**Zeitschrift:** Acta Tropica

**Herausgeber:** Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)

**Band:** 37 (1980)

Heft: 1

**Artikel:** Etude expérimentale de la permissivité du rat sauvage ("Rattus rattus")

de Guadeloupe à l'égard de "Schistosoma mansoni" : hypothèse sur le

rôle de cet hôte dans la dynamique des foyers naturels

**Autor:** Jourdane, J. / Imbert-Establet, D.

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-312638

## Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF: 27.11.2025** 

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

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

# Etude expérimentale de la permissivité du Rat sauvage (*Rattus rattus*) de Guadeloupe à l'égard de *Schistosoma mansoni*. Hypothèse sur le rôle de cet hôte dans la dynamique des foyers naturels

J. JOURDANE, D. IMBERT-ESTABLET

# **Summary**

Title: Experimental study of the permissivity of the wild rat (Rattus rattus) of Guadeloupe with regard to Schistosoma mansoni. Hypothesis on the role of this host in the dynamics of natural habitats

Unlike the white laboratory rat, the wild rat (*Rattus rattus*) of Guadeloupe behaves as a permissive host with regard to Schistosoma mansoni, at least during a certain number of successive passages. The study of the host-parasite relationship of this couple has enabled us to demonstrate a certain number of fundamental differences in relation to the data furnished by the white rat; the worm recovery rate tested in the 4th week is more than twice as high as in the white rat (32% vs 11%), the "self cure phenomenon" is of a lesser intensity than in the white rat since the former involves only 45% of the worm population present at 4 weeks, the average size of adult Schistosomes is greater in the black rat (4.2 mm vs 3.62 mm), from the 6th week onwards one observes in R. rattus a transfer of adult worms from the mesenteric-bearing system towards the lungs. Schistosomes reproduce normally in the black rat with the production of fertile eggs in stools. In the light of these experimental data, the authors admit that, in certain station in Guadeloupe (freshwater mangrove), the rat is able to contribute to the maintenance of a threshold of parasitosis indispensible to the circulation of the parasite in the focuses of infection.

Key words: Guadeloupe; Schistosoma mansoni; Biomphalaria glabrata; Rattus rattus; white rat; worms recovery rate; average worm length; lung shift; average eggs/animal; self cure phenomenon; permissive host.

Correspondance: J. Jourdane, Département de Biologie animale, Université, Avenue de Villeneuve, F-66025 Perpignan Cedex

# Introduction

La récente découverte (Combes et al., 1975; Nassi et al., 1975) dans le foyer guadeloupéen de Bilharziose intestinale de populations de Rats sauvages très fortement infestés par *Schistosoma mansoni*, posait *ipso facto* le problème du rôle effectif de ce Rongeur dans le fonctionnement du complexe épidémiologique insulaire. Plusieurs données parasitaires le concernant (prévalence élevée de la Schistosomose, densité de Vers par hôte importante) suggéraient même que cet hôte puisse représenter un authentique réservoir de virus dans le cycle naturel du parasite.

Un travail expérimental (Jourdane, 1978) avait permis d'apporter quelques éléments de réponse sur la valeur du Rat sauvage vis-à-vis d'une souche de *S. mansoni* de même origine géographique. Il nous est possible aujourd'hui, au terme d'une étude expérimentale plus approfondie, à la fois de dégager avec plus de précision les grands traits des relations hôte-parasite de ce couple et de reconsidérer à sa juste valeur la place du Rat dans la dynamique du foyer naturel.

### Matériel et méthodes

- 1. Maintenance du cycle: La souche de S. mansoni utilisée a été extraite de Rats de Guadeloupe naturellement infestés. Elle a été entretenue au laboratoire pendant la durée de l'expérience exclusivement sur R. rattus et sur une souche guadeloupéenne de Biomphalaria glabrata.
- 2. Technique d'infestation: L'expérimentation porte sur des R. rattus de 100 à 150 g. nés au laboratoire et descendants de parents non infestés capturés en Guadeloupe. Les expériences témoins ont été réalisées sur des Rats blancs de souche Wistar. Les résultats concernant le Rat sauvage ont été obtenus à partir de la perfusion, à chaque stade choisi de la parasitose (4, 6, 8, 12, 16 et 20 semaines), de 5 à 7 individus de sexe mâle et femelle. Pour le Rat Wistar, 6 spécimens ont été étudiés à chacun des mêmes stades.

La technique d'infestation procède à la fois de la méthode de Smithers et Terry (1965) et de celle de Erickson (1974): l'infestation des Rats anesthésiés au Nembutal est réalisée au niveau de l'abdomen maintenu immergé dans un petit cristallisoir de 100 cc et de 5 cm de diamètre (1000 cercaires constitutent la dose infestante).

3. Récolte des Schistosomes adultes: La récolte des Schistosomes dans le système hépatomésentérique se fait par la méthode de Duwall et Dewitt (1967). La perfusion est systématiquement complétée par la dilacération du foie dans lequel sont souvent piégés des Vers, surtout chez le Rat blanc. Au niveau des poumons, les Schistosomes sont récupérés après dilacération des lobes.

La comparaison des tailles des Vers adultes a été réalisée, pour chaque hôte, à partir d'une population totale de 60 vers mâles de 90 jours, échantillonnée chez 4 individus. Dans le cas du Rat blanc, les Vers avaient une origine hépato-mésentérique, pour le Rat noir, leur origine était pulmonaire.

4. Récolte des œufs: La reproductivité des Schistosomes a été appréciée par échantillonnage des œufs récoltés au niveau des viscères: foie, intestin et poumons. La récolte des œufs dans les tissus met en jeu la technique de digestion à la potasse de Cheever (1968). Des pièces de tissu de 200 à 400 mg sont laissées en contact 4 h à 38° avec une solution de 100 ml de Koh à 4%.

A chacun des stades de la parasitose, les numérations d'œufs ont été réalisées sur des pièces anatomiques prélevées chez trois individus.

5. Mensurations des Schistosomes adultes: Les mensurations de Schistosomes adultes intéressent exclusivement les Schistosomes mâles. Ceux-ci sont mesurés en état de relaxation après une anesthésie partielle au Nembutal (0,08%). Les mesures ainsi obtenues sont très voisines de celles fournies par du matériel traité selon le protocole suivi par Cioli et al. (1977): cet auteur préconise de mesurer les Schistosomes après un séjour de 24 h au froid.

# Résultats

Dynamique de la population de Schistosomes

Les expériences témoins (Fig. 1), réalisées sur une souche Wistar de Rat blanc, sont en correspondance totale avec les données relevées dans la littérature: le pourcentage de Vers récupérés à la perfusion à la 4e semaine varie entre 8 et 13%; à la 12e semaine nous retrouvons seulement environ 20% de la population présente à 4 semaines, soit moins de 3% de la population cercarienne infestante. Les perfusions à 16 et 20 semaines montrent que la population résiduelle est stabilisée autour de la valeur observée à 12 semaines.

Chez le Rat sauvage, la courbe de survie (Fig. 1) traduit un taux de réussite de la contamination à la 4e semaine élevé: celui-ci varie de 28 à 37%. Ces chiffres sont très voisins des valeurs généralement observées chez la Souris (30 à 40%) (Fig. 5). Après la 4e semaine, le Rat noir voit sa population de Schistosomes diminuer mais dans des proportions moins importantes que chez le Rat blanc: à la 12e semaine, le pourcentage moyen de Vers dénombrés est voisin de 12%. En période d'état (au-delà de la 12e semaine et jusqu'à la 20e semaine au moins), l'étude du niveau de parasitisme rend compte de l'existence d'une population résiduelle se maintenant à un niveau relativement constant (entre 10 et 18%).

La comparaison de la courbe de survie de *S. mansoni* chez les deux Rats témoigne à l'évidence de relations hôte-parasite très différentes pour les deux couples. Les divergences les plus marquées nous paraissent être:

- un taux de réussite de la contamination à la 4e semaine plus de deux fois plus important chez le Rat noir;
- un «rejet des Vers» de moindre intensité chez le Rat noir, puisqu'il ne touche que 45% de la population présente à 4 semaines contre 80% chez le Rat blanc.

L'importance relative de la population de Schistosomes en période d'état chez le Rat noir (au-delà de la 12e semaine) apparaît ainsi clairement à la lumière de ces deux remarques.

# Taille des Schistosomes adultes

Nous avons représenté sur la figure 2, sous forme d'histogrammes, la distribution des fréquences de longueur de Vers échantillonnés sur chaque hôte. Les graphiques laissent apparaître des différences de taille très sensibles selon l'hôte: la moyenne générale est plus élevée chez le Rat sauvage (4,2 mm contre 3,62 mm); chez celui-ci, 54,5% de la population dépasse 4 mm de longueur (contre 24%), une proportion non négligeable se situant même entre 5 et 7 mm.

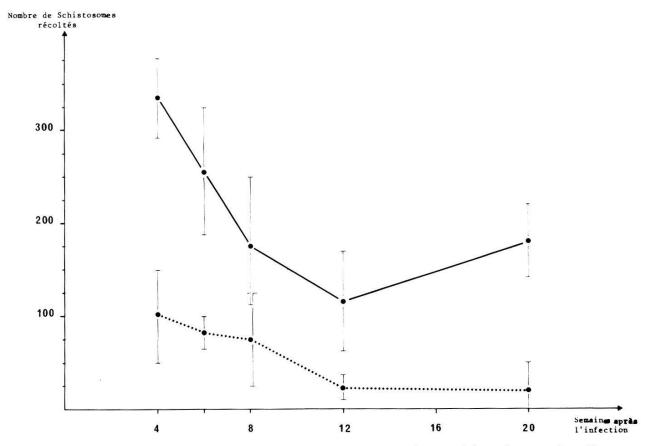


Fig. 1. Comparaison de la courbe de survie de *S. mansoni* (souche guadeloupéenne) chez *R. rattus* (trait continu) et chez le Rat blanc Wistar (pointillé). Les échelles verticales représentent les intervalles de confiance au coefficient de sécurité 95%, calculés en tenant compte des ajustements imposés par la taille limite de nos échantillons.

Au strict rapport de la croissance, le Rat sauvage semblerait offrir au Schistosome un environnement nettement plus favorable que le Rat de laboratoire.

Migration des Schistosomes au cours de la parasitose

Pendant l'évolution normale d'une Schistosomose et quel que soit l'hôte considéré, le parasite peut être localisé successivement dans deux organes: les poumons entre le 3e et le 15e jour de la période d'invasion, le système portehépatique à partir du 10e jour où le Ver subsistera pendant toute sa vie.

Chez les Rat noir, l'étude de la localisation de la population parasitaire dans le temps montre que la presque totalité des couples ne demeure pas dans les voies hépato-mésentériques (Fig. 3): dès la 6e semaine, on assiste à un transfert des Schistosomes du foie vers les poumons. Au stade 8 semaines, 85% environ de la population est installée dans cet organe; dans le foie subsiste la fraction restante de la population (soit 15% en moyenne). Nous pensons que cette localisation pulmonaire est conservée pendant toute la parasitose (80 à 90% des Schistosomes ont été recensés dans les poumons au cours des autopsies pratiquées à 12, 16 et 20 semaines; la même proportion de Vers pulmonaires a aussi été retrouvée chez un Rat infesté depuis 8 mois).

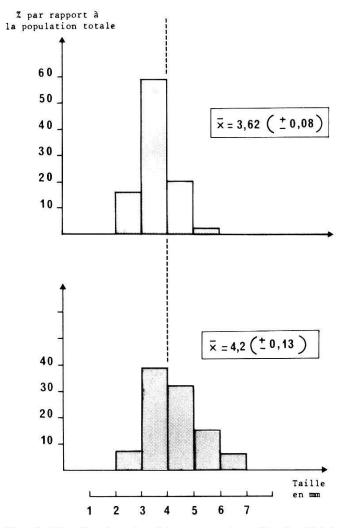


Fig. 2. Distribution des fréquences de taille des Schistosomes adultes (90 jours) chez le Rat blanc Wistar (A) et chez le Rat de Guadeloupe (B). La moyenne et son intervalle de confiance sont précisés pour chaque population.

Les courbes respectives de la charge en œufs en fonction du temps des tissus hépato-mésentériques et des poumons corroborent parallèlement et de façon très significative l'occupation successive des deux microbiotopes (Fig. 4). Les œufs sont décelables dans le foie peu après la 4e semaine et dans les poumons seulement à partir de la 5e semaine. Après la 6e semaine, on note une stabilisation de la densité d'œufs hépato-mésentérique et à l'inverse une augmentation significative de celle des poumons correspondant à un phénomène de cumul, les œufs étant piégés au niveau de cet organe. C'est à notre connaissance la première fois que cette migration pulmonaire est démontrée chez un hôte naturel de *S. mansoni*. Une telle migration n'a été signalée jusqu'ici et de façon exceptionnelle que chez la Souris blanche de laboratoire, soit comme une conséquence d'un traitement antihelminthique (Dickerson, 1965), soit comme un phénomène particulier à des souches portoricaines de Schistosomes (Hewitt et Gill, 1962).

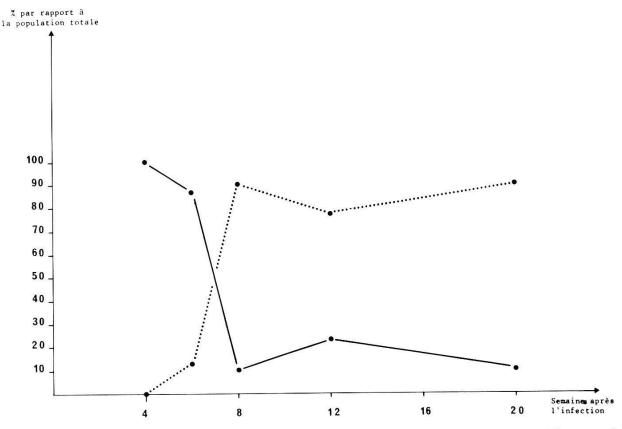


Fig. 3. Pourcentages relatifs de Schistosomes récoltés dans le système porte mésentérique (trait continu) et les poumons (pointillé) à différentes phases de la parasitose chez R. rattus.

# Fertilité de la souche chez le Rat noir

Nous avons reproduit comparativement sur la figure 4 l'évolution de la charge en œufs des organes chez le Rat blanc témoin et chez le Rat sauvage (les valeurs données représentent des moyennes).

Les chiffres fournis par le Rat blanc à 8 semaines sont très voisins de ceux relevés dans la littérature (125 œufs au total par femelle de Schistosomes). On enregistre jusqu'à la 20e semaine une très légère augmentation de la charge qui se stabilise aux alentours de 500 œufs.

Chez R. rattus, la charge totale en œufs doit être calculée par addition des charges hépato-mésentérique et pulmonaire.

La courbe hépato-mésentérique traduit chez cet hôte une densité légèrement supérieure à celle notée chez le Rat blanc (la charge à 8 semaines est de 250 œufs). Aux légères différences quantitatives près, les courbes hépato-mésentériques sont chez les deux hôtes très voisines.

La courbe pulmonaire croît par contre de façon sensible au cours des trois premiers mois (à 8 semaines on dénombre 4300 œufs): cette croissance est le résultat d'un processus d'accumulation des œufs pondus non éliminés. Chez les hôtes permissifs on assiste, au-delà de la 12e semaine d'infestation, à une stabilisation de la charge tissulaire, la surcharge en œufs fraîchement pondus étant contrebalancée par la cytolyse des vieux granulomes. Dans le cas du Rat sau-

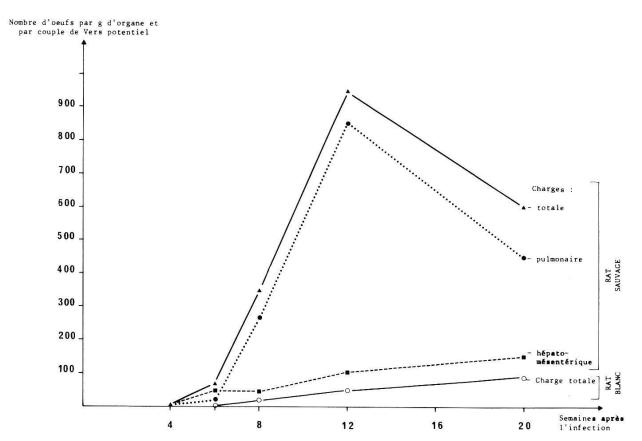


Fig. 4. Evolution comparée de la charge totale en œufs (hépato-mésentérique et pulmonaire) chez *R. rattus* et chez le Rat blanc. Pour *R. rattus*, les charges hépato-mésentérique et pulmonaire ont été dissociées.

vage, la densité tissulaire en œufs dans les poumons montre par contre une régression importante dont l'origine pourrait être la saturation rapide du microbiotope pulmonaire.

Les courbes hépato-mésentérique et pulmonaire traduisent à la fois des densités tissulaires très différentes et une dynamique propre. Les poumons hébergeant 80 à 90% de la population totale de Vers, la courbe de densité totale du Rat noir est directement corrélée par la courbe pulmonaire.

A partir des œufs prélevés dans le foie, l'intestin ou les poumons, nous avons obtenu sans aucune difficulté, à tous les stades de la parasitose, des miracidiums dont l'infectivité était entière après deux premiers passages en laboratoire chez *R. rattus*. Les œufs présents dans les selles nous ont fourni de même des miracidiums parfaitement infestants. De manière tout à fait inattendue, nous nous sommes cependant heurtés, au 3e passage sur Rat, à l'impossibilité d'obtenir des miracidiums, alors que la densité en œufs des organes (foie ou poumons) était par ailleurs normale. L'examen histologique de préparations tissulaires a mis en évidence l'absence totale de tout début d'embryogenèse dans l'œuf quel que soit le stade de la parasitose du Rat sacrifié. Indépendamment de cet état de stérilité, les autres caractéristiques parasitologiques spécifiques au Rat sauvage (allure de la courbe de survie, transfert des Schistosomes vers les poumons) sont conformes au schéma que nous en avons donné.

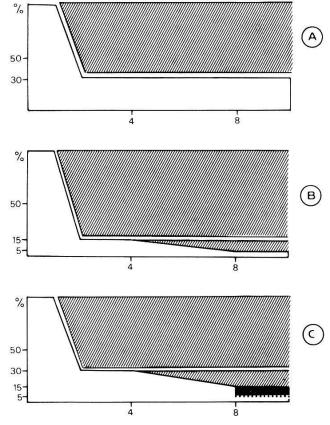


Fig. 5. Tranches de population de *S. mansoni* successivement rejetées au cours de l'évolution de la parasitose chez différents Vertébrés.

A: Souris blanche. Une seule phase de rejet chez ce Rongeur intervenant pendant la migration des Schistosomules vers les poumons et intéressant 70% de la population.

B: Rat blanc. Deux phases de rejet ici: la première homologue à celle de la souris mais plus importante (elle touche 85% de Vers), la deuxième (self cure phenomenon) débute après la 4e semaine et élimine 80% des vers restants.

C: R. rattus. Deux phases de rejet ici aussi: la première en tout point homologue à celle observée chez la Souris au stade Schistosomule, la deuxième (self cure phenomenon) moins importante que chez le Rat blanc, intéresse seulement 55% de la population présente à 4 semaines. A 8 semaines une fraction importante de la population résiduelle (80 à 90%) se localise dans les poumons (fraction en grisé sur le graphique).

# Discussion

Le Rat blanc, en raison des caractères propres de sa réceptivité vis-à-vis de *S. mansoni*, représente sans nul doute un hôte de choix pour l'étude des mécanismes immunologiques impliqués dans la Schistosomose. De nombreux travaux récents ont contribué à accroître de façon importante nos connaissances sur les relations «spécifiques» de ce couple hôte-parasite.

Deux caractères au moins individualisent de façon marquée le développement du parasite chez le Rat blanc par rapport à celui observé chez la plupart des hôtes de laboratoire (Souris, Hamster, Singe):

 le pourcentage de cercaires qui poursuivent leur évolution jusqu'au stade submature est toujours très faible: 10 à 12% pour la souche Sprague-Dawley

- (Smithers et Terry, 1965; Knopf et al., 1977), 20 à 25% pour les souches Imbred lewis et A.C.I. (Maddison et al., 1970);
- après la 4e semaine, on assiste sans exception chez le Rat blanc à un rejet brutal des Vers (self cure phenomenon) qui ne laisse subsister dans les meilleures conditions que 5% de la population des Schistosomes à la 8e semaine et moins de 2% à la 16e semaine.

En ce qui concerne la permissivité du Rat de laboratoire, tous les travaux réalisés dans ce domaine montrent que la population de Schistosomes qui survit au «self cure phenomenon» après la 8e semaine voit sa fonction sexuelle presque totalement annihilée. Dans les cas les plus favorables, le nombre d'œufs dénombrés dans le système hépato-mésentérique (exprimé en nombre total divisé par le nombre de femelles) ne dépasse pas 100 (Cioli et al., 1977). Chez un animal permissif (Souris) ce nombre, au même stade de la parasitose, est voisin de 3000. Au demeurant, les œufs pondus chez le Rat blanc ne sont jamais fertiles et de ce fait le cycle de *S. mansoni* ne peut être maintenu en laboratoire sur ce Rongeur.

Un certain nombre de points concernant la biologie du Schistosome chez le Rat blanc demeurent néanmoins sans explication. Au nombre des problèmes les plus intéressants imparfaitement élucidés figurent le «self cure phenomenon» et le processus de blocage de la croissance et de stérilisation de la population résiduelle non rejetée après huit semaines.

En ce qui concerne le «self cure phenomenon», les récents travaux montrent que le mécanisme est indiscutablement de nature immunologique: chez des Rats en état d'immunosuppression après thymectomie le rejet est fortement atténué (Cioli et Dennert, 1976).

Quant au processus qui bloque la croissance des vers et est responsable de leur stérilisation, il est acquis qu'il n'a pas une base immunologique (cette action s'exerce normalement après infestation de Rats thymectomisés).

La dépression de la parasitose à *S. mansoni* chez le Rat blanc semble donc résulter de la conjugaison de deux processus: un processus à composante immunologique, un processus non immunitaire dont l'origine exacte reste inconnue.

Concernant toujours cet aspect des relations hôte-parasite, Cioli et al. (1978) ont démontré de façon irréfutable, à partir d'expériences de transplantation de schistosomes de Vertébré à Vertébré, que le stade de la maladie où s'exerce le rejet est directement dépendant de l'âge physiologique du parasite et non de la durée de sa présence chez l'hôte. Pour le couple hôte-parasite sur lequel ils ont expérimenté, la réaction immunitaire responsable du rejet s'exerce exclusivement sur les Vers âgés de 4 à 6 semaines.

L'ensemble des résultats obtenus sur le couple S. mansoni - R. rattus est-il de nature à apporter certains éléments de réponse aux problèmes évoqués cidessus?

Nos travaux ont mis en évidence l'existence d'un processus de rejet imprimant à la courbe de survie une forme voisine de celle notée pour le Rat de

4 Acta Tropica 49

laboratoire. Le «self cure phenomenon» est néanmoins chez le Rat noir d'importance moindre puisqu'il est responsable du rejet d'environ 55% des Vers présents à 4 semaines (chez le Rat blanc, nous avons signalé que le rejet intéresse 80% de la population). Une fraction importante des Schistosomes paraît ainsi protégée contre le processus de «self cure»; on ne peut qu'être surpris de noter que cette fraction correspond en gros à la population pulmonaire (Fig. 5). Il n'est peut-être pas exclu de penser que les poumons représentent pour les Schistosomes un milieu privilégié. Si une telle proposition était confirmée, il serait particulièrement intéressant d'engager des recherches de nature immunologique sur ce problème. L'examen des courbes de survie de la figure 1 montre que le processus de rejet s'étale chez les deux Rats sur deux mois, de la 4e à la 12e semaine (les durées signalées dans la littérature ne dépassent jamais 4 semaines). Nous devons voir dans cette divergence l'expression d'un caractère propre à la souche de Schistosomose guadeloupéenne. Par ailleurs, l'observation d'une durée identique chez les deux Rats confirme bien que le moment où s'exerce le rejet est dépendant du parasite et non de l'hôte (Cioli et al., 1978).

Concernant le problème de la permissivité, notre étude démontre notamment que *R. rattus*, à l'opposé du Rat blanc, se comporte au moins pendant trois passages successifs comme un hôte parfaitement permissif chez lequel les Schistosomes se reproduisent normalement avec production d'œufs fertiles. Il est apparu cependant, de façon assez surprenante d'ailleurs, que les relations hôte – parasite se modifient totalement au-delà d'un certain nombre de transmissions sur cet hôte dans le sens d'une stérilisation de la souche de Schistosome. Le Rat sauvage ne peut assurer à lui seul le cycle de transmission de *S. mansoni* que pendant un nombre limité de passages successifs. Ce passage sans gradation d'un état permissif à un état non permissif pourrait être lié à une brusque modification structurale ou fonctionnelle du parasite de nature à permettre l'expression de facteurs de stérilité non immunitaires préexistants chez le Rat.

A la lumière des données expérimentales que nous avons recueillies sur le couple *S. mansoni – R. rattus*, le rôle du Rat dans les sites de transmission peut-être plus justement précisé. S'il est en effet incontestable que *R. rattus* peut s'intégrer à la place de l'Homme dans le cycle naturel de *S. mansoni*, nos travaux prouvent qu'il ne peut être tenu responsable du maintien d'une endémie exclusivement murine. Sa responsabilité dans le fonctionnement d'un site de transmission ne peut s'exercer que conjointement à celle de l'Homme. Dans les sites de transmission en milieu courant, souvent très anthropisés (Theron et al., 1978), la contribution du Rat à la dynamique du foyer est comparativement à celle de l'homme mineure et son impact sur le niveau d'endémie est vraisemblablement négligeable. Dans les milieux stagnants par contre, où la transmission Rat–Mollusque se réalise avec plus de succès par suite d'une fréquentation intense de l'eau par le Rongeur (Pointier et Theron, 1979), celui-ci constitue vraisemblablement un facteur d'inflation important du niveau d'endémie parasitaire. En ces sites privilégiés, moins fréquentés par l'Homme (type mangrove

lacustre ou étang en forêt tropicale), la présence du Rat pourrait être déterminante pour le maintien du cycle parasitaire. Son apport dans le cycle contribuerait à la réalisation d'un seuil de flux parasitaire indispensable à la circulation du parasite dans le foyer d'infection.

Remerciements. Nous exprimons nos remerciements à Mlle M. T. Almeras et Mme B. Labrousse pour leur précieuse assistance technique et à Mme le Docteur M. C. Desset, du laboratoire des Vers du Museum de Paris, qui nous a aimablement fourni tous les Rats sauvages utilisés dans ce travail. Ce travail a bénéficié d'une aide financière de l'I.N.S.E.R.M. et de la W.H.O.

- Cheever A. W.: Conditions affecting the accuracy of potassium hydroxide digestion techniques for counting *Schistosoma mansoni* eggs in tissues. Bull. Wld Hlth Org. 39, 328–331 (1968).
- Cioli D., Blum K., Ruppel A.: *Schistosoma mansoni:* Relationship between parasite age and time of spontaneous elimination from the rat. Exp. Parasit. 45, 74–80 (1978).
- Cioli D., Dennert G.: The course of *Schistosoma mansoni* infection in thymectomized rats. J. Immunol. 117, 59–65 (1976).
- Cioli D., Knopf P. M., Senft W.: A study of *Schistosoma mansoni* transferred into permissive and non permissive hosts. Internation. J. Parasit. 7, 293–297 (1977).
- Combes C., Leger N., Golvan Y. J.: Le rôle du Rat dans la dynamique de l'endémie schistosomienne en Guadeloupe. C. R. Acad. Sci. Paris 281 (Série D), 1059 (1975).
- Dickerson G.: Observations on "lung shift" after chemotherapy in mice infected with *Schistosoma mansoni*. Bull Wld Hlth Org. 33, 509–515 (1965).
- Duwall R. H., Dewitt W. B.: An improved perfusion technique for recovering adult schistosomes from laboratory animals. Amer. J. trop. Med. Hyg. 16, 483–486 (1967).
- Erickson D. G.: An efficient technique for exposure of rodents to *Schistosoma mansoni* or *Schistosoma haematobium*. J. Parasit. 60, 553–554 (1974).
- Hewitt R., Gill E.: The "lung shift" of *Schistosoma mansoni* in mice following therapy with tartar emetic or miracil D. Amer. J. trop. Med. Hyg. 9, 402–409 (1962).
- Jourdane J.: Permissivité du Rat (*Rattus rattus*) de Guadeloupe à l'égard de *Schistosoma mansoni* et mise en évidence d'une migration des Schistosomes adultes vers les poumons. C. R. Acad. Sci. Paris 286 (Série D). 1001 (1978).
- Knopf P. M., Nutman T., Reasoner J. A.: *Schistosoma mansoni:* Resistance to reinfection in the Rat. Exp. Parasit. *41*, 74–82 (1977).
- Maddison S. E., Norman L., Geiger S. J., Kagan I. G.: *Schistosoma mansoni* infection in the Rat. I. Worm burden and serological response in infected, reexposed and antigen-sensitized animals. J. Parasit. *56*, 1058–1065 (1970).
- Nassi H., Lancastre F., Poirot J. L.: Rat et bilharziose en Guadeloupe. Nouvelles données. Ann. Parasit. hum. comp. 50, 731–733 (1975).
- Pointier J. P., Theron A.: La schistosomose intestinale dans les forêts marécageuses à *Pterocarpus* de Guadeloupe (Antilles françaises). Ann. Parasit. *54*, 43–56 (1979).
- Smithers S. R., Terry R. J.: The infection of laboratory hosts with cercariae of *Schistosoma mansoni* and the recovery of the adult worms. Parasitology *55*, 695–700 (1965).
- Theron A., Pointier J. P., Combes C.: Approche écologique du problème de la responsabilité de l'Homme et du Rat dans le fonctionnement d'un site de transmission à *Schistosoma mansoni* en Guadeloupe. Ann. Parasit. *53*, 223–234 (1978).

