

DYNAMIQUES DE PRODUCTION DES CERCAIRES DE *SCHISTOSOMA MANSONI*

en relation avec les variations de la dose miracidiale
proposée au mollusque vecteur *Biomphalaria glabrata*

A. THÉRON*

RÉSUMÉ. Les variations de la productivité cercarienne en fonction du nombre de miracidium diffèrent suivant l'âge de l'infestation. Pour une parasitose inférieure à 4-5 mois, la productivité double entre 1 et 2 miracidium puis ne varie pratiquement plus pour des doses supérieures à 2. Ces résultats suggèrent l'intervention précoce de mécanismes régulateurs intervenant soit au niveau de la sporocystogenèse soit au niveau de la cercariogenèse. Pour des infestations supérieures à 5 mois, la productivité cercarienne est équivalente quelle que soit la dose de miracidium. A ce stade de la parasitose, la répllication des sporocystes a permis, quel que soit le volume initial de miracidium, une colonisation optimale du milieu hôte.

Dynamics of the cercarial production of *Schistosoma mansoni* in relation with the miracidial dose exposure to the snail host *Biomphalaria glabrata*.

SUMMARY. The variations of cercarial productivity in relation with the miracidial dose exposure differ according to the age of the parasitosis. In the case of infection less than 4 or 5 months, productivity doubles between 1 and 2 miracidia ; with more than 2 miracidia, there is practically no increase in productivity. These results suggest the early intervention of regulating mechanisms to limit the production of sporocysts or cercariae. With older infections (more than 5 months), there is no discernible difference in productivity between monomiracidial and plurimiracidial infections. At this stage of parasitosis, the replication of sporocysts enabled an optimal colonisation of the snail host whatever the initial dose exposure.

Les résultats des recherches sur la production cercarienne des couples hôte-parasite, en particulier ceux concernant les cercaires de Schistosomatidae, ont généralement été interprétés dans le cadre des relations de compatibilité entre le parasite et son mollusque vecteur (Golvan *et al.* ; Frandsen, 1979a et b).

Nos travaux sur la dynamique de la production des cercaires ont montré que les variations de cette production, si elles sont analysées sur des périodes suffisamment

* Département de Biologie animale, U.A. 698, CNRS, Université (Directeur : P. C. Combes), avenue de Villeneuve, F 66025 Perpignan Cedex.

Accepté le 12 décembre 1984.

longues, permettaient d'approcher les problèmes touchant à la dynamique interne des populations intramolluscales du parasite (démographie des sporocystes, générations cercariennes) (Théron, 1981). Nous avons ainsi démontré pour le couple *Schistosoma mansoni*/*Biomphalaria glabrata* que le rythme circamsuel de production des cercaires pour des infestations monomiracidiales avait pour support le renouvellement périodique des générations cercariennes intrasporocystiques et l'intervention des phénomènes de réplication des sporocystes (Théron, 1981).

Dans le but de mieux comprendre les mécanismes qui régissent cette dynamique des stades larvaires intramolluscaux, nous avons étudié comparativement la dynamique de production des cercaires de *S. mansoni* en fonction de la variation de certains facteurs biotiques ou abiotiques. Les résultats présentés ici concernent les variations de la production cercarienne en fonction de la dose miracidiale proposée aux mollusques et pour toutes autres conditions expérimentales constantes de température, de photopériode, de nourriture et de maintenance des mollusques.

Matériel et méthodes

Le couple hôte-parasite utilisé pour cette étude est constitué par une souche de *S. mansoni* d'origine brésilienne entretenue sur une variété albinos de *B. glabrata* également d'origine brésilienne et maintenue sur souris SWISS OF 1.

Les mollusques de 5 mm, nés au laboratoire, sont infestés individuellement en présence de 1, 2, 5 ou 10 miracidiums pendant 12 heures dans 5 ml d'eau à la température de 26° C. Pendant toute la durée de la période prépatente et de la période de production des cercaires, les mollusques sont élevés dans des aquariums placés dans une enceinte climatique. L'eau constamment aérée est maintenue à 26° C. La photopériode est équilibrée LD 12-12 ; pendant la photophase, l'intensité lumineuse correspond à 1 200 ergs/cm²/sec. à la surface de l'eau. Les mollusques sont nourris *ad libitum* avec de la laitue soigneusement lavée.

Pour chaque expérience, la production cercarienne est calculée à partir d'un groupe de 10 à 12 *B. glabrata* parasités, placés dans 2,5 litres d'eau.

Tous les jours une heure après le début de la scotophase, l'eau des aquariums est filtrée sur un tissu polyamide NYTREL-TI de 25 µm de vide de maille (Théron, 1979) et remplacée par un volume équivalent d'eau propre à la même température. Les cercaires retenues sur le filtre sont colorées par une pulvérisation de Lugol et comptées sous la loupe binoculaire.

Le comptage journalier des cercaires est exhaustif. Les productions hebdomadaires moyennes sont calculées soit à partir des productions quotidiennes mesurées pendant 7 jours soit à partir des productions quotidiennes mesurées pendant 5 jours consécutifs. La croissance des mollusques est évaluée toute la semaine par la mesure au pied à coulisse du diamètre des coquilles ; la mortalité des mollusques est relevée hebdomadairement.

Résultats

1 - Production des mollusques infestés par 1 miracidium (tableau I, fig. 1 A)

La production des mollusques infestés par un seul miracidium débute au 33^e jour postinfestation (33 JPI). La production totale par mollusque est en moyenne de 14 602 cercaires pour 84 jours d'émission, soit une productivité moyenne de 174 cercaires par jour et par mollusque (174 C/J/M) (fig. 1). La production journalière maximale a été observée au 39^e JPI avec 748 cercaires. Les productions hebdomadaires (tableau I) sont très irrégulières suivant la période de la parasitose. Les valeurs extrêmes se situent à la 2^e semaine postémergence (2 SPE) avec 2 877 cercaires pour le maximum et à la 9^e SPE avec 357 cercaires seulement pour le minimum.

L'analyse des productions hebdomadaires relatives, exprimées en pourcentages de la production totale donne une image intéressante de la dynamique de production des cercaires (fig. 2). Dans les conditions de notre expérience et pour une infestation monomiracidiale, il se dégage très nettement trois périodes de productivité équivalente situées entre la 1^{re} et la 3^e SPE, entre la 5^e et la 8^e SPE et entre la 10^e et la 12^e SPE et représentant respectivement 34,46 %, 30,00 % et 29,91 % de la production totale. Les périodes intermédiaires de faible productivité sont situées à la 4^e et à la 9^e SPE représentant seulement 3,16 % et 2,44 % de la production cercarienne totale.

Entre la 1^{re} et la 12^e SPE, l'augmentation moyenne de la taille des mollusques est de 7,74 mm. Pour cette même période, la mortalité atteint 52,00 % à la 12^e SPE.

2 - Production des mollusques infestés par 2 miracidiums (tableau I, fig. 1 A).

La période prépatente pour les infestations bimiracidiales est de 28 jours. La production totale par mollusque atteint 33 915 cercaires pour 84 jours d'émissions soit une productivité journalière moyenne de 404 cercaires par mollusque (fig. 1). L'émission maximale est de 1 218 cercaires au 94^e JPI. Les variations de la production hebdomadaire sont relativement faibles pendant les 8 premières SPE (entre 1 652 et 2 580 cercaires) (tableau I). A partir de la 9^e SPE, la production augmente fortement atteignant 5 082 cercaires à la 10^e SPE.

La dynamique de la production n'est pas aussi bien marquée que pour les infestations monomiracidiales. Bien que les limites soient plus difficiles à déterminer, on distingue cependant trois périodes de production inégale et croissante avec l'âge de la parasitose (fig. 2). Ces trois périodes sont situées entre la 1^{re} et la 2^e SPE, entre la 4^e et la 7^e SPE et entre la 9^e et la 11^e SPE, elles représentent respectivement 14,41 %, 26,60 % et 38,03 % de la production totale.

Entre la 1^{re} et la 12^e SPE, l'augmentation moyenne de la taille des mollusques est de 9,13 mm soit supérieure de 1,40 mm à celle des mollusques infestés par 1 miracidium. La mortalité des mollusques après 12 semaines de production atteint 55,55 %.

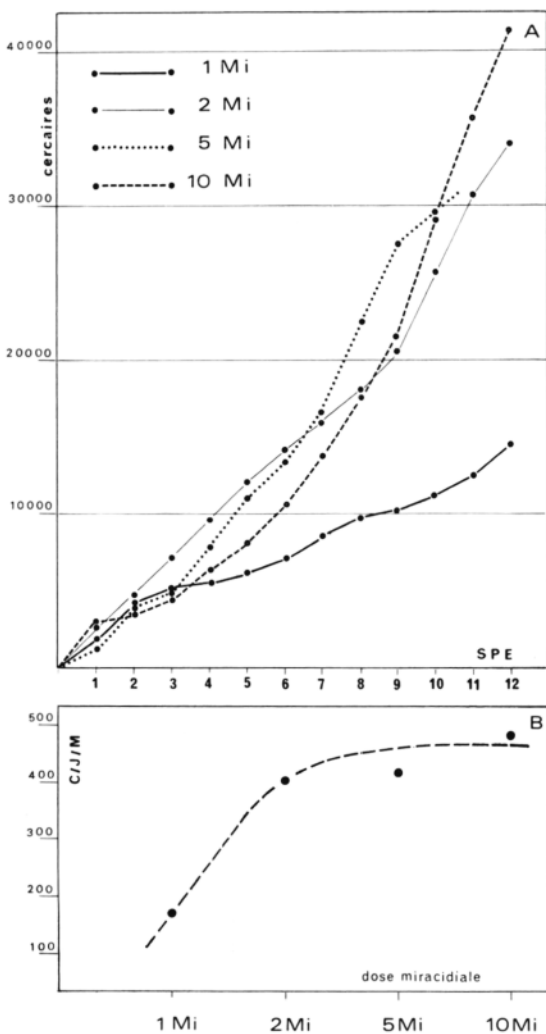


FIG. 1. — Production cercarienne de *S. mansoni* en fonction de la dose miracidiale.

A) Productions cumulées pour 1, 2, 5 et 10 miracidiums ; SPE = semaines post-émergence.

B) Productivités comparées ; C/J/M = cercaires par jour et par mollusque.

3 - Production des mollusques infestés par 5 miracidiums (tableau I, fig. 1 A).

Les premières émissions cercariennes apparaissent aux alentours du 28^e JPI. La production n'a pu être poursuivie au-delà de la 10^e semaine post-émergence compte tenu de la mortalité élevée des mollusques au cours de cette expérience : 100 % de mortalité à la 11^e semaine de production.

La production totale moyenne par mollusque est de 29 404 cercaires pour 70 émissions, soit une productivité journalière de 420 C/J/M (fig. 1). L'émission maximale a été de 1 176 cercaires au 80^e JPI.

DYNAMIQUES DE PRODUCTION DES CERCAIRES DE *S. MANSONI* 669

TABLEAU I. — Production cercarienne de *S. mansoni* en fonction de la dose miracidiale proposée aux *B. glabrata*.

		Production cercarienne												PT	C/J/M
Nombre de Mira- cidiums	Pro- duc- tion	Semaines post-émergence													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
1	P H	1120	2877	1036	462	749	763	1638	1232	357	917	1463	1988	14602	174
	% H	7,6	19,7	7,1	3,2	5,1	5,2	11,2	8,4	2,4	6,3	10,0	13,6		
	P C	1120	3997	5033	5495	6244	7007	8645	9877	10234	11151	12614	14602		
2	P H	2520	2366	2268	2282	2611	2093	2037	1652	2912	5082	4907	3187	33915	404
	% H	7,4	7,0	6,7	6,8	7,7	6,2	6,0	4,9	8,6	14,9	14,5	9,4		
	P C	2520	4886	7154	9436	12047	14140	16177	17829	20741	25823	30730	33915		
5	P H	1708	2261	735	3143	3129	2324	3248	6076	5124	1659			29404	420
	% H	5,8	7,7	2,5	10,7	10,7	7,9	11,0	20,6	17,4	5,6				
	P C	1708	3969	4704	7844	10973	13297	16545	22621	27745	29404				
10	P H	2758	777	756	1953	1687	2660	3304	3738	3934	7945	6174	5663	41349	492
	% H	6,7	1,9	1,8	4,7	4,1	6,4	8,0	9,0	9,5	19,2	14,9	13,7		
	P C	2758	3535	4291	6244	7931	10591	13895	17633	21567	29512	35686	41349		

PT : production totale par mollusque ; C/J/M : cercaires par jour et par mollusque ; PH : production hebdomadaire
% H : production hebdomadaire en % de PT ; PC : production cumulée.

La production hebdomadaire présente toujours de fortes variations ; le minimum (735 cercaires) correspond à la 3^e SPE, le maximum (6 076 cercaires) correspond à la 8^e SPE.

On retrouve au niveau de la dynamique de production trois périodes de forte productivité séparées par des périodes de productivité plus faible (*fig. 2*). La périodicité de ces périodes est plus courte que celle observée dans le cas d'infestations monomiracidiales. Comme pour les infestations bimiracidiales, la productivité est croissante avec l'âge de la parasitose : 13,5 % (1^{er} et 2^e SPE) ; 21,33 % (4^e et 5^e SPE) ; 49,12 % (7^e, 8^e et 9^e SPE). Les périodes intermédiaires de faible productivité sont bien individualisées : 2,50 % (3^e SPE), 7,90 % (6^e SPE) et 5,64 % (10^e SPE).

L'augmentation moyenne de la taille des mollusques entre la 1^{re} et la 10^e semaine est de 5,38 mm.

4 - Production des mollusques infestés par 10 miracidiums (tableau I, *fig. 1 A*).

L'émission des cercaires débute au 28^e JPI et atteint 41 349 cercaires après 84 jours de production. La production moyenne par mollusque et par jour est de 492 cercaires (*fig. 1*) avec une production maximale de 1 826 cercaires au 93^e JPI.

La dynamique de la production des cercaires par des mollusques infestés avec 10 miracidiums ne présente aucune alternance de périodes à forte et faible productivité (*fig. 2*). On remarquera, comme dans le cas des infestations à 2 et 5 miraci-

diurns une augmentation croissante de la productivité au fur et à mesure du développement de la parasitose. La production hebdomadaire passe de 777 cercaires à la 2^e SPE (1,88 % de la production totale) à 7 945 cercaires à la 10^e SPE (19,21 %).

Entre la 1^{re} et la 12^e SPE, l'augmentation moyenne de la taille des mollusques est de 5,95 mm. A la 12^e SPE la mortalité est de 66,66 %.

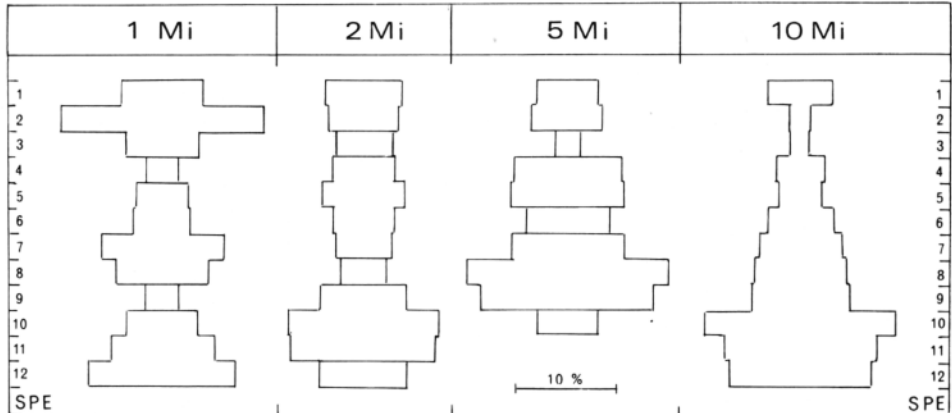


FIG. 2. — Dynamiques de production des cercaires de *S. mansoni* par des *B. glabrata* exposés à des doses croissantes de miracidiums; les productions hebdomadaires sont exprimées en % de la production totale; SPE = semaines post-émergence.

5 - Production pour des infestations mono- et plurimiracidiales supérieures à 5 mois (tableau II).

De l'ensemble des mollusques utilisés pour les expériences précédentes, seuls 3 *B. glabrata* respectivement infestés avec 1, 2 et 10 miracidiums ont survécu après 18 semaines de production. Nous avons mesuré leur production jusqu'à la 24^e SPE, ce qui correspond (période prépatente comprise) à une parasitose de 6 mois et demi que nous considérons comme parmi les plus longues obtenues en laboratoire.

Entre la 18^e et la 24^e SPE, la productivité moyenne est très nettement supérieure à la productivité calculée pour les 12 premières SPE. Pour 1, 2 et 10 miracidiums, elle a été respectivement de 2 499, 1 681 et 2 115 C/J/M. La taille de ces mollusques à la 24^e SPE étant de 21,6, 20,1 et 21,3 mm.

Discussion

1 - Productivité en fonction du nombre de miracidiums

L'étude des variations de la production cercarienne en fonction du nombre de miracidiums a été abordée pour plusieurs espèces de schistosomes. Les résultats qui s'en dégagent sont différents suivant les auteurs et la nature du couple hôte-parasite considéré. D'après Chu *et al.* (1966) pour *S. haematobium*/*Bulinus truncatus*; Mas-

TABLEAU II. — Production cercarienne (Journalière, PJ et Hebdomadaire, PH) de *S. mansoni* par des *B. glabrata* infestés par 1, 2 et 10 miracidiums pour des parasitoses anciennes.

		Production cercarienne									
Nombre de Miracidiums	Production	Semaines post-émergence							Taille des Mollusques	C/J/M	
		18	19	20	21	22	23	24			
1	P J	1794	2074	2229	2505	3128	2435	3333	21,6	2499,71	
	P H	12559	14520	15603	17539	15644	12176	16668			
2	P J	1435	1641	1597	1020	939	2048	3089	20,1	1681,28	
	P H	10046	11491	11184	7145	4695	10244	15448			
10	P J	2864	2520	1522	2140	1660	2372	1727	21,3	2115,14	
	P H	20056	17640	10654	14980	8300	11860	8636			

soud (1974) pour *Ornithobilharzia turkestanicum*/*Lymnaea gedrosiana*; Sluiters *et al.* (1980) pour *Trichobilharzia ocellata*/*Lymnaea stagnalis* la production cercarienne des mollusques ayant subi une infestation plurimiracidiale est supérieure à celles des infestations monomiracidiales. Ces conclusions ne sont pas confirmées par Pesigan *et al.* (1958) pour *S. japonicum*/*Oncomelania quadrasi* et par Sturrock et Sturrock (1970) pour *S. mansoni*/*B. glabrata*. Selon ces deux travaux, les mollusques infestés par 1 miracidium produisent plus de cercaires que ceux infestés par plusieurs miracidiums. Sturrock et Sturrock attribuent cette différence à l'absence d'interférence entre le développement des miracidiums ou des sporocystes pères au cours des infestations monomiracidiales.

D'après les résultats de notre étude, il apparaît que les variations de productivité cercarienne en fonction du nombre de miracidiums doivent être interprétés en fonction de l'âge de la parasitose. Nous distinguerons donc le cas des infestations jeunes (inférieures à 5 mois) et celui des infestations âgées (supérieures à 5 mois). Avant d'aborder la discussion des résultats, il nous paraît important de rappeler que le nombre de miracidiums qui pénètrent chez les mollusques ne peut être connu que dans le cas des infestations monomiracidiales. Pour les expositions à 2, 5 et 10 miracidiums rien ne permet de dire, malgré la très bonne compatibilité du couple hôte-parasite utilisé, que tous les miracidiums ont pénétré; les productivités cercariennes obtenues ne peuvent donc être rapportées qu'à la dose miracidiale proposée aux mollusques.

Cas des parasitoses jeunes :

Pour des conditions constantes de température et de photopériode, équivalentes pour les 4 types d'infestations étudiés, la production cercarienne des *B. glabrata* exposés à 1, 2, 5 et 10 miracidiums augmente mais de façon non linéaire en fonction de la dose miracidiale (*fig. 1 B*). Il n'existe pas de relation de proportionnalité entre

le nombre de miracidiums et la production correspondante de cercaires, excepté entre les infestations mono- et bimiracidiales. Dans ce cas seulement, le coefficient de multiplication de la productivité cercarienne (2,3) est voisin du facteur de multiplication de la dose miracidiale ($\times 2$). Par contre, lorsqu'on passe de la dose 2 à la dose 5 miracidiums, la productivité est seulement multipliée par 1,04 et de la dose 5 à la dose 10 miracidiums par 1,2.

Tout se passe donc, comme si dès la dose 2 miracidiums on atteignait la productivité optimale du parasite pour cette période considérée de la parasitose. Quelle que soit ensuite la surcharge miracidiale, la productivité ne varie plus que dans des limites restreintes (*fig. 1 B*).

Cette limitation paraît avoir la valeur d'une régulation ayant pour effet de protéger le mollusque d'une surexploitation précoce, qui serait néfaste à la survie de l'hôte.

Trois hypothèses non exclusives les unes des autres peuvent être avancées pour expliquer cette régulation de la productivité :

a) Tous les miracidiums ne pénètrent pas dans le mollusque, soit parce qu'ils ne sont pas aptes à pénétrer (Jourdane, 1980 a montré que 25 % des miracidiums ne sont pas aptes à franchir la barrière tégumentaire), soit parce que la pénétration des premiers miracidiums déclenche une réaction de l'hôte inhibant la pénétration d'autres larves (Schutte, 1975 envisage l'hypothèse d'une sécrétion de mucus provoquée après pénétration de 1 ou 2 miracidiums).

b) Les miracidiums pénètrent et la régulation intervient au niveau de la production de Sp II par les Sp I. Nous disposons actuellement de données contradictoires sur ce problème. Les résultats de Christie et Prentice (1978) mettent en évidence une limitation de la production des Sp II lorsque la dose miracidiale augmente : les effectifs de Sp II quantifiés au début du développement sont sensiblement identiques pour les infestations plurimiracidiales à 2, 3, 4 et 5 miracidiums (54, 65, 56 et 75 Sp II au 12^e JPI) ; pour 1 miracidium, cet effectif est réduit de moitié (34 Sp II). Par contre, les résultats d'Upatham (1973) ne vont pas dans le sens de cette hypothèse ; pour cet auteur, il y a proportionnalité entre la dose miracidiale et le nombre de Sp II produits.

c) La régulation intervient au niveau de la productivité cercarienne des Sp II. Celle-ci diminuerait en fonction du nombre de Sp II. Cette réduction de productivité pourrait être liée à une diminution de taille des Sp II. Bien que n'ayant pu obtenir de données quantitatives, nous avons toujours observé que les sporocystes peu nombreux obtenus à partir des infestations par transplantation (Jourdane et Théron, 1980) sont toujours plus développés que ceux des infestations monomiracidiales transtégumentaires, ces derniers étant à leur tour plus gros que ceux des infestations plurimiracidiales.

Cas des parasitoses âgées (supérieures à 5 mois)

Pour les infestations supérieures à 5 mois, la productivité est voisine de 2 000 C/J/M quelle que soit la dose miracidiale à l'infestation.

A ce stade de la parasitose, les différences de productivité mises en évidence au cours des premiers mois entre les infestations mono- et plurimiracidiales sont effacées. Dans notre expérience, le mollusque infesté par un seul miracidium produit même plus de cercaires que ceux exposés à 2 et 10 miracidiums.

Deux facteurs peuvent expliquer cette équivalence de productivité cercarienne chez les mollusques âgés, en dépit de la différence initiale du nombre de miracidiums : la réplication des sporocystes cercariogènes (Jourdane *et al.*, 1980) d'une part et la taille des mollusques d'autre part.

a) La réplication des sporocystes cercariogènes permet l'augmentation progressive de l'effectif de sporocystes au cours de la parasitose. Entre le 4^e et le 5^e mois d'infestation, cet effectif atteint sa valeur optimale ; à ce stade, le parasite exploite au maximum la capacité biotique du milieu hôte. Comme le laisse supposer l'évolution de la productivité en fonction de l'âge de la parasitose, cet effectif optimum est atteint plus tôt dans les cas des infestations plurimiracidiales que dans celui des infestations monomiracidiales.

b) La taille des mollusques atteint sa valeur maximale aux environs du 5^e mois de parasitose, et devient équivalente quelle que soit la dose de miracidiums (21,6, 20,1 et 21,3 mm pour 1, 2 et 10 miracidiums). On comprend alors que pour une taille sensiblement identique pour tous les mollusques et pour un effectif de sporocystes maximum pour tous les types d'infestations, la production cercarienne soit équivalente pour 1, 2 et 10 miracidiums et atteigne les valeurs élevées de 2 000 C/J/M.

2 - Dynamique de la production cercarienne

Au plan de la dynamique de production des cercaires, l'augmentation de la charge miracidiale tend à faire disparaître le rythme de production ; ceci est particulièrement net pour les expositions à 10 miracidiums. Nous pensons que lorsque le rythme de production n'apparaît plus cela peut être dû à une légère désynchronisation du développement des sporocystes issus de miracidiums différents et donc au chevauchement des différentes générations cercariennes intrasporocystiques (Théron, 1981).

En conclusion, notre étude démontre que la production des cercaires de *S. mansoni* par des *B. glabrata* n'est pas proportionnelle à la dose de miracidiums proposée aux mollusques. Pour des doses supérieures à 2 miracidiums des mécanismes régulateurs entrent en jeu pour limiter la production (donc l'exploitation de l'hôte) à un degré compatible avec la survie du mollusque. Le niveau d'intervention de ces mécanismes (pénétration des miracidiums, développement ou productivité des Sp II) et leur fonctionnement restent encore à définir.

Après plusieurs mois de parasitose, l'intervention des mécanismes de réplication des sporocystes cercariogènes permet l'exploitation optimale de la capacité biotique de l'hôte par le parasite. La production cercarienne demeure alors maximale et sensiblement identique quelle que soit la dose initiale de miracidiums à l'infestation. Ce n'est qu'à ce stade de la parasitose que la taille des mollusques peut intervenir comme un facteur limitant de la production cercarienne.

De l'ensemble de nos résultats, il ressort que les variations de la productivité cercarienne sont étroitement dépendantes des modalités de la cercariogenèse et de la sporocystogenèse. Des recherches portant directement sur l'évolution des effectifs de sporocystes cercariogènes ou répliqueurs devraient permettre de définir la stratégie démographique du parasite chez son hôte et de préciser les différentes phases d'invasion, de colonisation et d'occupation optimale du milieu hôte par les stades larvaires intramolluscaux.

Cette recherche a reçu le support financier du Programme spécial P.N.U.D., Banque Mondiale, O.M.S. de recherche et de formation concernant les maladies tropicales.

BIBLIOGRAPHIE

- CHRISTIE J. O., PRENTICE M. A. : The relationship between numbers of *Schistosoma mansoni* daughter sporocysts and miracidia. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 1978, 72, 197-198.
- CHU K. Y., SABBAGHIAN M., MASSOUD J. : Host parasite relationship of *Bulinus truncatus* and *Schistosoma haematobium* in Iran. 2 — Effect of exposure dosage of miracidia on the biology of the snail host and the development of the parasite. *Bull. Wld Hlth Org.*, 1966, 34, 121-130.
- FRANDSEN F. : Discussion of the relationships between *Schistosoma mansoni* and their intermediate hosts. III — The genus *Biomphalaria* and *Schistosoma mansoni* from Egypt, Kenya, Sudan, Uganda, West Indies (Ste Lucia) and Zaïre (two different strains : Katanga and Kinshasa). *J. Helminthol.*, 1979a, 53, 321-348.
- FRANDSEN F. : Discussion of the relationships between *Schistosoma* and their intermediate hosts, assessment of the degree of host-parasite compatibility and evaluation of schistosome taxonomy. *Z. Parasitenkde.*, 1979b, 58, 275-296.
- GOLVAN Y. J., LANCASTRE F., BARRIERE L., DEROUIN F., TRENEY-BOLOGNINI J. : Schistosomose expérimentale. I — Étude de la fécondité de *Schistosoma mansoni* en fonction de son adaptation à la souche de *Biomphalaria glabrata*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1975, 50, 617-628.
- JOURDANE J. : Distribution binomiale des probabilités d'infestation du mollusque dans le couple : *Schistosoma mansoni* — *Biomphalaria glabrata*. *Haloties*, 1980, 10, 74.
- JOURDANE J., THERON A. : *Schistosoma mansoni* cloning by microsurgical transplantation of sporocysts. *Exp. Parasitol.*, 1980, 50, 349-357.
- JOURDANE J., THERON A., COMBES C. : Demonstration of the intervention of several sporocysts generations as a normal pattern of reproduction of *Schistosoma mansoni*. *Acta Trop.*, 1980, 37, 177-182.
- MASSOUD J. : The effect of variation in miracidial exposure dose on laboratory infections of *Ornithobilharzia turkistanicum* in *Lymnaea gedrosiana*. *J. Helminthol.*, 1974, 48, 139-144.
- PESIGAN T. P., HAIRSTON N. G., JAUREGUI J. J., GARCIA E. G., SANTOS A. T., BESA A. A. : Studies on *Schistosoma japonicum* infection in the Philippines. 2 — The molluscan host. *Bull. Wld Hlth Org.*, 1958, 18, 481-578.
- SCHUTTE C. H. J. : Studies on the South African strain of *Schistosoma mansoni*. Part 3 : Notes on certain host-parasite relationships between intramolluscan larvae and intermediate host. *S. Afr. J. Sci.*, 1975, 71, 8-20.
- SLUITERS J. F., BRUSSAARD-WUST C. M., MEULEMAN E. A. : The relationship between miracidial dose, production of cercariae and reproductive activity of the host in the combination *Trichobilharzia ocellata* and *Lymnaea stagnalis*. *Z. Parasitenkde.*, 1980, 63, 13-26.
- STURROCK B. M., STURROCK R. F. : Laboratory studies of the host-parasite relationships of *Schistosoma mansoni* and *Biomphalaria glabrata* from St Lucia, West Indies. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 1970, 64, 357-363.
- THERON A. : A differential filtration technique for the measurement of *Schistosoma mansoni* cercarial densities in standing waters. *Bull. Wld Hlth Org.*, 1979, 57, 971-975.
- THERON A. : Dynamics of larval populations of *Schistosoma mansoni* in *Biomphalaria glabrata* : I — Rhythmic production of cercariae in monomiracidial infections. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 1981, 75, 71-77.
- THERON A. : Dynamics of larval populations of *Schistosoma mansoni* in *Biomphalaria glabrata* : II — Chronobiology of the intramolluscal larval development during the shedding period. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 1981, 75, 547-554.
- UPATHAM E. S. : The effect of water temperature on the penetration and development of St Lucian *Schistosoma mansoni* miracidia in local *Biomphalaria glabrata*. *Southeast Asian J. Trop. Med. Public. Health*, 1973, 4, 367-370.