

Etude des mécanismes de rejet dans les couples mollusque-schistosome incompatibles à partir d'infestations par voie naturelle et par transplantations microchirurgicales de stades parasites

Autor(en): **Jourdane, J.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Acta Tropica**

Band (Jahr): **39 (1982)**

Heft 4

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-312993>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Département de Biologie Animale (Prof. C. Combes), Université de Perpignan, France

Etude des mécanismes de rejet dans les couples mollusque-schistosome incompatibles à partir d'infestations par voie naturelle et par transplantations microchirurgicales de stades parasitaires

J. JOURDANE

Summary

Title: Studies of mechanisms of elimination in a non-compatible snail-schistosome combination when infected naturally or by microsurgical transplantations of parasitological stages

The non-compatible host-parasite combination used in these studies is an albino Brazilian strain of *Biomphalaria glabrata* (BRE) and a Guadeloupean strain of *Schistosoma mansoni* (GUA). This work allows us to emphasize three main points:

- The failure of infestation by miracidia transplantations in the non-compatible combination indicates that the origin of resistance does not lie at the level of the tegument, but further away, in the hemolymph of the host.
- The results of the histological studies show that the GUA miracidia are completely destroyed 48 h after a natural infection. In addition to the normal reactions of miracidia encapsulation, a degeneration of miracidia without haemocyte participation has also been demonstrated. This degeneration has been interpreted as an indirect proof of the presence of cytotoxic factors against the parasite in the plasma of resistant snails.
- The results obtained by means of sporocyst transplantations reveal for the first time in vivo the cytotoxic function of haemocytes from resistant *B. glabrata*. In addition, in vivo studies have demonstrated that the capacity of granulocytes to lyse cells may be much greater than previously suspected. The marked immune response after non-compatible sporocyst transplantation could allow the use of this infection technique as a test of snail-digenea compatibility.

Correspondance: Dr Joseph Jourdane, Département de Biologie Animale, Université de Perpignan, F-66025 Perpignan Cedex, France

Key words: *Biomphalaria glabrata*; *Schistosoma mansoni*; miracidia transplantations; sporocyst transplantations; non-compatible snail-schistosome; elimination processes; granulocytes; cytotoxic function of hemocytes.

Introduction

L'attention des parasitologistes a été attirée depuis longtemps sur l'échec partiel ou total de l'infestation par les schistosomes de certaines souches de mollusques, qualifiées de souches résistantes ou réfractaires. Des recherches ont été menées en vue de préciser la nature des mécanismes responsable du caractère d'incompatibilité. La plupart des travaux concernent des études sur le devenir du miracidium après pénétration chez des souches de mollusques résistantes (Newton, 1952; Kinoti, 1971; Wright, 1974; Loverde, 1976; Cheng et Garrabrant, 1977; Kassim et Richards, 1979; Lie et al., 1980). Dans une révision récente des travaux sur *S. mansoni* concernant ce sujet, Basch (1976) donne une liste des couples offrant des degrés divers entre résistance totale et réceptivité totale. D'autres travaux se sont intéressés à des stades larvaires plus évolués: étude du rejet de sporocystes transplantés chez des mollusques non réceptifs (Chernin, 1966); études *in vitro* de la cytotoxicité des hémocytes de souches résistantes à l'égard de sporocystes jeunes (Bayne et al., 1980a). Malgré l'importance tant qualitative que quantitative des observations recueillies dans ce domaine, les interprétations des processus de défense des mollusques divergent largement entre chercheurs.

Sur la base des résultats acquis jusqu'ici, nous avons réalisé une étude synthétique des interactions hôte-parasite dans un couple mollusque-schistosome incompatible, à partir d'une expérimentation combinant des infestations par voie miracidiale et par transplantation microchirurgicale de miracidiums et de sporocystes fils. Ce travail nous a permis à la fois de confirmer et de compléter les observations les plus récentes concernant les mécanismes de défense des mollusques.

Matériel et méthodes

1. *Matériel d'étude.* Le couple incompatible qui a servi à notre expérimentation est constitué par une souche brésilienne albinos de *Biomphalaria glabrata* (BRE) et une souche guadeloupéenne de *Schistosoma mansoni* (GUA). Le couple de référence offrant une compatibilité totale et retenu comme élément de comparaison au cours de notre étude est constitué par la souche brésilienne de *B. glabrata* et une souche de *S. mansoni* de même origine géographique.

2. *Modalités d'infestation des planorbes par voie naturelle.* Les conditions d'infestation des planorbes par voie naturelle ont été standardisées selon les modalités suivantes:

- tous les planorbes mesurent entre 5 et 6 mm de diamètre;
- les infestations sont réalisées individuellement dans des piluliers contenant 5 ml d'eau de source avec 5 miracidiums fraîchement émis;
- la durée de l'infestation est de 30 min à 26° C.

Tableau 1. Pourcentages d'infestation observés au cours des infestations miracidiales par voie naturelle avec le couple compatible *S. mansoni* BRE/*B. glabrata* BRE et le couple incompatible *S. mansoni* GUA/*B. glabrata* BRE. Le tableau indique aussi le pourcentage de miracidiums des deux souches de *S. mansoni* qui ont effectivement franchi les téguments du mollusque.

Souche du parasite	% d'infestations obtenus	% de miracidiums qui ont effectivement franchi le tégument
<i>S. mansoni</i> (origine guadeloupéenne)	4,6% ± 1,8	65% ± 4,2*
<i>S. mansoni</i> (origine brésilienne)	100%	68,3% ± 4,1*

* Intervalles de confiance au risque 5%

Au terme de l'infestation, les planorbes sont retirés des piluliers et les miracidiums restants sont comptés.

Le nombre de mollusques testés a été de 500 pour chaque système hôte-parasite.

3. *Modalités d'infestation des planorbes par voie microchirurgicale.* Les infestations par transplantation microchirurgicale ont été réalisées soit avec des miracidiums, soit avec des sporocystes fils prélevés chez les mollusques donneurs 30 jours après l'infestation. La technique opératoire utilisée est celle que nous avons récemment mise au point (Jourdane, 1978; Jourdane et Theron, 1980). L'implantation du miracidium ou du greffon se fait sous anesthésie dans le sinus céphalopédieux, atteint après une incision des téguments pratiquée en arrière de l'orifice génital mâle, le planorbe étant maintenu en extension à l'aide d'un microrétracteur.

Dans les deux types de transplantation, la taille des mollusques receveurs est comprise entre 13 et 15 mm de diamètre.

Dans les expériences d'infestation par transplantation de miracidiums, une expérience témoin (infestation miracidiale par voie naturelle) intéressant des mollusques de même taille a été conjointement réalisée pour chaque souche de schistosome. La dose infestante par mollusques a été dans les deux cas de 10 miracidiums. Les quatre expériences ont porté chacune sur 3 lots de 20 mollusques. Pour une même souche de schistosome, les infestations par voie naturelle et par voie microchirurgicale ont été réalisées à partir d'une même population miracidiale.

4. *Etude histologique.* L'étude histologique du caractère d'incompatibilité a été réalisée sur le couple incompatible *S. mansoni* GUA/*B. glabrata* BRE. 12 planorbes mesurant de 5 à 6 mm de diamètre ont été infestés individuellement avec 20 miracidiums. Les planorbes ont été répartis en 3 groupes de 4 individus fixés respectivement 4 h, 24 h et 48 h après infestation. Le matériel a été fixé au Halmi, coupé à 6 µm et coloré à l'azan de Heidenhain.

Résultats

I. Infestations miracidiales

1. *Infestation naturelle.* Le Tableau 1 indique les pourcentages d'infestation obtenus expérimentalement à la fois avec le couple compatible *S. mansoni* BRE/*B. glabrata* BRE et le couple incompatible *S. mansoni* GUA/*B. glabrata* BRE. Il révèle clairement la nature incompatible du couple *S. mansoni* GUA/*B. glabrata* BRE. Il montre par ailleurs que la barrière tégumentaire ne peut pas être tenue pour responsable de la résistance du mollusque à l'infestation, puisque 65% des miracidiums franchissent le tégument de l'hôte et se retrouvent dans le milieu intérieur de ce dernier.

Tableau 2. Pourcentages d'infestations observés au cours des infestations miracidiales par voie microchirurgicale avec le couple compatible *S. mansoni* BRE/*B. glabrata* BRE et le couple incompatible *S. mansoni* GUA/*B. glabrata* BRE. Le tableau fait aussi mention des résultats des expériences témoins (infestations par voie naturelle) réalisées sur des planorbes de taille identique à celle des planorbes transplantés (entre 13 et 15 mm de diamètre).

Souche du parasite	% d'infestations obtenus par infestation naturelle	% d'infestations obtenus par infestation microchirurgicale
<i>S. mansoni</i> (souche guadeloupéenne)	0%	0%
<i>S. mansoni</i> (souche brésilienne)	84,2% ± 9,4	94% ± 6,1*

* Intervalles de confiance au risque 5%

2. *Infestation par voie microchirurgicale.* Le Tableau 2 rend compte des résultats des infestations par transplantation microchirurgicale de miracidiums GUA et BRE sur des planorbes BRE.

Le taux d'infestation obtenu avec le couple compatible après infestation naturelle (84,2%) se révèle inférieur à celui noté dans le Tableau 1 (100%), malgré le nombre de miracidiums utilisés (10). Il est vraisemblable que dans le cadre de cette expérimentation, menée sur des planorbes âgés, l'épaisseur du tégument constitue un facteur limitant au cours de la phase de pénétration du miracidium. Le succès plus important obtenu après infestation microchirurgicale (94%), au cours de laquelle le miracidium est inoculé directement dans le milieu intérieur de l'hôte, plaide en faveur de cette hypothèse.

En ce qui concerne le couple incompatible, les différences entre les taux d'infestation obtenus après infestation naturelle (4,6%) et par voie microchirurgicale (0%) relèvent certainement, comme pour le couple compatible, de facteurs d'ordre physique liés à l'épaisseur du tégument de l'hôte.

II. Caractères histologiques de l'incompatibilité hôte-parasite

Au plan histologique, l'incompatibilité hôte-parasite dans le couple choisi se traduit par les caractères suivants:

– 4 h après l'infestation, la majorité des miracidiums se localise dans le tissu conjonctif sous tégumentaire des bords latéraux du pied, avec une prédominance dans le tiers antérieur. Le Tableau 3 montre que 78% environ d'entre eux suscitent de la part du mollusque une réaction cellulaire de défense. Cette réaction consiste en un début d'encapsulation du miracidium (Fig. 1). A ce stade, 3 à 4 couches de granulocytes sont décelables autour du parasite. Les granulocytes sont très nettement aplatis et tendent à s'accoler contre le tégument du miracidium qui présente par endroits des lésions prononcées. Les différents types cellulaires caractéristiques du miracidium (cellules germinales, cellules dites réticulées) apparaissent fortement désorganisés et sont déjà difficilement identifiables. La Figure 2 permet de comparer la morpho-

Tableau 3. Pourcentages respectifs de miracidiums de *S. mansoni* GUA encapsulés et non encapsulés dans les tissus de *B. glabrata* BRE au cours de la phase d'invasion parasitaire

	Nombre de miracidiums encapsulés dans les tissus des planorbes	Nombre de miracidiums non encapsulés
4 h après infestation	30	8
24 h après infestation	33	7

logie d'un miracidium 4 h après la pénétration chez un hôte compatible. On peut très aisément différencier les cellules germinales, les cellules dites réticulées et la masse neurale. Par ailleurs, aucune cellule amœbocytaire de défense n'est discernable autour et dans la zone de pénétration du miracidium.

- 24 h après l'infestation (Fig. 3), 83% des miracidiums recensés chez les mollusques sont encapsulés. Le nombre de couches de granulocytes formant la capsule autour de la larve n'est jamais supérieur à 6 (l'épaisseur de la capsule varie de 7 à 10 μm). La réaction de défense du mollusque montre parfois une infiltration hémocytaire diffuse autour du miracidium. Ce dernier apparaît en voie de dégénérescence totale, seuls quelques noyaux pycnotiques sont encore apparents, le tégument fait défaut.

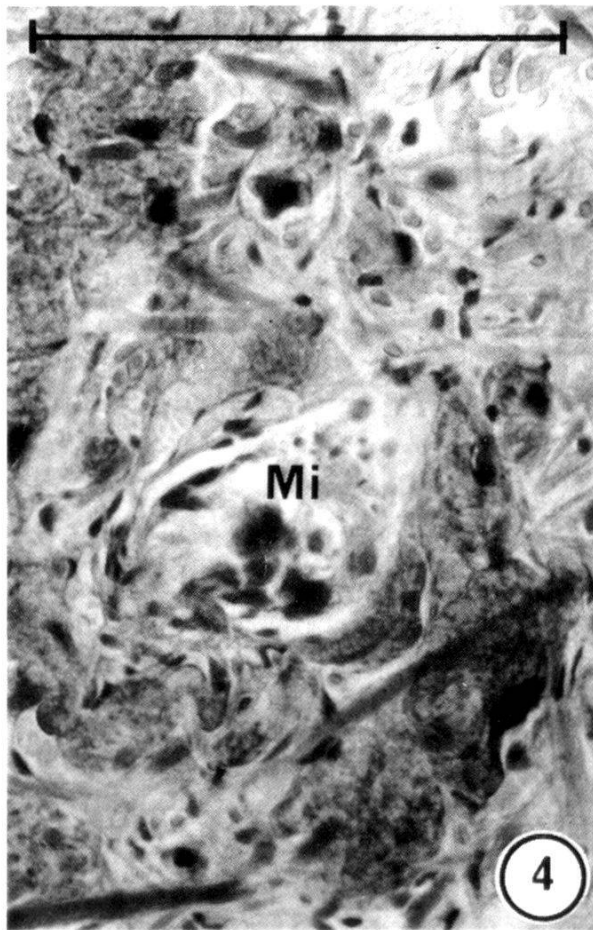
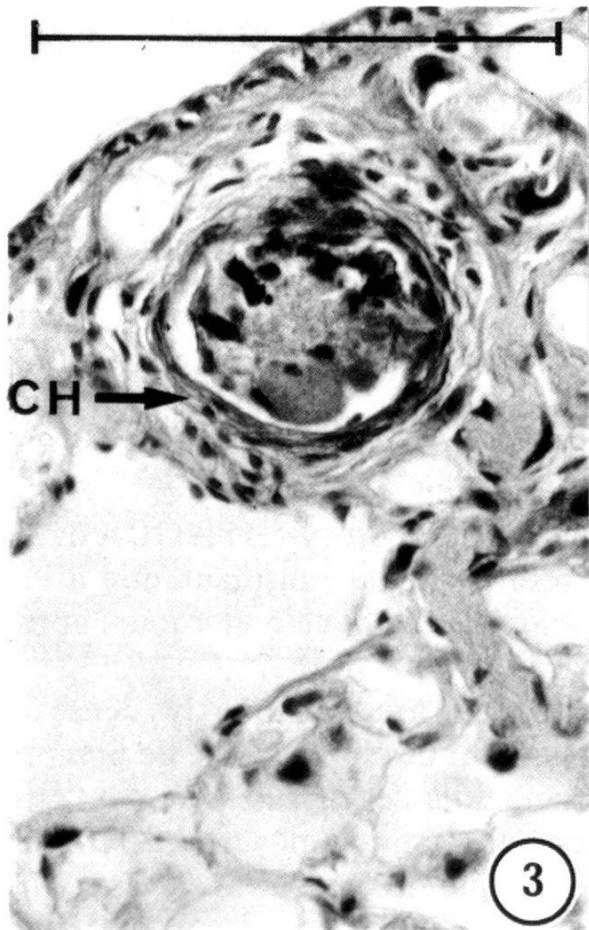
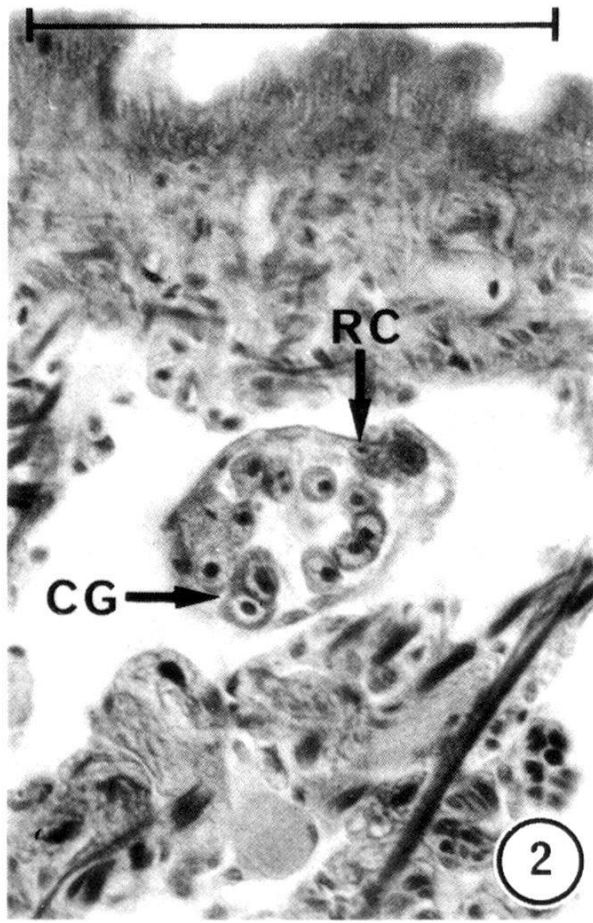
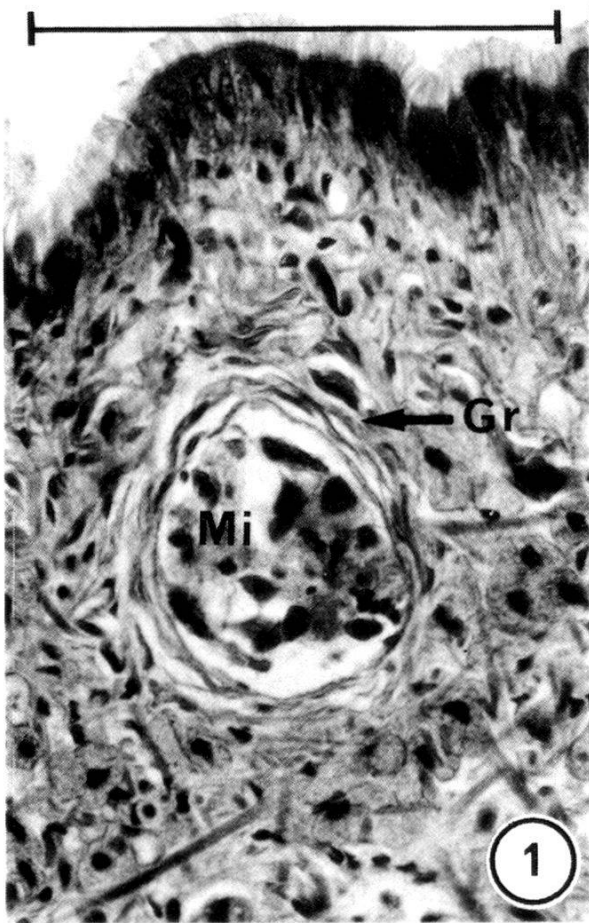
Parmi l'ensemble des miracidiums recensés, une partie ne semble pas avoir déclenché de la part du mollusque de réaction de défense de type cellulaire (Fig. 4); ceux-ci en effet n'apparaissent pas encapsulés. Seuls quelques rares hémocytes peuvent être individualisés au voisinage du parasite ou à l'intérieur même du miracidium. Malgré l'absence de formation granulomateuse, le miracidium apparaît dans ce cas aussi en voie de dégradation avancée.

- 48 h après l'infestation, quelques rares capsules hémocytaires centrées autour de structures miracidiales peu reconnaissables peuvent être mises en évidence (Fig. 5). Mais dans la majorité des cas, il y a une résorption complète du matériel parasitaire: le siège de la réponse cellulaire à l'invasion miracidiale n'est plus représenté que par des zones montrant une désorganisation locale du tissu conjonctif sous tégumentaire.

III. Infestations par transplantation microchirurgicale de sporocystes fils

L'expérimentation a consisté à transplanter des sporocystes fils GUA de 30 jours chez des planorbes BRE sains. Le résultat de la transplantation a été apprécié sur coupes histologiques de greffons fixés 24 h, 48 h et 7 jours après leur implantation.

- 24 h après la transplantation (Fig. 6), on note une accumulation très dense de granulocytes en disposition concentrique autour des sporocystes. Le nombre de couches de cellules hémocytaires participant à l'encapsulement peut être de l'ordre de 15 à 30, l'épaisseur de la capsule étant en moyenne de 70 μm . L'encapsulement des sporocystes s'accompagne des processus dégénératifs suivants:



- – le tégument du sporocyste est détruit dans sa totalité;
- – les bourgeons cercariens et les cercaires présentes dans le sporocyste au moment de la transplantation offrent des images très nettes d'involution (structures tissulaires profondément désorganisées par suite de la dissociation des cellules, présence de nombreux noyaux pycnotiques). Des éléments cellulaires d'origine parasitaire (noyaux surtout) phagocytés par les granulocytes sont reconnaissables au sein du granulome;
- 48 h après la transplantation, la lyse des sporocystes est presque complète. Aucun stade de la lignée cercarienne n'est identifiable dans la lumière qui n'est plus occupée que par des noyaux pycnotiques parmi lesquels on peut parfois reconnaître des cellules de pénétration des cercaires. Il semble que les glandes de pénétration soient les dernières cellules à être détruites au cours de l'encapsulement;
- 7 jours après la transplantation, le granulome se présente sous la forme d'un agrégat de massifs hémocytaires centrés autour de quelques noyaux pycnotiques d'origine parasitaire (Fig. 7).

Discussion

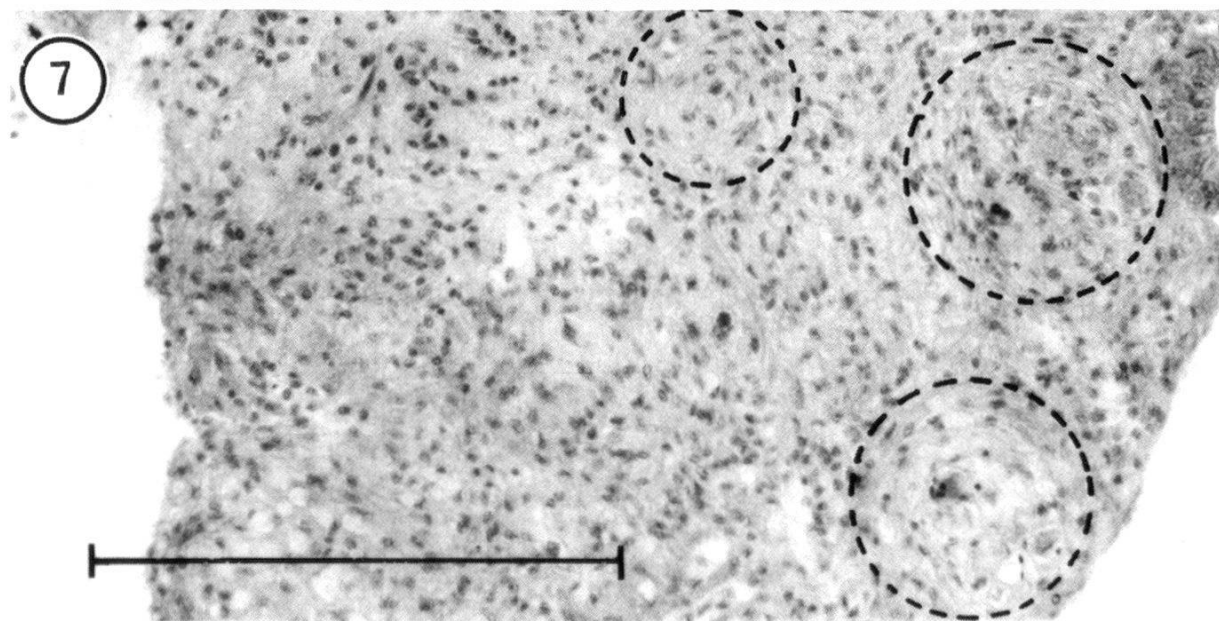
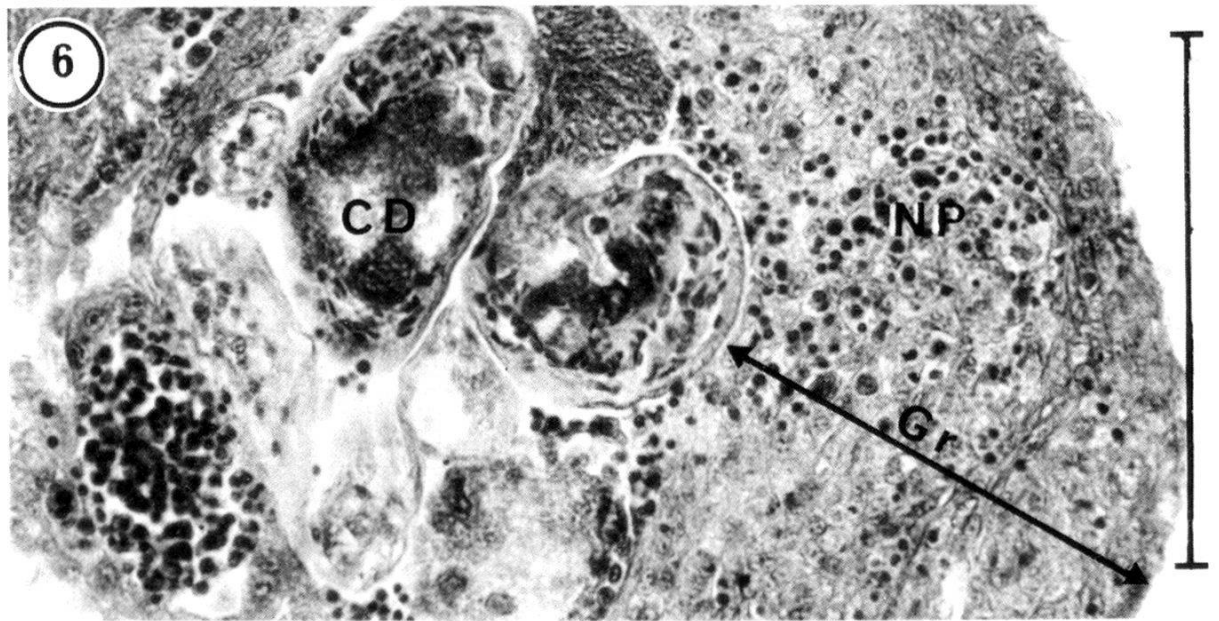
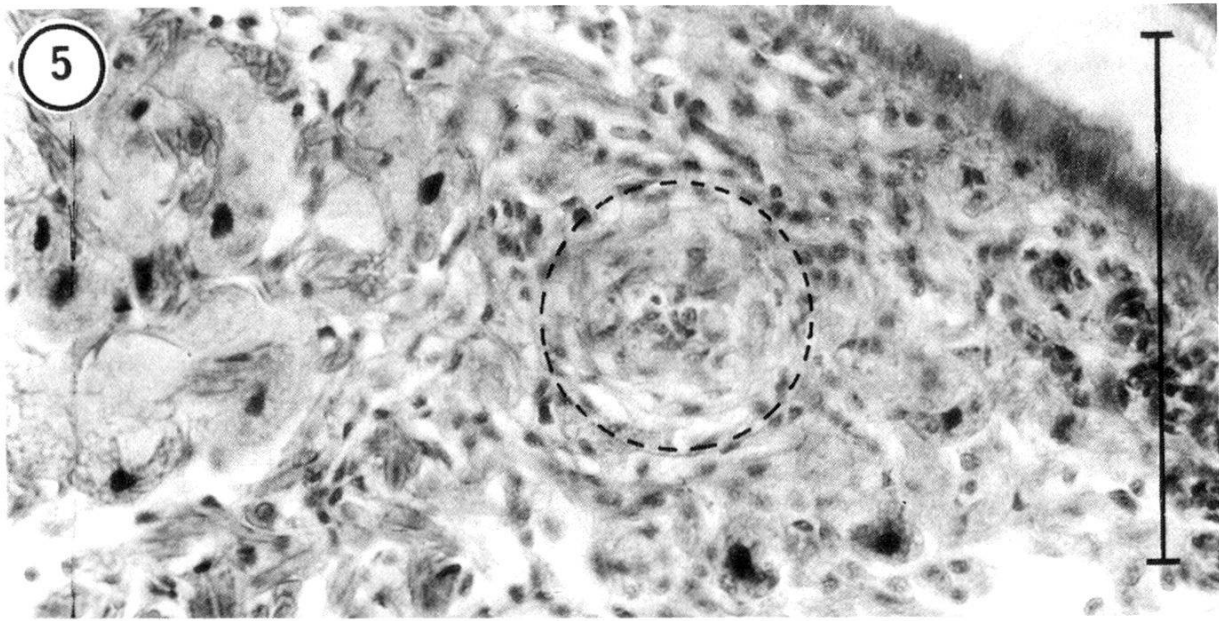
Notre étude comparative des modalités d'infestation du mollusque par voie naturelle dans les deux systèmes de compatibilité montre qu'il n'y a pas de différence significative dans le nombre de miracidiums qui franchissent les téguments de l'hôte. Par ailleurs, les infestations par implantation microchirurgicale de miracidiums se sont soldées par un échec dans le couple hôte-parasite incompatible. Le franchissement artificiel de la barrière tégumentaire par le miracidium n'assure donc pas la réussite de son développement larvaire. Ces données prouvent donc bien que l'origine de la compatibilité ne se situe pas au niveau du tégument, mais plus loin, dans le milieu intérieur de l'hôte. Notons aussi que le succès des infestations par transplantation de miracidiums révèle que les modifications structurales caractéristiques de la différenciation du miracidium en sporocyste (perte des cils et des cellules épidermiques, formation du syncytium tégumentaire) peuvent parfaitement se réaliser hors des tissus tégumentaires de l'hôte, dans l'hémolymphe par exemple.

Fig. 1. *B. glabrata* BRE/*S. mansoni* GUA. 4 h après infestation. Début d'encapsulement du miracidium (Mi) par les granulocytes (Gr). Noter la disposition en couches concentriques des granulocytes autour du tégument. Echelle 100 μ m.

Fig. 2. *B. glabrata* BRE/*S. mansoni* BRE. 4 h après infestation. Les types cellulaires caractéristiques du miracidium sont bien reconnaissables: CG = cellules germinales; RC = reticulum cells. Noter l'absence d'amœbocytes autour du parasite. Echelle 100 μ m.

Fig. 3. *B. glabrata* BRE/*S. mansoni* GUA. 24 h après infestation. Capsule hémocyttaire (CH) autour du miracidium en voie de dégénérescence. Echelle 100 μ m.

Fig. 4. *B. glabrata* BRE/*S. mansoni* GUA. 24 h après infestation. Miracidium (Mi) non encapsulé en phase de dégénérescence. Echelle 100 μ m.



Les recherches histologiques réalisées sur les mollusques infestés par voie naturelle ont permis de confirmer la nature cellulaire de la réaction de défense de l'hôte dans les systèmes incompatibles. Il convient de noter toutefois que nos images ne mettent jamais en évidence la formation de capsules hémocytaires de taille importante (10 μm d'épaisseur environ), contrairement aux observations faites par divers auteurs chez *B. glabrata* (Lie et Heyneman, 1976 signalent la formation de capsules de 100 μm de diamètre, Cheng et Garrabrant, 1977 font état de capsules de 150 μm de diamètre). Malgré le nombre réduit d'hémocytes participant à la réaction d'encapsulation, notre expérimentation montre néanmoins que l'efficacité de la réaction de défense n'est pas pour autant diminuée (nous avons signalé que dans la majorité des cas la résorption du matériel parasitaire est complète 48 h après l'infestation). Cette durée est du même ordre de grandeur que celles signalées par la plupart des auteurs. Cette étude nous a permis aussi d'observer des miracidiums en nombre relativement important (17%) qui, bien que non encapsulés, offrent tous les signes de stades dégénératifs. Cette dégénérescence pourrait être interprétée comme la preuve indirecte de la présence dans le plasma des mollusques réfractaires de facteurs cytotoxiques pour le parasite. La participation de tels facteurs humoraux dans les mécanismes effecteurs de défense pourrait rendre compte de la faible importance des capsules hémocytaires observées dans notre expérimentation. Ces observations s'accordent avec les récents résultats expérimentaux ayant mis en évidence chez les mollusques la présence de facteurs plasmatiques dont le rôle dans les mécanismes de défense semble ne plus faire de doute. Une élévation des taux sérique et tissulaire des enzymes lysosomales pendant la phase d'invasion parasitaire du mollusque a été rapportée par plusieurs auteurs (Cheng et al., 1978; Sminia et al., 1979). Par ailleurs, Bayne et al. (1980b) ont reconnu l'existence, chez des mollusques réfractaires, de facteurs plasmatiques capables d'induire chez des hémocytes de mollusques réceptifs, une réponse cytotoxique à l'égard de sporocystes de schistosomes compatibles avec ces derniers hôtes. Ce dernier mécanisme n'est pas sans évoquer les réactions immunitaires à médiation cellulaire dépendante d'anticorps découvertes chez les vertébrés (Capron et al., 1978).

Les résultats obtenus à partir des transplantations de sporocystes fils ont permis de confirmer les échecs déjà signalés au cours des transplantations réalisées chez des couples hôte-parasite incompatibles (Chernin, 1966). Mais nos expériences corroborent surtout pour la première fois *in vivo* les expé-

Fig. 5. *B. glabrata* BRE/*S. mansoni* GUA. 48 h après infestation. Restes de capsule hémocyttaire autour d'éléments miracidiaux peu reconnaissables. Echelle 100 μm .

Fig. 6. *B. glabrata* BRE/*S. mansoni* GUA. 24 h après transplantation. Développement d'un granulome (Gr) important autour du sporocyste GUA transplanté. Noter la lyse complète du tégument du sporocyste. CD = cercaire dégénérée; NP = noyaux pycnotiques. Echelle 100 μm .

Fig. 7. *B. glabrata* BRE/*S. mansoni* GUA. 7 jours après transplantation. Agrégat de massifs hémocytaires centrés autour de noyaux pycnotiques. Echelle 100 μm .

riences de Bayne et al. (1980a) sur la cytotoxicité des hémocytes de *B. glabrata* résistants. Ces auteurs ont en effet démontré in vitro que les hémocytes de *B. glabrata* résistants sont capables de détruire partiellement le tégument de sporocystes jeunes (moins de 10 jours) de schistosomes. Nos expériences confirment le pouvoir cytotoxique des hémocytes d'une souche de mollusques résistants. Au surplus, nos conditions d'étude in vivo ont permis de montrer que la capacité de lyse cellulaire des granulocytes peut être beaucoup plus importante que ne le laissaient prévoir les travaux de Bayne et al. (1980a, b). Notre matériel d'étude était en effet constitué par des sporocystes âgés de 30 jours offrant un tégument protecteur très épais. Or, les observations histologiques réalisées 24 h après la transplantation ont mis en évidence à la fois une lyse complète du tégument et une dégénérescence avancée des stades larvaires intrasporocystiques. La résorption des sporocystes est totale 48 h après la transplantation. La technique d'infestation par transplantation de sporocystes en situation d'incompatibilité hôte-parasite révèle ainsi une capacité de reconnaissance et de rejet extrêmement rapide des sporocystes incompatibles. Nous pensons que la netteté de la «réponse immunitaire» après transplantation de sporocystes incompatibles, si elle se confirme sur d'autres couples mollusque-digène, devrait être de nature à faire adopter dans l'avenir cette technique d'infestation comme test de compatibilité. Soulignons par ailleurs que la fiabilité de la technique supprime tous les problèmes d'infestation du mollusque par voie naturelle qui impose:

- l'optimisation des qualités physiques et chimiques du milieu d'infestation;
- le choix de mollusques dont la taille ne constitue pas un facteur limitant;
- un nombre de larves infestantes (miracidiums) par mollusque souvent important.

La difficulté de réunir à la fois ces différentes conditions lors des infestations par voie naturelle rend souvent délicate la détermination du degré réel de compatibilité d'un couple mollusque-digène donné.

Remerciements

Nous remercions Melle B. Labrousse et M. T. Almeras pour leur précieux concours technique tout au long de ce travail, ainsi que les laboratoires Specia et Oberval qui nous ont gracieusement fourni les antibiotiques utilisés au cours des transplantations.

Cette recherche a reçu le support financier de la Edna MacConnell Clark Foundation et du Programme Spécial PNUD/Banque Mondiale/OMS de Recherche et de Formation concernant les Maladies Tropicales.

Basch P. F.: Parasitological review, Intermediate host specificity in *Schistosoma mansoni*. Exp. Parasit. 39, 150–169 (1976).

Bayne C. J., Buckley P. M., DeWan P. C.: Macrophagelike hemocytes of resistant *Biomphalaria glabrata* are cytotoxic for sporocysts of *Schistosoma mansoni* in vitro. J. Parasit. 66, 413–419 (1980a).

- Bayne C. J., Buckley P. M., DeWan P. C.: *Schistosoma mansoni*: cytotoxicity of hemocytes from susceptible snail hosts for sporocysts in plasma from resistant *Biomphalaria glabrata*. *Exp. Parasit.* 50, 409–416 (1980b).
- Capron M., Rousseaux J., Mazingue C., Bazin M., Capron A.: Rat mast cell-eosinophil interaction in antibody-dependent eosinophil cytotoxicity to *Schistosoma mansoni* schistosomula. *J. Immunol.* 121, 2518 (1978).
- Cheng T. C., Garrabrant T. A.: Acid phosphatase in granulocytic capsules formed in strains of *Biomphalaria glabrata* totally and partially resistant to *Schistosoma mansoni*. *Int. J. Parasit.* 7, 467–472 (1977).
- Cheng T. C., Lie K. J., Richards C. S.: Elevation of aminopeptidase activity in *Biomphalaria glabrata* (*Mollusca*) parasitized by *Echinostoma lindoense* (Trematoda). *J. Invert. Path.* 31, 57–62 (1978).
- Chernin E.: Transplantation of larval *Schistosoma mansoni* from infected to uninfected snails. *J. Parasit.* 52, 473–482 (1966).
- Jourdane J.: Perspectives de maintenance de *Schistosoma mansoni* exclusivement chez le mollusque vecteur par l'utilisation des techniques de transplantation. 4th Int. Congr. Parasit. C, 100–101 (1978).
- Jourdane J., Theron A.: *Schistosoma mansoni*: Cloning by microsurgical transplantation of sporocysts. *Exp. Parasit.* 50, 349–357 (1980).
- Kassim O. O., Richards C. S.: Host reactions in *Biomphalaria glabrata* to *Schistosoma mansoni* miracidia, involving variations in parasite strains, numbers and sequence of exposures. *Int. J. Parasit.* 9, 656–670 (1979).
- Kinoti G. K.: Observations on the infection of bulinid snails with *Schistosoma mattheei*. II. The mechanism resistance to infection. *Parasitology* 62, 161–170 (1971).
- Lie K. J., Heyneman D.: Studies on resistance in snails. 3. Tissue reactions to *Echinostoma lindoense* sporocysts in sensitized and resensitized *Biomphalaria glabrata*. *J. Parasit.* 62, 51–58 (1976).
- Lie K. J., Jeong K. H., Heyneman D.: Tissue reactions induced by *Schistosoma mansoni* in *Biomphalaria glabrata*. *Ann. trop. Med. Parasit.* 74, 157–166 (1980).
- Loverde P. T.: Host-parasite interrelationships between the trematode *Schistosoma haematobium* from Egypt and polyploid snails of the genus *Bulinus*. *Health Sci. publ.* Hlth 2787-B (1976).
- Newton W. L.: The comparative tissue reaction of two strains of *Australorbis glabratus* to infection with *Schistosoma mansoni*. *J. Parasit.* 38, 362–366 (1952).
- Sminia T., Van der Knaap W. P. W., Edelenbosch P.: The role of serum factors in phagocytosis of foreign particles by blood cells of the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. *Develop. com. Immunol.* 3, 37–44 (1979).
- Wright C. A.: Snail susceptibility or trematode infectivity? *J. nat. Hist.* 8, 545–548 (1974).

