré d'infestation : $0,27 \pm 0,13$ (26 individus).

Réinfestations à intervalles longs (supérieurs ou égaux à 3 semaines).

Des exemplaires de *Cochlicella ventricosa* ont été infestés par un mélange pluri-générique (*M. capillaris*, 73 p. cent ; *Cystocaulus nigrescens*, 17 p. cent ; *N. linearis*, 10 p. cent) à des doses variables. L'intervalle est de 3 semaines et les résultats sont présentés dans le tableau III. Lors de primo-infestations, le maximum de larves hébergé par un Mollusque est de 1 ; lors de réinfestations il est de 2. L'infestation des Mollusques déjà infestés semble se dérouler de la même façon que lorsqu'il sont indemnes : une larve pourra se développer dans le meilleur des cas.

Le tableau IV concerne des réinfestations d'adultes et de juvéniles de *T. pisana* avec un intervalle d'un mois. Dans les deux classes de Mollusques, les réinfestations sont au moins aussi efficaces que les primo-infestations. La dispersion de la population larvaire augmente le rapport variance/moyenne, il passe de 8,4 et 7,2 pour les primo-infestations à 13,6 et 46,2 pour les réinfestations. Ceci s'accompagne d'une augmentation du nombre maximal de larves observé chez un individu.

TABLEAU III. — Effets des réinfestations à intervalle de 3 semaines sur le degré d'infestation de *C. ventricosa*.

	Primo-infestation		Réinfestation	
	Dose infestante (L1/Mollusque)	Degré d'infestation moyen (25 individus)	Dose infestante (L1/Mollusque)	Degré d'infestation moyen (5 individus)
Essai 1	306	0,24 ± 0,13	320	1,0 ± 0,33
Essai 2	598	0,32 ± 0,16	320	0,60 ± 0,40

TABLEAU IV. — Effet d'une réinfestation à intervalle d'un mois sur le degré d'infestation de *T. pisana* adultes et juvéniles.

	Primo-infestation		Réinfestation	
	Dose infestante (L1/Mollusque)	Degré d'infestation moyen	Dose infestante (L1/Mollusque)	Degré d'infestation moyen
Juvéniles	150	0,75 ± 0,37 (28)*	80	1,47 ± 0,29 (17)
	150	0,27 ± 0,09 (11)	80	0,75 ± 0,25 (4)
Adultes	300	1,17 ± 0,78 (6)	300	6,05 ± 1,58 (21)
	300	5,25 ± 3,15 (4)	300	17,07 ± 8,10 (12)

* nombre d'individus/lot.

Un second essai sur *T. pisana* (tableau V) porte sur des intervalles de temps entre les réinfestations de plus d'un mois et concerne également des réinfestations multiples. La première réinfestation est environ six fois plus efficace que la primo-infestation, quel que soit l'intervalle de temps considéré (5 à 18 semaines). L'évolution de la larve L1 en L3 est également plus rapide, le pourcentage de L3 obtenu 3 semaines après l'infestation passant de 20 à 79. Les mêmes tendances sont reportées pour une seconde réinfestation. La troisième réinfestation n'est pas efficace. La dispersion (rapport variance/moyenne) et le nombre maximal de larves observé augmente au cours des réinfestations.

TABLEAU V. — Influence des réinfestations à intervalles longs sur le degré d'infestation de *E. pisana* par *M. capillaris*.

Dose infestante (L1/Mollusque) à chaque infestation	Nombre d'infestations	Intervalles entre les infestations	Taille du lot	Degré d'infestation moyen	% L3
150	1	—	24	2,2 ± 1,0	20
	2	9 semaines	10	14,1 ± 4,3	73
		10 semaines	10	14,2 ± 8,7	79
		11 semaines	10	15,3 ± 6,6	78
		18 semaines	15	13,6 ± 5,4	74
	3	9 semaines entre la première et la deuxième infestation ;	10	33,9 ± 12,9	74
		4 semaines entre la deuxième et la troisième			
	4	9 semaines entre la première et la deuxième infestation ;	10	29,2 ± 10,5	65
		4 semaines entre la deuxième et la troisième ;			
		4 semaines entre la troisième et la quatrième.			

Rendements comparés des réinfestations à intervalles courts et longs.

Les rendements comparés, tels qu'ils ont été définis auparavant, sont présentés sur la figure 1, selon la durée de l'intervalle entre les réinfestations. Ils concernent les données des tableaux II, III, IV, V.

Si le rendement comparé est supérieur à 1, la réinfestation est plus efficace que la primo-infestation ; c'est l'inverse s'il est inférieur à 1. L'ajustement significatif suivant est obtenu :

$$R = -1,022 + 1,345 \log \Delta \quad (r = 0,91 ; n = 11)$$

avec R : rendement de la réinfestation par rapport à la primo-infestation,

Δ : intervalle en jours entre les infestations.

Discussion

De l'ensemble des résultats obtenus il ressort que les infestations répétées à intervalle court sont peu efficaces ou ont même un effet négatif sur l'infestation précédente. Au contraire des infestations successives, à intervalle long, ont un effet favorable sur la réceptivité des Mollusques. Les résultats obtenus par les divers auteurs ne sont donc plus contradictoires : les effets favorables d'une réinfestation à intervalle long ne s'opposent pas à la faible réceptivité des Mollusques préinfestés lors de réinfestation à intervalle court (Sauerländer, 1979). La généralité du phénomène est remarquable, car elle s'observe de façon similaire pour des espèces différentes de Mollusques (*O. lactea*, *T. pisana*, *C. conoidea*, *C. ventricosa*) à des stades variés (juvéniles, adultes) et pour plusieurs espèces de Protostrongles, tant associés qu'en souche pure à des doses variables.

La réceptivité des Mollusques est donc non seulement liée à des facteurs relatifs aux larves (Cabaret, 1980b) et aux Mollusques tels l'espèce, le morphe (Cabaret, 1982) ou l'état d'activité (Cabaret, 1981) mais également au fait que le Mollusque vit une expérience plus ou moins ancienne du parasitisme. Par similitude avec la nomenclature utilisée pour le couple microfilaire-vecteur (Bain, 1971 ; Bain et Chabaud, 1975) nous définissons par limitation, les réinfestations inefficaces à intervalle court et par facilitation les réinfestations efficaces à intervalle long.

Phénomène de limitation.

Le dernier n'est pas uniquement lié à l'état parasitologique antérieur du Mollusque. Il est présent en particulier chez les juvéniles de *C. ventricosa* et *C. conoidea*, il se manifeste par la possibilité d'établissement de 0 ou 1 larve chez un individu. (Cabaret et Dakkak, 1979 ; Cabaret, 1980c). Le phénomène est encore plus intense lorsque les Mollusques ont une expérience récente d'une infestation par les Protostrongles. L'examen de la *figure 1* indique que le délai entre les infestations doit être de moins de 15 jours, ce qui correspond à la présence des stades évolutifs L1 et surtout L2. La répétition des infestations est un facteur très défavorable (*tableaux I et II*) qui peut même réduire la variabilité des larves ayant pénétré auparavant chez l'hôte intermédiaire. Ainsi une même dose de 600 L1 chez *T. pisana* selon quelle est administrée en une seule fois ou en six doses journalières de 100 larves, induit des infestations très différentes, le second type d'administration réduisant de 6 fois le nombre de larves installées. Le phénomène est par contre peu sensible lorsqu'il s'agit de Mollusques peu réceptifs, par exemple de juvéniles de *T. pisana* (*tableau I*).

Rendement de la réinfestation (R)

FIG. 1. — Variation du rendement des réinfestations selon l'intervalle de temps.

Le schéma suivant peut être envisagé :

- le Mollusque est juvénile et présente une limitation intense liée à son stade,
- le Mollusque est adulte, il ne présente pas de limitation due au stade et la limitation liée aux réinfestations est forte.

Ce schéma est supporté par le fait que la régulation est essentiellement externe dans la limitation due au stade du Mollusque, ce qui n'est pas le cas pour celle qui est en relation avec l'état parasitaire (Cabaret, 1981). Enfin, les larves L1 au sein du pied du Mollusque sont celles dont la viabilité est la plus faible (Cabaret, 1979).

Nous pouvons ainsi opposer une limitation liée au stade (régulation externe) à une limitation induite par l'expérience préalable du parasite (essentiellement interne). Celle-ci ne pourrait s'exercer que sur le stade sensible (L1) et par suite ne concernerait que les réinfestations rapprochées (moins de 8 jours) et serait particulièrement efficace sur les réinfestations journalières (tableau II).

Phénomène de facilitation.

Il n'apparaît qu'à environ 15 à 21 jours après une première infestation et correspond à l'apparition des premières larves L3. L'augmentation de réceptivité est alors de 5 à 6. L'examen de la figure 1 montre que la mise en place du phénomène est progressive et que les variations de son intensité sont importantes durant la période de 3 à 4 semaines succédant à la primo-infestation. Cette augmentation de réceptivité est associée à une augmentation de la vitesse d'évolution des L1 et L3 (tableau V).

Dans d'autres conditions, le parallélisme entre la réceptivité et la vitesse d'évolution a été remarqué par divers auteurs (Rose, 1957 ; Soltys, 1964 ; Ramirez-Fernandez, 1967 ; Trushin, 1978). La surdispersion consécutive à la forte réceptivité

est également un phénomène général (Cabaret, 1979 ; Cabaret, 1980a). Il est à noter que la troisième réinfestation est inefficace (tableau V) chez *T. pisana*.

Deux explications sont possibles : la première concerne l'état physiologique des Mollusques qui a pu varier à la suite de la période d'estivation de 4 mois qui leur a été imposée, la seconde repose sur l'existence d'un seuil parasitaire maximal qui serait alors atteint.

La régulation est au cours de ce phénomène de type externe (Cabaret, 1981) : les larves L1 sont peu lysées ou inactivées lors du contact avec le Mollusque ce qui assure une meilleure pénétration. Le facteur inducteur de la réduction du pouvoir lytique ou immobilisateur est vraisemblablement lié à la présence des larves L3. Ce point est à comparer avec la réaction existant dans le couple Trematode-Mollusque où la présence de sporocystes vient favoriser les nouvelles infestations (Lie et Heyneman, 1976a ; Lie, Heyneman 1976b). Un point fondamental différencie cependant les deux réactions : pour le couple Protostrongle-Mollusque il s'agit de résistance à la pénétration et pour l'autre couple des phénomènes de défense interne (réaction amœbocytaire) sont en jeu.

Les phénomènes de limitation et de facilitation au cours des réinfestations ont un rôle antagoniste sur la réceptivité des Mollusques. Les mécanismes en cause paraissent différents : pour les objectiver directement il serait souhaitable de mesurer la mortalité des L1 pour la limitation et la nature du stade parasitaire (L3 préinfestante ou infestante) en cause pour la facilitation. L'existence conjointe des deux phénomènes pourrait rendre compte en partie de la surdispersion élevée rencontrée dans les infestations naturelles.

BIBLIOGRAPHIE

- BAIN O. : Transmission des filarioses. Limitation des passages de microfilaires ingérées vers l'hémocèle du vecteur, interprétation. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1971, 46, 613-631.
- BAIN O., CHABAUD A. G. : Le mécanisme assurant la régulation de la traversée de la paroi stomacale du vecteur par les microfilaires (*Dipetalonema dessetae*, *Aedes egypti*). *C.R. Acad. Sci.*, 1975, 281, D, 1199-1202.
- CABARET J. : Réceptivité expérimentale à l'infestation par les larves de Protostrongylidés de quelques Hélicides fréquents au Maroc. Facteurs de variation. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1979, 54, 475-482.
- CABARET J. : Hétérogénéité de l'infestation des Mollusques terrestres par les larves L1 de Protostrongylidés dans les conditions expérimentales. *Ann. Soc. Belge Méd. Trop.*, 1980 a, 60, 97-101.
- CABARET J. : Mobilité et infestivité des larves L1 de Protostrongylidés. Facteurs de variations. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1980 b, 55, 571-581.
- CABARET J. : Fluctuations saisonnières de la réceptivité du Mollusque *Cochlicella conoidea* à l'infestation par les larves du premier stade des Protostrongylidés. *C.R. Acad. Sci.*, 1980 c, 290, D, 373-373.
- CABARET J. : Polymorphisme de *Euparypha pisana* et réceptivité à l'infestation par les Protostrongylidés. *Malacologia*, 1982, 22, 49-50.
- CABARET J. : Réceptivité des Mollusques terrestres de la région de Rabat à l'infestation par les Protostrongles dans les conditions expérimentales et naturelles. *Thèse Doc. ès-sciences*, Paris, 1981, 214 p.
- CABARET J., DAKKAK A. : Infestation expérimentale de *Cochlicella ventricosa* (Draparnaud, 1801) par des larves L1 de Protostrongylidés. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1979, 54, 57-64.
- GERICHTER C. B. : Observations on the life history of lung nematodes using snails as intermediate hosts. *Am. J. Vet. Res.*, 1948, 9, 109-112.

- HOBMAIER A., HOBMAIER M. : Über die Entwicklung der lungenwürmer des genus *Synhetocaulus* Berl. Münch. Tierarztl. Wschr., 1929, 80, 497-500.
- JOYEUX C., GAUD J. : Recherches helminthologiques marocaines. Étude sur la pneumonie vermineuse. Arch. Inst. Pasteur, Maroc, 1946, 3, 383-461.
- KASSAI T. : Schnecken als Zwischenwirte der Protostrongyliden. Z. Parasitenkd., 1957, 8, 5-19.
- KASSAI T. : Larvae of Protostrongylins in snails. Acta Vet. Acad. Sci. Hung., 1958, 8, 223-236.
- LACKIE A. M. : Invertebrate immunity. Parasitology, 1980, 80, 393-412.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P. : Écologie numérique. 1. — 254 p. Masson, Paris et Les Presses de l'Université du Québec, 1979.
- LIE K. J., HEYNEMAN D. : Studies on resistance in snails. Escape of *Echinostoma lindoense* sporocysts from encapsulation in the snail heart and subsequent loss of the host's ability to resist infection by the same parasite. J. Parasitol., 1976 a, 62, 298-302.
- LIE K. J., HEYNEMAN D. : Studies on resistance in snails. 7. — Evidence of interference with the defence reaction in *Biomphalaria glabrata* by trematode larvae. J. Parasitol., 1976 b, 62, 608-615.
- MICHELSON E. M. : Cellular defense mechanisms. In gastropod Molluscs, pp. 181-195. In : Invertebrate Immunity. (K. Maramorosch, R. E. Shope, eds). Academic Press, New York, 1975.
- RAMIREZ-FERNANDEZ A. P. : Epizootologia de las broncopneumonias verminosas ovina sen Leon. Ann. Fac. Vet. Leon, 1967, 13, 135-210.
- ROJAS B. A. : La binomial negativa y la estimacion de la intensidad de plagas en el suelo. Fitotecnica Latin. Americ., 1, 27-37.
- ROSE J. M. : Observations on the larval stages of *Muellerius capillaris* within the intermediate hosts *Agriolimax agrestis* and *A. reticulatus*. J. Helminth., 1957, 31, 1-16.
- SAUERLANDER R. : *Cepaea nemoralis* als experimenteller Zwischenwirt für *Muellerius capillaris*. Z. Parasitenkd., 1979, 59, 63-66.
- SOLTYS A. : Snails as intermediate hosts of nematodes of the family Protostrongylidae in sheep of the Lublin Palatinate. Acta Parasitol. Pol., 1964, 12, 233-237.
- TRIPP M. R. : Humoral factors and Molluscan Immunity, pp. 201-233. In : Invertebrate Immunity (K. Maramorosch, R. E. Shope, eds). Academic Press, New York, 1975.
- TRUSHIN I. N. : Effet de l'hôte sur le développement des larves de *Muellerius capillaris* dans les Mollusques terrestres. Bull. Vses. Inst. Gelm. Inst. Skryabin, 1978, 22, 75-80. (En Russe).
- URBAN E. : Studies on lung nematodes (Protostrongylidae, Dictyocaulidae) in sheep of the Podhale region, Tatra Highlands. II. Intermediate hosts of Protostrongylidae. Acta Parasitol. Pol., 1980, 27, 63-74.