

## RÉSISTANCE À LA DESSICCATION DE *BIOMPHALARIA GLABRATA* ADULTES INFESTÉS PAR PLUSIEURS MIRACIDIUMS DE *SCHISTOSOMA MANSONI*

F. LANCASTRE, M. VIANEY-LIAUD\*, G. COUTRIS\*\*, J. BOLOGNINI-TRENEY, G. MOUGEOT & J. P. OUAGHLISSI

Laboratoire de Parasitologie, Pathologie et Epidémiologie parasitaires, Faculté de Médecine Saint-Antoine, 27 rue Chaligny, F 75571 Paris Cedex 12, France \* Laboratoire de Génétique, Institut des Sciences de l'Evolution, U. S. T. L., Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France \*\* Laboratoire de Biophysique, Faculté de Médecine Saint-Antoine, Paris, France

**Resistance to desiccation of *Biomphalaria glabrata* adults by polyinfection of *Schistosoma mansoni* miracidia** – 1200 adult *Biomphalaria glabrata* were submitted during 6 weeks to anhydrobiosis condition. Some snails were healthy, some were previously infected 3 days or 12 days ago with  $8 \pm 2$  miracidia of *Schistosoma mansoni*, others were shedding cercariae.

The snails were put on soil or buried into hermetically closed, or ventilated, plastic boxes.

There was no survival of snails kept in sealed boxes, or among positive snails, but 44% of control healthy snails and 40,6% of infected (for 3 or 12 days) snails in ventilated boxes were living at the term of the desiccation stage.

Survival was better for "on soil" snails than for "buried" snails, but no difference was shown between 3-days and 12-days infection.

The surviving desiccated *B. glabrata* had a lesser death rate and a lesser cercarial production than infected snails kept in water.

An inferior production of male cercariae comparatively to female and to "mixed" cercariae was demonstrated by statistical analysis of the cercarial sheddings. In all positive snails, periodic variations of cercarial production was shown, whatever the sex of those cercariae. In addition many pauses of the sheddings were established by the authors.

Key words: *Biomphalaria glabrata* – *Schistosoma mansoni* – miracidial polyinfection – desiccation – cercarial sheddings – periodic variations

Dans la nature, la survie en anhydrobiose de *Biomphalaria glabrata* (*B. g.*) saines ou naturellement parasitées par *Schistosoma mansoni* (*S. m.*) est connue depuis plus d'un demi-siècle. En 1987, nous avons rapporté les résultats de la survie en anhydrobiose de *B. g.* infestées par un miracidium de *S. m.* Dans ce présent travail, des *B. g.* adultes ont été parasitées par plusieurs miracidiums de *S. m.*, puis soumises à une desiccation progressive. Les résultats exposés portent sur la survie des mollusques, la quantité des cercaires émises, et les variations de cette production au cours du temps et en fonction du sexe des cercaires.

### MATERIEL ET METHODES

Les souches de *B. g.* et de *S. m.* sont entretenu-

nues au laboratoire depuis 1978, les hôtes définitifs étant des souris albinos Swiss mâles. Ce travail a porté sur des *B. g.* adultes (diamètre  $10,0 \pm 2$  mm) saines, ou bien infestées par  $8 \pm 2$  miracidiums de *S. m.*

Trois, 12 ou 36 jours après l'infestation, les planorbes parasitées ont été placées individuellement dans des boîtes en plastique de 200 ml contenant de la terre provenant des rives d'un étang forestier, et saturée d'eau. Les animaux parasités depuis 36 jours étaient positifs. Les mollusques ont été répartis en plusieurs lots: 1) Les planorbes S placées à la surface de la terre pendant 6 semaines dans des boîtes fermées par des couvercles troués ( $n = 400$ ); 2) Les planorbes P enterrées dans des boîtes identiques à 2 ou 3 cm de profondeur ( $n = 300$ ); 3) Les planorbes placées à la surface ( $n = 150$ ) ou en profondeur ( $n = 150$ ) dans des boîtes fermées hermétiquement.

Des planorbes saines ont été également disposées dans des boîtes contenant de la terre: 1) Planorbes S placées en surface dans des boîtes aérées ( $n = 50$ ); 2) Planorbes P enterrées dans des boîtes aérées ( $n = 50$ ); 3) Planorbes placées dans des boîtes fermées hermétiquement, soit en surface ( $n = 50$ ), soit en profondeur ( $n = 50$ ).

Au total, 1200 planorbes ont été soumises à différentes conditions d'anhydrobiose. Ces mollusques sont appelés "TERRE".

Des mollusques sains ( $n = 100$ ), ou parasités par le même nombre de miracidiums ( $n = 100$ ) ont été maintenus en aquarium durant toute la durée de l'expérience; ce sont les témoins "EAU".

Toutes les planorbes soumises à l'anhydrobiose sont restées 6 semaines dans les boîtes avant d'être placées individuellement dans des récipients contenant 150 ml d'eau et de la laitue fraîche. Chaque semaine l'eau et la laitue étaient changées, et le parasitisme par *S. m.* a été recherché chez les mollusques survivants pendant 14 semaines: chaque animal était placé dans un tube de Borrel contenant 5 ml d'eau, et soumis pendant 60 minutes à une intensité lumineuse de 1500 lux. A chaque émission, les cercaires étaient dénombrées, et des souris infestées par des cercaires émises par un seul et même mollusque.

Pendant toute l'expérience, la température moyenne a été de  $25^{\circ}\text{C} \pm 2$ . Dans les boîtes aérées, le degré hygrométrique a varié entre 60 et 75%.

Les tests statistiques utilisés ont été le test de chi-2, l'analyse de variance, le test du "log rank" de Mantel, et le test non paramétrique de Kruskal et Wallis.

## RESULTATS

### ETUDE DE LA SURVIE (Tableau I)

*Planorbes gardées dans les boîtes fermées hermétiquement* — Tous les mollusques sains ( $n = 100$ ) ou infestés ( $n = 300$ ) sont morts.

*Planorbes gardées dans les boîtes aérées* — 1) Les mollusques émettant déjà des cercaires ( $n = 200$ ) ont été tous retrouvés morts; 2) Sur les 500 planorbes infestées 3 ou 12 jours avant l'anhydrobiose, posées à la surface ou enterrées, le pourcentage de survie a varié de 32 à 45% suivant les conditions. On a observé 134/300

(= 44,6%) planorbes S survivantes; ce pourcentage est quasiment le même pour les mollusques infestés 3 ou 12 jours avant la mise en route de l'anhydrobiose. En revanche on observe 69/200 (= 34,5%) planorbes P survivantes, les pourcentages de 37% (3 jours avant la dessiccation) et de 32% (12 jours) étant statistiquement semblables. La durée de la survie des planorbes S est statistiquement supérieure à celle des planorbes P ( $p < 0,05$ ); 3) Chez les planorbes non parasitées, les pourcentages de survie sont statistiquement identiques, qu'elles soient S (42%) ou P (46%); 4) La comparaison entre les mollusques infestés et sains ne montre pas de différence dans l'évolution de la mortalité pendant les 5 premières semaines. Mais, de la 6ème à la 14ème semaine de l'étude, il apparaît une différence de plus en plus significative ( $p < 0,05$  à  $p < 0,001$ ) au profit des témoins; 5) Entre le début et la fin de la dessiccation à la surface ou en profondeur, nous avons observé une diminution du poids des planorbes, de l'ordre de 72%, et comparable chez les animaux infestés et les témoins.

*Mollusques témoins EAU* — Sur les 100 planorbes infestées, 92 étaient vivantes lors de la première émission de cercaires, 4 semaines plus tard. Après 14 semaines de tests, 23 restaient vivantes, dont 7 positives. Sur les 100 témoins non infestés, 94 avaient survécu à la 4ème semaine, et 82, 14 semaines plus tard. La différence de survie entre les mollusques sains et les parasités est évidemment très significative à la fin des tests ( $p < 0,001$ ), et la comparaison des courbes de survie par le test du "log rank" de Mantel est également hautement significative ( $p < 0,001$ ).

*Comparaison entre planorbes TERRE et témoins EAU* — La comparaison des courbes de survie montre une meilleure survie des planorbes TERRE, positives et négatives ensemble, par rapport aux planorbes EAU ( $p < 0,05$ ).

### ETUDE DE LA POSITIVITÉ (Tableau II)

Sur un total de 203 planorbes TERRE infestées survivantes, 136 (67%) se sont révélées positives, dont 87 étaient placées en surface (64,9% des S), et 49 enterrées (71% des P), la différence étant statistiquement non significative. Les planorbes infestées EAU ont montré 69 positives sur 92 survivantes (75%). Entre les planorbes TERRE et EAU infestées positives il n'existe pas de différence statistique significative.

**TABEAU I**  
Répartition et survie des 1400 *Biomphalaria glabrata* des expériences

<i>B. glabrata</i>	<i>Biomphalaria glabrata</i> dans des boîtes + terre								<i>B. glabrata</i> en eau	
	Boîtes fermées hermétiquement				Boîtes aérées				Saines	Infestées
	Saines	Infes-tées 3j	Infes-tées 12j	Positives	Saines	Infes-tées 3j	Infes-tées 12j	Positives		
Surface	50	50	50	50	50	100	200	100		
Survie %	0	0	0	0	42%	45%	44,50%	0		
Profondeur	50	50	50	50	50	100	100	100		
Survie %	0	0	0	0	46%	37%	32%	0		
Total	100	100	100	100	100	200	300	200	100	100
Survie %	0	0	0	0	44%	41%	40,3%	0	96%	92%
	*	*	*	*	*	*	*	*	**	**

\* Survie calculée à la sortie des boîtes.  
\*\* Survie calculée au 1er test positif des infestées.

**TABEAU II**  
Répartition des mollusques infestés survivants

	<i>B. glabrata</i> "TERRE" infestées depuis						<i>B. glabrata</i> "EAU"					
	3 jours			12 jours			Total			Total		
	+	-	Total	+	-	Total	+	-	Total	+	-	Total
Surface												
Nombre	27	18	45	60	29	89	87	47	134			
Profondeur												
Nombre	26	11	37	23	9	32	49	20	69			
Total												
Nombre	53	29	82	83	38	121	136	67	203	69	23	92

**PRODUCTION CERCARIENNE**

*Mollusques infestés TERRE (Tableau III)* – Parmi 127 planorbes positives, l'infestation de souris a permis de dénombrer: 26 productrices de cercaires femelles, soit 20,5%; 39 productrices de cercaires mâles, soit 30,7%; 62 productrices de cercaires femelles et mâles, soit 48,8%\*.

Neuf planorbes positives n'ont pas pu être étudiées car elles ont émis trop peu de cercaires.

\* Le taux d'infestation monomiracidiale réussie étant de 25% pour cette souche, le calcul des probabilités d'infestation donne, théoriquement, pour une exposition à  $8 \pm 2$  miracidiums, 34 à 56% d'infestations bisexuées, et 22 à 33% d'infestations mâles ou femelles.

L'étude statistique comparée des valeurs des émissions cercariennes dans les 3 catégories (cercaires femelles, cercaires mâles, cercaires femelles et mâles) par le test de Kruskal et Wallis montre que: a) il existe une différence significative entre ces 3 groupes ( $p < 0,05$ ); b) les émissions femelles, et femelles et mâles, sont de même importance; c) les émissions mâles sont significativement inférieures aux autres ( $p < 0,02$ ).

*Mollusques infestés EAU (Tableau IV)* – Sur les 92 survivants, 69 se sont révélés positifs, et les cercaires de 65 d'entre eux ont pu être étudiées. Nous avons comparé les productions de cercaires de ces planorbes témoins avec celles de mollusques soumis à dessiccation. Ces derniers émettent significativement moins. La

TABLEAU III

## Emissions de cercaires des planorbes "TERRE"

Semaines	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Moyenne
<i>B. g.</i> à cerc. ♀ ⊕	26	26	26	24	22	19	14	13	11	10	8	5	5	5	
Emissions	3	11	23	23	18	14	14	11	11	7	4	3	3	3	
Nb moyen de cerc.	5	10	423	717	1221	785	885	1023	850	536	545	1368	998	2650	<u>765</u>
<i>B. g.</i> à cerc. ♂ ⊕	39	39	39	39	38	37	30	27	24	18	15	14	14	14	
Emissions	0	3	23	35	30	33	28	21	19	11	7	11	2	11	
Nb moyen de cerc.	0	23	571	356	716	611	622	594	664	455	445	498	37	543	<u>552</u>
<i>B. g.</i> à cerc. ♀ et ♂ ⊕	62	62	62	60	58	49	40	33	22	17	15	14	13	13	
Emissions	1	20	43	52	47	46	37	27	20	15	11	10	9	10	
Nb moyen de cerc.	5	52	499	648	987	855	974	1128	790	653	245	1122	439	1599	<u>770</u>
Total <i>B. g.</i> TERRE survivantes ⊕	127	127	127	123	118	106	84	77	58	45	38	33	32	32	
Emissions	4	34	89	110	95	93	79	59	50	33	22	24	14	24	
Nb moyen de cerc.	5	36	498	570	945	758	833	918	755	562	380	842	501	1246	<u>699</u>

TABLEAU IV

## Emissions de cercaires des planorbes "EAU"

Semaines	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Moyenne
<i>B. g.</i> à cerc. ♀ ⊕	17	16	12	12	9	8	6	5	3	2	1	1	1	1	
Emissions	15	15	11	12	9	8	6	5	3	2	1	1	1	1	
Nb moyen de cerc.	657	781	1402	2139	1580	1875	3012	2520	392	150	100	625	725	475	1355
<i>B. g.</i> à cerc. ♂ ⊕	14	13	13	12	8	6	5	5	4	1	1	1	1	1	
Emissions	12	12	12	12	8	6	4	4	4	1	1	1	1	1	
Nb moyen de cerc.	1155	729	1506	1483	880	308	928	841	520	5	45	75	600	275	981
<i>B. g.</i> à cerc. ♀ et ♂ ⊕	34	34	31	27	18	14	12	11	11	9	9	8	7	5	
Emissions	33	33	31	27	18	14	12	11	11	9	9	8	7	5	
Nb moyen de cerc.	821	950	1484	2127	1684	1514	2006	1633	300	161	222	282	393	288	1178
Total <i>B. g.</i> EAU ⊕	65	63	56	51	35	28	23	21	19	12	11	10	9	7	
Total émissions	60	60	54	51	35	28	22	20	19	12	11	10	9	7	
Nb moyen de cerc.	847	863	1472	1978	1474	1358	2085	1696	366	146	195	296	453	312	1187

comparaison des moyennes des émissions montre qu'il existe, pour les planorbes en anhydrobiose, de plus faibles émissions que pour les mollusques EAU (699 cercaires en moyenne par émission TERRE contre 1187 par émission EAU, avec  $p < 0,001$  à la comparaison des moyennes des émissions).

#### VARIATIONS PERIODIQUES DES EMISSIONS CERCARIENNES

Chez toutes les planorbes positives EAU et TERRE, et pour les 3 types de cercaires émises, nous avons constaté que le nombre moyen de cercaires variait de manière périodique et synchrone. Chez les planorbes TERRE il existe de 3 à 5 pics d'émission sur 14 semaines, et chez les planorbes EAU 3 pics d'émission sur la même durée (Tableaux III et IV). La production cercarienne ne se fait donc pas de façon continue. Cette constatation est valable pour tous les mollusques parasités, dès qu'il existe une durée suffisante d'observation des émissions.

De plus, il peut exister chez certaines planorbes soit des retards de plusieurs semaines pour les premières émissions, soit des arrêts dans les émissions pendant une ou plusieurs semaines. Ces retards et ces pauses sont très rares chez les *B. g.* gardées infestées dans les conditions habituelles (1 sur les 65 témoins EAU positifs étudiés), mais nous les avons observés chez 61 des 127 planorbes ayant survécu à l'anhydrobiose. Le pourcentage des planorbes présentant ces pauses varie selon le sexe des formes larvaires portées (53,8% des planorbes à cercaires femelles; 61,5% des planorbes à cercaires mâles; 37,1% des planorbes à cercaires femelles et mâles). La différence entre ces groupes est significative ( $p < 0,05$ ).

#### DISCUSSION

En 1920, Cort en Californie trouvait 86% de survivantes (dont quelques infestées) dans un lot de *Blanfordia nosophora*, hôte intermédiaire de *Schistosoma japonicum*, envoyé du Japon 28 jours auparavant. Depuis cette date, la résistance à la dessiccation des mollusques hôtes de *S. haematobium* et *S. mansoni* a été souvent observée dans la nature (Archibald, 1933; Barlow, 1933, 1935; Gordon et al., 1934; Brumpt, 1941; Olivier, 1956a; Pointier et Combes, 1976; Perera de Puga et Yong, 1983). Cette résistance a été également étudiée au labora-

toire chez les planorbes *Australorbis glabratus* (*A. g.*) ou *B. g.*, saines ou parasitées par *S. m.* (Brumpt, 1941; Olivier, 1956b; Olivier et Barbosa, 1956; von Brand et al., 1957; Barbosa et Barbosa, 1958; Richards, 1967; Pieri et al., 1980; Barbosa et al., 1985; Vianey-Liaud et Lancastré, 1986a, b; Lancastré et al., 1987).

Dès 1933, Archibald avait noté que les planorbes (et les bulins) résistaient à une dessiccation progressive de la boue des canaux au Soudan. En 1956, Olivier et Barbosa avaient observé que la proportion des *A. g.* survivant à un lent assèchement de la boue décroissait avec un enfouissement trop profond, et que les mollusques enfouis dans la boue saturée d'eau périssaient tous. Pourtant, Pieri et al. (1980) ont constaté que les planorbes enterrées survivaient mieux que celles restées à la surface de la terre se desséchant progressivement. Nos propres travaux (Vianey-Liaud et Lancastré, 1986a, b) ont montré l'excellente survie de *B. g.* immatures et adultes saines, placées dans une atmosphère à humidité relative de 100%.

En 1941, Brumpt avait signalé la moindre résistance des *A. g.* parasités par *S. m.* et subissant l'estivation au laboratoire, ainsi que la mort de tous les mollusques déjà positifs avant l'expérience. Barbosa et Barbosa (1958) notaient une survie de 90 jours parmi des *A. g.* parasités par *S. m.* au stade de sporocyste 1.

Richards (1967) obtenait des pourcentages notables de survie et d'infestation réussie après 12 à 210 jours d'estivation des *B. g.* parasitées.

En 1987, sur 300 *B. g.* infestées individuellement par un miracidium de *S. m.*, nous avons obtenu 23,4% de survivantes, mais seulement 3% de mollusques émettant des cercaires après 6 semaines d'anhydrobiose (Lancastré et al., 1987). Curieusement, le présent travail effectué avec les mêmes souches de *B. g.* et de *S. m.* donne un meilleur taux de survie (40,6%). Le pourcentage des mollusques positifs après anhydrobiose (67% des survivantes) est proche de celui d'une infestation "normale". Dans ce travail, comme en 1987, les émissions cercariennes ont débuté 4 semaines après la fin des conditions d'anhydrobiose et la remise en eau. Ce délai paraît nécessaire pour le développement des sporocystes I jusqu'au stade de cercaires, mais les sporocystes II survivent également à l'anhydrobiose puisque des émissions cercariennes surviennent, en même proportion,

chez des planorbes infestées 12 jours avant le début de l'expérience de dessiccation. La durée de l'estivation ne semble pas influencer sur le développement des sporocystes, puisque nous avons obtenu 7 *B. g.* positives sur 200 *B. g.* parasitées et gardées 12 semaines en estivation, les cercaires étant produites 3 à 4 semaines après la mise en aquarium (travail non publié).

Une constatation intéressante est la meilleure résistance des planorbes du groupe TERRE par rapport à leurs homologues du groupe EAU, malgré une importante perte de poids (-72%). L'anhydrobiose sélectionnerait les mollusques les plus résistants. Une autre explication peut être la moindre multiplication larvaire de *S. m.* chez les planorbes TERRE (699 cercaires produites contre 1187 chez les *B. g.* EAU).

Comme dans nos travaux antérieurs (Mougeot et Golvan, 1974; Golvan et al., 1975; Lancastre et al., 1976, 1984, 1987) nous avons observé des "pics" et des variations périodiques dans les émissions de cercaires. En 1976 (Lancastre et al.) nous avons émis l'hypothèse du développement discontinu des sporocystes II qui produiraient leurs cercaires les un après les autres, par "petits paquets". Dans cette expérience l'étude des souris infestées chaque semaine par les cercaires issues du même *B. g.* révèle tantôt des mélanges de cercaires mâles et femelles, tantôt des émissions pures de cercaires du même sexe. La surproduction femelle que nous avons décrite pour la première fois en 1984 (Lancastre et al.) et retrouvée en 1987 paraît bien être une propriété fondamentale des stades larvaires de *S. m.*, puisqu'elle ne se manifeste, là encore, et aussi bien en milieu aquatique, qu'après plusieurs semaines d'anhydrobiose.

#### RÉSUMÉ

**Résistance à la dessiccation de *Biomphalaria glabrata* adultes infestés par plusieurs miracidiums de *Schistosoma mansoni*** — Les auteurs ont soumis à 6 semaines d'anhydrobiose 1200 *Biomphalaria glabrata* adultes, saines, ou parasitées par  $8 \pm 2$  miracidiums de *Schistosoma mansoni* depuis 3 ou 12 jours, ou émettant des cercaires. Les planorbes étaient placées individuellement sur, ou dans de la terre humide, dans des boîtes closes ou aérées.

La survie a été nulle chez les planorbes saines, infestées, ou déjà positives, placées dans

les boîtes closes. Chez les mollusques placés dans les boîtes aérées, elle a été de 44% chez les témoins sains, et de 40,6% pour l'ensemble des infestées depuis 3 et 12 jours, avec chez ces derniers une meilleure survie lorsqu'ils étaient en surface. Il n'est pas apparu de différence entre les infestations de 3 jours et de 12 jours. La mortalité et la production cercarienne sont inférieures à celles de planorbes infestées et gardées en eau.

L'analyse des émissions montre une production des cercaires mâles significativement inférieure à celle des cercaires femelles ou mâles et femelles. Chez toutes les *B. glabrata* positives, les auteurs ont observé des variations périodiques dans la production des cercaires, quel que soit le sexe de celles-ci. De plus, chez les mollusques préalablement soumis à dessiccation, il existe de nombreux arrêts ou pauses dans l'émission des larves.

**Mots clés:** *Biomphalaria glabrata* — *Schistosoma mansoni* — pluriinfestation — dessiccation ou anhydrobiose — émissions de cercaires — variations périodiques

#### RÉFÉRENCES

- ARCHIBALD, R. G., 1933. The endemiology and epidemiology of schistosomiasis in the Sudan. *J. Trop. Med. Hyg.*, 36: 345-348.
- BARBOSA, F. S. & BARBOSA, I., 1958. Dormancy during the larval stages of the trematode *Schistosoma mansoni* in snails aestivating on the soil of dry natural habitats. *Ecol.*, 39: 763-764.
- BARBOSA, F. S.; PEREIRA DA COSTA, D. P. & ARRUDA, F., 1985. Competitive interactions between species of fresh-water snails. I Laboratory IC, comparative survival of *Biomphalaria glabrata* and *B. straminea* kept out of water. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 80: 155-157.
- BARLOW, C. H., 1933. The effect of the "winter rotation" of water upon snails involved in the spread of schistosomiasis in Egypt, 1930-1931 and 1931-1932. *Am. J. Hyg.*, 17: 724-742.
- BARLOW, C. H., 1935. Further studies of the revival, after drying of the snail hosts of the human schistosomes of Egypt. *Am. J. Hyg.*, 22: 376-391.
- von BRAND, T.; Mc MAHON, P. & M. O. NOLAN, 1957. Physiological observations on starvation and desiccation of the snail *Australorbis glabratus*. *Biol. Bull.*, 113: 89-102.
- BRUMPT, E., 1941. Observations biologiques diverses concernant *Planorbis (Australorbis) glabratus*, hôte intermédiaire de *Schistosoma mansoni*. *Ann. Parasitol.*, 18: 9-45.
- CORT, W. W., 1920. On the resistance to desiccation of the intermediate host of *Schistosoma japonicum*. *J. Parasitol.*, 6: 84-88.
- GOLVAN, Y. J.; LANCASTRE, F.; BARRIERE, L.; DEROUIN, F. & TRENEY-BOLOGNINI, J., 1975. 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.*, 50: 617-628.
- GORDON, R. M.; DAVEY, T. H. & PEASTON, H., 1934. 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.*, 28: 323-418.
- LANCASTRE, F.; COUTRIS, G.; BOLOGNINI-TRENEY, J.; TRAORE, L. & MOUGEOT, G., 1984. Schistosomose expérimentale. III – Observations sur l'infestation de *Biomphalaria glabrata* par un miracidium de *Schistosoma mansoni*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 59: 79-94.
- LANCASTRE, F.; DEROUIN, F.; BARRIERE, L. & GOLVAN, Y. J., 1976. Schistosomose expérimentale. II – Infestation de *Biomphalaria glabrata* par deux miracidiums de *Schistosoma mansoni*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 51: 227-239.
- LANCASTRE, F.; VIANEY-LIAUD, M.; COUTRIS, G.; BOLOGNINI-TRENEY, J.; MOUGEOT, G. & OUAGHLISSI, J. P., 1987. Influence de l'anhydrobiose sur l'infestation de *Biomphalaria glabrata* par un miracidium de *Schistosoma mansoni*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 82: 551-556.
- MOUGEOT, G. & GOLVAN, Y. J., 1974. Étude des relations entre la longévité de *Biomphalaria glabrata* et son infestation par *Schistosoma mansoni* (Étude de la variation quantitative de l'émission des furcocercaires). *Bull. Soc. Sci. Vet. Med. Comp.* (Lyon), 76: 119-124.
- OLIVIER, L., 1956a. The location of the schistosome vectors, *Australorbis glabratus* and *Tropicorbis centimetralis*, on and in the soil of dry natural habitats. *J. Parasitol.*, 42: 81-85.
- OLIVIER, L., 1956b. Observations on vectors of schistosomiasis *mansoni* kept out of water in the laboratory. *J. Parasitol.*, 42: 137-146.
- OLIVIER, L. & BARBOSA, F. S., 1956. Observations on vectors of *Schistosoma mansoni* kept out of water in the laboratory. *J. Parasitol.*, 42: 277-286.
- PERERA de PUGA, G. & YONG CONG, M., 1986. Survival of pulmonates in a temporary pond in Cuba during the dry season. *Proceed. of the 8th Int. Malacological Congress (Budapest, 1983)*.
- PIERI, O. S.; RAYMUNDO, J. S. & JURBERG, P., 1980. Estudos sobre o comportamento dos planorbídeos. II. Enterramento de *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818) como meio de proteção contra a dessecação. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 75: 83-88.
- POINTIER, J. P. & COMBES, C., 1976. La saison sèche en Guadeloupe et ses conséquences sur la démographie des mollusques dans les biotopes à *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818), vecteur de la bilharziose intestinale. *La Terre et la Vie*, 30: 121-147.
- RICHARDS, C. S., 1967. Estivation of *Biomphalaria glabrata* (Basommatophora: Planorbidae). Associated characteristics and relation to infection with *Schistosoma mansoni*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 16: 797-802.
- VIANEY-LIAUD, M. & LANCASTRE, F., 1986a. Weight loss and survival of *Biomphalaria glabrata* deprived of water. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 81: 221-224.
- VIANEY-LIAUD, M. & LANCASTRE, F., 1986b. Laboratory studies on the desiccation of immature stages of the freshwater snail *Biomphalaria glabrata*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 80: 257-259.