

Transmission des Filarioses

Limitation des passages des microfilaries ingérées vers l'hémocèle du vecteur ; interprétation *

par O. BAIN

Laboratoire de Zoologie (Vers) Centre Muraz - Section Onchocercose
Bobodioulasso, Haute-Volta

Résumé.

Summary.

Introduction.

Chapitre I : Mise en évidence d'un nombre critique de microfilaries ingérées (seuil de limitation) au-dessus duquel le pourcentage de réussite des microfilaries diminue ; existence de microfilaries aptes et de microfilaries inaptes à traverser la paroi stomacale du vecteur.

Chapitre II : Remarques sur la distribution de fréquence des vecteurs en fonction du nombre des microfilaries ingérées ; coexistence de deux modes de répartition des microfilaries chez le donneur.

A. — *Wuchereria* — *Anopheles*.

B. — *Wuchereria* — *Aedes*.

C. — *Setaria* — *Aedes*.

D. — *Onchocerca* — *Simulium*.

Chapitre III : Les vecteurs, dont les prises de microfilaries sont comprises entre 0 et le seuil de limitation, correspondent à ceux qui ont une distribution poissonnienne.

Chapitre IV : La possibilité, pour un même vecteur, d'ingérer des « microfilaries + » ou des « microfilaries — » pourrait s'expliquer par l'existence de deux modes de piqure.

Conclusions. Mesure du degré d'adaptation Filaire-vecteur.

* Ces recherches ont pu être effectuées grâce à une subvention de l'Organisation Mondiale de la Santé.

Résumé

Seule une fraction des microfilaires ingérées par le vecteur passe dans l'hémocèle et peut se développer en stades infestants. Il existe deux types de relations numériques entre microfilaires ingérées et microfilaires passées dans l'hémocèle :

1) la proportion des microfilaires passées dans l'hémocèle augmente en fonction du nombre des microfilaires ingérées : c'est la facilitation, observée chez le couple *Wuchereria bancrofti* - *Anopheles gambiae* A (457 ♀ disséquées) et étudiée dans un article précédent.

2) le nombre des microfilaires passées dans l'hémocèle est proportionnel au nombre des microfilaires ingérées pour les faibles prises de microfilaires ; puis, quand le repas est plus riche en microfilaires, il atteint un chiffre limite : c'est la limitation, mise en évidence chez 3 couples : *Wuchereria bancrofti* - *Aedes aegypti* (100 ♀ disséquées), *Setaria labiatopapillosa* - *A. aegypti* (357 ♀ disséquées), *Onchocerca volvulus* - *Simulium damnosum* (550 ♀ disséquées).

1) Interprétation du phénomène de limitation.

Aucune image histologique ne permet de l'expliquer. Par contre, un ensemble de faits, issus d'analyses des résultats numériques, conduit à une hypothèse qui fait intervenir à la fois l'état physiologique et le mode de dispersion des microfilaires chez l'hôte vertébré.

a) Chez les 3 couples Filaire-vecteur, présentant le phénomène de limitation, on constate que le nombre des microfilaires passées dans l'hémocèle est proportionnel au nombre des microfilaires ingérées jusqu'à un nombre critique de microfilaires ingérées, que nous appelons le seuil de limitation (il est de 25 microfilaires chez *Wuchereria* - *Aedes*, 6-9 microfilaires chez *Setaria* - *Aedes* et 3 microfilaires chez *Onchocerca* - *Simulium*) ; au-dessus de ce seuil, la proportion décroît. Tout se passe donc comme si le vecteur qui fait de petits repas de microfilaires prélevait des microfilaires physiologiquement aptes à traverser la paroi stomacale (microfilaires +) et que le vecteur qui fait des repas riches en microfilaires prélevait des microfilaires inaptes à traverser la paroi stomacale (microfilaires —).

b) L'analyse de la distribution des vecteurs en fonction du nombre de microfilaires ingérées montre qu'une partie des femelles semble prélever ses repas dans un milieu où les microfilaires ont une dispersion homogène (distribution des femelles selon une courbe de Poisson) et qu'une autre partie des femelles semble prélever des microfilaires dans un autre milieu, où elles sont dispersées de façon anarchique et en densités plus fortes (dis-

tribution des femelles « non poissonienne »). Les deux ensembles de distributions se recouvrent légèrement, à leur contact.

c) Si l'on marque en abscisses sur les histogrammes de distribution des femelles le seuil de limitation, on constate qu'il correspond à la séparation entre la population des femelles à distribution essentiellement poissonienne et le reste de la population, comprenant l'aire de recouvrement plus la distribution résiduelle. Cette corrélation (retrouvée trois fois) signifie pour nous que la population des femelles chez laquelle le pourcentage de réussite des microfilaires est élevé correspond à la population des femelles qui a une distribution poissonienne. Ainsi, les microfilaires dispersées de façon homogène semblent correspondre aux microfilaires aptes à traverser la paroi stomacale (microfilaires +).

d) La possibilité, pour un même vecteur, d'ingérer des « microfilaires + » ou des « microfilaires — » semble être étayée par la mise en évidence chez *A. aegypti* de deux mécanismes de piqûre (Gordon et Lumsden, 1939).

2) Conséquences.

L'étude de la distribution des vecteurs en fonction du nombre des microfilaires ingérées apparaît comme un moyen de mesurer le degré de coaptation du couple Filaire-vecteur. Dans le cas d'une parfaite adaptation, seules les « microfilaires + » doivent être ingérées, ce qui se traduira par une distribution poissonienne du vecteur. Le couple *Dipetalonema perstans* - *Culicoides austeni* semble réaliser cet équilibre (chiffres publiés par Nicholas et Kershaw, 1954).

Au contraire, chez *Onchocerca* - *Simulium* (souche voltaïque), la plupart des Simulies ingèrent des microfilaires inaptes à traverser la paroi stomacale. Mais ce même couple, en région forestière du Cameroun ne paraît pas présenter un tel degré d'inadaptation (chiffres de Duke et Lewis, 1964). L'adaptation Filaire-vecteur, qui est le résultat d'une longue suite de sélections, varie d'une région géographique à l'autre.

Summary

From all microfilariae ingested by the vector, only a fraction of the total lot is able to reach the hoemocel and develop into infective stages. The numerical relations between the ingested lot and the hoemocel-reaching microfilariae are of two kinds.

1) The percentage of the hoemocel-reaching microfilariae increases with the number of ingested parasites: it is the facilitation phenomenon which has been observed in the couple *Wuche-*

reria bancrofti - *Anopheles gambiae* A (457 dissected females) and studied in a previous paper.

2) The number of microfilariae that are able to reach the hoemocel is proportional to the number of ingested microfilariae during a slight meal of microfilariae; but when the rate of ingestion increases (heavier meal of microfilariae) this number is limited: it is the limitation phenomenon which has been observed in three couples: *Wuchereria bancrofti* - *Aedes aegypti* (100 dissected females), *Setaria labiopatipilosa* - *A. aegypti* (357 dissected females), *Onchocerca volvulus* - *Simulium damnosum* (550 dissected females).

1) *Interpretation of the limitation phenomenon.*

No explanation could be found from histological observations, but an analysis of the numerical results leads to an hypothesis which takes into account both the physiological state and the distribution pattern of the microfilariae in their vertebrate host.

a) In the three couples Filaria-vector, which display the limitation phenomenon, it was observed that the number of microfilariae, which have reached the hoemocel, is proportional to the number of ingested microfilariae up to a critical figure, which we name the limitation point (25 microfilariae in *Wuchereria* - *Aedes*, 6-9 microfilariae in *Setaria* - *Aedes* and 3 microfilariae in *Onchocerca* - *Simulium*); above this point, the proportion decreases. Everything seems to occur as if the vector during a slight meal was able to select some microfilariae which are physiologically fitted for crossing the stomach wall (microfilariae +), and, on the contrary, as if a vector having a heavy meal of microfilariae could possibly ingest an amount of microfilariae which are unable to cross the stomach wall (microfilariae -).

b) An analysis of the vector distribution according to the number of ingested microfilariae has shown that some of the females seem to feed on a medium microfilariae are evenly distributed (distribution of females according to Poisson's curve), while other females seem to feed on another medium where microfilariae are disorderly distributed and with higher densities (distribution of females not following the Poisson curve). The two distribution areas are slightly overlapping.

c) If we put on the abscissa of the distribution of the females' histograms the values of the limitation points, we observe that it is in correlation with the disjunction between the population of females strictly following the Poisson curve, and the remaining lot of the population including the overlapped area plus the residual distribution area. To our opinion this correlation, which has been observed three times, indicates that the female population where the percentage of successful microfilariae is high, is

significant also of a female population which is distributed according to the Poisson curve. Thus the evenly distributed microfilariae seem to include the microfilariae which are able to cross the stomach wall (microfilariae +).

d) The possibility for the same vector to ingest either microfilariae + or microfilariae — seems to be supported by the fact that two different stinging processes have been observed on *Aedes aegypti* (Gordon et Lumsden, 1939).

2) Consequences.

The study of the vector distribution related to the number of ingested microfilariae seems to be an efficient tool when attempting to measure the coaptation coefficient in the couple Filaria-vector. In the case of a complete adaptation, the microfilariae + only are supposed to be ingested and this is shown by a vector distribution following Poisson's curve. This is demonstrated by the couple *Dipetalonema perstans* - *Culicoides austeni* (figures published by Nicholas and Kershaw, 1954).

On the contrary in *Onchocerca* - *Simulium* (Upper Volta strain) most of the Simulies ingest microfilariae which are unable to cross the stomach wall. But in the Cameroun forest this couple displays a lower inadaptation possibility (figures given by Duke et Lewis, 1964). The adaptation Filaria-vector which is the result of some long and successive selections is submitted to variations according to different geographic areas.

Introduction

Dans deux articles précédents (Bregues et Bain, sous presse, et Bain et Bregues, sous presse) nous avons mis en évidence deux types de relations numériques entre les microfilaries ingérées et celles qui passent dans l'hémocèle: la facilitation et la limitation.

Le détail des conditions expérimentales et des données numériques, ainsi qu'un exposé préliminaire de nos conclusions, a été distribué sous forme de thèse polycopiée (1971).

Dans la facilitation, la proportion des microfilaries quittant l'estomac augmente avec le nombre des microfilaries ingérées. Un tel phénomène, observé chez le couple *Wuchereria bancrofti*-*Anopheles gambiae* A semble être dû à une forte réaction de l'épithélium digestif au passage des microfilaries: les cellules atteintes sont hypertrophiées et constituent des sites nouveaux très favorables à des passages ultérieurs de microfilaries.

Dans la limitation, la proportion des microfilaries quittant l'estomac diminue quand le nombre des microfilaries ingérées augmente, et le nombre des microfilaries passées dans l'hémocèle ne dépasse pas une valeur limite, variable avec chaque couple Filaires-vecteur. Ce phénomène a été établi chez *Setaria labiatopapillosa*-*Aedes aegypti* et *Wu-*

chereria bancrofti-Aedes aegypti, mais il existe également chez *Onchocerca volvulus-Simulium damnosum* (Philippin et Bain, sous presse).

Nous n'avons pas trouvé de particularités anatomiques du vecteur susceptibles d'expliquer la limitation. Par contre, un ensemble de faits, issus d'analyses des résultats numériques, conduit à une hypothèse qui fait intervenir à la fois l'état physiologique et le mode de dispersion des microfilaires chez l'hôte Vertébré.

Chapitre I

Mise en évidence d'un nombre critique de microfilaires ingérées (seuil de limitation) au-dessus duquel le pourcentage de réussite des microfilaires diminue ; existence de microfilaires aptes et de microfilaires inaptes à traverser la paroi stomacale du vecteur.

Pour chaque couple Filaire-vecteur nous reportons individuellement les résultats numériques des dissections, puis nous groupons les Moustiques examinés par classes, en fonction du nombre de microfilaires ingérées ; nous évaluons le pourcentage de microfilaires passées dans l'hémocèle pour l'effectif de chaque classe (fig. 1 à 3). Ceci

M. I.	M. P.	% M. P.
1	0-1-1	66,6
2		
3	0-1	33,3
4	1-4	62,2
5	3-1-5	56
6	4	66,6
7	3-4-7	66,6
8		
9	5-4-5-5	52,9
10-15	7-11-5	63
16-20	2-8-4-4-12-11-4-6	35
21-25	7-0-17-13-16	41,6
26-30	2	6,9
31-40	1-4-5	9,5
41-50	7-14-3-2-9-12	17,2
51-70	8-9-14-11	18,5
71-100	11-16-16	17,2
100-150	3-6-6-9	4,8
150-200		
200-300	12	4,8

FIG. 1. — *Wuchereria bancrofti*, *Aedes aegypti*. Rapport numérique entre microfilaires ingérées (M.I.) et microfilaires passées dans l'hémocèle (M.P.) (dans la colonne de gauche, les ♀ ayant ingéré plus de 10 microfilaires sont groupées par classes de plus en plus importantes ; dans la colonne du milieu, le nombre des microfilaires passées dans l'hémocèle est donné séparément pour chaque ♀ disséquée).

Dans ce tableau, nous utilisons les dissections effectuées 12 h et 24 h après le repas

permet d'exposer les variations de ce pourcentage en fonction du nombre de microfilaires ingérées.

1) *W. bancrofti*-*A. aegypti* (fig. 1).

Le pourcentage des microfilaires qui passent dans l'hémocèle reste élevé (de 40 à 60 %) quand les Moustiques prélèvent de 1 à 25 microfilaires ; au-delà de 25 microfilaires ingérées, le pourcentage de réussite décroît pour atteindre des valeurs très basses de l'ordre de 5 %.

2) *S. labiatopapillosa*-*A. aegypti* (fig. 2).

Dans ce couple, les résultats sont moins clairement lisibles ; le pourcentage de réussite des microfilaires est élevé pour les petites prises de microfilaires ; au-delà de 6-9 microfilaires ingérées, ce pourcentage décroît.

M. I.	M. P.	% M. P.
1	1-1-1-1-1-0	76
2	2-2-2-2-2-2-2-2-1-1-1-1-1-0	66
3	2-2-2-2-1-1-1-1-3-3-1-1-1	59
4	4-2-1-1-0-4-2-1-1-0-0-2-2-0	38
5	5-3-3-4-3-1-3-2-2-1-1	52
6	4-3-1-1-1-0-5-4-1-1	41
7	1-1-1-6-2-4-2-1-0	28
8	3-3-3-3-4-4-1-3-2-1	26
9	6-4-1-5-9-2-1-1-5	42
10	2-2-2-1-1-4-4-3-1	22
11	5-1-1-4-9-3-3-3-2	29
12	2-2-2	17
13	0-3	} 28
14	1-9-7-2	
15	2-0-6-3-3	18
16-20	9-4-2-2-0-6-5-4-4-3-1-2-0	18
21-25	2-1-8	6,5
26-30		
31-35		
36-40		
41-45		
46-50	12	25
51-60		
61-160	54	
161-270	238	

FIG. 2. — *Setaria labiatopapillosa*, *Aedes aegypti*. Rapport numérique entre microfilaires ingérées et microfilaires passées dans l'hémocèle (dans la colonne de gauche, les ♀ ayant ingéré plus de 15 microfilaires sont groupées par classes de plus en plus importantes ; dans la colonne du milieu, le nombre des microfilaires passées dans l'hémocèle est donné séparément pour chaque ♀ disséquée). Dans ce tableau, nous utilisons les dissections effectuées 9 h, 12 h et 24 h après le repas. Les chiffres en italique correspondent aux passages anormaux de microfilaires à gaine dans l'hémocèle

M. I.	M. P.	% M. P.
1	1-0-0	33,3
2	1-0-1-1-1-0	33,3
3	1-2-0-2-2-0-0	33,3
4	0-1-0-1	15
5	0-1-1	10
6	0-0	0
7	0-1-0	4,7
8	0-1-1	8,1
9	1	11,1
10	1-1-0	2
11-15	0-5-0-1-0	9,2
15-20	1-0-4-2-2-0	10,5
21-30	0-0-1-1-0-5-1-3-4-1-10-0	8,6
31-40	0-0-1-1-0-13	7,1
41-50	1-3-0-0-2-2	2,9
51-75	1-1-0-0-5-10-0-0	3,4
76-100	1-1-11-1-2	3,5
100-150	2-3-1-2-0-1-22	3,5
151-200	0-3-1-0-0-1-0-0-1-1	0,5
201-250	0-2	0,4
251-300	185	Cas anormal

FIG. 3. — *Onchocerca volvulus*, *Simulium damnosum*. Rapport numérique entre microfilaries ingérées et microfilaries passées dans l'hémocèle (dans la colonne de gauche, les ♀ ayant ingéré plus de 10 microfilaries sont groupées par classes de plus en plus importantes ; dans la colonne du milieu, le nombre des microfilaries passées dans l'hémocèle est donné séparément pour chaque ♀ disséquée). Dans ce tableau, nous utilisons les dissections effectuées 12 h après le repas

3) *O. volvulus*-*S. damnosum* (fig. 3).

Ici, le pourcentage de réussite n'est élevé (33 %) que pour d'infimes prises de microfilaries ; au-delà de 3 microfilaries ingérées, ce pourcentage décroît rapidement, et pour les repas riches en microfilaries il ne dépasse pas 0,5 %.

Ainsi, pour ces 3 couples Filaire-vecteur, les résultats numériques montrent que la proportion des microfilaries qui passent dans l'hémocèle est élevée et constante quand le repas est pauvre en microfilaries, et qu'elle diminue au-delà d'un nombre critique de microfilaries ingérées, que nous appelons seuil de limitation. Ce seuil varie avec chaque ensemble Hôte-Filaire-vecteur étudié : il est aux environs de 3 microfilaries pour *O. volvulus*-*S. damnosum*, de 25 microfilaries pour *W. bancrofti*-*A. aegypti* et de 6-9 microfilaries pour *S. labiatopapillosa*-*A. aegypti*.

Selon nous, l'existence de ce seuil signifie que le donneur porte deux groupes de

microfilaires : — les unes seraient physiologiquement aptes à traverser la paroi stomacale du vecteur (microfilaires « + ») et formeraient des populations peu denses ; — les autres seraient physiologiquement inaptées à traverser la paroi stomacale (microfilaires « — ») et formeraient des populations plus denses.

Chapitre II

Remarques sur la distribution de fréquence des vecteurs en fonction du nombre de microfilaires ingérées ; coexistence de deux types de répartition de microfilaires chez le donneur.

Ces études de distribution sont effectuées chez les 3 couples Filaires-vecteurs présentant le phénomène de limitation, mais également, à titre de comparaison, chez *W. bancrofti*-*A. gambiae* A.

Les distributions de fréquence des ♀ en fonction du nombre des microfilaires ingérées sont représentées pour chaque couple Filaire-vecteur (fig. 4 à 7) ; les vecteurs

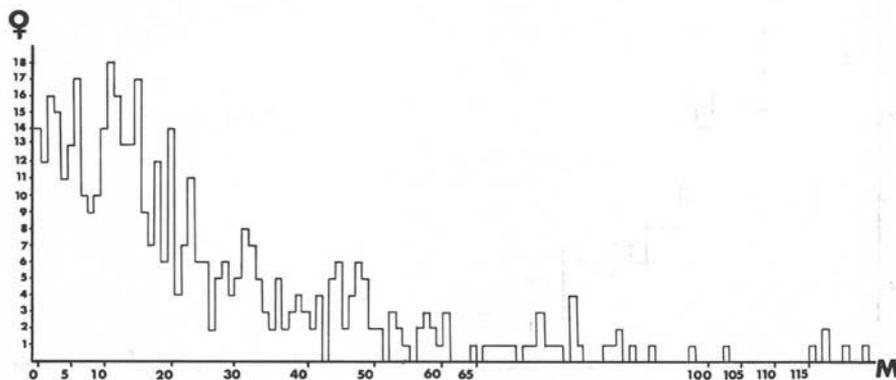


FIG. 4. — *Wuchereria bancrofti*, *Anopheles gambiae* A. Distribution de fréquence des ♀ en fonction des microfilaires ingérées (abscisses : nombre des microfilaires ; ordonnées : effectif des ♀). Les 4 prises suivantes de microfilaires ne sont pas représentées sur le graphique : 146 ; 154 ; 171 ; 175

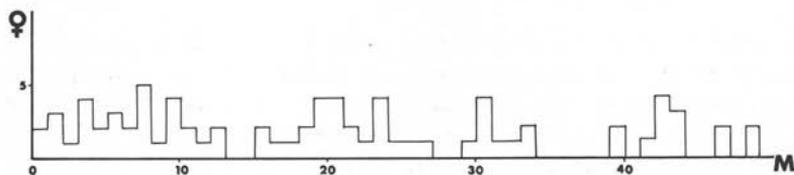


FIG. 5. — *Wuchereria bancrofti*, *Aedes aegypti*. Distribution de fréquence des ♀ en fonction du nombre des microfilaires ingérées (en abscisses, nombre des microfilaires ; en ordonnées, effectif des ♀) ; les 19 prises de microfilaires suivantes n'ont pas pu être placées sur l'histogramme : 62 ; 67 ; 69 ; 75 ; 77 ; 77 ; 81 ; 88 ; 96 ; 99 ; 104 ; 104 ; 106 ; 108 ; 116 ; 118 ; 120 ; 141 ; 227

sont groupés par classes ayant ingéré 0, 1, 2, 3, etc. microfilaries, sauf pour *O. volvulus-S. damnosum* où les prises de microfilaries sont groupées de 0 à 15, 16 à 30, etc. microfilaries. Chez *Wuchereria-Anopheles* (fig. 4), les prises de microfilaries varient de 0 à 175 microfilaries et le mode de la distribution (sommet de l'histogramme) est environ à 12. Chez *Wuchereria-Aedes* (fig. 5), les prises de microfilaries varient de 0 à 227 et le mode peut être situé approximativement à 7-9 microfilaries. Chez *Setaria-Aedes* (fig. 6), les prises de microfilaries varient de 0 à 756 et le mode est à 2-3. Chez *Oncho-*

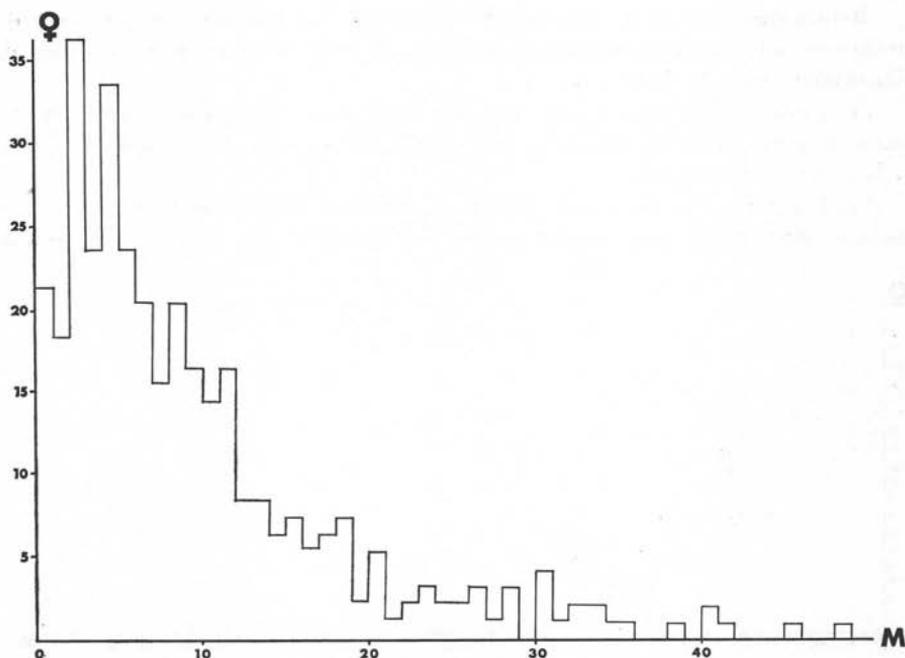


FIG. 6. — *Setaria labiatopapillosa*, *Aedes aegypti*. Distribution de fréquence des ♀ en fonction du nombre des microfilaries ingérées (abscisses : nombre des microfilaries ingérées ; ordonnées : effectif des ♀). Les 16 prises de microfilaries suivantes ne sont pas représentées sur le graphique : 50 ; 52 ; 53 (2 ♀) ; 55 ; 56 ; 58 ; 59 ; 73 ; 92 ; 101 ; 112 ; 115 ; 160 ; 269 ; 756

cerca-Simulium, la figure 7 montre que les prises de microfilaries varient de 0 à 840 (résultats obtenus avec l'Onchocerquien I ; cf. Philippon et Bain, sous presse) ; pour définir le véritable mode de la distribution de *Simulium*, il faut établir un deuxième histogramme dans lequel les prises de microfilaries ne sont pas groupés par classes (fig. 12) ; le mode réel paraît alors égal à 1.

Dans tous les cas, ces distributions sont très étalées et montrent ainsi que les prises de microfilaries, dans des conditions expérimentales identiques, varient dans des limites considérables ; ainsi une Simulie peut prendre 0 microfilaire ou un millier de microfilaries.

Or, si l'on estime que les microfilaries sont équivalentes à des unités réparties au hasard dans un milieu homogène où les vecteurs les prélèvent, les prises de microfilaries devraient être régies par la loi de Poisson et la distribution des vecteurs devrait correspondre à une courbe de Poisson.

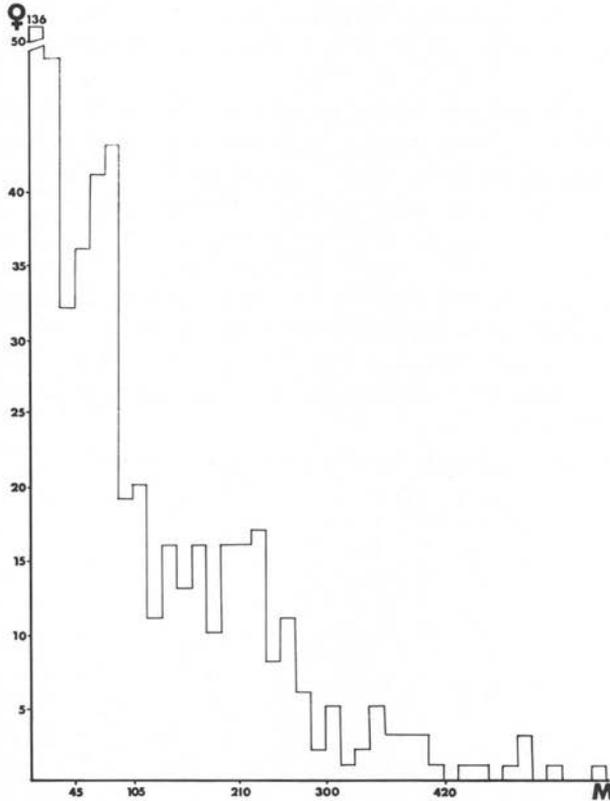


FIG. 7. — *Onchocerca volvulus*, *Simulium damnosum*. Distribution de fréquence des ♀ en fonction du nombre des microfilaries ingérées (abscisses : nombre des microfilaries ingérées groupées par classes de 15 ; ordonnées : effectifs des ♀). Les 4 prises de microfilaries suivantes ne sont pas représentées sur le graphique : 600 ; 622 ; 800 ; 840

Sans tenter une analyse mathématique précise de ces distributions, nous voudrions montrer seulement que l'hypothèse de deux populations distinctes de microfilaries n'est pas incompatible avec les chiffres obtenus.

Pour représenter la courbe réelle de la distribution des ♀ en fonction du nombre des microfilaries ingérées, les effectifs des ♀ sont calculés en pourcentage de la popula-

tion totale. Pour construire la distribution théorique de Poisson nous choisissons dans les tables un paramètre de façon à ce que la courbe théorique se calque aussi bien que possible sur les premiers points de coordonnées de la courbe réelle. Deux cas sont alors à envisager :

1) la courbe théorique coïncide bien avec le début de la courbe réelle ; étant donné que cette courbe théorique est calculée pour une population de 100 ♀, ceci signifie qu'il n'y a pas de population de ♀ à distribution non poissonnienne, ou qu'elle est négligeable ;

2) la courbe théorique est parallèle au début de la courbe réelle et située au-dessus d'elle ; nous constatons qu'on peut passer de la première à la seconde en transformant toutes les ordonnées théoriques de façon à ce que les nouvelles ordonnées (ou ordonnées réelles) fassent avec les précédentes un rapport constant N

$$(N = \frac{\text{ordonnées réelles}}{\text{ordonnées théoriques}});$$

le rapport N est estimé directement par lecture du graphique. Cette opération n'est pas arbitraire ; elle signifie que la population qui a une distribution poissonnienne ne comprend pas la totalité des ♀ mais qu'il existe une population non poissonnienne importante ; elle implique également que le rapport de la population poissonnienne à la population totale est égal à N.

Les particularités de chacun des 4 couples sont les suivantes :

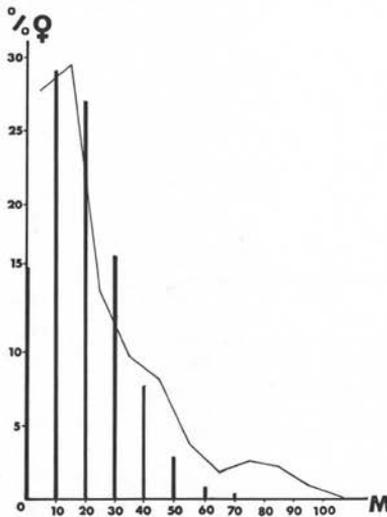


FIG. 8. — *Wuchereria bancrofti*, *Anopheles gambiae* A. En trait mince, courbe expérimentale de la distribution de fréquence des ♀ en fonction du nombre des microfilaries ingérées. En trait épais, distribution de Poisson calculée pour le paramètre 1,85. (Abscisses : nombre de microfilaries ingérées groupées par classes de 10 ; ordonnées : pourcentage des effectifs des ♀). Les quelques prises au-delà de 110 microfilaries ne sont pas représentées

A) *Wuchereria-Anopheles* (fig. 8).

La population totale est de 457 ♀. Pour établir l'histogramme expérimental, ces microfilaries sont groupées par classe de 10 et l'effectif des ♀ dans chaque classe de

microfilaires, divisé par 457, fournit la fréquence de la classe. Une distribution de Poisson de paramètre 1,85 ajuste bien toute la partie gauche de la courbe expérimentale ; la partie résiduelle non poissonnienne, située à droite sur le graphique, est ici très faible ; le rapport de la population poissonnienne à la population totale est d'environ 10/11.

B) *Wuchereria-Aedes* (fig. 9).

La population totale est seulement de 100 ♀. Notre série statistique étant traitée comme précédemment, un paramètre de 1,85 reste celui qui permet d'ajuster au mieux

FIG. 9. — *Wuchereria bancrofti*, *Aedes aegypti*. En trait mince, courbe expérimentale de la distribution de fréquence des ♀ en fonction du nombre des microfilaires ingérées. En trait épais, distribution de Poisson, calculée pour le paramètre 1,85. (Abscisses : nombre de microfilaires ingérées groupées par classes de 10 ; ordonnées : pourcentage des effectifs des ♀)

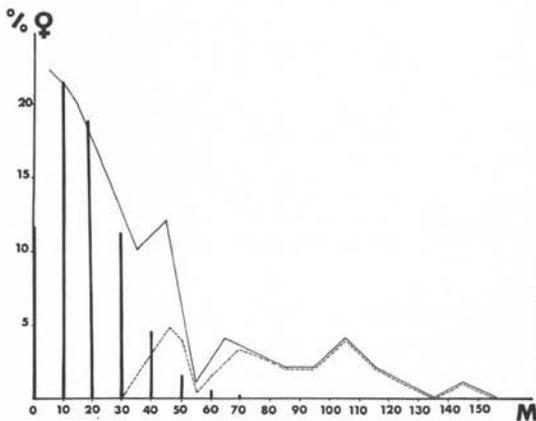
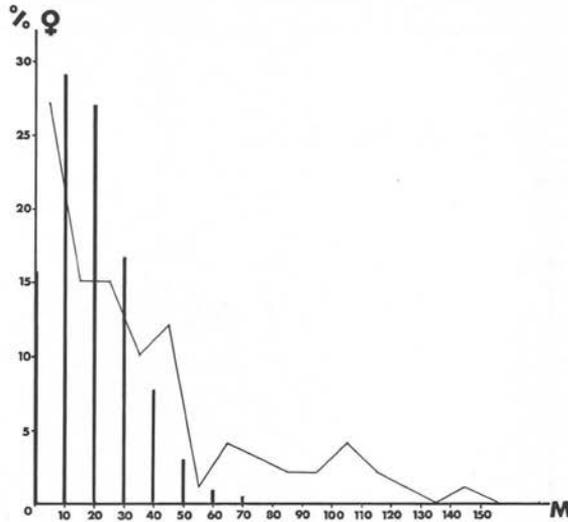


FIG. 10. — *Wuchereria bancrofti*, *Aedes aegypti*. En trait mince, courbe expérimentale corrigée de la distribution des ♀ ; en traits épais, distribution théorique abaissée de 30 % ; en tirets, courbe de la population non poissonnienne obtenue par différence entre les ordonnées théoriques abaissées et les ordonnées réelles

la courbe expérimentale. Ici les données sont numériquement insuffisantes car les premiers points de coordonnées sont irréguliers ; mais si l'on imagine, pour pallier cette difficulté liée au hasard, un premier chiffre un peu plus bas et le deuxième un peu plus élevé, il apparaît qu'il est nécessaire d'abaisser la courbe théorique d'environ 30 % pour que la courbe théorique corrigée et début de la courbe réelle coïncident approximativement. Ceci nous amène à concevoir une population résiduelle (= différence entre la surface délimitée par la courbe théorique et celle délimitée par la courbe réelle) égale à environ 30 % de la population totale. Cette population résiduelle peut être figurée : ses points de coordonnées sont obtenus en effectuant la différence entre ceux de la courbe réelle et ceux de la courbe théorique corrigée ; par rapport à l'axe des abscisses, cette population débiterait ainsi aux environs de 25-30 microfilaries, aurait un maximum aux environs de 40-45 microfilaries et chuterait ensuite de façon très progressive (fig. 10).

C) *Setaria-Aedes* (fig. 11).

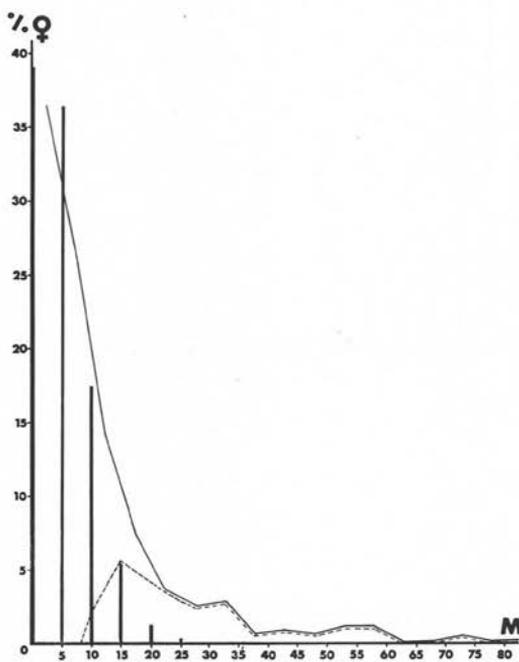


FIG. 11. — *Setaria labiatopapillosa*, *Aedes aegypti*. En trait mince, courbe expérimentale de la distribution des ♀ en fonction du nombre des microfilaries ingérées. En traits épais, distribution de Poisson pour le paramètre 0,94. En tirets, courbe de la population non poissonnienne obtenue par différence entre les ordonnées théoriques et les ordonnées réelles. (Abscisses : nombre de microfilaries ingérées groupées par classe de 5 ; ordonnées : pourcentages des effectifs des ♀). Les 7 prises de microfilaries comprises entre 92 et 756 microfilaries n'ont pas pu être représentées sur le graphique

La population totale est de 356 ♀. Les microfilaries ingérées sont groupées par classe de 5. Une distribution ayant pour paramètre 0,94 paraît ajuster assez bien le début de la courbe expérimentale. La distribution résiduelle représente le 1/4 ou le 1/5 environ de l'aire totale de l'histogramme de la série expérimentale.

D) *Onchocerca-Simulium* (fig. 12).

La population totale est de 550 ♀. L'histogramme, obtenu en groupant les microfilaires ingérées par 15 (fig. 7), montre que la plupart des *Simulies* ingèrent de 0 à 15 microfilaires. Il faut, pour préciser le sommet véritable de l'histogramme, mettre en abscisses les microfilaires par unités (fig. 11). Pour avoir une distribution de Poisson qui coïncide avec la courbe expérimentale, nous devons cette fois prendre un paramètre de 0,8 et une population de 60 environ.

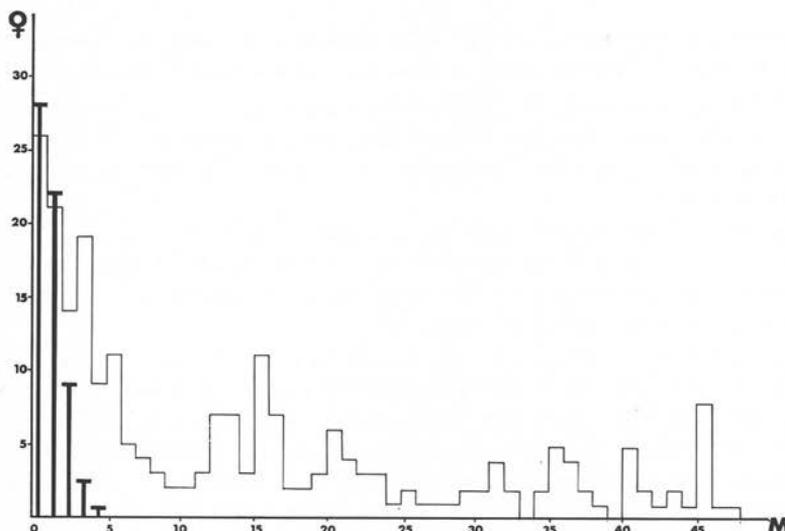


FIG. 12. — *Onchocerca volvulus*, *Simulium damnosum*. En trait mince, détail de la partie gauche de la fig. 7 représentant la distribution de fréquence des ♀ en fonction du nombre des microfilaires ingérées. En trait épais, distribution de Poisson, calculée pour le paramètre 0,80 et pour une population de 60. (Abscisses : nombre de microfilaires ingérées ; ordonnées : effectifs des ♀)

Contrairement aux exemples précédents, la partie gauche de la courbe, qui obéit à la distribution de Poisson, est très faible (1/9 environ) et 8/9 de la population forme la courbe « résiduelle » (1).

Ainsi, quel que soit le couple Filaire-vecteur étudié, l'ensemble des ♀ gorgées se répartit en deux groupes qui révèlent l'existence, chez l'hôte définitif, de deux modes de dispersion des microfilaires : une population homogène et peu dense, correspondant à la distribution « de Poisson » des ♀, et une population hétérogène et plus dense, correspondant à la fraction « non poissonnienne » des vecteurs. Ces deux ensembles de dis-

(1) Le choix de l'échelle de la fig. 12 ne permet pas de représenter toutes les prises de microfilaires ; pour en avoir une vue complète, il faut se reporter à la fig 7.

tribution des ♀ sont schématisés fig. 13 ; l'aire de distribution poissonnienne et l'aire résiduelle se superposent sur la zone limitrophe.

Il est intéressant de constater que les deux vecteurs, *Aedes* et *Anopheles*, se gorgant sur le même hôte wuchererien, ont une distribution poissonnienne identique (même paramètre égal à 1,85).

Chapitre III

Les vecteurs dont les prises de microfilaires sont comprises entre 0 et le seuil de limitation correspondent à ceux qui ont une distribution poissonnienne.

Nous avons précisé au paragraphe 1 les valeurs du seuil de limitation chez les 3 couples Filaires-vecteurs qui présentent le phénomène de limitation : il est de 25 microfilaires chez *Wuchereria-Aedes*, de 6-9 chez *Setaria-Aedes* et de 3 microfilaires chez *Onchocerca-Simulium*.

Si nous reportons respectivement ces chiffres sur l'axe des abscisses des fig. 10, 11 et 12, nous constatons qu'ils correspondent à la séparation entre la population des ♀ à distribution essentiellement poissonnienne et le reste de la population, comprenant l'aire de recouvrement et la distribution résiduelle.

Cette corrélation, retrouvée 3 fois, ne peut être due au hasard ; pour nous, elle signifie que la population des ♀ chez laquelle le pourcentage de réussite des microfilaires est élevé correspond à la population des ♀ qui a une distribution poissonnienne (fig. 13). Ainsi les microfilaires dispersées de façon homogène semblent correspondre aux microfilaires aptes à traverser la paroi stomacale (microfilaires « + »). Dans nos trois expériences, nous remarquons que ces microfilaires ont une concentration plus faible que celle des microfilaires « — », dispersées de façon hétérogène.

Chapitre IV

La possibilité, pour un même vecteur, d'ingérer des microfilaires « + » ou des microfilaires « — » pourrait s'expliquer par l'existence de deux modes de piqûre.

Les travaux de Gordon et Lumsden (1939) sur les mécanismes de piqûre des Moustiques ont montré qu'*Aedes aegypti*, gorgé sur Grenouille filarienne, pique dans les vaisseaux sanguins (« capillary feeding ») ou provoque une hémorragie localisée en lésant les capillaires (« pool feeding ») ; dans ce dernier cas, le nombre des microfilaires prélevées est beaucoup plus faible.

La dualité des mécanismes de piqûre des vecteurs hématophages doit être un phénomène général : chez *Aedes aegypti*, par exemple, la fig. 9 sur la distribution des ♀ gorgées sur l'Homme wuchererien montre que les 3/4 des Moustiques font un type de repas sur milieu homogène et que le dernier quart de Moustiques fait un deuxième type

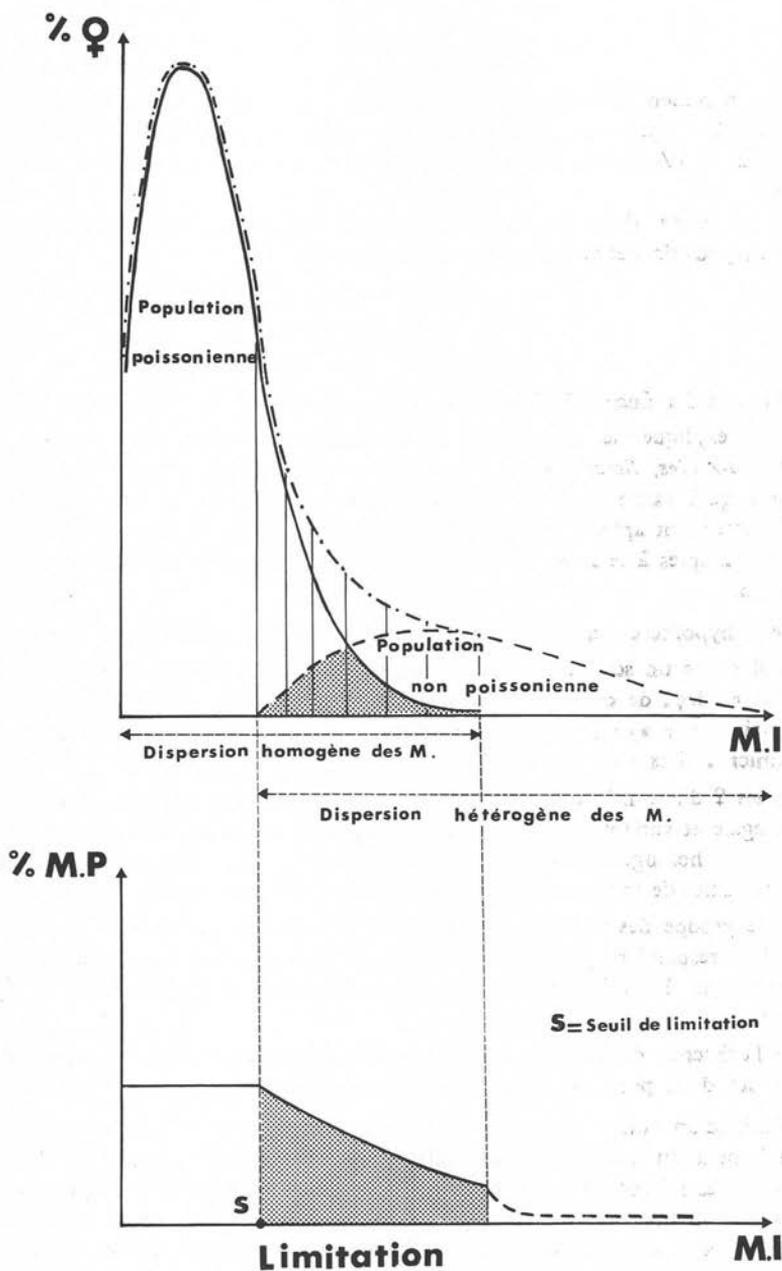


FIG. 13. — En haut : schéma représentant une courbe réelle (tirets et points) de distribution décomposée en une courbe de Poisson (trait continu) et une courbe non poissonnienne (tirets) ; en bas : schéma représentant la variation du pourcentage de réussite des microfilaries chez les couples présentant la limitation, et ses rapports avec les 2 modes de distribution des ♀ (M.I. = microfilaries ingérées ; M.P. = microfilaries passées ; s = seuil de limitation)

de repas sur milieu hétérogène. Nous remarquons que, sur la Vache filarienne (fig. 11), à peu près 1/4 également de la population d'*Aedes* se gorge sur le milieu hétérogène. Dans le cas de l'Anophèle (fig. 8), la quasi-totalité des ♀ (10/11^e) effectue le même type de piqûre.

Le gorgement de la Simulie, tout en étant différent de celui des Moustiques, doit également pouvoir s'effectuer selon deux mécanismes.

Conclusion

Mesure du degré d'adaptation Filaire-vecteur.

Pour expliquer le phénomène de limitation, observé à trois reprises (couples *Wuchereria-Aedes*, *Setaria-Aedes* et *Onchocerca-Simulium*), nous avons posé comme hypothèse qu'il existe chez l'hôte vertébré deux populations de microfilaires, les unes physiologiquement aptes à traverser la paroi stomacale du vecteur, les autres physiologiquement inaptes à le faire, le vecteur prélevant les microfilaires dans l'une ou l'autre population.

Cette hypothèse semble être étayée par les faits que nous venons d'exposer :

1) il existe un seuil de limitation, c'est-à-dire un nombre critique de microfilaires ingérées ; en-deçà de ce nombre, le pourcentage de réussite des microfilaires est élevé (microfilaires « + ») et, au-delà de ce nombre, le pourcentage de réussite devient très faible (microfilaires « — ») ;

2) les ♀ d'une même espèce de vecteur se répartissent en deux groupes, d'importance inégale et variable avec le vecteur ; un groupe qui prélève les microfilaires réparties de façon homogène (distribution poissonnienne) et un groupe qui prélève les microfilaires réparties de façon hétérogène (distribution non poissonnienne, résiduelle) ;

3) le groupe des vecteurs chez lequel le pourcentage de réussite des microfilaires est élevé correspond au groupe des vecteurs qui se gorgent sur la population homogène, c'est-à-dire que les microfilaires « + » correspondent aux microfilaires à répartition homogène ;

4) l'existence de deux modes de piqûre chez les vecteurs est compatible avec le fait que les deux populations de microfilaires puissent être prélevées séparément.

Ainsi, selon notre conception, le pouvoir vecteur d'un hôte intermédiaire dépend, non seulement du nombre des microfilaires ingérées, mais également de l'état physiologique de ces microfilaires (1), lié à leur mode de dispersion. Si le vecteur ne prélève que les microfilaires aptes à traverser la paroi stomacale (cas de la quasi-totalité des *A. gambiae* avec *W. bancrofti*), son rendement est maximum ; un tel vecteur est bien adapté à la transmission de la Filare.

(1) Il n'est pas actuellement possible de préciser la nature de ces états physiologiques ; la sénilité ou l'immaturation pourraient être des causes de l'inaptitude des microfilaires à traverser la paroi stomacale ; nous pensons plutôt que cet état pourrait être réversible et se rapprocherait alors des phénomènes de périodicité des microfilaires.

L'étude de la distribution de fréquence des vecteurs en fonction du nombre des microfilaries ingérées apporte un moyen simple de mesurer le degré d'adaptation des couples Filaires-vecteurs naturels. Chez le vecteur adapté, ne prélevant que les « microfilaries + » (population homogène), la distribution des ♀ est poissonnienne. Le couple *Dipetalonema perstans-Culicoides austeni* apparaît, d'après les chiffres fournis par Nicholas et Kershaw (1954), comme un exemple de bonne adaptation. Au contraire, quand le vecteur prélève surtout les « microfilaries — » (population hétérogène), la majorité des ♀ a une distribution résiduelle non poissonnienne ; c'est le cas du couple *Onchocerca Simulium*, en zone de savane guinéenne, dans l'un des foyers étudiés par Le Berre (1966).

Mais ce même couple, en forêt camerounaise, semble se comporter très différemment (chiffres fournis par Duke et Lewis, 1964) : le rendement des microfilaries ingérées est plus élevé qu'en Haute-Volta (Philippon et Bain, sous presse) et, apparemment, il n'y a pas de seuil de limitation.

L'adaptation de la Filaire au vecteur qui est le résultat d'une suite de sélections, atteint donc des degrés variables pour un même couple selon les localisations géographiques.

Bibliographie

- BAIN (O.) et BRENGUES (J.), sous presse. — Transmission de la Wucheriose et de la Setariose bovine : étude histologique de la traversée de la paroi stomacale d'*Anopheles gambiae* A et d'*Aedes aegypti* par les microfilaries. *Ann. Parasitol.*
- BRENGUES (J.) et BAIN (O.), sous presse. — Passages des microfilaries de l'estomac vers l'hémocèle du vecteur dans les couples *Wuchereria bancrofti* - *Anopheles gambiae* A, *W. bancrofti* - *Aedes aegypti* et *Setaria labiatopapillosa* - *A. aegypti*. *Cah. O.R.S.T.O.M., série Ent.*
- DUKE (B. O. L.) et LEWIS (D. J.), 1964. — Studies on factors influencing the transmission of Onchocerciasis. III. Observations on the effect of the peritrophic membrane in limiting the development of *Onchocerca volvulus* microfilariae in *Simulium damnosum*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 58, 83-88.
- GORDON (R. M.) et LUMSDEN (W. H. R.), 1939. — A study of the behaviour of the mouth parts of mosquitoes when taking up blood from living tissue ; together with some observations of the ingestion of microfilariae. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 33, 259-278.
- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum*, Theobald 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mémoire O.R.S.T.O.M.*, 17, 204 pp.
- NICHOLAS (W.-Z.) et KERSHAW (W. E.), 1954. — Studies on the intake of microfilariae by their insect vectors, their survival, and their effect on the survival of vectors III. The intake of the microfilariae of *Acanthocheilonema perstans* by *Culicoides austeni* and *C. grahami*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 48, 200-206.
- PHILIPPON (B.) et BAIN (O.), sous presse. — Transmission de l'Onchocercose humaine en zone de Savane d'Afrique Occidentale. Passage des microfilaries d'*Onchocerca volvulus* Leuck. dans l'hémocèle de la femelle de *Simulium damnosum* Th. *Cah. O.R.S.T.O.M., série Ent.*