



Variabilité de l'interaction *Bulinus truncatus* – *Schistosoma haematobium* à travers trois générations de mollusques : implications épidémiologiques

Tian-Bi*^{1,3} T. Yves-Nathan, N'Guessan² A. Nicaise, Coulibaly¹ M.Yahya, N'Goran^{1,3} K. Eliézer

¹ Laboratoire de Génétique, UFR Biosciences, Université de Cocody-Abidjan, 22 BP 582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire.

² Laboratoire de Zoologie-Biologie Animale, Unité de Recherches et de Formation Parasitologie et Ecologie Parasitaire, UFR Biosciences, Université de Cocody-Abidjan, 22 BP 582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire

³ Centre Suisse de Recherches Scientifiques (CSRS) en Côte d'Ivoire, 01 BP 1303 Abidjan 01, Côte d'Ivoire.

*Auteur correspondant e-mail : tianbyth@yahoo.fr

Originally Submitted on 26th September 2011. Published online at www.m.elewa.org on December 29, 2011.

RESUME.

Objectif: Analyser sur la base de données et paramètres génétiques, la susceptibilité à *Schistosoma haematobium* de différentes populations de *Bulinus truncatus* et de leurs descendants de croisements F₁ et F₂, et en déduire les implications épidémiologiques.

Méthodologie et résultats: Deux populations de *B. truncatus* (Batéra et Taabo), mollusque hôte intermédiaire de schistosomes ont été utilisées. Au niveau de chaque population, 100 bulins G₁ ont été individuellement exposés à 5 miracidiums de *S. haematobium* (agent pathogène de la schistosomiase urinaire). Quatre-vingt-quatre individus F₁ et 100 bulins F₂ issus de croisements Batéra x Taabo ont été exposés aux miracidiums dans les mêmes conditions que leurs parents. La susceptibilité des mollusques a été évaluée à partir du taux de réussite à l'infestation et la production cercarienne par bulin. Il en ressort une variabilité de la production cercarienne des mollusques entre parents et descendants F₁ et F₂. Cette variabilité peut être liée au déterminisme génétique de la susceptibilité des mollusques aux schistosomes.

Conclusion et application: Les résultats de ce travail pourraient permettre d'appréhender les risques de mise en place et d'extension des foyers de schistosomiasés, avec la production cercarienne comme paramètre déterminant.

Mots clés: *Bulinus truncatus*, générations, croisements, *Schistosoma haematobium*, susceptibilité.

Variability of *Bulinus truncatus* – *Schistosoma haematobium* interaction across three snail generations: epidemiological implications

ABSTRACT

Objective: To conduct a genetic analysis of the susceptibility of *Bulinus truncatus* populations and that of their F₁ and F₂ crossbreeding descendants to *Schistosoma haematobium* infection.

Methodology and Results: Two populations (Batéra and Taabo) of the schistosome host snail *B. truncatus* were used. In each population, 100 snails G₁ were individually challenged to 5 miracidia of *S. haematobium* (parasite causing urinary schistosomiasis). Eighty-four F₁ and 100 F₂ offspring born from Batéra x Taabo crossbreeding were exposed to miracidia as their parents. The susceptibility of snails was assessed on the

basis of infection rate and cercarial production. Infection parameters varied between parent snails and their offspring. This might be due to a genetic basis of snails' susceptibility to schistosome infection.

Conclusion and Application: The results of this study could help to address the risk of occurrence and spread of schistosomiasis, with cercarial production as a determining parameter.

Keys words: *Bulinus truncatus*, generation, crossbreeding, *Schistosoma haematobium*, susceptibility.

INTRODUCTION

Les schistosomiasés ou bilharziosés sont des affections eau-dépendantes, représentant la deuxième endémie parasitaire mondiale après le paludisme (OMS, 1999 ; Hotez & Kamath, 2009). Ces parasitoses constituent une menace pour le développement des pays (Engels *et al*, 2002). En effet, elles réduisent les capacités physiques des adultes pendant leurs périodes productives (Engels *et al*, 2002) et affectent surtout les enfants d'âge scolaire, en compromettant les facultés intellectuelles de ces derniers (OMS, 2004). En Côte d'Ivoire, deux formes de schistosomiasés sévissent à l'état endémique. Ce sont la forme urinaire à *Schistosoma haematobium*, ayant pour hôte intermédiaire deux mollusques dulcicoles du genre *Bulinus* (*B. globosus* et *B. truncatus*), et la forme intestinale à *S. mansoni*, avec *Biomphalaria pfeifferi* comme hôte intermédiaire (Brown, 1994; Matthys *et al*, 2007). Ces mollusques hôtes intermédiaires sont en général hermaphrodites à reproduction mixte autofécondante et allofécondante, avec des taux d'autécondation très élevés enregistrés dans certaines populations (par exemple 80 % chez *B. truncatus* ; Viard *et al*, 1997). Plusieurs stratégies de lutte contre les schistosomiasés sont adoptées, parmi lesquelles la chimiothérapie tient une place majeure, avec le praziquantel comme médicament de choix. Cependant, des cas de résistance ou de faible sensibilité des schistosomes à la molécule sont de plus en plus rapportés (Ismail *et al*, 1999 ; Fenwick & Webster, 2006 ; Melman *et al*, 2009). Il importe donc de d'affiner des méthodes alternatives de lutte telles que le contrôle biologique des hôtes intermédiaires (Hamed, 2010). En effet, les mollusques représentent, comme bien souvent en parasitologie, le facteur qui a le plus de chances

de limiter l'extension des schistosomes (Combes, 1993). Ainsi, la susceptibilité des mollusques aux schistosomes étant génétiquement déterminée (Richards *et al*, 1992), certains auteurs proposent l'introduction d'hôtes intermédiaires résistants en zones endémiques (Hubendick, 1958 ; Hamed, 2010). Toutefois, l'application de telles stratégies demande au préalable, d'élucider des caractéristiques telles que la génétique de l'interaction mollusque-schistosome. Dans cette interaction, la susceptibilité au parasite constitue un caractère important pour caractériser les individus d'une population d'hôtes intermédiaires et pour appréhender la mise en place et l'extension des foyers de schistosomiasés. Dans certains foyers, alors que plusieurs espèces d'hôtes intermédiaires cohabitent, il arrive qu'au moins une espèce ne participe pas à la transmission de la parasitose (Piquet *et al*, 1996). Il est alors intéressant de tester le niveau de susceptibilité de ces mollusques au parasite, en vue de connaître le rôle potentiel des individus dans l'extension ou non des schistosomes. D'autre part, en raison des déplacements de populations et des échanges humains, si deux populations de mollusques ayant des degrés de susceptibilité différents au parasite, sont en présence, l'on peut également s'interroger sur la susceptibilité des descendances.

La présente étude porte sur l'interaction entre *B. truncatus* et *S. haematobium*. Elle a pour objectif d'analyser sur la base de quelques données et paramètres génétiques, la variation de la susceptibilité au schistosome entre populations bulins d'origines différentes et leurs descendants de croisements F₁ et F₂, et d'en déduire les implications épidémiologiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Mollusques étudiés et souche de schistosome :

Chez les Basommatophores comme les *Bulinus spp.* en général et *B. truncatus* en particulier, la copulation est unilatérale, avec un individu intervenant comme mâle et l'autre comme femelle. Cependant, les rôles sexuels peuvent alternés (Facon *et al*, 2006). Les mollusques étudiés sont des bulins sauvages (G_0) récoltés dans deux sites (villages) différents : Batéra (BAT) et Taabo-village (TAA), distants d'environ 75 km (Figure 1). Les deux sites sont des lacs permanents de petit barrage (BAT) et de grand barrage (TAA). *B. globosus* et *B. truncatus* sont rencontrés à BAT et à

TAA. Toutefois, *B. globosus* est le mollusque assurant la transmission de *S. haematobium* à BAT, tandis qu'à TAA, c'est *B. truncatus* qui joue ce rôle. La souche de schistosome utilisée provient de Batéra. Elle est constituée de miracidiums obtenus à partir d'œufs du schistosome, après filtration d'urines d'écoliers infestés, (Sène *et al*, 2002 ; 2004). La susceptibilité des *B. truncatus* de Batéra (Bt-BAT) et de *B. truncatus* de Taabo-village (Bt-TAA) à *S. haematobium* de Batéra (Sh-BAT) a été testée (N'Guessan, 2003). L'auteur rapporte des taux d'infestation de 6,19 % pour Bt-BAT et de 21,59 % pour Bt-TAA.

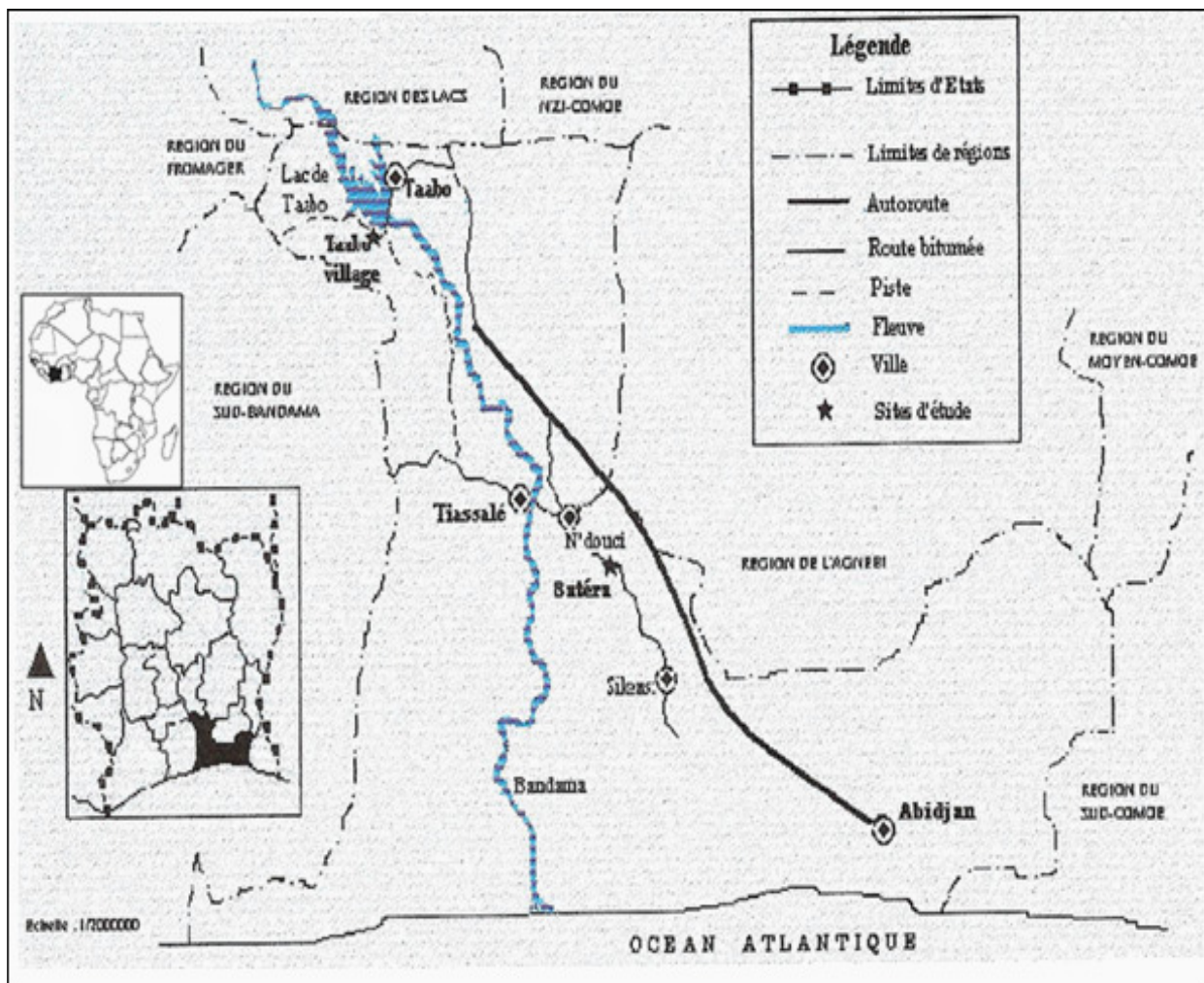


Figure 1 : Carte de la Côte d'Ivoire localisant les sites de collecte des *B. truncatus*

Protocole expérimental : Dans chacune des deux populations (Bt-BAT et Bt-TAA), 50 bulins adultes G_0 ont été isolés dans 50 boîtes individuelles, en vue de la collecte de pontes par autofécondation (Figure 2). Une

semaine après éclosion des œufs, 100 G_1 sur 150 mesurant 1 à 2 mm ont été individuellement testés pour leur susceptibilité à *S. haematobium* de Batéra (Sh-BAT), par exposition à 5 miracidiums selon Sène *et al*

(2002). Les 50 bulins restants dans chaque population ont servi, à un mois d'âge, à constituer 50 couples pour les croisements Bt-BAT x Bt-TAA pendant 4 semaines. Ces croisements ont été réalisés à partir de copulations naturelles observés entre mollusques marqués, avant émission de leurs premières pontes (Tian-Bi *et al*, 2008). Seuls vingt-un couples ont eu au moins une copulation avérée. Les œufs ont été récoltés seulement

chez les parents ayant joué le rôle sexuel femelle. Ceci a permis d'obtenir 84 bulins considérés comme hybrides F₁ (Bt-F₁). A l'âge d'une semaine, 74 Bt-F₁ ont été testés pour leur susceptibilité Sh-BAT. Les dix Bt-F₁ restants ont permis d'obtenir par autofécondation 100 jeunes mollusques de génération F₂ (Bt-F₂). La susceptibilité de ces derniers à Sh-BAT a été également testés (Figure 2).

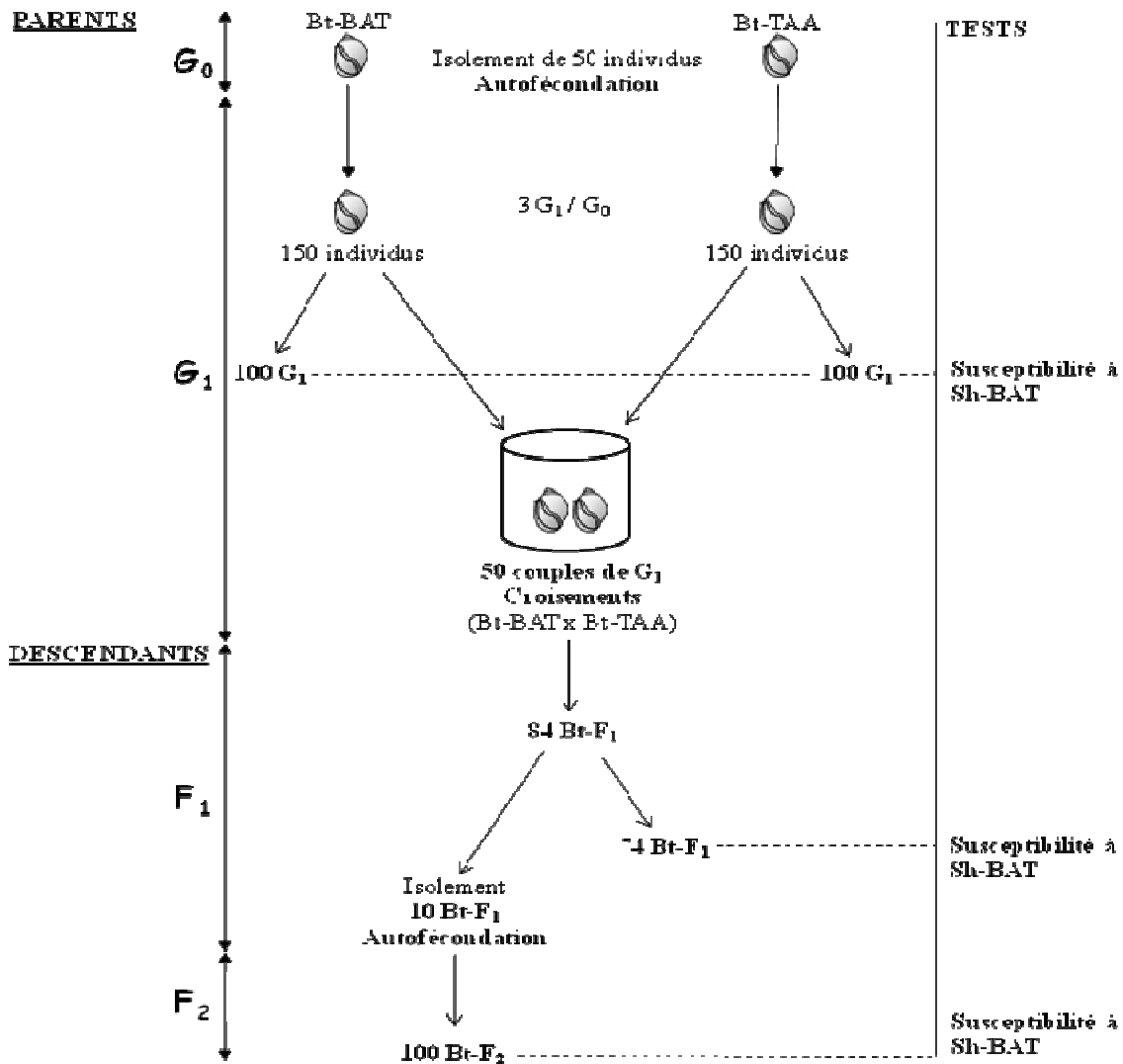


Figure 2 : Schéma synoptique du protocole expérimental pour la caractérisation de la susceptibilité au schistosome d'individus chez *Bulinus truncatus*. G_0 et G_1 sont respectivement les générations parentales de bulins sauvages et de mollusques nés au laboratoire. F_1 et F_2 sont les générations de mollusques descendant respectivement de croisements entre G_1 et d'autofécondation au niveau des F_1 . Bt-BAT : *B. truncatus* de Batéra ; Bt-TAA : *B. truncatus* de Taabo ; Sh-BAT : *Schistosoma haematobium* de Batéra.

Evaluation de la susceptibilité des bulins : Trente et 45 jours après leur exposition aux miracidiums, les mollusques ont fait l'objet d'un contrôle de la réussite

de l'infestation (Sène *et al*, 2002). Deux paramètres ont été considérés pour évaluer la susceptibilité des bulins. Le premier paramètre est le *taux de réussite* à

l'infestation (TRI), défini par le rapport du nombre total de mollusques infestés au nombre de mollusques

survivants 30 jours après exposition aux schistosomes (JAE).

$$\text{TRI} = \frac{\text{Nombre total de mollusques infestés}}{\text{Nombre de mollusques survivants 30 jours après exposition aux miracidiums}} \times 100$$

Le second paramètre est la *production cercarienne* (PC) : nombre moyen de cercaires émises par jour par mollusque infesté obtenue suivant Sène *et al* (2002), sur une période de 20 jours à partir du 45^e JAE. Au

cours de cette étude, les mollusques ont été élevés dans les mêmes conditions que celles décrites par Jamjoom & Banaja (2007).

$$\text{PC} = \frac{\text{Nombre total de cercaires émises par une population de mollusques}}{\text{Nombre total de mollusques dans la population}}$$

Analyse des données : Les comparaisons des taux de survie et des taux de réussite à l'infestation (TRI) entre populations et générations de bulins ont été faites par le test du χ^2 ou le test exact de Fisher. Un modèle linéaire généralisé (GLM) basé sur des termes d'erreur de Poisson a été utilisé pour comparer les productions

cercariennes (PC) des mollusques entre groupes de mollusques. La répétabilité (*r*) du nombre de cercaires produites par mollusque par jour a été estimée selon Lessels & Boag (1987) pour chaque groupe de bulins. Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel STATA version 9.0 pour Windows (Hilbe, 2005).

RESULTATS

Taux de survie et taux de réussite à l'infestation (TRI) des mollusques : L'exposition des mollusques aux miracidiums de *S. haematobium* de Batéra (Sh-BAT) a conduit à des taux de survie supérieurs ou égaux à 50 % et statistiquement identiques entre groupes de bulins 30 jours après exposition (JAE) (Tableau 1 ; test du χ^2 : $P > 0,05$). Ces taux de survie ne sont pas statistiquement différents de ceux 45 JAE

au niveau de chaque groupe de mollusques (test du χ^2 ; $P > 0,05$). Les taux de réussite à l'infestation compris entre 12 % (Bt-BAT) et 23,53 % (Bt-F₂) ne diffèrent pas entre groupes de bulins ($\chi^2 = 2,94$; $P = 0,402$). Toutefois, une variation significative est décelée entre les niveaux d'infestation des mollusques 30 JAE, avec le taux le plus élevé observé chez les Bt-F₂ (Test Exact de Fisher ; $P < 0,001$; Tableau 1).

Tableau 1 : Taux de réussite à l'infestation des groupes de *B. truncatus* après exposition des bulins à *S. haematobium* de Batéra

	30 JAE			45 JAE		Total Inf.	TRI (%)
	N. Exp.	N. Srv.	N. Inf.	N. Srv.	N. Inf.		
Bt-BAT	100	50	1	40	5	6	12
Bt-TAA	100	52	2	41	9	11	21,15
Bt-F₁	74	41	0	33	6	6	14,63
Bt-F₂	100	51	12	45	0	12	23,53
Total	374	194	15	159	20	35	18,04

JAE : jours après exposition aux miracidiums ; N. Exp. : nombre de bulins exposés aux miracidiums ; N. Srv. : nombre de bulins survivants ; N. Inf. : nombre de bulins infestés ; Total Inf. : nombre total de bulins infestés. TRI : taux de réussite à l'infestation : rapport du nombre total de mollusques infestés au nombre de survivants 30 JAE.

Production cercarienne (PC) : La PC par bulin infesté sur toute la période du suivi est comprise entre 22 et

937 cercaires pour les Bt-BAT, 32 et 3109 cercaires pour Bt-TAA, et 70-1554 cercaires et 49-1976 cercaires

respectivement pour leurs descendants en F₁ et F₂. Ceci aboutit à des moyennes par mollusque allant de 9,88 (Bt-BAT) à 59,65 cercaires (Bt-TAA). Ces moyennes diffèrent significativement les unes des autres (GLM ; $P = 0,034$), les Bt-TAA étant la population qui a produit le plus de cercaires. Cette

population est suivie par le groupe des descendants Bt-F₁ avec 52,82 cercaires (Tableau 2). Les répétabilités (r) du nombre moyen de cercaires émises par bulin par jour sont très significatives ($P < 0,001$) et varient de 0,32 (Bt-F₁) à 0,59 (Bt-F₂).

Tableau 2 : Nombre moyen de cercaires produites par mollusque par jour et répétabilités des productions cercariennes journalières

	Moyenne de cercaires./bulin/jour ± Erreur standard	Répétabilité (r) (P -value)
Bt-BAT	9,88 ±6,93	0,57 (< 0,001)
Bt-TAA	59,65 ±16,14	0,36 (< 0,001)
Bt-F₁	52,82 ±16,43	0,32 (< 0,001)
Bt-F₂	25,93 ±7,95	0,59 (< 0,001)

L'analyse de la PC par intervalle de temps (jours) met en évidence le profil spécifique de la réaction des bulins vis-à-vis de sh-BAT (Figure 3). Une différence très significative est observée entre les moyennes de cercaires produites pour chacune des périodes considérées (GLM ; $P < 0,001$). A 30 JAE, une nette

différence est observée entre les deux groupes parentaux, avec 82,5 cercaires par bulin chez les Bt-TAA, très supérieures à la moyenne des Bt-BAT (2 cercaires/bulin). Les PC des descendants à cette date sont soit nulle (pour Bt-F₁), soit moyenne (31,33 cercaires/bulin : Bt-F₂).

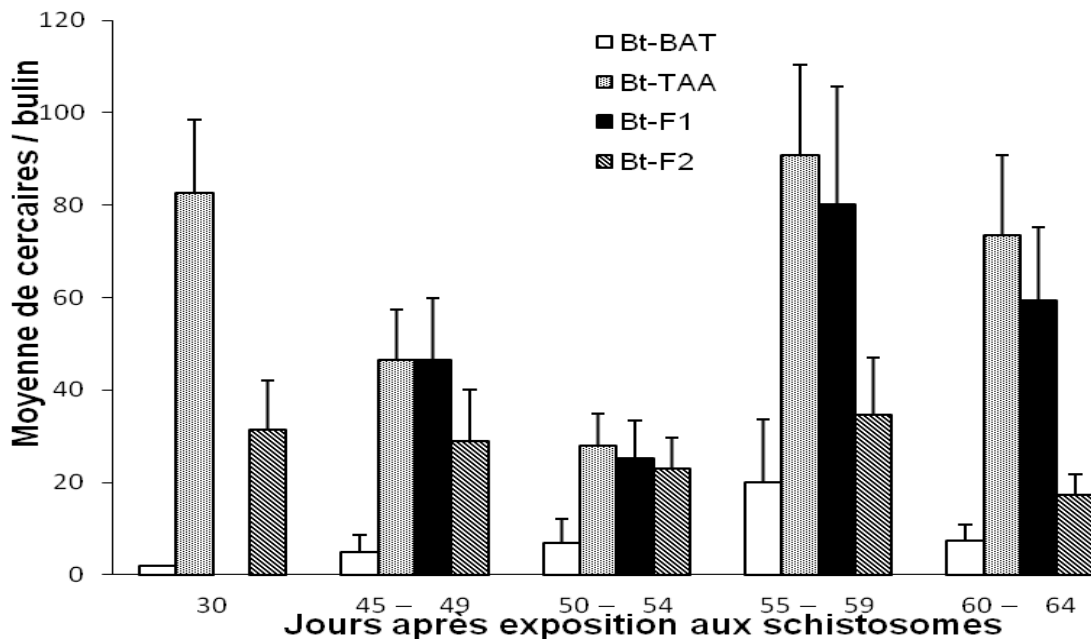


Figure 3 : Nombres moyens de cercaires produites par les bulins parentaux et les bulins nés des croisements. Bt-BAT : *B. truncatus* de Batéra ; Bt-TAA : *B. truncatus* de Taabo ; Bt-F₁ : *B. truncatus* de 1^{ère} génération de croisement ; Bt-F₂ : *B. truncatus* de 2^e génération de croisement.

Au cours des périodes de 45-49 JAE, 50-54 JAE, 55-59 JAE et 60-64 JAE, ce sont les Bt-TAA et Bt-F₁ qui ont les productions cercariennes (PC) les plus importantes, avec leurs pic entre 55 et 59 JAE. Une relative

DISCUSSION

Dans cette étude, la susceptibilité au schistosome de deux populations de *B. truncatus* (Bt) d'origines différentes [Batéra (Bt-BAT) et Taabo-village (Bt-TAA)] et de celle de leurs descendants de croisements de première génération (Bt-F₁) et de deuxième génération (Bt-F₂) a été évaluée à partir du taux de réussite à l'infestation (TRI) et de la production cercarienne (PC). Les mollusques ont été exposés à une seule souche de *S. haematobium* issue de Batéra (Sh-BAT).

Aucune variation de susceptibilité entre groupes de bulins parentaux n'a été observée sur la base du TRI. Ce travail a indiqué des TRI de 12 % et 21,15 % respectivement chez les Bt-BAT et les Bt-TAA. En valeurs absolues, le TRI des Bt-BAT apparaît plus faible que celui des Bt-TAA, bien que, statistiquement, aucune différence n'ait été observée entre ces chiffres. Ceci pourrait corroborer les résultats de N'Guessan (2003) qui a mis en évidence une susceptibilité à Sh-BAT des Bt-BAT significativement plus faible que celle des Bt-TAA, avec respectivement 6,19 % et 21,59 % comme TRI. Les différences avec les résultats de la présente étude pourraient être dues aux facteurs environnementaux comme indiqué par Luong *et al* (2007). Dans la présente étude, les conditions de laboratoire en l'occurrence la manipulation des bulins au stade juvénile pourraient avoir entraîné une importante mortalité, par exemple 50 % chez les Bt-BAT, alors que N'Guessan (2003) n'a obtenu que 9,6 % pour ces mollusques. D'où une possible surestimation du TRI des Bt-BAT dans notre cas. Par ailleurs, N'Guessan (2003) a obtenu un TRI de 63,64 % chez des *B. globosus* de Batéra vis à vis de *S. haematobium* de la même localité. En définitive, il peut être conclu qu'au niveau des bulins parentaux, les Bt-BAT sont moins susceptibles à Sh-BAT que les Bt-TAA. Le même raisonnement pourrait être tenu pour les descendants de croisements. Le TRI des Bt-F₁ (14,63 %) étant en valeur absolue, inférieur celui des Bt-F₂ (23,53 %). La susceptibilité au schistosome est génétiquement déterminée, avec une dominance du phénotype "résistance" (Richards *et al*, 1992 ; Webster & Woolhouse, 1998). Ceci semble confirmé par nos résultats. En effet, le TRI des Bt-F₁ est sensiblement identique à celui des Bt-BAT. De plus, au niveau de chacun des groupes de bulins parentaux et

diminution de la production cercarienne est notée au cours du temps pour les Bt-BAT et Bt-F₂, la production cercarienne des Bt-BAT demeurant faible.

descendants et surtout sur l'ensemble des mollusques, le taux d'individus non infestés est bien supérieur à celui des infestés (81,96 % contre 18,04 % ; test exact de Fisher : $P < 0,001$). Cela confirme la sélection pour la résistance plus rapide que pour la susceptibilité chez le mollusque (Webster & Woolhouse, 1998). Cette caractéristique pourrait être utilisée comme moyen de lutte génétique pour rompre le cycle parasitaire (Hubendick, 1958 ; Hamed, 2010). Le TRI de 23,53 % obtenu chez les Bt-F₂ peut s'expliquer par une ségrégation génétique à l'issue du croisement F₁x F₁. Toutefois, les TRI des descendants doivent être interprétés avec prudence. En effet, *B. truncatus* est un mollusque à reproduction mixte autofécondant et allofécondant. De ce fait, les croisements Bt-BATxBt-TAA ont pu produire un mélange d'hybrides vrais (F₁) et d'autofécondés (Bt-BAT ou/et Bt-TAA). D'où la nécessité d'utiliser des marqueurs morphologiques (par exemple phénotype "albinos" chez *Biomphalaria tenagophila* : Rosa *et al*, 2006) ou moléculaires pour distinguer les individus.

En ce qui concerne les productions cercariennes (PC), les valeurs obtenues corroborent les TRI des bulins parentaux. En effet, les Bt-TAA ont produit plus de cercaires que les Bt-BAT durant tout le suivi. Donc les premiers bulins cités sont plus susceptibles et plus compatibles que les seconds. Si les Bt-BAT ont produit, de manière intéressante, le moins de cercaires par jour durant l'expérience, ce résultat peut constituer un indicateur des risques de transmission et d'extension de la schistosomiase urinaire dans la zone d'étude et même au-delà. En effet, dans cette étude, les deux combinaisons expérimentales Bt-BAT/Sh-BAT et Bt-TAA/Sh-BAT sont des associations inhabituelles dans la nature. D'une part, à Batéra (BAT), les *B. truncatus* ne sont pas impliqués dans la transmission de *S. haematobium* ; d'autre part, la combinaison Bt-TAA/Sh-BAT est allopatrique. Ainsi, quoique faibles, les TRI (12 %) et PC (9,88 cercaires/bulin) des Bt-BAT indiquent le risque potentiel que représentent ces bulins pour l'aggravation de la transmission du schistosome. Les TRI et PC élevés des Bt-TAA peuvent s'expliquer par l'adaptation du parasite du fait de son taux de migration plus élevé (Gandon *et al*, 1996), au travers des déplacements humaines. Ces résultats soulignent

également les risques d'extension de l'affection, d'autant que les répétabilité des productions cercariennes sont très significatives. Ces répétabilité indiquent l'existence des corrélations positives entre nombres de cercaires émises successivement au niveau de chaque bulin (Brown & Shine, 2007) et pourraient confirmer l'héritabilité de la susceptibilité (Richards *et al*, 1992 ; Webster & Woolhouse, 1998 ; Postma & van Noordwijk, 2005). Un résultat intéressant est la forte production cercarienne (PC) observée chez les Bt-F₁, sensiblement identique à celle des Bt-TAA et nettement supérieure à celle des Bt-F₂. D'une part, ces mollusques (Bt-F₁) sont la réunion de deux caractéristiques différentes de la susceptibilité de leurs ascendants : le faible TRI des Bt-BAT et la PC élevée des Bt-TAA. D'autre part, au plan épidémiologique, si le nombre de mollusques infestés est un paramètre important, c'est surtout la PC par mollusque qui peut permettre de mieux évaluer les risques de transmission

et d'extension des schistosomiasés, au travers des charges en cercaires des sites de contact homme-eau. Ainsi, par exemple, De Kock *et al* (2004) rapportent plus de 80 % de schistosomiasé intestinale dans la province du Limpopo (Afrique du Sud), pour 7 % de *B. pfeifferi* infestés par *S. mansoni* dans la même période. Les résultats de cette étude indiquent une variabilité de l'interaction hôte-parasite au cours des trois générations de bulins analysés. Ceci pourrait s'expliquer par la variabilité génétique des mollusques confrontée à celle du schistosome (Sène *et al*, 2004) et pourrait contribuer aux différences de prévalences de la schistosomiasé dans les populations humaines (Clennon *et al*, 2004). Par ailleurs, les déplacements et la mise en présence de populations de mollusques ayant des degrés de susceptibilité différents au parasite peuvent constituer, en fonction des combinaisons, des risques ou non d'extension des schistosomes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Brown DS, 1994. Freshwater snails of Africa and their medical importance. Revised 2nd edition, Taylor and Francis Ltd, London. 609pp.
- Brown GP and Shine R, 2007. Repeatability and heritability of reproductive traits in free-ranging snakes. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 588-596.
- Clennon JA, King CH, Muchiri EM, Kariuki HC, Ouma JH, Mungai P, Kitron U, 2004. Spatial patterns of urinary schistosomiasis infection in a highly endemic area of coastal Kenya. *The American Journal Tropical Medicine and Hygiene* 70: 443-448.
- Combes C, 1993. Les schistosomes, l'eau et l'homme. *La Revue du Praticien* 43 : 405-15.
- De Kock KN, Wolmarans CT, Bornman M, 2004. Distribution and habitats of *Biomphalaria pfeifferi*, snail intermediate host of *Schistosoma mansoni*, in South Africa. *Water SA* 30: 29-36.
- Engels D, Chitsulo L, Montresor A, Savioli L, 2002. The global epidemiological situation of schistosomiasis and new approaches to control and research. *Acta Tropica* 82: 139-46.
- Facon B, Ravigné V, Goudet J, 2006. Experimental evidence of inbreeding avoidance in the hermaphrodite snail *Physa acuta*. *Evolutionary Ecology* 20: 395-406.
- Fenwick A et Webster JP, 2006. Schistosomiasis: challenges for control, treatment and drug resistance. *Current Opinion in Infectious Diseases* 19: 577-582.
- Gandon S, Capowiez Y, Dubois Y, Michalakis Y, Olivieri I, 1996. Local adaptation and gene-for-gene coevolution in metapopulation model. *Proceeding of the Royal Society of London* 263: 1003-1009.
- Goldman MA, LoVerde PT, Chrisman CL, Franklin DA, Mattews F, Pitchford RJ, Richards CS, 1983. Nucleolar organizer regions in *Biomphalaria* and *Bulinus* snails. *Experientia* 39: 911-913.
- Hamed MA, 2010. Strategy control of schistosome intermediate host. *Asian Journal of Epidemiology* 3: 123-140.
- Hilbe MJ, 2005. A review of Stata 9.0. *The American Statistician* 59: 335-348.
- Hotez PJ, Kamath A, 2009. Neglected Tropical Diseases in Sub-Saharan Africa: Review of Their Prevalence, Distribution, and Disease Burden. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 3: e412. doi:10.1371/journal.pntd.0000412.
- Hubendick, B, 1958. A possible method of schistosome-vector control by competition between resistant and susceptible strains. *Bulletin of WHO* 18: 1113-1116.
- Ismail M, Botros S, Metwally A, William S, Farghally A, Liang-Fang T, Day AT, Bennett JL, 1999. Resistance to praziquantel: Direct evidence from *Schistosoma mansoni* isolated from

- Egyptian villagers. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 60: 932-935.
- Jamjoom MB and Banaja AEA, 2007. Comparative Studies on the Susceptible and Non-Susceptible *Biomphalaria alexandrina* the Intermediate Snail Host of *Schistosoma mansoni* in Western Saudi Arabia. World Journal of Medical Sciences 2: 108-114.
- Lessells CM and Boag PT, 1987. Unrepeatable repeatabilities: A common mistake. The Auk 104: 116-121.
- Luong LT, Heath BD, Polak M, 2007. Host inbreeding increases susceptibility to ectoparasitism. Journal of evolutionary Biology 20: 79-86.
- Matthys B, Tschannen AB, Tian-Bi N T, Comoé H, Diabaté S, Traoré M, Vounatsou P, Raso G, Gosoni L, Tanner M, Cissé G, N'Goran EK, Utzinger J, 2007. Risk factor for *Schistosoma mansoni* and hookworm in urban farming communities in western Côte d'Ivoire. Tropical Medicine and International Health 12: 709-723.
- Melman SD, Steinauer ML, Cunningham C, Kubatko LS, Mwangi IN, et al., 2009. Reduced Susceptibility to Praziquantel among Naturally Occurring Kenyan Isolates of *Schistosoma mansoni*. PLoS Neglected Tropical Diseases 3: e504. doi:10.1371/journal.pntd.0000504 .
- N'Guessan AN, 2003. La lutte contre les schistosomes en Côte d'Ivoire : Facteurs de complexité épidémiologique et contraintes Opérationnelles de la lutte. Thèse de Doctorat, Université de Cocody-Abidjan. 148pp.
- OMS, 1999. Rapport de la Consultation informelle de l'OMS sur la lutte contre la schistosomiase. Genève 2-4 décembre, WHO/CDS/CPC/SIP/99.2. 65pp.
- OMS, 2004. Lutte contre la schistosomiase et les géohelminthiases. Rapport d'un comité OMS d'experts. Genève, Organisation mondiale de la Santé. (OMS, Série de Rapports techniques, N° 912).
- Picquet M, Ernould JC, Vercruyse J, Southgate VR, Mbaye A et al., 1996. The epidemiology of human schistosomiasis in the Senegal River Basin. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene 90: 340-346.
- Postma EG et van Noordwijk AJ, 2005. Genetic variation for clutch size in natural populations of birds from a reaction norm perspective. Ecology 86: 2344-2357.
- Richards CS, Knight M, Lewis FA, 1992. Genetics of *Biomphalaria glabrata* and its effect on the outcome of *Schistosoma mansoni* infection. Parasitology Today 8: 171-174.
- Rosa FM, Godard ALB, Negrão-Correa D, Rodrigues HA, Carvalho OdS, Caldeira RL, Teles HMS, Maciel E, Jannotti-Passos LK, Coelho PMZ, 2006. *Biomphalaria tenagophila*: dynamics of populations of resistant and susceptible strains to *Schistosoma mansoni*, with or without pressure of the parasite. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 101(Suppl. I): 247-251.
- Sène M, Southgate VR, de Clercq D, Ly A, Vercruyse EJ, 2002. Implication of *Bulinus truncatus* in the transmission of urinary schistosomiasis in Senegal, West Africa Annals of Tropical Medicine and Parasitology 96: 175-180.
- Sène M, Southgate VR, J. Vercruyse, 2004. *Bulinus truncatus*, hôte intermédiaire de *Schistosoma haematobium* dans le bassin du fleuve Sénégal. Bulletin de la Société de Pathologie Exotique 97: 29-32.
- Tian-Bi TYN, N'Goran KE, N'Guetta SP, Matthys B, Sangaré A, Jarne P, 2008. Prior selfing and the selfing syndrome in animals: an experimental approach in the freshwater snail *Biomphalaria pfeifferi*. Genetical Research 90: 61-72.
- Viard F, Doums C, Jarne P, 1997. Selfing sexual polymorphism and microsatellites in the hermaphroditic freshwater snail *Bulinus truncatus*. Proceedings of the Royal Society of London B. 264: 39-44.
- Webster PJ and Woolhouse MEJ, 1998. Selection and strain specificity of compatibility between snail intermediate hosts and their parasitic schistosomes. Evolution 52: 1627-1634.