^{NJC}
PEDRO PAULO CHIEFFI

REVISÃO DO CONHECIMENTO SOBRE OS PRINCIPAIS ASPECTOS DA BIOLOGIA E ECOLOGIA DE MOLUSCOS PLANORBÍDEOS DO GÊNERO BIOMPHALARIA (PRESTON, 1910), COM IMPORTÂNCIA NA TRANSMISSÃO DA ESQUISTOSSOMOSE MANSONI

Monografia apresentada ao Departamento de Epidemiologia da Faculdade de Saúde Pública da Universidade de São Paulo para obtenção do grau de MESTRE em Saúde Pública

SÃO PAULO

1975

BIBLIOTECA
FACULDADE DE SAÚDE PÚBLICA
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

I N D I C E

1.	INTRODUÇÃO	1
2.	ESPÉCIES BRASILEIRAS DO GÊNERO BIOMPHALARIA. SISTEMÁTICA, DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E ORIGEM DOS PLANORBÍDEOS AMERICANOS	5
3.	ASPECTOS DA BIOLOGIA DOS PLANORBÍDEOS COM IMPORTÂNCIA NA TRANSMISSÃO DA ESQUISTOSSOMOSE MANSONI	11
3.1	Hábitos dos planorbídeos	11
3.2	Nutrição dos planorbídeos	13
3.3	Bioquímica e metabolismo dos planorbídeos	17
3.4	Reprodução dos planorbídeos	21
3.5	Evolução e crescimento dos planorbídeos	26
3.6	Resistência de planorbídeos à dessecação.....	32
4.	ASPECTOS DA ECOLOGIA DOS PLANORBÍDEOS COM IMPORTÂNCIA NA TRANSMISSÃO DA ESQUISTOSSOMOSE MANSONI	36
4.1	Habitat dos planorbídeos	36
4.2	Dinâmica das populações de planorbídeos	39
4.3	Infecção de planorbídeos por Schistosoma mansoni	42
4.4	Infecção de planorbídeos por outros trematódeos.	54
4.5	Competidores biológicos e predadores dos planorbídeos	57
5.	CONCLUSÕES	60
6.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	69

A G R A D E C I M E N T O S

Ao Dr. Dino B.G. Pattoli, orientador deste trabalho, pela amizade, apoio irrestrito e compreensão que sempre demonstrou.

Às bibliotecárias da Faculdade de Saúde Pública da Universidade de São Paulo e à profa. Graça Maria Simões Luz, da Biblioteca Central da Universidade Estadual de Londrina, pelo inestimável auxílio na preparação das Referências Bibliográficas.

Aos colegas do Departamento de Patologia Geral da Universidade Estadual de Londrina, cujo estímulo não nos faltou durante a realização deste trabalho, em todas as suas fases.

À srta. Gertrudes Schwertner que cuidadosa e pacientemente datilografou o texto original.

1. INTRODUÇÃO

A esquistossomose é um dos maiores problemas de Saúde Pública nas regiões tropical e subtropical. A Organização Mundial da Saúde, em 1965, estimou que 150 a 200 milhões de indivíduos, em todo o mundo, estariam infectados por uma das três espécies do gênero *Schistosoma* parasitas do homem.

No Brasil, onde o gênero é representado por somente uma espécie, *Schistosoma mansoni* (SAMBOM, 1907), de acordo com os inquéritos realizados por PELON & TEIXEIRA (1950 e 1951), estimou-se em 5.200.000 o número de indivíduos infectados pelo trematódeo. Atualmente, segundo vários autores (CUNHA, 1970; BARBOSA, 1970; FREITAS, 1970 e 1972), a prevalência da esquistossomose é bem mais elevada, atingindo cerca de 8 milhões de indivíduos e a parasitose espalhou-se para regiões que, há algumas décadas, pareciam ser indenes, como os vales dos rios Paraíba e Ribeira, no Estado de São Paulo, o norte do Estado do Paraná e localidades do Estado de Goiás.

Originando-se provavelmente no Egito a esquistossomose espalhou-se por quase todo o continente africano, seguindo o curso dos grandes rios. Acredita-se que tenha atingido o Brasil através do tráfico de escravos, estabelecendo-se inicialmente nas áreas de produção canavieira do Nordeste, para onde drenava a mão de obra escrava e onde existiam moluscos planorbídeos que se adaptaram às fases larvais do trematódeo. PARAENSE (1959) assinala que a expansão da esquistossomose em território brasileiro acompanhou as correntes de migração interna, sendo condicionada pela presença do hospedeiro inter

mediário suscetível.

Nos inquêritos de PELON & TEIXEIRA, de 877 localidades examinadas, encontrou-se indivíduos parasitados pelo *S. mansoni* em 612, espalhadas por 11 Estados. Em 1972, FREITAS assinala 944 municípios brasileiros - abrangendo 17 Estados - onde a infecção esquistossomótica é autóctone.

Entre os fatores responsáveis pela expansão da endemia esquistossomótica em nosso país é importante destacar a precariedade e ineficiência das medidas colocadas em prática, nas diversas campanhas de combate já realizadas. Por outro lado, a presença de criadouros de planorbídeos em regiões do território brasileiro livres da endemia e a existência de frequentes fluxos migratórios envolvendo populações oriundas de localidades onde a esquistossomose é hiperendêmica, podem contribuir para o agravamento da situação.

Outro fator de importância a ser considerado é o estabelecimento, em nosso país, de grandes sistemas de irrigação artificial. Tais obras - embora necessárias para o desenvolvimento econômico de regiões de produção agrícola - podem acarretar, paralelamente, aumento da prevalência da infecção esquistossomótica (PIZA & col, 1970; DEGRÉMONT, 1972; SHIFF & col, 1973).

Não se deve esquecer contudo, quando se procura estudar os fatores responsáveis pelo aumento da prevalência da esquistossomose no Brasil nas últimas décadas, o fato de que, talvez, parte deste aumento se deva a um maior interesse de pesquisadores e autoridades sanitárias em estudar o problema. Assim, a realização de levantamentos mais precisos e frequentes poderia revelar a presença da parasitose em regiões onde,

até então, era desconhecida.

É fato consagrado, atualmente, que o combate à esquistossomose deve se basear em um conjunto de medidas e não apenas em ações isoladas. Assim, inúmeros autores (AYAD, 1962; OMS, 1965 e 1967; GARCIA, 1966; MESKAL, 1966; REPUBLICANO, 1967; PELEGRINO, 1967; WRIGHT, 1969; BARRETO & PRATA, 1969 e 1971; AGUIRRE, 1972; DEGRÉMONT, 1972; FENWICK, 1972) concordam que saneamento básico, combate aos moluscos hospedeiros intermediários, tratamento dos indivíduos parasitados e educação sanitária são, juntamente com medidas individuais de proteção, os meios mais eficazes no combate à endemia. Entre todos, o meio mais empregado, nas regiões onde a esquistossomose apresenta-se em forma endêmica, parece ser o combate aos hospedeiros intermediários (PAULINI, 1970). De fato, o caramujo tem sido considerado o elo mais vulnerável na cadeia epidemiológica da esquistossomose e, há longo tempo, tornou-se o ponto em que se concentram os esforços no sentido de reduzir - e às vezes interromper - a transmissão da endemia.

Contudo, vários pesquisadores (WEBBE, 1962; MESKAL, 1966; WRIGHT, 1969) têm chamado a atenção para o fato de que são necessários estudos mais acurados sobre pontos ainda obscuros da biologia, ecologia e comportamento dos planorbídeos, a fim de que se possa compreender adequadamente a natureza das relações hospedeiro-parasita e aumentar a eficiência dos métodos de combate ao hospedeiro intermediário do *S. mansoni*.

MESKAL (1971), ao estudar os fatores que podem ser utilizados para interferir na dinâmica da transmissão, destaca vários pontos relativos à biologia e ecologia dos hospe

deiros intermediários que devem ser considerados e melhor conhecidos: a distribuição dos moluscos planorbídeos e o efeito da temperatura sobre a distribuição; o efeito da nutrição sobre os caramujos e sobre a taxa de desenvolvimento dos esporocitos de *S. mansoni*; o desenvolvimento de resistência à infecção em planorbídeos, em virtude da exposição prévia a larvas de outros trematódeos.

Embora existam na literatura nacional e internacional inúmeros trabalhos que abordam aspectos da história natural dos planorbídeos e suas relações com as fases larvais do *S. mansoni*, não são freqüentes publicações em que estes trabalhos são revistos e os pontos ainda por esclarecer apontados. Em nosso meio, desde os trabalhos de REY (1956) e PERLOWAGORASZUMLEWICZ (1958), não se realizou nenhuma revisão minuciosa sobre o assunto. É, portanto, objetivo desta monografia empreender uma revisão dos principais aspectos da biologia e ecologia dos moluscos hospedeiros intermediários do *S. mansoni*, especialmente os descritos após a publicação dos trabalhos acima mencionados e, ao mesmo tempo, assinalar as lacunas ainda existentes neste campo. Assim, este é um trabalho de revisão e sistematização de informações publicadas principalmente nos últimos vinte anos.

2. ESPECIES BRASILEIRAS DO GÊNERO BIOMPHALARIA. SISTEMÁTICA, DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E ORIGEM DOS PLANORBÍDEOS AMERICANOS

Todos os caramujos hospedeiros intermediários do *S. mansoní* estão agrupados no gênero *Biomphalaria*, sub-família *Planorbinae*, família *Planorbidae*, em virtude da resolução da Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica. Esta Comissão, reunida em 1965, acatou sugestão de HUBENDICK (1955) que colocava no gênero *Biomphalaria* os caramujos dos gêneros *Australorbis* e *Tropicorbis*. Da mesma forma, foram considerados como sinônimo de *Biomphalaria*, os gêneros *Planorbis* e *Taphius*.

No Brasil o gênero *Biomphalaria* está representado por oito espécies (Quadro I), três das quais já foram encontradas infectadas pelo *S. mansoní* na natureza (*B. glabrata*, *B. straminea* e *B. tenagophila*).

Até 1965 - e principalmente antes de 1956, quando PARAENSE & DESLANDES incluíram nos gêneros *Australorbis* e *Drepanotrema* todos os planorbídeos brasileiros - era muito confusa a sistemática destes moluscos no Brasil. Assim, inúmeras vezes, uma mesma espécie foi descrita por autores diversos que lhe atribuíam nomes diferentes. Tornou-se, portanto, extensa a sinonímia das espécies do gênero *Biomphalaria* em nosso país, conforme mostra o Quadro II.

Por outro lado, o problema da posição sistemática das diversas espécies do gênero *Biomphalaria*, tanto na América como na África e, em particular no Brasil, não pode ainda ser considerado definitivamente resolvido. A ocorrência, em labora

QUADRO I - Distribuição geográfica das espécies brasileiras do gênero *Biomphalaria*

ESPÉCIE	DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA
<i>Biomphalaria amazonica</i> (PARAENSE, 1966)	Estado do Amazonas
<i>Biomphalaria glabrata</i> (SAY, 1818)	Regiões nordeste, centro-oeste, sudeste e sul, até o norte do Estado do Paraná
<i>Biomphalaria intermedia</i> (PARAENSE & DESLANDES, 1962)	Região central do Estado de São Paulo
<i>Biomphalaria peregrina</i> (ORBIGNY, 1835)	Regiões centro-oeste, sudeste e sul
<i>Biomphalaria philippiana</i> (DUNKER, 1848)	Região sul
<i>Biomphalaria schrammi</i> (CROSSE, 1864)	Regiões norte, nordeste, centro-oeste e sudeste
<i>Biomphalaria straminea</i> (DUNKER, 1848)	Regiões norte e nordeste; focos isolados no Estado de São Paulo
<i>Biomphalaria tenagophila</i> (ORBIGNY, 1835)	Região sul e Estados de São Paulo e Rio de Janeiro

Fonte: Organização Panamericana da Saúde, 1968.

QUADRO II - Principal sinonímia das espécies brasileiras do gênero *Biomphalaria*

ESPECIE	SINONÍMIA
<i>Biomphalaria amazonica</i>	Não apresenta sinonímia
<i>Biomphalaria glabrata</i>	<i>Planorbis guadalupensis</i> , <i>P. olivaceus</i> , <i>P. ferrugineus</i> , <i>P. lundii</i> , <i>P. lugubris</i> , <i>P. nigricans</i> , <i>P. olbescens</i> , <i>P. cumingianus</i> , <i>P. refulgens</i> , <i>P. bahiensis</i> (pro parte, exemplares da Bahia), <i>P. xerampelinus</i> , <i>P. blauneri</i> . Também como gênero <i>Australorbis</i>
<i>Biomphalaria intermedia</i>	<i>Australorbis intermedius</i>
<i>Biomphalaria peregrina</i>	<i>Planorbis fuscus</i> , <i>P. jacobeanus</i> , <i>P. pedrinus</i> , <i>P. canonicus</i> , <i>P. levistriatus</i> , <i>Tropicorbis schmierarianus</i> , <i>T. montanus</i> , <i>T. philippianus</i> , <i>Taphius costatus</i> , <i>Australorbis inflexus</i>
<i>Biomphalaria philippiana</i>	<i>Australorbis philippianus</i>
<i>Biomphalaria schrammi</i>	<i>Planorbis janeirensis</i> , <i>P. incertus</i> , <i>P. nigrilabris</i> , <i>Taphis incertus</i> , <i>T. nigrilabris</i> , <i>Segmentina paparyensis</i> , <i>Australorbis janeirensis</i>
<i>Biomphalaria straminea</i>	<i>Planorbis kuhnianus</i> , <i>P. centimetralis</i> , <i>Australorbis centimetralis</i> , <i>A. stramineus</i>
<i>Biomphalaria tenagophila</i>	<i>Planorbis bahiensis</i> (pro parte, exemplares do Rio de Janeiro), <i>P. biangulatus</i> , <i>P. confusus</i> , <i>P. immunis</i> , <i>P. paysanduensis</i> , <i>Australorbis amphiglyptes</i> , <i>A. nigricans</i> , <i>A. tenagophilus</i>

Fonte: Organização Panamericana da Saúde, 1968.

tório, de cruzamentos interespecíficos entre planorbídeos (BARBOSA, CARNEIRO & BARBOSA, 1956; BARBOSA, COELHO & CARNEIRO, 1956; BARBOSA, 1959; BARBOSA & BARRETO, 1960; MAGALHÃES & col. 1974) e o fato de se admitir a existência, em determinados criadouros naturais, de hibridização entre diferentes espécies de planorbídeos (BARBOSA, 1964 e 1973), confirmam a hipótese acima enunciada.

É possível que, em futuro próximo, modificações sejam introduzidas na taxonomia dos moluscos planorbídeos, pela utilização de uma abordagem mais sofisticada na distinção das espécies, lançando-se mão - como sugerem pesquisadores de peso (BURCH, 1960 e 1967a; MAGALHÃES NETO & ALMEIDA, 1963; WRIGHT & ROSS, 1963, 1965 e 1966; WRIGHT, FILE & ROSS, 1966; MICHELSON, 1966a, 1966b; GILBERTSON & ETGES, 1967a) - de dados sobre a bioquímica e genética dos caramujos.

Caracterizar-se-iam, desta maneira, sub-espécies morfologicamente indistinguíveis, porém apresentando diferenças em nível bioquímico que poderiam se relacionar com diferentes comportamentos biológico e ecológico adotados por estes caramujos na natureza.

Pesquisadores como BARBOSA (1962) e WRIGHT (1962) admitem esta possibilidade, assinalando que, com frequência, encontram-se na natureza, cepas de uma mesma espécie de planorbídeo apresentando diferenças fisiológicas mais ou menos marcadas.

De acordo com WRIGHT (1966), a distribuição das espécies representantes do gênero *Biompahlaria* nos continentes africano e americano, parece concordar com a famosa hipótese de WEGENER de que estes continentes formassem, em época remota, uma só porção. Com a separação das massas de terra, ocorrida ao

fim do Cretáceo há cerca de 65 milhões de anos, América e África tornaram-se definitivamente separados (DIETZ & HOLDEN, 1970). Deve remontar, portanto, a esta época a separação geográfica entre os planorbídeos dos dois continentes. Tal separação pode explicar as diferenciações sofridas pelas espécies do gênero *Biomphalaria* em ambos os lados do Atlântico. WRIGHT ao discutir a origem das espécies americanas do gênero *Biomphalaria* afirma que três hipóteses podem ser levantadas:

1. Os caramujos seriam de instalação recente na América, tendo sido transportados pelos colonizadores europeus.
2. Os atuais grupos * em que se encontra dividido o gênero *Biomphalaria* na América e na África descendem de ancestral comum, tendo evoluído de forma paralela, após a separação dos continentes.
3. O gênero *Biomphalaria* já se encontrava dividido em grupos, semelhantes aos atuais, na ocasião em que se separaram os continentes.

A favor da segunda hipótese WRIGHT cita o fato de que, apesar das diferenças entre as espécies de *Biomphalaria* da América e da África, existem semelhanças de estrutura antigênica e de comportamento biológico e ecológico entre as mesmas, o que leva a pensar que foram submetidas a pressões ecológicas e biológicas similares em sua evolução.

* As espécies africanas do gênero *Biomphalaria* estão divididas em quatro grupos: grupo *pfeifferi*, grupo *choanomphala*, grupo *alexandrina* e grupo *sudanica*. Nas diversas espécies americanas, embora não estejam agrupadas da mesma forma, podem-se reconhecer analogias com as espécies componentes dos grupos africanos.

Abordando o assunto sob outro aspecto, autores como HUBENDICK (1962) e BERRIE (1970), aceitam origem a partir de um ancestral comum para o gênero *Biomphalaria* e explicam as variações existentes ao nível não só das espécies, mas também infra-específico, em virtude da facilidade com que determinadas populações de caramujos se tornam geograficamente isoladas em seus criadouros.

3. ASPECTOS DA BIOLOGIA DOS PLANORBÍDEOS COM IMPORTÂNCIA NA TRANSMISSÃO DA ESQUISTOSSOMOSE MANSONI

3.1 Hábitos dos planorbídeos

REY (1956) e PESSOA (1963), entre vários outros autores, afirmam que os moluscos planorbídeos apresentam-se, no cativeiro ou na natureza, em constante movimento, deslocando-se de forma lenta, provavelmente com a finalidade de conseguir alimento. A locomoção se processa pela contração da musculatura podal e é auxiliada pelo batimento de cílios existentes no epitêlio plantar.

Nos criadouros naturais, é comum a movimentação dos caramujos acompanhando o sentido de fluxo das correntes de água (BARBOSA, 1961). Acredita-se que, auxiliados pela correnteza, os moluscos planorbídeos se deslocam o suficiente para encontrar um ambiente favorável à espécie. Assim, é fato há muito tempo conhecido, a dispersão dos caramujos transportados pela correnteza e pelas enchentes; contudo, pouco se conhece sobre a capacidade de caramujos migrarem para novas áreas, através de esforços próprios, sem auxílio de fatores externos. RADKE & RITCHIE (1961) trabalhando, em Porto Rico, com exemplares marcados de *B. glabrata*, obtiveram dados discordantes com os da maioria dos pesquisadores. Assim, 27% dos caramujos marcados foram recuperados - 7 dias após serem colocados em um criadouro natural - migrando em sentido contra a corrente e apenas 2% foram encontrados deslocando-se no sentido da correnteza. Da mesma forma, PAULINI (1963) relata que, diversas vezes, observou em canais de irrigação artificial, exemplares de

B. glabrata locomovendo-se em direção contrária à da correnteza. Tentando explicar o fato, PAULINI considera que tal movimentação pode ser devida a reotaxia positiva; entretanto, a presença de outros estímulos como alimentos podem contribuir, exercendo atração sobre os caramujos.

Não obstante a importância da correnteza no transporte de caramujos, fazendo com que estes atinjam com maior facilidade fontes de alimento, os planorbídeos parecem preferir coleções de água com movimentação moderada (BARBOSA, 1961), sendo-lhes prejudicial a presença de ondas.

BARBOSA (1961) ao estudar as espécies de planorbídeos transmissores de esquistossomose no nordeste brasileiro, assinala que *B. glabrata* e *B. straminea* preferem águas de pequena profundidade. Os planorbídeos, em condições naturais, raramente são encontrados em profundidades superiores a dois metros; contudo, em condições experimentais, conseguem suportar até 10 metros de profundidade. De acordo com STANDEN (1951) explica-se a preferência de planorbídeos por águas rasas, pois, sendo animais pulmonados, têm necessidade de vir freqüentemente à tona para renovar o conteúdo de ar de seus sacos pulmonares.

RAHMAN & DIN (1961) com o fito de estudar a distribuição vertical de caramujos em canais de irrigação realizaram coletas sistemáticas, em diversos pontos do canal, variando a profundidade em que se realizava a coleta. Conseguiram, desta forma, capturar 70% dos caramujos a poucos centímetros abaixo da superfície da água, 25% a uma profundidade que variava entre poucos centímetros e meio metro e somente 5% dos caramujos capturados, foram encontrados a mais de 50 centímetros de profundidade.

3.2 Nutrição dos planorbídeos

REY (1956) assinala que os planorbídeos se alimentam principalmente de vegetais, preferindo na natureza "resíduos vegetais mortos, abundantes sobre o fundo e as margens das coleções de água" e somente na ausência desse tipo de alimento, utilizariam as folhas verdes. WATSON (1958) e ABDEL-MALEK (1958) chegam a conclusões semelhantes ao estudar as preferências alimentares de planorbídeos.

GOHAR & EL-GINDY (1962) analisando o conteúdo do estômago de exemplares de *Biomphalaria alexandrina alexandrina*, capturados em criadouros naturais, encontraram grande quantidade de algas, predominando diatomáceas sobre outros tipos de algas unicelulares e filamentosas. Em menor proporção, estavam presentes protozoários de vida livre, fragmentos de vegetais superiores, além de partículas de lodo e areia. Estes autores, através de observações periódicas, puderam concluir, por outro lado, que durante os meses de inverno diminui a quantidade de alimentos encontrados no conteúdo gástrico dos planorbídeos, talvez em virtude de menor disponibilidade alimentar.

Em condições de laboratório, é comum alimentar-se os planorbídeos com folhas secas ou verdes de alface (REY, 1956). Contudo, com a necessidade de se obter grandes quantidades de caramujos para manter em laboratório o ciclo de *Schistosoma mansoni*, com finalidades experimentais, vários autores tentaram encontrar dietas mais favoráveis ao crescimento, reprodução e sobrevivência dos caramujos.

STANDEN (1951) conseguiu bom índice de sobrevivência em caramujos recém-eclodidos, utilizando uma dieta em

que eram misturados leite em pó, alface seco, alginato de sódio e "Bemax". HOPF & MULLER (1962) conseguiram apressar a maturidade sexual de exemplares de *B. glabrata*, acrescentando aos aquários, além da mistura proposta por STANDEN, algas do gênero *Oscillatoria*. Desta forma, os caramujos iniciaram a ovipor, em média, com 63 dias, ao contrário dos alimentados apenas com alface, cuja primeira oviposição, em média, apareceu 80 dias após a eclosão.

FRANK (1963) obteve bons resultados ao misturar às folhas de alface, utilizadas como alimentação de *B. pfeifferi*, folhas de uma leguminosa do gênero *Medicago* (luzerna). MAGALHÃES NETO (1966) observou que *B. glabrata* parece preferir folhas de uma planta comum no nordeste brasileiro, a urtiga vermelha (*Fleuria aestuans*) às folhas de alface. Por outro lado, quando se oferece ração constituída por folhas de urtiga vermelha cozidas em água fervente, obtêm-se maior número de ovos por caramujo.

SOUZA, CAMEY & PAULINI (1966) notaram que quando se alimenta um lote de *B. glabrata* com ração normalmente utilizada para alimentação de ratos de laboratório, além de se obter mudança na cor das desovas, observa-se o aumento no número de ovos. Os autores consideram que o aumento de fertilidade dos caramujos se deve ao elevado teor de proteínas existente neste tipo de ração.

Recentemente, outros autores estudaram o efeito de dietas com elevado teor de proteínas sobre a nutrição, crescimento e fertilidade de planorbídeos. Assim, EVELAND & RITCHIE (1972) consideram que uma dieta constituída apenas por folhas de alface não é suficiente para assegurar as condições necessã

rias para que os caramujos apresentem uma taxa máxima de crescimento. MECHAM & HOLLIMAN (1972) também assinalam aumento do crescimento e fecundidade em exemplares de *B. glabrata* alimentados com ração para ratos, porém alertam que a superalimentação pode causar poluição da água, por excesso de substâncias em putrefação. COLES (1973), por sua vez, obteve resultados segundo os quais, a adição de ração para peixes com elevado teor de proteínas à dieta constituída por folhas secas de alface, aumenta significativamente a taxa de crescimento de planorbídeos e, quando estes estão infectados por *S. mansoni*, torna-se maior a produção de cercárias.

Em nosso laboratório, testamos o efeito de diversos tipos de dieta sobre o crescimento, ritmo de oviposição e sobrevivência de exemplares adultos de *B. glabrata*, e sobre o crescimento, sobrevivência e maturação sexual de caramujos recém-eclodidos da mesma espécie. (CHIEFFI, 1974a, 1974b).

Foi possível concluir que dieta constituída por mistura de farinha de carne e aveia em partes iguais, além de promover maior crescimento de exemplares adultos de *B. glabrata*, acarretou maior produção de ovos do que as demais dietas estudadas. Em relação a caramujos recém-eclodidos, acompanhando-se seu desenvolvimento até o 60º dia após a eclosão, notou-se que a dieta constituída por ração utilizada normalmente para alimentação de peixes, além de determinar menor índice de mortalidade, promoveu maior crescimento dos caramujos que atingiram mais precocemente a maturidade sexual, quando comparados com os demais lotes estudados.

A dieta constituída por folhas frescas de alface, comumente utilizada para alimentar planorbídeos em condi

ções de laboratório, mostrou-se ieficaz para assegurar, em níveis adequados, a sobrevivência de exemplares recém-eclodidos de *B. glabrata* e, em relação aos exemplares adultos, determinou menores índices de crescimento e oviposição do que os de mais tipos de dieta testados.

Com relação aos mecanismos através dos quais os planorbídeos se orientam na procura de alimentos, nosso conhecimento ainda é insuficiente, justificando estudos mais aprofundados.

Segundo REY (1956) os moluscos pulmonados de água doce possuem um órgão olfativo, o osfradium, situado na entrada da cavidade pulmonar. Em contato com o osfradium há um gânglio nervoso cujos prolongamentos celulares formam uma espécie de rede, entrelaçando-se com as células do epitélio do órgão olfativo.

O papel do osfradium na orientação de caramujos pulmonados de água doce é, contudo, controvertido. MICHELSON (1960) sugere que *B. glabrata* utiliza o osfradium como quimio-receptor para se orientar nos movimentos em busca de alimento. Posteriormente, BOOBERG (1965) publicou trabalho em que afirma serem os caramujos aquáticos, de maneira geral, incapazes de se orientar direcionalmente em resposta a estímulos químicos produzidos por extratos vegetais. TOWNSEND (1973a), por sua vez, mostra que, quando submetidos a estímulos químicos provenientes de folhas de alface maceradas, exemplares de *B. glabrata* apresentam resposta positiva traduzida por movimentos de clinotaxia ou tropotaxia. Contudo, em outra publicação (TOWNSEND, 1973b), conclui, ao contrário do que sugeria MICHELSON (1960), que a integridade do osfradium não é essencial pa

Utilizando metodologia diversa, MAGALHÃES NETO & BARBOSA (1957) determinaram a composição do meio interno de *B. glabrata*, dosando cálcio, fósforo inorgânico e cloretos. Obtiveram os seguintes resultados: cloretos, 184,7 mg%; fosfatos, 3,2 mg% e cálcio 18,9 mg%.

BRANCO & TORRES (1966) determinaram a presença de diversas vitaminas hidro-solúveis em extratos totais e hepatopâncreas de planorbídeos: vitamina B₁₂, ácido fólico, piridoxina, ácido nicotínico e biotina, além de colina e ácido para-aminobenzóico. No hepatopâncreas foram superiores os níveis de vitamina B₁₂, ácido fólico e piridoxina, quando comparados aos encontrados no extrato total de caramujos. Por outro lado, no extrato total foram superiores os níveis de colina, ácido nicotínico, biotina e ácido para-aminobenzóico.

Entre os elementos que participam da composição elementar de planorbídeos merecem destaque especial o cálcio e o ferro.

O cálcio, elemento fundamental na constituição da concha é retirado do meio ambiente e concentrado no hepatopâncreas. FRAGA DE AZEVEDO & col. (1967) demonstraram que a absorção de cálcio por *B. glabrata* é condicionada pela concentração de ions Ca⁺⁺ do meio; assim, quanto maior a concentração de Ca⁺⁺ na água do criadouro, maior a absorção do elemento pelo caramujo. Observaram também estes autores que há uma marcada tendência para o estabelecimento de um equilíbrio entre as concentrações de cálcio nos tecidos dos caramujos e no meio exterior. Desta forma, quando caramujos são transferidos de meios em que a concentração de ions Ca⁺⁺ é alta, para outros pobres em cálcio, diminui a absorção deste elemento, aumentan

do sua eliminação por intermédio do caramujo.

Com relação ao ferro, JOHNSON & col. (1962) demonstraram que a captação é realizada pelo hepatopâncreas e que quantidades apreciáveis são excretadas juntamente com os ovos de *B. glabrata*. HENEINE & col. (1969) estudando a absorção, armazenamento e transferência de ferro em exemplares de *B. glabrata*, concluem que:

1. Encontra-se ferro no hepatopâncreas, ovotestis e manto de *B. glabrata*.
2. A captação é realizada pelo hepatopâncreas - que parece funcionar como órgão armazenador de ferro no caramujo - e, a seguir, o ferro é transferido para o ovotestis, provavelmente através de ligação com ferritina e/ou hemossiderina, cuja presença demonstrou-se no hepatopâncreas.

Afirmam ainda HENEINE & col. que a transferência do ferro armazenado no hepatopâncreas ao ovotestis e sua eliminação através dos ovos do caramujo parecem constituir um mecanismo essencial à preservação da espécie. Em trabalho posterior, HENEINE & col. (1970) notam que agentes quelantes de Fe^{++} são capazes de bloquear o transporte de isótopos radioativos de ferro do hepatopâncreas ao ovotestis, diminuindo acentuadamente a postura de ovos por *B. glabrata* e conduzindo, ao mesmo tempo, à eliminação de maior quantidade de ovos inviáveis. Em concentrações mais elevadas, os quelantes de ferro mostraram-se altamente tóxicos para exemplares adultos de caramujos. Assim, tais substâncias não são interferem na fertilidade e fecundidade de planorbídeos, agindo indiretamente como mo

luscicidas, mas também, na dependência da concentração utilizada, transformaram-se em agentes tóxicos para os caramujos.

O hepatopâncreas também é responsável pelo armazenamento de outros elementos essenciais ao metabolismo dos planorbídeos. FRAGA DE AZEVEDO & col (1958) afirmam que caramujos pulmonados de água doce são capazes de retirar fósforo, iodo e cobre da água, concentrando-os, posteriormente, no hepatopâncreas. YAGER & HARRY (1966) demonstraram a presença de zinco e cádmio tanto na concha como nas partes moles de *B. glabrata*, porém as concentrações eram muito superiores no hepatopâncreas, indicando que este órgão deve atuar acumulando e armazenando estes metais.

Outro aspecto da bioquímica dos caramujos pulmonados e, em particular, de planorbídeos que tem merecido a atenção de diversos pesquisadores é o estudo de amino-ácidos livres na hemolinfa e em hidrolisados de tecidos. TARGETT (1962a) analisando a composição de hemolinfa de *B. glabrata* identificou 13 amino-ácidos diferentes: ácido aspártico, ácido glutâmico, alanina, cistina, glicina, serina, treonina, valina, fenilalanina, isoleucina, leucina, lisina e tirosina. Desta relação, os oito primeiros estavam presentes em todas as amostras de *B. glabrata* estudadas, enquanto os outros cinco em apenas algumas amostras.

GILBERTSON & ETGES (1967b) por sua vez, utilizando metodologia mais sofisticada, encontraram em quatro cepas diferentes de *B. glabrata*, além dos amino-ácidos já descritos por TARGETT, a presença de: arginina, histidina, metionina e prolina. Estes autores, contudo, não referem o encontro de cistina em nenhuma amostra.

Em nosso meio, MORETTI (1974), trabalhando com diversas cepas de *B. glabrata* procedentes de criadouros situados na região norte do Estado do Paraná, conseguiu identificar na hemolinfa, através de cromatografia bidimensional em placa, a presença de 15 amino-ácidos livres.

O estudo da composição em amino-ácidos da hemolinfa de planorbídeos passou a ter maior importância após a descoberta (TARGETT, 1962b; DUSANIC & LEWERT, 1963; GILBERTSON & JONES, 1972) de que o teor de determinados amino-ácidos diminui após a infecção dos caramujos por miracídios de *S. mansoni*, abrindo novos caminhos na pesquisa das relações hospedeiro-parasita entre planorbídeos e fases larvais do trematódeo.

3.4 Reprodução dos planorbídeos

PARAENSE (1955) observa que embora exemplares de *B. glabrata* criados isoladamente sejam capazes de se reproduzir por auto-fecundação, uma vez que os planorbídeos são moluscos hermafroditas, quando em companhia de outros indivíduos da mesma espécie, reproduzem-se exclusivamente através de fecundação cruzada. A possibilidade de ocorrência de autofecundação pode explicar a formação de uma população a partir de um único indivíduo, justificando a existência na natureza de colônias de planorbídeos com características peculiares e pequena variação individual.

REY (1956) afirma que quando se reúne grande quantidade de moluscos em um aquário pode-se observar, com facilida

de, o processo de cópula. Este se realiza geralmente aos pares, atuando sempre um caramujo como macho e outro como fêmea, não se observando nunca a cópula cruzada.

FRAGA DE AZEVEDO & col. (1958) realizaram interessante trabalho, procurando estudar os mecanismos pelos quais se processa a autofecundação em *B. glabrata*. Assim, transformaram exemplares do planorbídeo em caramujos unissexuais (fêmeas), através da secção do complexo peniano, impedindo a ocorrência de autofecundação externa. Como os caramujos foram mantidos em isolamento desde a eclosão, impediu-se também a fecundação cruzada. Verificaram então que os exemplares de *B. glabrata* submetidos a estas condições, continuaram a se reproduzir por longo período de tempo - superior ao atribuído à longevidade dos espermatozoides. Tal fato somente pode ser explicado supondo-se a ocorrência de autofecundação interna enquanto o óvulo se encontra migrando pelo canal ovispermático, já que não se pode admitir reprodução partenogenética nestes animais (REY, 1956).

Analisando o processo de oviposição em *B. glabrata* REY (1956) afirma que as desovas resultam "da emissão de grande número de ovos cada vez, dispostos em fiadas simples, duplas, triplas e quádruplas, formando uma fita que se enrola geralmente em espiral plana". O conjunto de ovos é envolvido por uma cápsula transparente, de consistência elástica. À medida que envelhece a cápsula vai perdendo seu aspecto transparente, tornando-se amarelada e, ao mesmo tempo, diminui sua elasticidade.

Na natureza as desovas são colocadas geralmente sobre vegetais, objetos sólidos submersos ou conchas de outros caramujos e os ovos de *B. glabrata* parecem resistir pouco quan

do expostos ao ar atmosférico, dessecando e perdendo sua vitalidade rapidamente (PENIDO & col, 1951; REY, 1956; FREITAS, 1959; BARBOSA, 1961). Contudo, este é um aspecto ainda obscuro na biologia dos planorbídeos, merecendo novos estudos.

PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ (1958), em seu excelente trabalho sobre a biologia de *B. glabrata*, observa que o número de ovos presente em cada cápsula ovígera é baixo nas primeiras posturas, aumentando gradativamente, até atingir valores máximos no terceiro mes de vida do caramujo. Após alguns meses de elevada capacidade reprodutora, ã medida que o caramujo envelhece, diminui o número de placas ovipostas, tornando-se o animal estéril após cerca de 18 meses de vida. Durante o período de maior fecundidade dos moluscos, a autora em questão estima que, em média, a quantidade de ovos em cada cápsula ovígera varia entre 19 e 25. COELHO, em 1954, trabalhando com a mesma espécie de planorbídeo, porém de procedência diferente, encontrara números semelhantes: 22 a 25,3 ovos por cápsula ovígera. HERNANDEZ & RITCHIE (1958) obtiveram valores um pouco superiores, encontrando 42 ovos por cápsula ovígera trabalhando com *B. glabrata* originária de Porto Rico, porém criada em laboratório há várias gerações.

WEBBE (1962) verificou variações no tamanho da cápsula ovígera de *Biomphalaria sudanica tanganyicensis* e também no número de ovos por cápsula, conforme a estação do ano. Nos meses de maior precipitação atmosférica, as cápsulas apresentavam maiores diâmetro e número de ovos do que nos meses secos.

Diversos autores estudaram, em condições de laboratório, o advento da maturidade sexual em *B. glabrata*, marcar

cado pelo início da oviposição (BRUMPT, 1941; REY, 1956; PIMENTEL, 1957; PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, 1958; HERNANDEZ & RITCHIE, 1958; RITCHIE & col, 1963; CHIEFFI, 1974^{*}). Os resultados apresentaram amplas variações, em parte fruto das diferentes condições em que os diversos autores trabalharam, porém, possivelmente, indicando variações no potencial reprodutivo em diferentes cepas da mesma espécie de planorbídeo. O Quadro IV resume as diversas observações.

QUADRO IV - Observações sobre a taxa de crescimento e início de oviposição em *Biomphalaria glabrata*, realizadas por diversos autores

Resultados Autores	Taxa de crescimento mm meses		Início de matura ção sexual (dias)	Tamanho no iní cio da oviposição
Brumt, 1941	19	20	56	10 - 11
Rey, 1956	--	--	118	7,5
Pimentel, 1957	13	12	70	8,4
Perlowagora-Szum lewicz, 1958	20	4	43	7,7 - 10,1
Ritchie & col, 1963	20	2	22	12,8
Chieffi, 1974 [*]	13,1	2	36	6,8 - 7,8

* Dados não publicados.

Pode-se notar que os resultados obtidos por RITCHIE & col. diferem consideravelmente dos demais. Estes autores trabalharam, em condições rigidamente controladas: temperatura ambiente constante, água aquecida e submetida a fluxo constante,

* CHIEFFI, P.P. - Dados não publicados.

nos aquários, que certamente são muito diversos das condições encontradas na natureza. Contudo, estes resultados provavelmente se aproximam do verdadeiro potencial biológico da espécie (*B. glabrata*) e são úteis para a elaboração de um modelo teórico que procure estudar a capacidade de multiplicação do caramujo em criadouros naturais e explicar a facilidade de repovoamento de criadouros, após terem sido submetidos a condições adversas.

Infúmeros pesquisadores se preocuparam em estudar os fatores que influem na reprodução e posturas de planorbídeos.

REY (1956) relata que a temperatura ideal para se verificarem as posturas de *B. glabrata* está compreendida na faixa entre 25 e 30°C, sendo inibida a oviposição acima de 30 e abaixo de 15°C. JOBIM (1970), estudando a dinâmica de diversas populações de *B. glabrata* em Porto Rico, encontrou resultados semelhantes e observou que a temperatura na natureza, por vezes, ultrapassa os limites extremos tolerados pelo caramujo, fato que tem importância no controle da reprodução de populações de planorbídeos.

O volume de água disponível por caramujo é outro fator que influencia o ritmo de desova de moluscos planorbídeos, verificando-se acentuado decréscimo no número de ovos produzidos por caramujo quando se diminui a quantidade de água do criadouro. (CHERNIN & MICHELSON, 1957a e 1957b; BRENES & col, 1958; WRIGHT, 1960; ETGES & RITCHIE, 1966; JOBIM & MICHELSON, 1967; STURROCK & STURROCK, 1971a). Este fenômeno será melhor analisado mais adiante, ao tratarmos do crescimento de planorbídeos.

REY (1956) assinala que, de modo geral, as posturas de *B. glabrata* obedecem o ritmo noturno, fato observado empiricamente por qualquer indivíduo que se disponha a criar planorbídeos em laboratório. JOY (1971) notou, trabalhando com *B. glabrata* em condições experimentais, que encurtando o período de tempo em que os caramujos permanecem no escuro, ocorre nítida diminuição na taxa de oviposição.

Outros fatores de grande influência na reprodução de moluscos planorbídeos como a composição e propriedades da água nos criadouros e parasitismo por larvas de trematódeos serão analisados no item correspondente à ecologia dos hospedeiros intermediários de *S. mansoni*.

3.5 Evolução e crescimento dos planorbídeos

PARAENSE (1970) afirma que a 26°C a divisão do ovo de *B. glabrata* inicia cerca de duas horas após a postura.

A segmentação do ovo nos planorbídeos é, segundo REY (1956), completa e desigual, formando-se macrômeros e micrômeros com pequena diferença de tamanho.

Diversos pesquisadores se preocuparam em determinar a duração do período embrionário de planorbídeos (BRUMPT, 1941; REY, 1956; PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, 1958; STURROCK, 1966; STURROCK & STURROCK, 1972). Todos concordam que a duração do período embrionário é variável, sofrendo influência principalmente da temperatura ambiente. Assim, durante os meses de maior calor a evolução completa do embrião de *B. glabrata* levaria de

7 a 10 dias, enquanto no inverno, este período seria de 15 a 18 dias (PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, 1958).

STURROCK & STURROCK (1972) utilizando desovas de exemplares de *B. glabrata* capturados em criadouros naturais e variando experimentalmente a temperatura ambiente, obtiveram resultados que ilustram bem a influência desta variável na evolução dos ovos (Quadro V).

QUADRO V - Percentagem de eclosão e tempo de evolução de desovas de *Biomphalaria glabrata*, conforme a temperatura

Resultados Temperatura °C	Ovos eclodidos (%)	Tempo de evolução (dias)
20	86	13 - 18
25	95	8
30	95	6
35	0	-

Fonte: STURROCK & STURROCK, 1972

Verifica-se que enquanto a temperatura de 20°C exerce ligeira inibição na taxa de eclosão dos ovos e aumento do período embrionário, a temperatura de 35°C não permite a evolução completa do embrião, embora os autores assinalem sinais de início de segmentação dos ovos.

PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ (1958), trabalhando em condições de laboratório, não encontrou variação ou ritmo estacional na fertilidade dos ovos de *B. glabrata* e sugere que a elevada taxa de mortalidade de caramujos recém-eclodidos parece

ter mais importância do que a produção de ovos como fator interferente na percentagem de ovos que chegam a se transformar em caramujos adultos.

Em relação ao crescimento de planorbídeos REY (1956) e PARAENSE (1970) defendem o ponto de vista de que é um processo contínuo, não existindo tamanho limite. Por sua vez, PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ (1958) acredita que após 14 a 17 meses de idade os caramujos param de crescer. Em observações realizadas em nosso laboratório, obtivemos dados que parecem confirmar a primeira hipótese (CHIEFFI, 1974)*.

Quanto ao ritmo de crescimento a opinião dos pesquisadores que estudaram o assunto é unânime (REY, 1956 ; PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, 1958; HERNANDEZ & RITCHIE, 1958; CHERNIN & SCHORK, 1959; WEBBE, 1962). O crescimento se processa de forma lenta na primeira semana após a eclosão, a seguir passa por um período de grande incremento para, após o segundo mes de vida dos caramujos, alcançada a maturidade sexual, se tornar novamente lento.

Autores como BARBOSA & SILVA (1951), PEREIRA & DESLANDES (1953) e WEBBE (1962), através de pesquisas de campo e dados obtidos em laboratório, tentaram traçar um paralelo entre o diâmetro da concha e a idade de planorbídeos. Estes dados auxiliariam a determinação da idade de caramujos nos criadouros naturais, permitindo a obtenção de informações relevantes no estudo da epidemiologia e profilaxia da esquistossomose. Contudo, REY (1956), PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ (1958) e PARA

* CHIEFFI, P.P. - Dados não publicados.

7 a 10 dias, enquanto no inverno, este período seria de 15 a 18 dias (PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, 1958).

STURROCK & STURROCK (1972) utilizando desovas de exemplares de *B. glabrata* capturados em criadouros naturais e variando experimentalmente a temperatura ambiente, obtiveram resultados que ilustram bem a influência desta variável na evolução dos ovos (Quadro V).

QUADRO V - Percentagem de eclosão e tempo de evolução de desovas de *Biomphalaria glabrata*, conforme a temperatura

Resultados Temperatura °C	Ovos eclodidos (%)	Tempo de evolução (dias)
20	86	13 - 18
25	95	8
30	95	6
35	0	-

Fonte: STURROCK & STURROCK, 1972

Verifica-se que enquanto a temperatura de 20°C exerce ligeira inibição na taxa de eclosão dos ovos e aumento do período embrionário, a temperatura de 35°C não permite a evolução completa do embrião, embora os autores assinalem sinais de início de segmentação dos ovos.

PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ (1958), trabalhando em condições de laboratório, não encontrou variação ou ritmo estacional na fertilidade dos ovos de *B. glabrata* e sugere que a elevada taxa de mortalidade de caramujos recém-eclodidos parece

ENSE (1970) levantam objeções à utilização de tais dados, frisando que é comum, na natureza, ocorrerem fenômenos que, modificando bruscamente as condições ambientais, interrompam ou atuem de modo desfavorável sobre o ritmo de crescimento dos caramujos.

Em face destes problemas não se conhece bem a duração da vida de planorbídeos em condições naturais. Trabalhando com populações mantidas em aquários, REY (1956) observou que apenas "1,3% de 1075 caramujos acompanhados desde a eclosão alcançaram viver 300 dias". PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ (1958) afirma que uma população de *B. glabrata* mantida em aquário apresenta uma curva de mortalidade dividida em três fases: uma inicial elevada, seguida por outra de mortalidade moderada que se estende até o oitavo mes de vida para, finalmente, se estabelecer nova fase em que a maioria dos caramujos morrem. Assim, 16 a 25% dos caramujos alcançariam a maturidade sexual, cerca de 4% atingiriam dois anos e apenas 1% viveria mais de 30 meses.

Em relação a sobrevivência de planorbídeos nos criadouros naturais, embora nosso conhecimento seja escasso, deve-se ressaltar o trabalho de JOBIM (1970) que, através de pesquisas de campo em Porto Rico, concluiu que a sobrevivência de exemplares de *B. glabrata* é inferior a 200 dias, cerca de um terço do período máximo de vida em condições de laboratório.

Através de dados coletados em experiências conduzidas em laboratório, pode-se calcular o número de gerações de planorbídeos que se estabelecem no período de um ano. Assim, PENIDO, PINTO & DESLANDES (1951) obtiveram sete gerações e REY (1956) e PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ (1958) seis gerações. Es

tes resultados indicam o grande potencial reprodutivo dos planorbídeos, porém tais conclusões devem ser encaradas com reservas quando se trata de calcular o número de gerações nos criadouros naturais, onde diversos "fatores do meio modificam a sorte de gerações sucessivas, no decurso de um ano" (REY, 1956).

Inúmeros pesquisadores investigaram a influência de fatores do meio no crescimento e desenvolvimento de planorbídeos. A ação da alimentação já foi analisada neste trabalho; o efeito de parasitismo, principalmente por *S. mansoni* e outros trematódeos, no crescimento, evolução e sobrevivência de caramujos será revisto mais adiante. Resta analisar em mais detalhes, entretanto, o efeito da temperatura e a relação entre o volume de água disponível e o desenvolvimento de planorbídeos.

A temperatura ótima para o crescimento de *B. glabrata* está em torno de 25°C, coincidindo com a temperatura ideal para a evolução das desovas (MICHELSON, 1961; FOSTER, 1964; STURROCK, 1966; BERRIE, 1970). Temperaturas abaixo de 20 e acima de 35°C inibem o crescimento; à 30°C MICHELSON (1961) encontrou boa taxa de crescimento em *B. glabrata*, porém notou efeito depressor na oviposição, evidenciando-se, às vezes, castração térmica com alterações patológicas nos órgãos reprodutores dos caramujos.

PEREIRA & DESLANDES (1953) constataram a influência da densidade de população sobre o crescimento e amadurecimento sexual de *B. glabrata*. Em aquários onde era menor a densidade de caramujos foi maior o crescimento e mais precoce o estabelecimento da maturidade sexual. REY (1956), posteriormente, confirmou estes resultados. CHERNIN & MICHELSON (1957)

realizaram vários experimentos procurando elucidar as relações entre superpopulação do criadouro e inibição do crescimento e reprodução em *B. glabrata*. Concluíram que o efeito depressor é mais intenso sobre a fecundidade do que sobre a taxa de crescimento, ocorrendo nítido decréscimo na quantidade de desovas e no número de ovos contidos em cada desova, quando aumenta a população de planorbídeos, permanecendo constante o volume de água disponível. A taxa de crescimento também cai, sendo mais acentuada a diminuição em populações constituídas de exemplares de maior diâmetro. CHERNIN & MICHELSON não encontraram explicação plausível para o fenômeno; porém, ao procurarem estudá-lo mais profundamente, obtiveram interessantes resultados, expostos a seguir:

1. Mantendo-se constante o volume de água e aumentando a densidade de caramujos, o crescimento e a fecundidade são sensivelmente afetados.
2. Quando, ao contrário, se mantém constante o número de caramujos e reduz-se o volume de água, não se observa inibição acentuada sobre o crescimento e a fecundidade.
3. Por outro lado, ajustando-se, em duas populações de tamanho diferente, o número de caramujos e o volume de água de forma a ser o mesmo o volume disponível por caramujo, a população de menor densidade cresce mais rapidamente.

BRENES & col. (1958) obtiveram dados comparáveis aos de CHERNIN & MICHELSON, trabalhando com outra cepa de *B. glabrata*, porém em condições semelhantes. Tais resulta

dos sugerem a hipótese de que o efeito inibitório verificado em criadouros de planorbídeos submetidos a superpopulação depende, principalmente, de fatores ligados ao próprio caramujo.

Outros autores como STURROCK & STURROCK (1971a) acreditam que a diminuição do "espaço real no qual vivem os caramujos, definido pelo volume de água disponível e a área de superfície livre do criadouro" é que seria o fator responsável pelo efeito verificado na taxa de crescimento e na fecundidade.

WRIGHT (1960) e BERRIE & VISSER (1963) consideram que a inibição do crescimento de populações de planorbídeos seja consequência da ação de alguma substância liberada pelos mesmos que se acumula na água dos criadouros. BERRIE & VISSER isolaram um ester orgânico, da água de aquários onde se criavam caramujos, que se mostrou capaz de inibir o crescimento de outro lote de planorbídeos e que é destruído por oxidação. BERRIE (1968 e 1970) assinala que mais investigações são necessárias sobre o assunto e ressalta a importância de tais informações, para um perfeito entendimento da dinâmica de populações de planorbídeos e também para o controle de populações malacológicas.

3.6 Resistência de planorbídeos à dessecação

Há muitos anos descobriu-se que determinados planorbídeos possuem capacidade de resistir à dessecação, sobrevivendo por longos períodos fora da água, em condições de anidrobiose (BARLOW, 1933; BRUMPT, 1941).

O conhecimento de tal fenômeno tem grande inte

resse epidemiológico pois, em ~~muitas~~ áreas endêmicas de esquistossomose, inclusive no Brasil, existem criadouros que secam temporariamente na época em que escasseiam as chuvas. É evidente que neste tipo de habitat a repovoação se dá, em grande parte, por intermédio de caramujos que conseguiram sobreviver ao período de seca.

Nas últimas duas décadas, vários pesquisadores estudaram o problema, sob diversos ângulos, esclarecendo muitos aspectos desta característica biológica dos planorbídeos.

MAGALHÃES NETO (1953) verificou que ocorre gradativa diminuição no consumo de oxigênio à medida que exemplares de *B. glabrata* são submetidos à dessecação. Na mesma época, BARBOSA & COELHO (1953) e OLIVIER & col. (1954) notaram que *B. glabrata* infectada por *S. mansoni* resiste menos às condições de anidrobiose do que exemplares livres de infecção. No entanto, por vezes, os caramujos infectados, conseguindo sobreviver, curam-se espontaneamente.

OLIVIER & BARBOSA (1954) mostraram que caramujos mantidos fora da água perdem gradativamente peso e que a mortalidade é função do grau de umidade do ambiente. Posteriormente, BARBOSA & OLIVIER (1958) e BARRETO (1958) descreveram o encontro, em caramujos sobrevivendo à estivação, de fina membrana ocluindo parcial ou totalmente a abertura da concha e provavelmente atuando como barreira à evaporação excessiva.

BARBOSA & COELHO (1955) retornando ao estudo em laboratório das relações hospedeiro-parasita em exemplares de *B. glabrata* infectados por *S. mansoni* e submetidos à dessecação, verificaram que quando caramujos, portadores de infecção imatura, são colocados fora da água, os esporocistos do trematoda

tôdeo param seu desenvolvimento para retomá-lo assim que os caramujos são recolocados na água. De acordo com estes autores, esporocistos primários de *S. mansoni* conseguiriam resistir à anidrobiose, em *B. glabrata* submetida à estivação, pelo menos durante 90 dias. Em 1958, BARBOSA & BARBOSA encontraram, na natureza, no município de Paulista, em Pernambuco, exemplares de *B. glabrata* sujeitos a estivação e albergando infecção imatura por *S. mansoni*.

OLIVIER (1956) e OLIVIER & BARBOSA (1956) mantiveram exemplares de *B. glabrata* fora da água, em condições de laboratório, durante vários meses e notaram que os caramujos morrem quando a perda de peso atinge a 50% do peso original. Por sua vez, MAGALHÃES NETO & ALMEIDA (1956) notaram intensa queda no teor de glicogênio nos tecidos de *B. glabrata* submetida à dessecação e afirmam que a morte dos caramujos advém quando o teor de glicogênio se reduz a cerca de 15% do nível inicial.

OLIVIER (1956) sugere que caramujos jovens apresentam maior resistência à dessecação, fato confirmado por STURROCK (1970). Tais observações têm interesse epidemiológico pois, segundo CRIDLAND (1967), são caramujos de grupos etários jovens os responsáveis pelo repovoamento de criadouros temporários, após sua reconstituição pelas chuvas.

Diversos autores verificaram diferenças na resistência à dessecação em uma mesma espécie de planorbídeo, indicando que cepas provenientes de criadouros submetidos periodicamente a fortes estiagens adaptam-se melhor a sobrevivência em condições de anidrobiose (OLIVIER, 1956; BARBOSA & BARBOSA, 1959; KLOETZEL, 1959).

Procurando estudar o mecanismo responsável pelo maior ou menor grau de resistência à dessecação apresentado por planorbídeos, vários pesquisadores (PARAENSE, 1957; BARBOSA & BARBOSA, 1959; RICHARDS, 1963) acreditam que se trata de caráter transmitido hereditariamente. RICHARDS (1968), abordando com mais profundidade o problema, conclue que a transmissão se processa através de herança multifatorial.

4. ASPECTOS DA ECOLOGIA DOS PLANORBÍDEOS COM IMPORTÂNCIA NA TRANSMISSÃO DA ESQUISTOSSOMOSE MANSONI

4.1 Habitat dos planorbídeos

Os planorbídeos são moluscos que vivem exclusivamente em água doce.

Os autores que pesquisaram a presença de moluscos planorbídeos na natureza, encontraram esses animais disseminados por uma grande gama de coleções de água doce (REV, 1956; HUBENDICK, 1958; WEBBE, 1960; RAHMAN & DIN, 1961; MAGENDANTZ, 1962; STURROCK, 1973a, 1973b).

Assim, a presença de planorbídeos já foi assinalada em córregos, valas de irrigação e de drenagem, brejos e alagadiços, poços, lagoas, açudes e represas, etc..

Diferentes espécies de planorbídeos podem apresentar preferência por determinados habitats. MAGENDANTZ (1962) assinala, ao estudar a biologia de populações malacológicas no Lago Vitória, na Tanzânia, que enquanto *Biomphalaria pfeifferi* pode viver tanto no lago como nos pequenos riachos que drenam para o lago, as populações de *B. choanomphala* e *B. sudanica* são encontradas preferencialmente no lago, porém ocupando estratos diferentes. STURROCK (1973a), trabalhando em Sta. Lúcia, encontrou exemplares de *B. glabrata* em quatro tipos de habitats: açudes, alagadiços, riachos e canais de irrigação. Contudo, assinala que os açudes e alagadiços parecem constituir melhor habitat para esta espécie de planorbídeos.

Mesmo espécies que freqüentemente preferem o mesmo tipo de criadouro, raramente são encontradas na natureza, ocupando o mesmo habitat (BARBOSA & OLIVIER, 1958; BARBOSA, 1960 e 1973), provavelmente em virtude do desenvolvimento de competição que resulta na eliminação de uma das espécies.

HUBENDICK (1958) afirma que os caramujos de água doce, em virtude de possuírem ampla valência ecológica, são menos exigentes em relação às características de seu habitat do que animais marinhos e terrestres. Este autor considera que esta característica se deva ao fato de que o habitat de animais de água doce é mais instável e, em uma escala geológica de tempo, mais efêmero do que o de animais terrestres ou marinhos. Desta maneira, as coleções de água doce oferecem às espécies que as habitam períodos relativamente curtos para que se processe a evolução biológica, ao contrário do que sucede com animais terrestres ou marinhos que evoluem através de longa e ininterrupta seqüência de gerações. Assim, à medida que um habitat de água doce deixa de existir, a maioria dos indivíduos que constituem as populações que o habitam morrem, contudo seu genótipo sobrevive através de indivíduos que, de forma passiva, tenham se transferido para outros habitats, cujas condições ecológicas podem ser diversas das anteriores. Desta forma, alta valência ecológica e capacidade de dispersão passiva são atributos de importância capital para a sobrevivência de organismos de água doce.

Embora os planorbídeos possuam grande capacidade de adaptação que lhes permite sobreviver em coleções de água doce, desde pequenos criadouros representados por águas pluviais empoçadas até grandes lagos e açudes (REY, 1956), são muito sensíveis a certas variações da composição física e quí

mica da água.

MAGALHÃES NETO & MORAES (1955) verificaram que *B. glabrata* é extremamente sensível à presença de cloreto de sódio dissolvido na água do criadouro, principalmente tratando-se de exemplares jovens. Assim, os caramujos morriam em 24 horas quando em contato com solução de cloreto de sódio a 1,2%. REY (1956) encontrou resultados semelhantes, colocando exemplares de *B. glabrata* em água do mar diluída.

Com relação a influência do pH, MAGALHÃES NETO & BARBOSA (1959), trabalhando em condições de laboratório, encontraram resultados que indicam ampla resistência de planorbídeos às variações da concentração hidrogeniônica da água de aquários. Utilizando diversos aquários com soluções tamponadas, estes autores conseguiram manter exemplares de *B. glabrata* em uma faixa de pH variável entre 5 e 9,5. ANDRADE & col. (1955) encontraram planorbídeos em criadouros naturais cujo pH variou de 4,0 a 9,0.

Vários outros pesquisadores se preocuparam em estudar a influência da composição química da água de criadouros sobre a biologia de planorbídeos (HARRY & ALDRICH, 1958; FRANK, 1963; FRAGA DE AZEVEDO & col, 1967).

HARRY & ALDRICH (1958) afirmam que a concentração de substâncias sólidas, dissolvidas na água dos criadouros, exerce grande influência sobre exemplares de *B. glabrata*. Destacam estes autores, em especial, a ação de íons de cobre e zinco que podem, inclusive, atuarem como agentes limitantes na dispersão dos caramujos.

FRANK (1963) procurando estudar a composição ideal para a água de criadouros artificiais, observou que concen

trações de carbonato de cálcio em torno de 18 ppm na água de aquários, desde que se mantivesse uma relação igual a 1,0 para as concentrações de sódio e cálcio, aceleravam a taxa de crescimento e baixavam a mortalidade de exemplares de *B. pfeifferi*.

HARRISON & col. (1966) verificaram que altas taxas de magnésio, presentes na água dos criadouros, podem atuar como fatores inibitórios da oviposição em *B. pfeifferi*, explicando a razão da escassez de planorbídeos em regiões onde as coleções de água doce possuem altas concentrações de magnésio.

BARBOSA (1961) afirma que os planorbídeos preferem habitats de pouca profundidade, com fraca correnteza. O movimento moderado das águas, ao promover melhor oxigenação, torna-se favorável à vida dos caramujos. Já a formação de ondas é prejudicial, assim como as correntezas fortes. JOBIN & IPPEN (1964) afirmam que correnteza com velocidade superior a 33 cm/seg é suficiente para arrastar exemplares de *B. glabrata*, não permitindo a colonização de planorbídeos.

4.2 Dinâmica das populações de planorbídeos

Diversos pesquisadores estudaram, em condições de campo, por períodos iguais ou superiores a um ano, as variações e flutuações na densidade populacional de planorbídeos (PARAENSE & SANTOS, 1953; REY & PESSOA, 1953; CRIDLAND, 1957 e 1958; ROWAN, 1959; PINOTTI & col., 1960; WEBBE, 1960, 1962 e 1965; BARBOSA, 1962; AMORIM & PESSOA, 1963a, 1963b; BERRIE,

1968 e 1970; JOBIN, 1970; STURROCK & STURROCK, 1971a; STURROCK, 1973a, 1973b).

WEBBE (1965) afirma que embora ocorram muitas diferenças entre as condições a que estão sujeitos os habitats de planorbídeos, nos trabalhos que abordaram a dinâmica de populações malacológicas, é possível relacionar as flutuações observadas na densidade e taxa de reprodução de caramujos ao clima da região e particularmente ao regime de chuvas.

STURROCK (1973b) endossa a opinião de WEBBE ao declarar que dentre os fatores climáticos que interferem na dinâmica populacional de caramujos, a quantidade de chuvas parece ser o principal. Segundo STURROCK as variações de temperatura devidas as estações do ano ou altitude, influenciam a taxa de crescimento da população, porém parecem possuir pequena importância, em condições naturais, excepto nos criadouros submetidos constantemente à luz solar. Outros fatores como quantidade de alimento disponível, competição com outras espécies e predação afetam as populações de caramujos porém, provavelmente, são de importância secundária, quando comparados ao efeito das chuvas.

Segundo BERRIE (1968, 1970) as chuvas geralmente representam um estímulo à reprodução e aumento da densidade de populações de caramujos, porém em alguns tipos de habitat, durante o período de intensa precipitação pluviométrica, verifica-se diminuição da quantidade de caramujos em virtude do aumento da correnteza e ocorrência de inundações. Hipótese semelhante já fora levantada por diversos autores (ROWAN, 1959; PINOTTI & col, 1960; WEBBE, 1960).

BARBOSA (1962), ao analisar a influência das

chuvas na dinâmica de populações de planorbídeos no Nordeste brasileiro, região onde são bem delimitadas duas estações no ano - uma seca e outra chuvosa - afirma que no início da estação úmida, a população de caramujos que era pequena, começa a aumentar, atingindo sua densidade máxima ao fim da estação das chuvas. Com o início da estação seca, aumenta muito a mortalidade dos caramujos em virtude da dessecação rápida a que são submetidos ou por se tornarem presas fáceis para predadores, após a baixa do nível das águas. Torna-se então mínima a densidade populacional. Com a chegada de um novo período de chuvas, a população começa novamente a aumentar, iniciando novo ciclo de crescimento. BARBOSA afirma que estas flutuações se verificam, na forma acima descrita, nos criadouros em que o volume de água diminui acentuadamente durante a época seca; nos criadouros permanentes, onde o nível da água varia pouco durante todo o ano, as flutuações na densidade populacional de planorbídeos são menos intensas, porém também existem, provavelmente em virtude de competição entre os habitantes dos criadouros.

Tais trabalhos, proporcionando melhor compreensão das variações e influências cíclicas a que estão submetidas as populações malacológicas, têm grande importância para uma abordagem mais racional da epidemiologia da esquistossomose mansoni, fornecendo dados preciosos para a avaliação da intensidade e incidência da transmissão da helmintose em zonas endêmicas e permitindo planejar, com maior eficácia, o combate à endemia.

4.3 Infecção de planorbídeos por *Schistosoma mansoni*

4.3.1 Penetração de miracídios de *S. mansoni* em planorbídeos

Nas últimas décadas, a maior parte dos autores que estudaram o problema do encontro entre miracídios de *S. mansoni* com seus hospedeiros invertebrados e o processo de penetração dos miracídios nos tecidos dos caramujos, se divide, de modo geral, em dois grupos que defendem posições relativamente antagônicas.

Um grupo de autores acredita que planorbídeos exerçam, provavelmente através de eliminação de substâncias ativas, uma atração sobre os miracídios de *S. mansoni*, facilitando o encontro necessário para a continuidade do ciclo biológico do trematódeo (BRUMPT, 1940; KLOETZEL, 1958, 1960; WRIGHT, 1959, 1966; ETGES & DECKER, 1963; MAC INNIS, 1965; CHERNIN, 1970). Estes pesquisadores não conseguiram, na realidade, demonstrar que o processo de atração dos miracídios é de natureza específica; entretanto, CHERNIN (1970) concluiu que *B. glabrata* emite substância termoestável, de natureza química relativamente simples, que atrai os miracídios para a proximidade dos caramujos.

Outro grupo de autores (ABDEL-MALEK, 1950; BARBOSA, 1959; SUDDS, 1960; BARBOSA & CARNEIRO, 1965) defende, por outro lado, a hipótese de que não existe atração à longa distância exercida por planorbídeos sobre miracídios de *S. manso*

ni e que o encontro entre estes se processaria em virtude da movimentação ao acaso dos miracídios. BARBOSA (1959) e BARBOSA & CARNEIRO (1965) reforçam esta hipótese ao demonstrarem que miracídios de *S. mansoni* penetram indiferentemente em planorbídeos suscetíveis à infecção e em outros caramujos totalmente resistentes como *Pomacea dolioides* e *Physa rivalis*, além de girinos de *Phylomedusa* sp.. Alegam estes autores que se existir algum tropismo que dirija o processo de encontro e penetração de miracídios em seus hospedeiros intermediários, este é completamente inespecífico, não servindo de caráter adaptativo para assegurar a continuidade do ciclo biológico de *S. mansoni* na natureza.

WRIGHT (1959, 1966), embora admita a atração de miracídios por intermédio de muco secretado por *B. glabrata*, afirma que o comportamento adotado pelos miracídios é tal que facilita o encontro com o micro-habitat de seu hospedeiro intermediário, logo após a eclosão do ovo de *S. mansoni*. Assim, os planorbídeos geralmente se encontram nas camadas superiores do criadouro em que vivem e os miracídios apresentam geotropismo negativo e fototropismo positivo, acumulando-se, no ecossistema a que ambos pertencem, no mesmo extrato ocupado por seus hospedeiros intermediários.

Em relação aos estímulos que atuam sobre a penetração dos miracídios em seus hospedeiros, pouco se sabe. Contudo, autores como BARBOSA & CARNEIRO (1965), WRIGHT (1966) e UPATHAM & STURROCK (1973) acreditam que tais estímulos, se existirem, são certamente inespecíficos em virtude da grande variedade de animais aquáticos em que já se observou a penetração.

BERRIE (1970) faz um relato das condições que influenciam a taxa de penetração (infecção) de planorbídeos por *S. mansoni*, destacando como principais fatores: a idade dos miracídios e caramujos, o número disponível de miracídios por caramujo, a dispersão dos caramujos e miracídios, a duração do período de contato entre miracídio e caramujo, a turbulência e o fluxo da água do criadouro. DE WITT (1955) e PURNELL (1966) afirmam que a facilidade com que miracídios de *S. mansoni* penetram nos tecidos moles de planorbídeos aumenta com a temperatura, em virtude da ativação dos movimentos dos miracídios, até um ponto de tolerância máxima acima do qual os caramujos morrem.

4.3.2 Reação dos planorbídeos à infecção por miracídios de *S. mansoni*

De acordo com WRIGHT (1966) o estágio realmente específico na infecção do hospedeiro intermediário por miracídios é o período imediato que se segue após a penetração das larvas de *S. mansoni* no caramujo. Se o hospedeiro em que os miracídios penetram não é suscetível à infecção, desenvolve-se rapidamente uma reação em torno do parasita que é delimitado e subsequentemente destruído por amebócitos.

PAN (1963, 1965) estudando a evolução de *S. mansoni* em *B. glabrata*, em condições experimentais, conclui que:

1. apenas pequena parcela dos miracídios que penetram no caramujo se transforma em esporocistos primários, localizando-se preferentemente na região do pé do cara

mujo.

2. os esporocistos secundários, formados a partir dos primários, migram atravessando o tecido conjuntivo frouxo até atingirem o hepatopâncreas onde, localizando-se no conjuntivo interlobular, a maior parte amadurece e produz cercárias.
3. ao abandonarem os esporocistos secundários as cercárias migram até a região da cabeça e pé do molusco, através da hemolinfa.

FRAGA DE AZEVEDO & PEQUITO (1964) comunicaram achados semelhantes aos de PAN, ao estudar a evolução de *S. mansoni* em *B. glabrata*. Para estes autores, a localização preferencial dos esporocistos secundários no hepatopâncreas e ovotestis, na totalidade dos caramujos estudados, 45 dias após o estabelecimento da infecção, se deve a tropismo de natureza química, cujo mecanismo, entretanto, não conseguiram explicar.

Analisando as alterações patológicas produzidas pelas fases larvais de *S. mansoni* em *B. glabrata*, PAN (1963, 1965) e FRAGA DE AZEVEDO & PEQUITO (1964) concluem que, mesmo quando se estabelece a infecção em virtude do caramujo ser suscetível ao trematódeo, ocorrem reações focais e generalizadas nos tecidos do caramujo, cuja finalidade é circunscrever o processo. Segundo PAN as cercárias mortas e aprisionadas no conectivo vascular são as responsáveis pelas alterações de maior gravidade que ocorrem nos caramujos, uma vez que provocam a produção de intensa reação proliferativa que, de modo geral, aparece 10 a 15 dias após o início da eliminação das cercárias pelo caramujo infectado.

STURROCK & STURROCK (1970) ao estudar, em laboratório, as relações que se estabelecem entre *B. glabrata* e as fases larvais de *S. mansoni* sugerem que esporocistos nos tecidos do caramujo podem interferir no desenvolvimento do trematódeo. Desta forma, explicam o fato de exemplares de *B. glabrata* expostos a infecção por quatro miracídios de *S. mansoni*, produzirem quantidade semelhante de cercárias a de outro lote de caramujos expostos a apenas um miracídio, enquanto moluscos infectados com oito miracídios eliminaram maior número de cercárias, sem contudo obedecerem à proporção esperada em virtude da quantidade de miracídios infectantes.

Diversos autores estudaram os efeitos sobre planorbídeos da infecção por *S. mansoni*, preocupando-se com as alterações no crescimento, fecundidade, evolução e mortalidade dos caramujos (OLIVIER & col, 1954; COELHO, 1954; ETGES, 1963; PAN, 1963 e 1965; FRAGA DE AZEVEDO & PEQUITO, 1964; PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, 1968; STURROCK & STURROCK, 1970 e 1971b). É ponto pacífico que a infecção por *S. mansoni* atua desfavoravelmente sobre os caramujos, diminuindo sua expectativa de vida, reduzindo drasticamente a oviposição e influenciando em sua evolução. Contudo, por vezes, observa-se cura espontânea em exemplares infectados (OLIVIER & col, 1954; COELHO, 1954) com recuperação do ritmo normal da oviposição.

STURROCK & STURROCK (1970 e 1971b) notaram que exemplares de *B. glabrata* infectados por *S. mansoni*, além de possuírem seu ritmo de crescimento modificado, apresentavam distorção evidente na abertura da concha. Caramujos sem infecção apresentam a abertura da concha defletida ventralmente e, às vezes, com leve deflexão dorsal. Nos caramujos infectados, no

final do período pré-patente, surge significativo aumento da deflexão dorsal na abertura da concha, aparentemente associado à liberação de cercárias pelo caramujo. A deflexão dorsal aumenta progressivamente durante o curso da infecção, tornando possível estimar, em caramujos capturados em ambiente natural, a época em que começou a produção de cercárias.

ETGES (1963) relatou diminuição da químio-sensibilidade em exemplares de *B. glabrata* infectados por *S. mansoni*, sem contudo desaparecer totalmente a resposta dos caramujos a estímulos químicos. Entretanto, através do estudo das respostas progressivas médias de grupos de caramujos, concluiu que a habilidade de exemplares infectados para se orientarem em direção a uma fonte de estímulos químicos, não difere estatisticamente da apresentada por caramujos não parasitados.

A infecção por *S. mansoni* provoca, ao lado dos efeitos já estudados, alterações na fisiologia e bioquímica de planorbídeos (CHENG & SNYDER, 1962; CHENG, 1963; CHERNIN, 1964; LEWERT & PARA, 1966; GILBERTSON & ETGES, 1967b; BECKER, 1968; LEE & CHENG, 1970, 1971 e 1972; CHENG & LEE, 1971; COLES, 1971).

No princípio da década de 60, CHENG & SNYDER (1962) e CHENG (1963) evidenciaram que a infecção de moluscos por larvas de trematódeos diminui consideravelmente o nível de carboidratos nos tecidos do hospedeiro. CHERNIN (1964), ao estudar a manutenção "in vitro" de larvas de *S. mansoni* em tecídos de *B. glabrata*, somente conseguiu obter cercárias a partir de tecidos de caramujos infectados, quando acrescentou glicose ao meio de cultura, demonstrando assim a importância de açúcares no desenvolvimento larvário de *S. mansoni*. LEWERT & PARA (1966) comprovaram a metabolização de carboidratos do hospedei

ro pelo parasita, ao mostrar que parte da glicose marcada com ^{14}C e armazenada no hepatopâncreas de *B. glabrata* se incorpora va ao organismo de cercárias, ligada a constituintes de natureza química diversa dos hidratos de carbono. Dois anos mais tarde, BECKER (1968) confirmou estes resultados ao demonstrar que esporocistos de *S. mansoni*, mantidos "in vitro", conseguem retirar e utilizar glicose do meio em que se encontram. CHENG & LEE (1971), estudando melhor a utilização de hidratos de carbono por larvas de *S. mansoni*, concluem que exemplares de *B. glabrata*, que albergam esporocistos do trematódeo, revelam significativa diminuição do nível de glicose na hemolinfa, a partir da terceira semana de infecção.

Recentemente, WIUM-ANDERSEN & SIMONSEN (1974), através de análise eletroforética, evidenciaram que no hepatopâncreas de *B. alexandrina* existe uma fosfoglicoseisomerase. Contudo, quando infectada com esporocistos secundários de *S. mansoni*, esta espécie de planorbídeo apresenta uma fosfoglicoseisomerase adicional, idêntica a encontrada em exemplares adultos do trematódeo, que seria secretada pelas fases larvais de *S. mansoni*, com a finalidade de transformar o glicogênio em moléculas menores e permitir sua absorção pelo parasita.

Além de alteração na taxa de hidratos de carbono, o parasitismo por *S. mansoni* altera a concentração de proteínas e hemoglobina na hemolinfa de planorbídeos. TARGET (1962b), DUSANIC & LEWERT (1963) e GILBERTSON & ETGES (1967b) notaram significativo decréscimo na concentração total de proteínas na hemolinfa de *B. glabrata* infectada por *S. mansoni*. LEE & CHENG (1970, 1971 e 1972) e COLES (1971) encontraram nível até três vezes inferior na taxa de hemoglobina em caramujos pa

rasitados, quando comparados com lotes não infectados. Julgam estes autores que a queda do nível de hemoglobina seja responsável pelo aumento da frequência cardíaca e do consumo de oxigênio pelos caramujos parasitados. COLES sugere que a redução na quantidade de hemoglobina da hemolinfa seja o reflexo da depleção nas reservas de ferro do caramujo, para síntese de citocromos nas cercárias ou consequência de lesões degenerativas no hepatopâncreas, órgão armazenador de ferro.

Outro aspecto interessante das relações hospedeiro-parasita que se estabelecem entre planorbídeos e fases larvais de *S. mansoni* é o estudo do desenvolvimento de imunidade em caramujos, consequente a infecções por trematódeos. No momento, analisar-se-á apenas o efeito da infecção por *S. mansoni*, abordando-se mais adiante a ação sobre planorbídeos da infecção prévia por outros trematódeos.

Existem muitas especulações sobre o desenvolvimento de imunidade em caramujos em virtude de infecções por trematódeos. O trabalho pioneiro de WINFIELD (1932) chamou a atenção dos pesquisadores sobre o assunto. BARBOSA & COELHO (1956), trabalhando experimentalmente com *B. glabrata*, foram incapazes de demonstrar proteção completa contra reinfecções em caramujos que apresentaram cura espontânea de infecção prévia por *S. mansoni*; contudo, os caramujos submetidos à reinfecção apresentaram reações teciduais, por acúmulo de amebócitos em torno dos miracídios, mais intensas do que as verificadas em grupo controle não infectado previamente.

BENEX & LAMY, em 1959, descobriram que extratos de tecidos de *Planorbis corneus* são capazes de imobilizar mira

cídios de *S. mansoni*, impedindo a infecção dos caramujos e sugerem que caramujos refratários à infecção provavelmente libertem substâncias semelhantes. Em 1961, TRIPP, injetando substâncias estranhas sob o manto de *B. glabrata*, verificou que os caramujos apresentavam aumento da atividade fagocitária, com afluxo de amebócitos circunscrevendo a partícula estranha. MICHELSON (1963 e 1964), retomando a mesma linha de trabalho adotada por BARBOSA & COELHO e BENEX & LAMY, demonstrou a presença, em extratos de *B. glabrata* infectada com *S. mansoni*, de substância capaz de imobilizar miracídios do trematódeo. Verificou, também, que esta substância que é termoestável, resiste a períodos curtos de congelação e pode ser estocada a 5°C, sem perda de atividade. MICHELSON conseguiu, por outro lado, determinar a especificidade desta substância, pois inoculando diversos tipos de compostos estranhos e agentes biológicos em exemplares de *B. glabrata*, somente obteve imobilização de miracidios com extratos de caramujos inoculados com *Daubaylia potoma*ca, um nematóide parasita de planorbídeos, e com ovos de *S. mansoni*. Em ambos os casos, a percentagem de imobilização foi inferior à obtida quando se utilizou extratos provenientes de caramujos parasitados por fases larvais de *S. mansoni*.

4.3.3 Suscetibilidade de planorbídeos à infecção por *S. mansoni*

A suscetibilidade de caramujos à infecção por *S. mansoni* é uma questão complexa, não dependendo apenas de características do caramujo. WRIGHT (1966) afirma que a suscetibilidade à infecção somente pode ser definida em relação à ce

pa do parasita em questão e seu estudo deve ser abordado em termos de compatibilidade entre populações de caramujos e parasitas. Portanto, além de existirem diferenças na suscetibilidade entre *S. mansoni* e as diversas espécies de planorbídeos que na natureza servem de hospedeiro intermediário ao trematódeo, é possível existirem, na mesma espécie, cepas de caramujos altamente suscetíveis a certas cepas do parasita, moderadamente suscetíveis a outras e totalmente resistentes a outras cepas do parasita.

De acordo com WRIGHT a avaliação do grau de compatibilidade entre caramujo e trematódeo é difícil, devendo-se considerar não apenas a percentagem de exemplares expostos à infecção que chegam a produzir cercárias, mas também o número que sobrevive ao período de incubação, a quantidade de cercárias eliminadas e a duração do período de incubação e de eliminação de cercárias.

NEWTON (1953 e 1954) e SUDDS (1960) notaram que a suscetibilidade de *B. glabrata* à infecção por *S. mansoni* é controlada geneticamente. RICHARDS (1973), ao estudar este fenômeno, encontrou quatro tipos diferentes de comportamento:

1. determinadas cepas do caramujo mostravam-se suscetíveis quando jovens e também após se tornarem adultos.
2. certas cepas eram refratárias à infecção em qualquer fase de seu desenvolvimento.
3. outras cepas apresentavam-se suscetíveis enquanto jovens e refratárias à infecção após adquirirem maturidade sexual.
4. finalmente, houve cepas de *B. glabrata* suscetíveis no

estádio juvenil e com suscetibilidade variável, com frequência impossível de determinar, ao se transformarem em adultos. Neste caso, o desenvolvimento do parasita mostrou-se retardado.

Cruzando as diversas cepas entre si, RICHARDS, conseguiu demonstrar que a resistência à infecção por *S. mansoni* em exemplares de *B. glabrata* adultos que, quando jovens mostravam-se suscetíveis ao trematódeo, é determinada por um único gen dominante que segue o tipo de herança mendeliana. Por outro lado, o mesmo autor (RICHARDS, 1970) já determinara, anteriormente, que em exemplares jovens de *B. glabrata* a suscetibilidade ao *S. mansoni* depende de um complexo de fatores genéticos.

Comentando a suscetibilidade apresentada por 23 cepas diferentes de *B. glabrata* à infecção por uma mesma cepa de *S. mansoni*, PARAENSE & CORRÊA (1963a) assinalam que entre os planorbídeos brasileiros podem ocorrer variações intra-específicas que dependem da frequência relativa dos genótipos resistentes e suscetíveis em cada cepa. Por outro lado, estes mesmos autores (PARAENSE & CORRÊA, 1963b) reconhecem que a suscetibilidade entre planorbídeos e *S. mansoni* não depende apenas de fatores ligados aos caramujos, interferindo, em determinadas ocasiões, além das variações de caráter genético já referidas, a presença ou ausência de adaptação fisiológica entre as cepas de molusco e trematódeo. Hipótese semelhante é levantada por MAGALHÃES & DIAS (1973) e confirmada por CHIEFFI (1975).

Entre os planorbídeos do gênero *Biomphalaria* existentes no Brasil, apenas três espécies já foram encontradas naturalmente infectadas por *S. mansoni*; *B. glabrata*, *B. straminea*

e *B. tenagophila*. Em condições experimentais, outras duas espécies conseguiram ser infectadas: *B. amazonica* e *B. peregrina* (BARBOSA, 1960; CORRÊA & PARAENSE, 1971; PARAENSE & CORRÊA, 1973).

Das três espécies com maior importância epidemiológica, a *B. glabrata*, é certamente a que se comporta como hospedeiro intermediário mais adequado para *S. mansoni*, em virtude de sua maior suscetibilidade e melhor adaptação à infecção (BARBOSA & COELHO, 1954; BARBOSA & col, 1954; COELHO & BARBOSA, 1956; REY, 1956; BARBOSA, 1960; PARAENSE & CORRÊA, 1963a; STURROCK & STURROCK, 1970).

BARBOSA (1961) assinala, entretanto, que *B. straminea*, em determinadas regiões do nordeste brasileiro, ocorre com exclusividade e, embora apresente menor suscetibilidade à infecção por *S. mansoni* do que *B. glabrata*, consegue manter em níveis altos a endemia esquistossomótica. O mesmo pode ser afirmado com relação a *B. tenagophila* que, ocorrendo como única espécie de planorbídeo em certas regiões dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro, é responsável por importantes focos da endemia (RAMOS & col, 1961, 1967 e 1969).

B. tenagophila apresenta, entretanto, comportamento interessante face à infecção por *S. mansoni*, conforme a cepa considerada. Se as cepas existentes nos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro são suscetíveis à infecção pelas cepas locais de *S. mansoni* e, com menor intensidade, a outras cepas do parasita, as originárias do Estado do Paraná são, na natureza e em condições experimentais, resistentes à infecção, mesmo quando se aumenta consideravelmente a quantidade de miracídios a que cada caramujo é exposto (CHIEFFI, 1974c e 1975). No en

tanto, como a esquistossomose mansoní parece ter sido introduzida no Estado do Paraná mais recentemente do que em São Paulo e Rio de Janeiro (AMARAL, 1957), não se pode desprezar a hipótese de que ainda venha a se processar adaptação adequada entre *B. tenagophila* local e a cepa de *S. mansoní* que, na região, tem em *B. glabrata* seu hospedeiro intermediário.

4.4 Infecção de planorbídeos por outros trematódeos

Nos últimos anos, aumentou consideravelmente a importância do estudo das relações hospedeiro-parasita entre planorbídeos e trematódeos das famílias *Strigeidae*, *Cathaemsiidae*, *Echinostomidae* e *Paramphistomidae*.

O interesse neste tipo de pesquisa já fora despertado pela observação de WINFIELD (1932) que descrevera a existência de antagonismo entre fases diferentes do ciclo evolutivo de *Cotylurus flabelliformis* - um trematódeo da família *Strigeidae* - no interior do mesmo caramujo. No ciclo biológico deste helminto, após a eliminação de cercárias pelos caramujos infectados, estas penetram novamente no hospedeiro intermediário, onde permanecem encistados. WINFIELD notou que caramujos infectados com esporocistos de *C. flabelliformis* mostravam-se parcialmente resistentes à penetração e encistamento das cercárias.

Em 1961, CHOWANIEC estudou o processo de resistência comparável, em caramujos albergando fases larvais de *Fasciola hepatica* que somente em pequena percentagem conseguiam

ser reinfectedados com o mesmo parasita. Como já foi visto, BARBOSA & COELHO (1956) conseguiram superinfectar exemplares de *B. glabrata* com *S. mansoni*, porém observaram aumento da taxa de mortalidade nos miracídios responsáveis pela segunda invasão, o que sugere algum tipo de antagonismo entre as fases larvais do helminto.

LIE & col. (1965) e LIE (1966) descreveram antagonismo entre rêmias e esporocistos de diversas espécies de trematódeos desenvolvendo-se no interior do mesmo hospedeiro intermediário. O próprio LIE (1967) e LIE & col. (1968), estudando melhor a interação entre as fases larvais de trematódeos diferentes no mesmo caramujo, descreveram a existência de dois tipos de antagonismo:

1. antagonismo direto, exercido por rêmias da espécie dominante de trematódeo que atuam como predadores de rêmias, esporocistos e, mais raramente, cercárias de outras espécies de trematódeos. Rêmias de echinostomídeos, por exemplo, freqüentemente agem como predadores sobre larvas de outros trematódeos, se estes estiverem acessíveis no interior do mesmo caramujo.
2. antagonismo indireto, exercido por rêmias ou esporocistos. O mecanismo deste tipo de antagonismo é desconhecido, porém deve envolver competição por nutrientes, produção de substâncias inibidoras ou respostas de caráter celular e/ou humoral por intermédio do hospedeiro. Com freqüência se desenvolve entre duas espécies que infectem simultaneamente o mesmo caramujo.

Ambas as espécies de antagonismo são encontradas, em diferentes combinações de trematódeos parasitando o

mesmo caramujo, variando porém o grau de eficiência. Muitas vezes, contudo, a existência de antagonismo indireto é mascarada pela presença de intenso antagonismo direto.

LIE & col. (1968) mostraram também que quando se estabelece, em planorbídeos, infecção dupla por espécie de trematódeo cujas cercárias se desenvolvem a partir de esporocistos - caso do *S. mansoni* - e outra espécie que produz rêmias - por exemplo *Paraphostomum segregatum* - esta espécie, geralmente, será dominante sobre a primeira. Entretanto, a sequência das infecções e o intervalo entre elas decidirá a sorte da infecção dupla. Se os esporocistos primários de *S. mansoni*, ainda imaturos, são atacados por rêmias de *P. segregatum*, presentes no mesmo caramujo, não haverá produção de esporocistos secundários, não prosseguindo a infecção pelo primeiro trematódeo. Porém, se o ataque das rêmias de *P. segregatum* se produz quando os esporocistos de *S. mansoni* estão maduros, muitos esporocistos secundários poderão escapar e completar seu desenvolvimento. Por outro lado, se os caramujos já estão eliminando cercárias de *S. mansoni* quando se produz a exposição aos mirácidos de *P. segregatum*, geralmente ocorre considerável diminuição na quantidade de cercárias eliminadas, esgotando-se a infecção pelo primeiro parasita (LIE, 1967).

Recentemente BASCH & col. (1970) notaram processo semelhante de antagonismo entre *Ribeiroia marini* - trematódeo da família *Cathaemasiidae* - que produz rêmias em determinada fase de seu ciclo intramolusco e esporocisto de *S. mansoni*.

Baseados nas observações acima comentadas LIE & col. (1968) sugerem que, em determinadas circunstâncias e sob rigoroso controle, poder-se-ia utilizar a interação antagônica entre fases larvais de *S. mansoni* e outros trematódeos, como

método biológico de combate à esquistossomose.

4.5 Competidores biológicos e predadores dos planorbídeos

Existem na literatura numerosas referências a espécies animais que podem atuar como competidores ou predadores de moluscos planorbídeos.

CHERNIN & col. (1956) descreveram a ação competitiva exercida pelo caramujo *Marisa cornuarietis* sobre populações de planorbídeos e, no mesmo ano, OLIVER-GONZALEZ & col. (1956) relataram resultados promissores no controle de esquistossomose, utilizando exemplares de *Marisa cornuarietis* em experiências de campo. JOBIN (1970) afirma que *M. cornuarietis* possui taxa de sobrevivência mais elevada que a de planorbídeos e coloniza em habitats semelhantes aos dos hospedeiros intermediários de *S. mansoni*; por outro lado, exerce sobre estes intensa competição por alimento e eventualmente atua como predador sobre desovas e exemplares jovens de planorbídeos. Com base nestes fatos, JOBIN & col. (1973), repetindo o trabalho pioneiro de OLIVER-GONZALEZ & col, obtêm relativo sucesso no controle de populações de planorbídeos, em criadouros naturais de Porto Rico.

PAULINIY & PAULINI (1971) estudaram a interação entre exemplares de *B. glabrata* e *Pomacea* sp. (ampularídeo muito comum em nossas coleções de água doce) e concluíram que *Pomacea* sp. atua como predador de exemplares recém-eclodidos do planorbídeo, além de eventualmente ingerir desovas ao se ali

mentar dos vegetais onde comumente *B. glabrata* ovipõe. ANDRADE (1971) confirma a opinião de PAULINIY & PAULINI e descreve, ao mesmo tempo, a ação predatória de um protozoário - *Coleps hirtus* - e de um crustáceo do gênero *Cypretta* sobre exemplares jovens de planorbídeos. Em 1972, SOHN & KORNICKER apontam outro crustáceo, pertencente ao gênero *Ostracoda*, como agente predador de *B. glabrata*.

Com relação a insetos, MARIA & col. (1967) descreveram a ação predatória de larvas aquáticas de um coleóptero, *Luciola cruciata* sobre exemplares recém-eclodidos de *B. glabrata*, causando-lhes alta taxa de mortalidade. MORETTI, CHIEFFI & GOMES (1973) notaram, por sua vez, em tanques de criação de caramujos, a ação predatória de um tenebrionídeo do gênero *Tenebrio* que, penetrando através da abertura da concha de exemplares de *B. glabrata*, causava a morte de caramujos jovens e adultos.

No tocante ao papel de peixes como competidores e agentes predadores de caramujos, existem na literatura registros de várias espécies, tanto em condições de laboratório como naturais. Em 1969, ANDRADE & ANTUNES relataram o resultado de experimentos conduzidos em laboratório, utilizando *Tilapia melanopleura* e conseguindo resultados satisfatórios na redução de uma população de *B. glabrata*. GOUVEA & MOTTA (1971) e MOTTA & GOUVEA (1971) descreveram a capacidade malacófaga de outros peixes: *Macropodus opercularis* e *Astronotus ocellatus ocellatus*. Este último, oriundo das bacias dos rios Amazonas e Paraguai, adaptou-se bem ao nordeste brasileiro e utilizado em experiência piloto, em lagoa do Estado da Bahia, reduziu a número insignificante a população de *B. glabrata*, anteriormente elevada neste criadouro.

HOPKINS (1973) relatou a atividade predatória, sobre caramujos, de outro vertebrado aquático, a tartaruga *Ma*layemys subtrijuga que, em condições naturais, se alimenta quase que exclusivamente de moluscos.

É interessante ressaltar ainda a atividade parasitária de oligoquetas do gênero *Chaetogaster*, que além de atuarem como barreira biológica, dificultando a penetração de miracídios em planorbídeos, parecem encurtar a vida média dos caramujos (ANDRADE & CAMPOS, 1969).

5. CONCLUSÕES

1. Os hospedeiros intermediários do *S. mansoni* são moluscos pertencentes à família *Planorbidae*, sub-família *Planorbinae* e, em virtude de resolução da Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica, estão agrupados, desde 1965, no gênero *Biomphalaria* (PRESTON, 1910). No Brasil este gênero está representado por oito espécies, três das quais têm importância como hospedeiros intermediários de *S. mansoni*: *B. glabrata*, *B. tenagophila* e *B. straminea*. Outras duas espécies: *B. peregrina* e *B. amazonica*, podem ser consideradas hospedeiros potenciais do trematódeo, em virtude de se infectarem em condições de laboratório. A sistemática de planorbídeos, contudo, não é assunto totalmente resolvido. É possível que estudos sobre a bioquímica e genética dos caramujos venham a introduzir modificações na classificação atualmente aceita.
2. A maioria dos autores considera que as espécies do gênero *Biomphalaria*, existentes atualmente nos continentes americano e africano, descendem de ancestral comum, tendo evoluído de forma paralela, após a separação dos continentes.
3. Os planorbídeos apresentam-se em seus criadouros naturais em constante movimento, geralmente acompanhando o sentido de fluxo da correnteza. Entretanto, alguns autores conseguiram encontrar exemplares de *B. glabra*

ta migrando em sentido contra a corrente. São encontrados geralmente em águas rasas, raramente excedendo a dois metros de profundidade.

4. Em seu habitat natural os planorbídeos se alimentam de resíduos vegetais mortos, algas unicelulares e protozoários de vida livre. Em condições experimentais, diversos autores concluíram que dietas com elevado teor de proteínas aumentam as taxas de crescimento e fertilidade dos planorbídeos.
5. São muito escassos os dados disponíveis sobre bioquímica e metabolismo de planorbídeos, sendo necessários estudos mais aprofundados sobre a questão.
6. Entre os elementos que fazem parte da composição elementar de planorbídeos, merecem destaque o cálcio e o ferro. O cálcio, componente fundamental da concha, é retirado do meio ambiente e armazenado no hepatopâncreas; sua absorção depende da concentração de íons Ca^{++} do meio. O ferro é captado pelo hepatopâncreas e excretado juntamente com os ovos de planorbídeos. Agentes quelantes de Fe^{++} , interferindo no metabolismo do metal no organismo de planorbídeos, determinam diminuição na oviposição e conduzem à eliminação de maior quantidade de ovos inviáveis. No hepatopâncreas também se processa o armazenamento de outros elementos essenciais ao metabolismo de planorbídeos: fósforo, iodo, cobre, zinco e cádmio.

7. Já foram identificados 17 amino-ácidos livres na hemolinfa de planorbídeos. O estudo de amino-ácidos livres na hemolinfa de planorbídeos ganhou grande importância após a descoberta de que ocorre diminuição no teor de determinados amino-ácidos, em consequência da infecção dos caramujos por miracídios de *S. manson*i.
8. Os planorbídeos são moluscos hermafroditas, porém somente apresentam auto-fecundação quando mantidos isolados; em presença de outros indivíduos da mesma espécie, reproduzem-se através de fecundação cruzada. A possibilidade de ocorrência de auto-fecundação, contudo, explica a formação de uma população a partir de um único indivíduo e tem grande importância no controle de populações malacológicas.
9. As desovas de planorbídeos contêm um número variável de ovos, atingindo em média entre 19 e 42 ovos, por câpsula ovígera. O número de ovos varia, contudo, conforme a idade do caramujo.
O início da oviposição marca o advento da maturidade sexual nos planorbídeos. Segundo diversos autores que estudaram o fenômeno, o período em que se inicia a oviposição é variável e depende das condições a que os caramujos estão submetidos.
10. A taxa de reprodução de planorbídeos é influenciada por diversos fatores: temperatura, volume, composição química e propriedades de água dos criadouros e parasitismo por larvas de trematódeos.

A temperatura ótima para se verificar a oviposição em planorbídeos está compreendida entre 25 e 30°C; a oviposição é inibida com temperaturas superiores a 30°C e inferiores a 15°C. Por outro lado, verifica-se acentuação do decréscimo na quantidade de ovos produzidos por caramujo quando diminui o volume de água do criadouro.

11. A duração do período embrionário de ovos de planorbídeos é variável, sofrendo influência marcante da temperatura ambiente.
 12. A maioria dos autores considera que o crescimento de planorbídeos é um processo contínuo, não existindo tamanho limite. Quanto ao ritmo de crescimento, existem variações durante as diversas fases de vida dos caramujos: lento na primeira semana após a eclosão, rápido a seguir para, atingida a maturidade sexual, se tornar novamente lento.
 13. Em condições de laboratório, o período máximo de sobrevivência de planorbídeos é de aproximadamente 600 dias; na natureza, não se conhece bem a duração de vida de planorbídeos, contudo, estima-se que seja bem inferior ao período verificado em laboratório.
 14. Inúmeros fatores influenciam o crescimento e desenvolvimento de planorbídeos: alimentação, parasitismo por larvas de trematódeos, temperatura ambiente e volume de água disponível por caramujo.
- A temperatura ótima para o crescimento de caramujos es

tã em torno de 25°C; temperaturas inferiores a 20°C e superiores a 35°C inibem o crescimento.

A superpopulação do criadouro exerce efeito inibitório sobre a taxa de crescimento de planorbídeos. Tal efeito, contudo, não é tão acentuado como o exercido sobre a fecundidade dos caramujos. Diversos autores admitem que a inibição do crescimento e reprodução verificada em planorbídeos, cujos criadouros estão submetidos a condições de superpopulação, seja consequência de alguma substância, produzida e liberada pelos caramujos, que se acumula na água dos criadouros.

15. Certas cepas de caramujos são capazes de sobreviver longo tempo em condições de anidrobiose. Este fenômeno é mais acentuado entre os caramujos provenientes de criadouros submetidos periodicamente a fortes estiagens e parece se tratar de caráter transmitido geneticamente, através de herança multifatorial.

Os planorbídeos jovens são mais resistentes à dessecação do que exemplares adultos, o mesmo ocorrendo com os caramujos livres de infecção por larvas de trematódeos.

Os caramujos infectados por *S. mansoni* que são submetidos à anidrobiose e conseguem sobreviver, tendem a curar-se espontaneamente da infecção. Contudo, se os planorbídeos são submetidos à dessecação enquanto a infecção por *S. mansoni* encontra-se em fase inicial, os esporocistos do trematódeo interrompem seu desenvolvimento no interior do caramujo, para retomá-lo assim que se restabelecerem as condições normais do criadouro.

16. Na natureza, os planorbídeos são geralmente encontrados em coleções de água com pequena profundidade, correnteza fraca e pH variável entre 5,5 e 9,0. Contudo, apresentam alta valência ecológica, adaptando-se a numerosas coleções de água doce. A presença de planorbídeos já foi assinalada em: córregos, valas de irrigação e drenagem, brejos e alagadiços, poços, açudes e represas, etc.. São, no entanto, muito sensíveis a certas substâncias quando dissolvidas na água dos criadouros: cloreto de sódio e magnésio em altas concentrações.
17. Entre os fatores que interferem na dinâmica de populações de planorbídeos, o mais importante é o regime pluviométrico a que está submetido o criadouro. A temperatura ambiente, a quantidade de alimento disponível, a ocorrência de competição com outras espécies e a presença de predadores, também afetam as populações de planorbídeos, porém são fatores de importância secundária quando comparados ao efeito das chuvas.
18. O mecanismo pelo qual se processa o encontro entre os miracídios de *S. mansoni* e os planorbídeos que atuam como hospedeiros intermediários do helminto, é matéria de controvérsia entre os pesquisadores que estudaram a questão. Existem autores que admitem a eliminação, pelos caramujos, de substâncias que exercem atração sobre os miracídios de *S. mansoni*, enquanto outros acreditam que o encontro entre os miracídios e seus hospedeiros se realiza ao acaso.

19. Apenas uma parcela dos miracídios de *S. mansoni* que conseguem penetrar em espécies de planorbídeos suscetíveis à infecção, se transformam em esporocistos e posteriormente em cercárias, no hepatopâncreas e ovotestis dos caramujos.
20. A infecção por *S. mansoni* provoca alterações biológicas, fisiológicas e bioquímicas em planorbídeos. Verificam-se assim, drástica redução da oviposição, diminuição do período normal de vida, modificações na evolução dos caramujos que podem apresentar deformações na abertura das conchas, alterações nas taxas de hidratos de carbono e proteínas de hemolinfa e tecidos dos caramujos infectados.
21. Ainda é controvertida a questão do desenvolvimento de imunidade em planorbídeos como consequência de infecções prévias por *S. mansoni*. Contudo, admite-se que exposições prévias a algumas espécies de trematódeos das famílias *Strigeidae*, *Cathaemasiidae*, *Echinostomidae* e *Paramphistomidae*, possam determinar o aparecimento de antagonismo entre esporocistos e/ou rédias destes trematódeos e esporocistos de *S. mansoni*, caso ocorram infecções simultâneas no mesmo caramujo.
22. A suscetibilidade de planorbídeos à infecção por *S. mansoni* depende de características intrínsecas dos caramujos que são de caráter genético; entretanto, parece também depender de fatores ligados ao trematódeo. Além de existirem graus de suscetibilidade entre *S. mansoni* e

as diversas espécies de planorbídeos, estas, apresentam diferenças intra-específicas na facilidade com que se infectam pelo trematódeo.

23. Das três espécies de planorbídeos brasileiros que possuem maior importância na transmissão da esquistossomose mansoni, *B. glabrata* é a que se constitui em hospedeiro intermediário mais apropriado para o trematódeo, por sua maior suscetibilidade e melhor adaptação à infecção. Contudo, *B. straminea* e *B. tenagophila*, ocorrendo com exclusividade em determinadas regiões, conseguem manter em níveis altos a endemia.
24. Numerosas espécies de animais podem atuar como competidores e predadores de moluscos planorbídeos na natureza. Encontram-se, na literatura, registros de ação competitiva ou predatória sobre planorbídeos exercidos por: outras espécies de moluscos, crustáceos, insetos, oligoquetas, protozoários e vertebrados como peixes e tartarugas. Algumas destas espécies já foram utilizadas, em experiências piloto, com relativo sucesso, no controle de populações de planorbídeos.

R E S U M O

Realizou-se revisão da literatura, publicada nos últimos vinte anos, sobre os principais aspectos da biologia e ecologia dos moluscos hospedeiros intermediários de *S. mansoni*, especialmente quando relacionados com a transmissão do parasita.

No tocante à biologia dos planorbídeos, abordam-se aspectos relacionados com a sistemática e origem dos planorbídeos americanos, além de dados relativos aos hábitos, nutrição, bioquímica, reprodução, evolução, crescimento e resistência à anidrobiose apresentados por planorbídeos.

Quanto aos aspectos ecológicos, reviu-se a literatura existente a respeito do habitat, dinâmica de populações de caramujos, aspectos ligados à infecção de planorbídeos por *S. mansoni* e outros trematódeos e sobre competidores e predadores naturais de planorbídeos.

S U M M A R Y

The literature concerning principal aspects of biology and ecology of the snail hosts of *S. mansoni*, published in the last twenty years, was reviewed.

The following aspects were studied: taxonomy and origin of american planorbides; habits, feeding, metabolism, reproduction, evolution, growth and resistance to desiccation presented by snails; habitat and population dynamics of snails; snail infection with *S. mansoni* and other trematodes and the effect of natural competitors and predators about planorbides.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDEL-MALEK, E.T. - Suscetibility of the snail *Biomphalaria boissyi* to infection with certain strains of *Schistosoma mansoni*. *Amer.J.trop. Med.* 30:887-94, 1950.
- ABDEL-MALEK, E.T. - Factors conditioning the habitat of the family *Planorbidae*. *Bull Wld Hlth Org.* 18:785-818, 1958.
- AGUIRRE, G.H.; SANDIA, O.G.; OLIVEIRA, P.A.; TAVARES, M.D. & VALENTE FILHO, P. - Controle experimental da esquistossomose mansoni pela terapêutica. *Rev.bras.Malar.* 24:65-93, 1972.
- AMARAL, A.D.F. - A esquistossomose mansônica no sul do Brasil. *Rev.Med. Cir. São Paulo* 17:41-53, 1957.
- AMORIM, J.P. & PESSOA, S.B. - Observações sobre a ecologia do *Australorbis glabratus* em focos fechados (poços) em Maceió (Estado de Alagoas, Brasil). 1. Flutuações da densidade dos caramujos e índice de infestação pelo *Schistosoma mansoni*. *Arq.Hig.Saúde Públ.* 28:73-9, 1963a.
- AMORIM, J.P. & PESSOA, S.B. - Observações sobre a ecologia do *Australorbis glabratus* em focos fechados (poços) em Maceió (Estado de Alagoas, Brasil). 2. Variações no diâmetro dos caramujos. *Arq.Hig. Saúde Públ.* 28:135-40, 1963b.
- ANDRADE, R.M. - Notes on laboratory and field observations regarding planorbides' competitors and predators: protozoans, crustaceans and mollusks. *Rev.bras.Malar.* 23:193-4, 1971.
- ANDRADE, R.M. & ANTUNES, C.M.F. - Combate biológico. *Tilapia melanopleura*, Dumeril versus *Biomphalaria glabrata*, em condições de laboratório. *Rev.bras.Malar.* 23:195-9, 1971.
- ANDRADE, R.M. & CAMPOS, L.G.R. - Infestação natural de *Biomphalaria straminea* por oligoquetas do gênero *Chaetogaster*. *Rev.bras.Malar.* 21 : 27-36, 1969.

- ANDRADE. R.M. & PAULINI, E. - Nota sobre a composição elementar de *Australorbis glabratus* (SAY, 1818), coletados em Belo Horizonte e Neves, Estado de Minas Gerais, Brasil. *Rev.bras.Malar.* 9:559-63, 1957.
- ANDRADE. R.M.; SANTOS, I.N. & OLIVEIRA, R. - Contribuição para o conhecimento dos criadouros de planorbídeos, na área do Distrito Federal. 1. Variações dos diferentes fatores químicos de suas águas. (Trabalho apresentado no XII Congresso Brasileiro de Higiene, Belém, 1955.)
- AYAD, N. - The role of molluscicides in combating bilharziasis. In: WOLSTENHOLME, G.E.W. & O'CONNOR, M., eds. - *Bilharziasis*. Ciba Foundation Symposium, London, Churchill Ltda., 1962 p. 339-53.
- BACILA, M. - Aspectos comparativos da bioquímica de moluscos. In: SIMPÓSIO SOBRE BIOQUÍMICA DE PLANORBÍDEOS, Curitiba, 1961. Curitiba, 1961 p. 91-104.
- BARBOSA, F.S. - Alguns aspectos das relações hospedeiro-parasita entre as fases larvárias do trematódeo *Schistosoma mansoni* e o molusco *Australorbis glabratus*. Recife, 1959 (Tese - Fac.Med.Univ.Recife).
- BARBOSA, F.S. - Proven and potencial vectors of the trematode *Schistosoma mansoni* in South America. *Rev.bras.Biol.* 20:183-90, 1960.
- BARBOSA, F.S. - História natural dos planorbídeos transmissores de *Schistosoma mansoni* no nordeste do Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE BIOQUÍMICA DE PLANORBÍDEOS, Curitiba, 1961. Curitiba, 1961 p.11-28.
- BARBOSA, F.S. - Aspects of the ecology of the intermediate hosts of *Schistosoma mansoni* interfering with the transmission of bilharziasis in North-Eastern Brazil. In: WOLSTENHOLME, G.E.W. & O'CONNOR, M., eds. *Bilharziasis*. Ciba Foundation Symposium, London, Churchill Ltda., 1962 p.23-35.
- BARBOSA, F.S. - The renal ridge, a disputed feature of the anatomy of the planorbid snail *Australorbis tenagophilus*. *Rev.Inst.Med. trop. São Paulo* 6:64-70, 1964.
- BARBOSA, F.S. - Possible competitive displacement and evidence of hybridization between two brazilian species of planorbid snails. *Malacologia* 14: 401-8, 1973.

- BARBOSA, F.S. & BARBOSA, I. - Dormancy during the larval stages of the trematode *Schistosoma mansoni* in snails estivating on the soil of dry natural habitats. *Ecology* 39:763-4, 1958.
- BARBOSA, F.S. & BARBOSA, I. - Observations on the ability of the snail *Australorbis nigricans* to survive out of the water in the laboratory. *J.Parasit.* 45:627-30, 1959.
- BARBOSA, F.S. & BARRETO, A.C. - Differences in susceptibility of Brazilian strains of *Australorbis glabratus* to *Schistosoma mansoni*. *Expl Parasit.* 9:137-40, 1960.
- BARBOSA, F.S. & CARNEIRO, E. - Penetration of *Schistosoma mansoni* miracidia in abnormal hosts. *Rev.Inst.Med.trop. São Paulo* 7: 99-102, 1965.
- BARBOSA, F.S.; CARNEIRO, E. & BARBOSA, I. - On the anatomy of *Tropicorbis chilensis* (Anton) and its relationships to the Brazilian *Planorbidae* (Mollusca, Pulmonata). *Publ.Avulsas Inst.Aggeu Magalhães* 5:53-60, 1956.
- BARBOSA, F.S. & COELHO, M.V. - Ação da dessecação sobre as fases larvárias intra-caramujo de *Schistosoma mansoni*, *Australorbis glabratus*. *Publ.Avulsas Inst.Aggeu Magalhães* 2:159-62, 1953.
- BARBOSA, F.S. & COELHO, M.V. - Qualidades de vetor dos hospedeiros de *Schistosoma mansoni* no Nordeste do Brasil. I. Suscetibilidade de *Australorbis glabratus* e *Tropicorbis centimétralis* à infecção por *Schistosoma mansoni*. *Publ.Avulsas Inst.Aggeu Magalhães* 3:55-62, 1954.
- BARBOSA, F.S. & COELHO, M.V. - Comportamento das formas larvárias de *Schistosoma mansoni* em *Australorbis glabratus* (Mollusca, Planorbidae), sujeitos à estivação. *Publ.Avulsas Inst.Aggeu Magalhães* 4: 51-60, 1955.
- BARBOSA, F.S. & COELHO, M.V. - Pesquisa de imunidade adquirida homogênea em *Australorbis glabratus*, nas infecções por *Schistosoma mansoni*. *Rev.bras.Malar.* 8:49-56, 1956.
- BARBOSA, F.S.; COELHO, M.V. & CARNEIRO, E. - Cross-breeding of *Australorbis glabratus* and *Biomphalaria boissyi*. *Trans.roy.Soc.trop.Med.*

Hyg. 50:296-7, 1956.

BARBOSA, F.S.; COELHO, M.V. & DOBBIN, J.E., Jr. - Qualidades de vetor dos hospedeiros de *Schistosoma mansoni* no Nordeste do Brasil. 2. Duração da infestação e eliminação de cercárias em *Australorbis glabratus*. Publ.Avulsas Inst.Aggeu Magalhães 3:79-92, 1954.

BARBOSA, F.S. & OLIVIER, L. - Studies on the snail vectors of bilharzias *mansoni* in North-Eastern Brazil. Bull.Wld Hlth Org. 18: 895-908, 1958.

BARBOSA, F.S. & SILVA, G.M. - Curvas de crescimento de *Australorbis glabratus* e sua aplicação à epidemiologia e profilaxia da esquistossomose. Publ.Avulsas Inst.Aggeu Magalhães 1:35-42, 1951.

BARLOW, C.H. - The effect of "winter rotation" of water upon snails involved in the spread of schistosomiasis in Egypt, 1930-31 and 1931-32. Amer.J.Hyg. 17:724-42, 1933.

BARRETO, A.C. - Dessecação natural e experimental de *Australorbis glabratus* (Mollusca, Planorbidae) da cidade de Salvador, Bahia. Bol. Fund.Gonçalo Muniz 13:1-24, 1958.

BARRETO, A.C. & PRATA, A. - Aplicação em massa de molusquicida pela população local em uma área endêmica de esquistossomose. Gaz.méd. Bahia 69:20-4, 1969.

BARRETO, A.C. & PRATA, A. - Dois anos de controle em uma área endêmica de esquistossomose. Gaz.méd.Bahia 71:95-102, 1971.

BASCH, P.F.; LIE, K.J. & HEYNEMAN, D. - Experimental double and triple infections of snails with larval trematodes. S.E. asian J. trop.Med.Publ.Hlth 1:129-37, 1970.

BECKER, W. - Studies on the migrating daughter sporocysts of *Schistosoma mansoni*. 1. Aspects of their carbohydrate metabolism. Parasitenk 30:233-51, 1968.

BENEX, J. & LAMY, L. - Immobilization des miracidiums de *Schistosoma mansoni* par des extraits de planorbes. Bull.Soc.Path.exot. 52: 188-93, 1959.

- BERRIE, A.D. - Prolonged inhibition of growth in a natural population of the freshwater snail *Biomphalaria sudanica tanganyicensis* (Smith) in Uganda. *Ann.trop.Med.Parasit.* 62:45-51, 1968.
- BERRIE, A.D. - Snail problems in African schistosomiasis. *Adv.Parasit.* 8:43-96, 1970.
- BERRIE, A.D. & VISSER, S.A. - Investigations of a growth-inhibiting substance affecting a natural population of freshwater snails. *Physiol.Zool.* 36:167-73, 1963.
- BOOBJERG, R.V. - Feeding and dispersal in the snail *Stagnicola reflexa*. *Malacologia* 2:199-207, 1965.
- BRANCO, C.L. & TORRES, I.N. - Determination of some water-soluble vitamin levels in *Planorbidae*. *Expl Parasit.* 19:300-3, 1966.
- BRENES, E.; RADKE, M.G. & RITCHIE, L.S. - Effects of crowding in *Australorbis glabratus* (Say) as observed under laboratory conditions. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 7:242, 1958.
- BRUMPT, E. - Confirmation des observations de A. Lutz sur les lésions de *Planorbis glabratus* (= *P. guadalupensis*) déterminées par l'évolution des miracidies de *Schistosoma mansoni*. *Compt.rend.Soc.biol.* 133:625-8, 1940.
- BRUMPT, E. - Observations biologiques diverses concernant *Planorbis* (A.) *glabratus* hôte intermédiaire de *Schistosoma mansoni*. *Ann. Parasit.* 18:9-45, 1941.
- BURCH, J.B. - Chromosome number of schistosome vector snails. *Z.tropenmed.Parasit.* 11:449-52, 1967a.
- BURCH, J.B. - Chromosome of intermediate hosts of human bilharziasis. *Malacologia* 5:127-35, 1967b.
- CHENG, T.C. - Biochemical requirements of larval trematodes. *Ann.N.Y. Acad.Sci.* 113:289-321, 1963.
- CHENG, T.C. & LEE, F.O. - Glucose levels in the mollusk *Biomphalaria glabrata* infected with *Schistosoma mansoni*. *J.Invert.Path.* 18:395-9, 1971.

- CHENG, T.C. & SNYDER, R.W., Jr. - Studies on the host-parasite relationships between larval trematodes and their hosts. 1. A review. 2. The utilization of the host's glycogen by the intramolluscan larvae of *Glypthelmins pennsylvanensis* Cheng, and associated phenomena. *Trans.amer.Micros.Soc.* 81:209-28, 1962.
- CHERNIN, E. - Maintenance in vitro of larval *Schistosoma mansoni* in tissue from the snail *Australorbis glabratus*. *J.Parasit.* 50:531-45, 1964.
- CHERNIN, E. - Behavioral responses of miracidia of *Schistosoma mansoni* and other trematodes to substances emitted by snails. *J.Parasit.* 56: 287-96, 1970.
- CHERNIN, E. & MICHELSON, E.H. - Studies on the biological control of schistosome-bearing snails. III. The effect of population density on growth and fecundity in *Australorbis glabratus*. *Amer.J.Hyg.* 65: 57-70, 1957a.
- CHERNIN, E. & MICHELSON, E.H. - Studies on the biological control of schistosome-bearing snails. IV. Further observations on the effects of crowding on growth and fecundity in *Australorbis glabratus*. *Amer. J.Hyg.* 65:71-80, 1957b.
- CHERNIN, E.; MICHELSON, E.H. & AUGUSTINE, D.L. - The control of *Australorbis glabratus* population by the snail *Marisa cornuarietis*, under laboratory conditions. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 5:297-307, 1956.
- CHERNIN, E. & SCHORK, A.R. - Growth in axenic culture of the snail *Australorbis glabratus*. *Amer.J.Hyg.* 69:144-60, 1959.
- CHIEFFI, P.P. - Influência do tipo de dieta no crescimento e oviposição de exemplares adultos de *Biomphalaria glabrata*. In: JORNADA CIENTÍFICA DA FACULDADE DE CIÊNCIAS MÉDICAS E BIOLÓGICAS DE BOTUCATU. 4ª, Botucatu, 1974. *Anais.* Botucatu, 1974a p. 52.
- CHIEFFI, P.P. - Influência do tipo de dieta no crescimento e maturação sexual de exemplares recém-eclodidos de *Biomphalaria glabrata*. In: JORNADA CIENTÍFICA DA FACULDADE DE CIÊNCIAS MÉDICAS E BIOLÓGICAS DE BOTUCATU, 4ª, Botucatu, 1974. *Anais.* Botucatu, 1974b p. 53.

- CHIEFFI, P.P. - Resistência de cepa de *Biomphalaria tenagophila* de Londrina à infecção por *Schistosoma mansoni*. In: JORNADA CIENTÍFICA DA FACULDADE DE CIÊNCIAS MÉDICAS E BIOLÓGICAS DE BOTUCATU, 4ª, Botucatu, 1974. Anais. Botucatu, 1974c p. 52.
- CHIEFFI, P.P. - Suscetibilidade à infecção por *Schistosoma mansoni* de cepas de *Biomphalaria tenagophila* originárias dos Estados de São Paulo e Paraná. *Rev.Inst.Med.trop.São Paulo* 17:1975 (no prelo).
- CHOWANIEC, W. - Influence of environment on the development of liver fluke and the problem of superinvasion and reinvasion in the intermediate host. *Acta parasit.polon.* 9:463-79, 1961.
- COELHO, M.V. - Ação das formas larvárias de *Schistosoma mansoni* sobre a reprodução de *Australorbis glabratus*. *Publ. Avulsas Inst.Aggeu Magalhães* 3:39-54, 1954.
- COELHO, M.V. & BARBOSA, F.S. - Qualidades de vetor dos hospedeiros de *Schistosoma mansoni* no Nordeste do Brasil. 3. Duração da infestação e eliminação de cercárias em *Tropicorbis centimetralis*. *Publ. Avulsas Inst.Aggeu Magalhães* 5:21-9, 1956.
- COLES, G.C. - Haemoglobin changes in infected *Biomphalaria glabrata*. *Trans.roy.Soc.trop.Med.Hyg.* 65:686-7, 1971.
- COLES, G.C. - The effect of diet and crowding on the shedding of *Schistosoma mansoni* cercariae by *Biomphalaria glabrata*. *Ann.trop.Med.Parasit.* 67:419-23, 1973.
- CORREA, L.R. & PARAENSE, W.L. - Susceptibility of *Biomphalaria amazonica* to infection with two strains of *Schistosoma mansoni*. *Rev. Inst. Med.trop. São Paulo* 13:387-90, 1971.
- CRIDLAND, C.C. - Ecological factors affecting the number of snails in temporary bodies of water. *J.trop.Med.Hyg.* 60:287-93, 1957.
- CRIDLAND, C.C. - Ecological factors affecting the number of snails in a permanent stream. *J.trop.Med.Hyg.* 61:16-20, 1958.
- CRIDLAND, C.C. - Resistance of *Bulinus (Physopsis) globosus*, *B. (Ph.) africanus*, *Biomphalaria pfeifferi* and *Lymnaea natalensis* to experimental dessication. *Bull Wld Hlth Org.* 36:507-13, 1967.

- DÉGREMONT, A.A. - Aspects pratiques de la lutte contre les schistosomiasis dans les périmètres irrigués: methodes, organization, rentabilité. *Acta trop.* 29:362-400, 1972.
- DE WITT, W.B. - Influence of temperature on penetration of snail hosts by *Schistosoma mansoni* miracidia. *Expl Parasit.* 4:271-6, 1955.
- DIETZ, R.S. & HOLDEN, J.C. - The breakup of Pangaea. *Scient.Amer.* 223: 30-41, 1970.
- DUSANIC, D.G. & LEWERT, R.M. - Alterations of proteins and free amino-acids of *Australorbis glabratus* hemolymph after exposure to *Schistosoma mansoni* miracidia. *J. infect.Dis.* 112:243-6, 1963.
- ETGES, F.J. - Effects of *Schistosoma mansoni* infection on chemosensitivity and orientation of *Australorbis glabratus*. *J.trop.Med.Hyg.* 12: 696-700, 1963.
- ETGES, F.J. & DECKER, C.L. apud MAC INNIS, A.J. - Responses of *Schistosoma mansoni* miracidia to chemical attractants. *J.Parasit.* 51:731 - 46, 1965.
- ETGES, F.J. & RITCHIE, L.S. - Comparative observations on growth rate and reproduction of *Australorbis glabratus* in field and laboratory conditions. *Bull. Wld Hlth Org.* 34:963-6, 1966.
- EVELAND, L.K. & RITCHIE, L.S. - Infectivity of cercariae of *Schistosoma mansoni* from snails on inadequate diets. *Parasitology* 64: 441-4 , 1972.
- FENWICK, A. - Effect of a control programme on transmission of *Schistosoma mansoni* in Lake Victoria at Mwanza, Tanganica. *Bull.Wld Hlth Org.* 47:325-30, 1972.
- FOSTER, R. - The effect of temperature on the development of *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 in the intermediate host. *J. trop.Med.Hyg.* 67:289-92, 1964.
- FRAGA DE AZEVEDO, J.; BARREIRA, F.; GIL, F.B. & GOMES, F.A.C. - Calcium absorption by *Australorbis glabratus* and *Physa acuta* in constant concentration environment. *Rev.Inst.Med.trop. São Paulo* 9:419-28, 1967.

- FRAGA DE AZEVEDO, J.; FARO, M.M.C. & PEQUITO, M.M.G. - Sur l'autofécon-
dation interne de l'*Australorbis glabratus olivaceus*. *Garcia de Or-
ta* 6:591-8, 1958.
- FRAGA DE AZEVEDO, J.; GOMES, F.A.C.; BRAGANÇA, G.F.M.; BAPTISTA, A.M.
& MAGALHÃES, E.M. - Application of radioisotopes to the study of
the metabolism of fresh-water snails (*Gastropoda, Pulmonata*). *Amer.
J.trop.Med.Hyg.* 7:84-9, 1958.
- FRAGA DE AZEVEDO, J. & PEQUITO, M.M.G. - O binômio molusco-esquistosso-
ma. 1. Evolução de *Schistosoma mansoni* do Brasil no *Australorbis*
glabratus do mesmo país. *An.Inst.Med.trop. Lisboa* 21:267-72, 1964.
- FRANK, G.H. - Some factors affecting the fecundity of *Biomphalaria*
pfeifferi (Krauss) in glass aquaria. *Bull. Wld Hlth Org.* 29:531-7,
1963.
- FREITAS, C.A. apud PRATA, A. & ABOIM, E. eds. - *II Simpósio sobre es-
quistossomose*. Salvador, Diretoria de Saúde da Marinha, 1970.
- FREITAS, C.A. - Situação atual da esquistossomose no Brasil. *Rev.bras.
Malar.* 24:3-63, 1972.
- FREITAS, J.R. - Resistência à dessecação de ovos de *Taphius glabratus*
(*Mollusca, Planorbidae*). Um novo aspecto na luta contra a esquis-
tossomose. Belo Horizonte , 1959 (Tese - Fac.Med.Univ.Minas Gerais).
- GARCIA, A.L.R. - Educação sanitária e esquistossomose. *Rev.bras.Malar.*
18:175-88, 1966.
- GILBERTSON, D.E. & ETGES, F.J. - Haemagglutinins in the haemolymph of
planorbid snails. *Ann.trop.Med.Parasit.* 61:144-7, 1967a.
- GILBERTSON, D.E. & ETGES, F.J. - Free amino-acids of *Australorbis gla-
bratus* hemolymph: comparison of four geographic strains and effect
of infection by *Schistosoma mansoni*. *J. Parasit.* 53:565-8, 1967b.
- GILBERTSON, D.E. & JONES, K.G. - Uptake and assimilation of amino-acids
by *Biomphalaria glabrata* (*Gastropoda, Planorbidae*). *Comp.Biochem .
Physiol.* 42:621-6, 1972.

- GOHAR, H.A.F. & EL-GINDY, H.I. - Food of snail vectors of bilharziasis and fascioliasis. *J.Egypt.med.Assoc.* 44:976-82, 1962.
- GOUVEA, J.A.G. & MOTTA, J.G. - Capacidade malacófaga de alguns peixes. *Gaz.méd.Bahia* 71:52-4, 1971.
- HARRISON, A.D.; NDUKU, W. & HOOPER, A.S.C. - The effects of a high magnesium-to-calcio ratio on the egg-laying rate of an aquatic planorbid snail, *Biomphalaria pfeifferi*. *Ann.trop.Med.Parasit.* 60:212-4, 1966.
- HARRY, H.W. & ALDRICH, D.V. - The ecology of *Australorbis glabratus* in Puerto Rico. *Bull. Wld Hlth Org.* 18:819-32, 1958.
- HENEINE, I.F.; GAZZINELLI, G. & TAFURI, W.L. - Iron metabolism in the snail *Biomphalaria glabrata*: uptake, storage and transfer. *Comp. Biochem. Physiol.* 28:391-9, 1969.
- HENEINE, I.F.; SANTOS, M.C. & GAZZINELLI, G. - Transferência de ferro em *Biomphalaria glabrata*. *An.Acad.bras. Cienc.* 42:171-5, 1970.
- HERNANDEZ, A. & RITCHIE, L.S. - Life history of *Australorbis glabratus* as observed under laboratory conditions. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 7:242, 1958.
- HOPF, H.S. & MULLER, R.L. - Laboratory breeding and testing of *Australorbis glabratus* for molluscicidal screening. *Bull. Wld Hlth Org.* 27:783-9, 1962.
- HOPKINS, A.L. - The turtle *Malayemys subtrijuga* as a potential agent in the control of schistosomal vector snails. *Trans.roy.Soc.trop. Med.Hyg.* 67:309, 1973.
- HUBENDICK, B. - Aspects on the diversity of the freshwater fauna. *Oikos* 13:249-61, 1962.
- JOBIN, W.R. - Population dynamics of aquatic snails in three farm ponds of Puerto Rico. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 19:1038-48, 1970.
- JOBIN, W.R.; FERGUSON, F.F. & BERRIOS-DURAN, L.A. - Effect of *Marisa cornuarietis* on population of *Biomphalaria glabrata* in farm pounds of Puerto Rico. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 22:278-84, 1973.

- JOBIN, W.R. & IPPEN, A.T. - Ecological design of irrigation canals for snail control. *Science* 145:1324-6, 1964.
- JOBIN, W.R. & MICHELSON, E.H. - Mathematical simulation of an aquatic snail population. *Bull. Wld Hlth Org.* 37:657-64, 1967.
- JOHNSON, C.R.; ANGEL, C.R. & ERICKSON, D.G. - The uptake, distribution and excretion of four radionuclides in *Australorbis glabratus* (*Planorbidae*). *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 11:855-60, 1962.
- JOY, J.E. - The influence of day lenght upon the egg-laying of *Biomphalaria glabrata*. *Ann.trop.Med.Parasit.* 65:673-8, 1971.
- KLOETZEL, K. - Observações sobre o tropismo do miracídio de *Schistosoma mansoni* pelo molusco *Australorbis glabratus*. *Rev.bras.Biol.* 18: 223-32, 1958.
- KLOETZEL, K. - Resistência à dessecação de *Australorbis glabratus*. Comparação entre os caramujos de Olinda (pernambuco) e um dos focos de Salvador (Bahia) *Rev.Inst.Med.trop.São Paulo* 1:279-88, 1959.
- KLOETZEL, K. - Novas observações sobre o tropismo do miracídio de *Schistosoma mansoni* pelo molusco *Australorbis glabratus*. *Rev.Inst.Med. trop. São Paulo* 2:341-6, 1960.
- LEE, F.O. & CHENG, T.C. - Increased heart rate in *Biomphalaria glabrata* parasitized by *Schistosoma mansoni*. *J.Invert.Path.* 16:148-9, 1970.
- LEE, F.O. & CHENG, T.C. - *Schistosoma mansoni* infection in *Biomphalaria glabrata*: alteration in heart rate and thermal tolerance in the host. *J.Invert.Path.* 18:412-8, 1971.
- LEE, F.O. & CHENG, T.C. - *Schistosoma mansoni*: alteration in total protein and hemoglobin in hemolymph of infected *Biomphalaria glabrata*. *Exptl Parasit.* 31:203-16, 1972.
- LEWERT, R.M. & PARA, B.J. - The physiological incorporation of carbon-14 in *Schistosoma mansoni* cercarie. *J.infec.Dis.* 116:171-82, 1966.
- LIE, K.J. - Antagonistic interaction between *Schistosoma mansoni* sporocysts and echinostome rediae in the snail *Australorbis glabratus*

Nature 211:1213-5, 1966.

LIE, K.J. - Antagonism of *Paryphostomum segregatum rediae* to *Schistosoma mansoni* sporocysts in the snail *Biomphalaria glabrata*. *J. Parasit.* 53:969-76, 1967.

LIE, K.J.; BASCH, P.F.; HEYNEMAN, D.; BECK, A.J. & AUDY, J.R. - Implications for trematode control of interespecific larval antagonism within snail hosts. *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.* 62:299-319, 1968.

LIE, K.J.; BASCH, P.F. & UMATHEVY, T. - Antagonism between two species of larval trematodes in the same snail. *Nature* 206:422-3, 1965.

MAC INNIS, A.J. - Responses of *Schistosoma mansoni* miracidia to chemical attractants. *J. Parasit.* 51:731-46, 1965.

MAGALHÃES, L.A.; CARVALHO, J.F. & KAWAZOE, U. - Estudo sobre a cópula interespecífica entre moluscos planorbídeos *Biomphalaria glabrata* e *B. tenagophila*. *Rev. Saúde Públ., São Paulo* 7:299-301, 1973.

MAGALHÃES, L.A. & DIAS, L.C.S. - Estudo da suscetibilidade da *Biomphalaria glabrata* de Ourinhos (SP) à infecção pelo *Schistosoma mansoni* de Belo Horizonte (MG) e de São José dos Campos (SP). *Rev. Saúde Públ., São Paulo* 7:295-7, 1973.

MAGALHÃES NETO, B. - Ação da dessecação e do jejum sobre a respiração de *Australorbis glabratus*. *Publ. Avulsas Inst. Aggeu Magalhães* 2: 5-10, 1953.

MAGALHÃES NETO, B. - Influência da urtiga vermelha (*Fleuria aestuans*) sobre a ovolução de *Biomphalaria glabrata*. In: III SIMPÓSIO SOBRE BIOQUÍMICA DE PLANORBÍDEOS, Curitiba, 1966. Curitiba, 1966 p. 91-4.

MAGALHÃES NETO, B. & ALMEIDA, A.M. - Influência da dessecação sobre o teor de glicogênio dos tecidos em *Australorbis glabratus*. *Publ. Avulsas Inst. Aggeu Magalhães* 5:1-5, 1956.

MAGALHÃES NETO, B. & ALMEIDA, A.M. - Possibilidades da cromatografia em papel na taxonomia dos planorbídeos. *An. Inst. Quím. Recife* 1:65-70, 1963.

MAGALHÃES NETO, B. & BARBOSA, J.M. - A composição do meio interno de

Australorbis glabratus. 1. Cálcio, fósforo inorgânico e cloretos .
An.Soc.Biol.Pernambuco 15:65-71, 1957.

MAGALHÃES NETO, B. & BARBOSA, J.M. - Influência da reação da água so
bre a presença de planorbídeos. *An.Esc.Quím.Univ.Recife* 1:77-105 ,
1959.

MAGALHÃES NETO, B. & MORAES, J.G. - Estudos da regulação osmótica em
Australorbis glabratus. 1. Aumento do teor de cloretos no sangue
em função da salinidade do meio. *Publ.Avulsas Inst.Aggeu Magalhães*
4:117-24, 1955.

MAGENDANTZ, M. - The biology of *Biomphalaria choanophala* and *B.sudani*
ca in relation to their role in the transmission of *Schistosoma*
mansoni in Lake Victoria at Mwanza, Tanganica. *Bull. Wld Hlth Org.*
47:331-41, 1972.

MARIA, M.; PELLEGRINO, J. & OKABE, K. - Predatory activity of *Luciola*
cruciata (OLIVER, 1886) (Coleptera: Lampyridae) larvae on newly-
hatched *Biomphalaria glabrata*. *Mushi* 41:121-2, 1967.

MECHAM, J.A. & HOLLIMAN, R.B. - An improved feeding procedure for *Biom*
phalaria glabrata. *J.Parasit.* 58:835, 1972.

MESKAL, F.H. - Biological factors in the control of schistosomiasis .
Ethiop.med.J. 9:105-12, 1971.

MICHELSON, E.H. - Chemoreception in the snail *Australorbis glabratus*.
Amer.J.trop.Med.Hyg. 9:480-7, 1960.

MICHELSON, E.H. - The effects of temperature on growth and reproducti
on of *Australorbis glabratus* in the laboratory. *Amer.J.Hyg.* 73:66-
74, 1961.

MICHELSON, E.H. - Characterization of the haemolymph antigens of *Aus*
tralorbis glabratus by disc electrophoresis and immuno-electropho
resis. *Ann.trop.Med.Parasit.* 60:280-7, 1966a.

MICHELSON, E.H. - Specificity of haemolymph antigens in taxonomic dis
crimination of medically important snails. *J.Parasit.* 52:466 - 72,
1966b.

- MORETTI, I.G. - Contribuição para o estudo bioquímico dos amino-ácidos livres na hemolinfa da *Biomphalaria glabrata*. Londrina, 1974 (Tese Univ.Est.de Londrina).
- MORETTI, I.G.; CHIEFFI, P.P. & GOMES, A.C. - Atividade predatória accidental de coleópteros do gênero *Tenebrio* spp. em moluscos planorbídeos do gênero *Biomphalaria* spp.. *Ciênc.Cult.* 25:951, 1973 (Suplemento).
- MOTTA, J.G. & GOUVEIA, J.A.G. - Utilização de *Astronotus ocellatus ocellatus* (peixe) no controle biológico de *Biomphalaria glabrata*. *Gaz. méd.Bahia* 71:55-8, 1971.
- NEWTON, W.L. - The inheritance of susceptibility to infection with *Schistosoma mansoni* in *Australorbis glabratus*. *Expl Parasit.* 2: 242-57, 1953.
- NEWTON, W.L. - Tissue response to *Schistosoma mansoni* in second generation snails from a cross between two strains of *Australorbis glabratus*. *J.Parasit.* 40:1-4, 1954.
- OLIVER-GONZALEZ, J.; BAUMAN, P.M. & BENERSON, A.S. - Effect of the snail *Marisa cornuarietis* on *Australorbis glabratus* in natural bodies of water in Puerto Rico. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 5:290-6, 1956.
- OLIVIER, L. - Observations on vectors of schistosomiasis mansoni kept out of the water in the laboratory. *J.Parasit.* 42:137-46, 1956.
- OLIVIER, L. & BARBOSA, F.S. - Survival and weight loss of *Australorbis glabratus* from Pernambuco, Brazil, when kept out of water at various relative humidities. *J.Parasit.* 40:36, 1954.
- OLIVIER, L. & BARBOSA, F.S. - Observations on vectors of *Schistosoma mansoni* kept out of the water in the laboratory. *J.Parasit.* 42: 277-86, 1956.
- OLIVIER, L.; BARBOSA, F.S. & COELHO, M.V. - The influence of infection with *Schistosoma mansoni* on the survival of *Australorbis glabratus*. *Publ.Avulsas Inst.Aggeu Magalhães* 3:63-75, 1954.
- OPINION 735 - *Biomphalaria* Preston, 1910 (*Gastropoda*): grant under the

plenary powers of precedence over *Planorbina* Haldeman, 1842, *Taphius* H. & A. Adams, 1855 and *Armigerus* Clessin, 1884. *Bull.zool.Nom.* 22:94-9, 1965.

ORGANIZAÇÃO MUNDIAL DA SAÚDE - *Snail control in the prevention of bilharziasis*. Geneva, 1965 (Monograph series, 50).

ORGANIZAÇÃO MUNDIAL DA SAÚDE - Comitê de Expertos en Epidemiologia y Profilaxis de la Esquistosomiasis, Ginebra, 1966. *Informe*. Ginebra, 1967 (Ser.inf.tecn., 372).

ORGANIZAÇÃO PANAMERICANA DA SAÚDE - *A guide for the identification of the snail intermediate hosts of schistosomiasis in the Americas*. Washington. 1968 (Scientific publication, 168).

PAN, C. - Generalized and focal tissue responses in the snail *Australorbis glabratus* infected with *Schistosoma mansoni*. *Ann.N.Y.Acad. Sci.* 113:475-85, 1963.

PAN, C. - Studies on the host-parasite relationships between *Schistosoma mansoni* and *Australorbis glabratus*. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 14:931-76, 1965.

PARAENSE, W.L. - Autofecundação e fecundação cruzada em *Australorbis glabratus*. *Mem.Inst.Oswaldo Cruz* 53:277-84, 1955.

PARAENSE, W.L. - Apertural lanellae in *Australorbis glabratus*. *Proc.malacol.Soc.London* 32:175-9, 1957.

PARAENSE, W.L. - Histórico (da esquistossomose). *Rev.bras.Malar.* 11: 105-19, 1959.

PARAENSE, W.L. - Planorbídeos hospedeiros intermediários do *Schistosoma mansoni*. In: CUNHA, A.S., ed. - *Esquistossomose mansoni*. São Paulo, Edit. da USP, 1970 p.13-30.

PARAENSE, W.L. & CORRÊA, L.R. - Variation in susceptibility of *Australorbis glabratus* to a strain of *Schistosoma mansoni*. *Rev.Inst.Med.trop.São Paulo* 5:15-22, 1963a.

PARAENSE, W.L. & CORRÊA, L.R. - Susceptibility of *Australorbis tenago*

- philus* to infection with *Schistosoma mansoni*. *Rev.Inst.Med.trop. São Paulo* 5:23-9, 1963b.
- PARAENSE, W.L. & CORRÊA, L.R. - Susceptibility of *Biomphalaria peregri*
na from Brazil and Ecuador to two strains of *Schistosoma mansoni*.
Rev.Inst.Med.trop.São Paulo 15:127-30, 1973.
- PARAENSE, W.L. & DESLANDES, N. - A "nova sistemática" aplicada aos *pla*
norbídeos brasileiros. *Rev.Serv.esp.Saúde Públ.* 8:491-510, 1956.
- PARAENSE, W.L. & SANTOS, J.M. - Um ano de observações sobre *esquistosso*
mose em *planorbídeos* da Lagoa Santa. *Rev.bras.Malar.* 5:253-69, 1953.
- PAULINI, E. - Field observations on the upstream migration of *Australor*
bis glabratus. *Bull. Wld Hlth Org.* 29:838-41, 1963.
- PAULINI, E. - Profilaxia. In: CUNHA, A.S., ed. - *Esquistossomose mansoni*.
São Paulo, Edit. da USP, 1970 p. 411-35.
- PAULINIY, H.H. & PAULINI, E. - Observações de laboratório sobre o contro
le biológico de *Biomphalaria glabrata* pela *Pomacea* sp. (*Ampullarii*
dae). *Rev.bras.Malar.* 23:135-49, 1971.
- PELLEGRINO, J. - Protection against human schistosome cercarie. *Expl Para*
sit. 21:112-31, 1967.
- PELON, A.B. & TEIXEIRA, I. apud BARBOSA, F.S. - Epidemiologia. In: CUNHA,
A.S. ed. - *Esquistossomose mansoni*. São Paulo, Edit. da USP, 1970
p. 31-59.
- PENIDO, H.M.; PINTO, D.B. & DESLANDES, N. - Observações sobre as *postu*
ras e o tempo de evolução de duas espécies de caramujos encontrados
no Vale do Rio Doce. *Rev.Serv.esp.Saúde Públ.* 4:407-12, 1951.
- PEREIRA, O. & DESLANDES, N. - Resultados de uma tentativa para determi
nar a idade de *Australorbis glabratus* (SAY, 1818). *Rev.Serv.esp. Saú*
de Públ. 6:433-40, 1953.
- PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, A. - Studies on the biology of *Australorbis gla*
bratus, schistosome-bearing brazilian snail. *Rev.bras.Malar.* 10:459-
529, 1958.

- PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, A. - Reação do *Australorbis glabratus* (= *Biomphalaria glabrata*) à infecção com *Schistosoma mansoni*. *Rev.Inst. Med.trop.São Paulo* 10:219-28, 1968.
- PESSOA, S.B. - *Endemias parasitárias da zona rural brasileira*. São Paulo, Prociex, 1963.
- PINOTTI, M.; REY, L.; ARAGÃO, M.B. & CUNHA, A.G. - Epidemiologia da esquistossomose e variação periódica das populações malacológicas em Pernambuco, Brasil. *Rev.Inst.Med.trop.São Paulo* 2:183-8, 1960.
- PIZA, J.T.; RAMOS, A.S.; PUPPI, C.A.M. & DIAS, L.C.S. - Esquistossomose e áreas de cultura irrigada. (Trabalho apresentado no 18^o Congresso Brasileiro de Higiene, São Paulo, 1970).
- PURNELL, R.E. - Host-parasite relationships in schistosomiasis. 1. The effect of temperature on the infection *Biomphalaria sudanica tanganyicensis* with *Schistosoma mansoni* miracidia and of laboratory mice with *S. mansoni* cercariae. *Ann.trop.Med.Parasit.* 60: 182-6, 1966.
- RADKE, M.G. & RITCHIE, L.S. - Field observations on the migration of marked *Australorbis glabratus* snails. *J.Parasit.* 47:712, 1961.
- RAHMAN, K.A. & DIN, H.S. - Observations on the distribution of drifting snails in a large irrigation canal. *Bull. Wld Hlth Org.* 25: 699-701, 1961.
- RAMOS, A.S.; PIZA, J.T. & CAMARGO, L.S.V. - Observações sobre *Australorbis tenagophilus*, transmissor de esquistossomose mansônica. *Arq.Hig.Saúde Públ.* 26:121-4, 1961.
- RAMOS, A.S.; PIZA, J.T.; PINTO, G.H.; TION, T.; FLEURY, G.C.; MORAES, L.V.C. & CAMPOS, L.L. - Focos ativos de esquistossomose mansônica no Vale do Paraíba, Estado de São Paulo, Brasil. *Rev.Saúde Públ. São Paulo* 3:59-65, 1969.
- RAMOS, A.S.; RUIVO, M. & D'ANDREATTA, C., Jr. - *Biomphalaria tenagophila* naturalmente infectada pelo *Schistosoma mansoni* em Cubatão. *Rev.Inst.Med.trop.São Paulo* 9:374-7, 1967.

- REPUBLICANO, J-A.A. - Importância de pequenas obras de engenharia sanitária no combate à esquistossomose. *Rev.bras.Malar.* 19:471-7, 1967.
- REY, L. - Contribuição para o conhecimento da morfologia, biologia e ecologia dos planorbídeos brasileiros transmissores da esquistossomose. Rio de Janeiro, Serv.Nac.de Educ.Sanitária, 1956.
- REY, L. & PESSOA. S.B. - Contribuição ao estudo de focos de *Australorbis glabratus* (transmissor da esquistossomose mansônica) em Sergipe. *Rev.Clín.São Paulo* 29:85-108, 1953.
- RICHARDS, C.S. - Apertural lamellae, epiphragms and aestivation of planorbid mollusks. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 12:254-61, 1963.
- RICHARDS, C.S. - Aestivation of *Biomphalaria glabrata* (Basommatophera, Planorbidae). Genetic studies. *Malacologia* 7:109-16, 1968.
- RICHARDS, C.S. - Genetics of a molluscan vector of schistosomiasis. *Nature* 227:806-10, 1970.
- RICHARDS, C.S. - Susceptibility of adult *Biomphalaria glabrata* to *Schistosoma mansoni* infection. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 22:748-56, 1973.
- RITCHIE, L.S.; BERRIOS-DURAN, L.A. & DEWEESE, R. - Biological potentials of *Australorbis glabratus*: growth and maturation. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 12:264-8, 1963.
- ROWAN, W.B. - Seasonal effect of heavy rains on the population density of *Australorbis glabratus* in a Puerto Rican watershed. *Amer.J.trop.Med.Hyg.* 8:570-4, 1959.
- SHIFF, C.J.; CLARKE, V.V.; EVANS, A.C. & BARNISH, G. - Molluscicide for the control of schistosomiasis in irrigation schemes. *Bull.Wld Hlth Org.* 48:299-308, 1973.
- SOHN, J.G. & KORNICKER, L.C. - Predation of schistosomiasis vector snails by *Ostracoda* (Crustacea). *Science* 175: 1258-9, 1972.
- SOUZA, C.P.; CAMEY, T. & PAULINI, E. - Modificação causada pela alimentação na coloração das desovas e na frequência de postura de *Biomphalaria glabrata*. In: III SIMPÓSIO SOBRE BIOQUÍMICA DE PLANORBÍDEOS, Curitiba, 1966. Curitiba, 1966 p. 87-90.

- STANDEN, O.D. - Some observations upon the maintenance of *Australorbis glabratus* in the laboratory. *Ann.trop.Med.Parasit.* 45:80-3, 1951.
- STURROCK, B.M. & STURROCK, R.F. - Laboratory studies of the host-parasite relationships of *Schistosoma mansoni* and *Biomphalaria glabrata* from Sta. Lucia, West Indies. *Ann.trop.Med.Parasit.* 64:357-63, 1970.
- STURROCK, R.F. - The influence of temperature on the biology of *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss), an intermediate host of *Schistosoma mansoni*. *Ann.trop.Med.Parasit.* 60:100-5, 1966.
- STURROCK, R.F. - An investigation on some factors influencing the survival of *Biomphalaria glabrata* deprived of water. *Ann.trop.Med. Parasit.* 64:365-71, 1970.
- STURROCK, R.F. - Field studies on the population dynamics of *Biomphalaria glabrata*, intermediate host of *Schistosoma mansoni* on the West Indian island of Sta. Lucia. *Int.J.Parasit.* 3:165-74, 1973a.
- STURROCK, R.F. - Field studies on the transmission of *Schistosoma mansoni* and the bionomics of its intermediate host, *Biomphalaria glabrata*, on Sta. Lucia, West Indies. *Int.J.Parasit.* 3:175-94, 1973b.
- STURROCK, R.F. & STURROCK, B.M. - Observations on the susceptibility to *Schistosoma mansoni* from Sta. Lucia of several strains of snails of the genus *Biomphalaria*. *W.indian.Med.J.* 19:9-13, 1970.
- STURROCK, R.F. & STURROCK, B.M. - Observations on some factors affecting the growth rate and fecundity of *Biomphalaria glabrata* (Say). *Ann.trop.Med.Parasit.* 64:349-55, 1971a.
- STURROCK, R.F. & STURROCK, B.M. - Shell abnormalities in *Biomphalaria glabrata* infected with *Schistosoma mansoni* and their significance in field transmission studies. *J.Helminth.* 45:201-10, 1971b.
- STURROCK, R.F. & STURROCK, B.M. - The influence of temperature on the biology of *Biomphalaria glabrata* (Say), intermediate host of *Schistosoma mansoni* in Sta. Lucia, West Indies. *Ann.trop.Med. Parasit.* 66:385-90, 1972.

- SUDDS, R.H., Jr. - Observations of schistosomal miracidial behavior in the presence of normal and abnormal snail hosts and subsequent tissue studies of these hosts. *J.Elisha Mitchell Sci.Soc.* 76:121-33, 1960.
- TARGETT, G.A.T. - The amino-acid composition of blood from snail host of schistosomiasis. *Ann.trop.Med.Parasit.* 56:61-6, 1962a.
- TARGETT, G.A.T. - A study of the amino-acids present in *Lymnaea stagnalis*, *Planorbis corneus* and *Australorbis glabratus* before and after infection with *Schistosoma mansoni*. *Ann.trop.Med.Parasit.* 56: 210-5, 1962b.
- TOWNSEND, C.R. - The food-finding orientation mechanism of *Biomphalaria glabrata* (Say). *Anim. Behav.* 21:544-8, 1973a.
- TOWNSEND, C.R. - The role of the osfradium in chemoreception by the snail *Biomphalaria glabrata* (Say). *Anim.Behav.* 21:549-56, 1973b.
- TRIPP, M.R. - The fate of foreign materials experimentally introduced into the snail *Australorbis glabratus*. *J.Parasit.* 47:745-51, 1961.
- UPATHAM, E.S. & STURROCK, R.F. - Field investigations on the effect of other aquatic animals in the infection of *Biomphalaria glabrata* by *Schistosoma mansoni* miracidia. *J.Parasit.* 59:448-53, 1973.
- WATSON, J.M. - Ecology and distribution of *Bulinus truncatus* in the Middle East. With comments on the effect of some human activities in their relationship to the snail host on the incidence of bilharziasis haematobia in the Middle East and Africa. *Bull. Wld Hlth Org.* 18:833-94, 1958.
- WEBBE, G. - Observations on the seasonal fluctuation of snail-population densities in the northern province of Tanganyika. *Ann.trop.Med. Parasit.* 54:54-9, 1960.
- WEBBE, G. - Population studies on intermediate hosts in relation to transmission of bilharziasis in East Africa. In: WOLSTENHOLME, G. E.W. & O'CONNOR, M., eds. - *Bilharziasis*. Ciba Foundation Symposium, London, Churchill Ltda., 1962 p. 133-58.

- WEBBE, G. - Natural trends in snail populations in relation to control of bilharziasis in East Africa. *E.afr.med.J.* 42:605-12, 1965.
- WINFIELD, G.F. - On the immunity of snails infected with the sporocysts of the strigeid *Cotylurus flabelliformis*, to the penetration of its cercariae. *J.Parasit.* 19:130-3, 1932.
- WIUM-ANDERSEN, G. & SIMONSEN, V. - Phosphoglucoseisomerase in the sporocyst of the trematode *Schistosoma mansoni* and its intermediate host *Biomphalaria alexandrina* (Pulmonata). *Parasitology* 68:189-92, 1974.
- WRIGHT, C.A. - Host-location by trematode miracidia. *Ann.trop.Med.Parasit.* 54:224-32, 1959.
- WRIGHT, C.A. - The crowding phenomenon in laboratory colonies of freshwater snails. *Ann.trop.Med.Parasit.* 54:224-32, 1960.
- WRIGHT, C.A. - The significance of infra-specific taxonomy in bilharziasis. In: WOLSTENHOLME, G.E.W. & O'CONNOR, M., eds. - *Bilharziasis*. Ciba Foundation Symposium, London, 1962 p.103-20.
- WRIGHT, C.A. - Relationships between schistosomes and their molluscan hosts in Africa. *J.Helminth.* 40:403-12, 1966.
- WRIGHT, C.A. - Some biological views on the control of schistosomiasis. *Trans.roy.Soc.trop.Med.Hyg.* 63:77-9, 1969.
- WRIGHT, C.A.; FILE, S.K. & ROSS, G.C. - Studies on the enzyme systems of planorbids snails. *Ann.trop.Med.Parasit.* 60:522-5, 1966.
- WRIGHT, C.A. & ROSS, G.C. - Electrophoretic studies of blood and egg-proteins in *Australorbis glabratus* (Gastropoda, Planorbidae). *Ann.trop.Med.Parasit.* 57:47-51, 1963.
- WRIGHT, C.A. & ROSS, G.C. - Electrophoretic studies of some planorbid egg-protein. *Bull. Wld Hlth Org.* 32:709-12, 1965.
- WRIGHT, C.A. & ROSS, G.C. - Electrophoretic studies on planorbid egg-proteins. The *Bulinus africanus* and *B. forskali* species groups. *Bull. Wld Hlth Org.* 35:727-31, 1966.

YAGER, C.M. & HARRY, H.W. - Uptake of heavy metal ions by *Taphius gla*
bratus, a snail host of *Schistosoma mansoni*. *Expl Parasit.* 19:174-
82, 1966.