PARASITOLOGIE ANIMALE. — *Hétérogénéité de l'ingestion des parasites sanguicoles par leurs vecteurs : description quantitative et interprétation.* Note (*) de **Gaston Pichon, Jacques Prod'hon** et **François Rivière,** présentée par Jean Dorst.

La distribution des microfilaires prélevées simultanément sur un hôte Vertébré par une population de vecteurs hématophages paraît suivre très généralement une loi géométrique. Une interprétation théorique est proposée. Elle fait appel à la formation de « files d'attente » par les microfilaires dans les vaisseaux capillaires.

The distribution pattern of microfilariae, ingested by a pool of vectors on the same host and at the same time, seems to follow a geometric law. It might arise from the parasites formation of "waiting queues" in the host blood capillaries.

Dans l'approche quantitative actuelle sur l'épidémiologie des filarioses, une importante difficulté à laquelle on se heurte est liée à l'extrême hétérogénéité caractérisant le nombre de parasites ingérés par des vecteurs. Même lorsque les conditions expérimentales sont aussi homogènes que possible (vecteurs nourris simultanément sur un même sujet filarien), la variance des observations est de l'ordre du carré de la moyenne [22], alors que ces deux paramètres seraient égaux dans le cas d'une distribution au hasard.

Ces variations « aberrantes » ont reçu diverses interprétations : répartition en grappe des microfilaires chez l'hôte Vertébré ([10], [13]) existence de deux modes de piqûres chez les Moustiques [10], pouvoir attractif de certains vecteurs [17], etc. [13]... Une théorie particulièrement séduisante a été récemment proposée ([1], [2]) : l'hétérogénéité observée proviendrait de la superposition de deux catégories de microfilaires, une seule (dont la proportion dépend de l'adaptation vecteur/parasite) étant absorbée suivant une loi de Poisson.

En face de ces hypothèses parfois contradictoires, il importait de décrire d'une manière aussi précise que possible ce phénomène à l'aide d'expérimentations basées sur des effectifs importants.

La méthodologie ([22], [23]), a consisté à nourrir huit cages contenant plus de 200 moustiques appartenant à trois espèces (*Aedes polynesiensis, Aedes aegypti* et *Culex pipiens fatigans*) sur des volontaires filariens (souche subpériodique de *Wuchereria bancrofti*) présentant divers niveaux de microfilarémie (de 0,52 à 321,00 microfilaires par 20 mm^3 de sang). Les microfilaires ingérées sont dénombrées au microscope après dissection de chaque Moustique, soit à l'état frais, soit congelé au maximum 48 h après le repas de sang. Une analyse statistique préalable permet d'affirmer que ni ce délai, ni la congélation, ne risquent de fausser les résultats (lyse [2] des microfilaires, mortalité des Moustiques due au parasitisme [26]).

Pour chacune des huit distributions observées (totalisant 2 431 dissections), on constate ([22], [23]) que les fréquences successives, même lorsqu'elles sont regroupées en classes de même intervalle, paraissent varier de manière exponentielle : leurs logarithmes sont linéairement répartis. La loi géométrique répond à cette propriété

$$P(x) = (1 - R) R^x \qquad (x = 0, 1, 2, \ldots),$$

où

$$R = m/(m+1) < 1.$$

Déjà pressentie pour le couple *Liponyssus bacoti/Litomosoides carinii*, elle fut rejetée par Bertram [3] sans être éprouvée sur des effectifs suffisants.

Il s'agit d'un cas particulier remarquable (exposant $k = 1$) de la loi binomiale négative à laquelle nous avons tenté d'ajuster nos données. Les méthodes approchées [4] d'estimation de k donnent effectivement des valeurs oscillant autour de l'unité. Pour les trois essais où la méthode du maximum de vraisemblance [4] est praticable, on constate qu'ils sont homogènes pour k (P = 0,6) dont l'évaluation globale est 1,19, avec $s(\hat{k}) = 0{,}13$. Cette valeur ne convient pas pour au moins l'une des autres distributions (P = 0,02). Par contre les tests de concordance pour $k = 1$ révèlent un ajustement satisfaisant de toutes les distributions observées (P = 0,2 à 0,7) à la loi géométrique [23]. Il en est de même (P = 0,3 à 0,8) pour les distributions publiées par divers auteurs, qui concernent les couples suivants : *Culicoides austeni/Dipetalonema perstans* [16]; *Anopheles gambiae A* [5], [8]), *C.p. fatigans* [8] et *A. aegypti* [5] vis-à-vis de *W. bancrofti* périodique; *A. aegypti* vis-à-vis de *Setaria labiatopapillosa* [5] et de *Dirofilaria immitis* [13].

La loi géométrique fournit donc une description apparemment générale de la distribution des microfilaires sanguicoles prélevées simultanément sur un même hôte par des vecteurs, quelle que soit leur réceptivité vis-à-vis de l'espèce parasitaire.

Bien que la loi binomiale négative soit considérée par Crofton [9] comme le « modèle fondamental » pour les parasites métazoaires, celle-ci est très généralement uniquement empirique. Dans notre cas, il est possible de proposer une interprétation théorique. Elle repose sur la constitution de « files d'attente » par les microfilaires lors de leur passage dans les vaisseaux capillaires. Des encombrements sont aisément concevables, quand on considère la taille de microfilaires (longues de 200 à 300 µ et larges de 6 à 8,5 µ) dans des capillaires dont le diamètre peut être inférieur à 10 µ [11].

Le modèle le plus simple pour représenter ce genre de situation (analogie avec les problèmes d'encombrement d'un standard téléphonique, par exemple) [7] fait appel à la réunion de deux processus stochastiques de Poisson :

(*a*) les microfilaires sont distribuées au hasard dans les gros vaisseaux : les intervalles de temps séparant l'arrivée de deux microfilaires à l'entrée d'un capillaire suivent alors une loi exponentielle $\alpha e^{-\alpha t}$, où α est le nombre moyen de microfilaires par unité de temps;

(*b*) le temps mis par une microfilaire isolée pour traverser un capillaire suit aussi une loi exponentielle $\beta e^{-\beta t}$, de moyenne β. Ce système n'est stable que si $\rho = \alpha/\beta < 1$ $(\alpha < \beta)$. On démontre alors que le nombre des microfilaires constituant des « files d'attente » dans les capillaires suivrait une loi géométrique

$$P(x) = (1-\rho)\rho^x \qquad (x = 0, 1, 2, \ldots).$$

La loi géométrique permet donc de mieux comprendre les mécanismes régissant la répartition des microfilaires chez leur hôte Vertébré et leur prélèvement par les vecteurs. Elle confère une certaine cohérence aux résultats récemment obtenus ([20], [21], [24]) sur le rendement parasitaire. On peut interpréter une hétérogénéité supérieure ($k < 1$) comme la conséquence triviale de conditions expérimentales plus hétérogènes ([15], [25]). Par contre, des études récentes suggèrent que ce modèle surévalue l'hétérogénéité lorsque la taille des parasites est plus faible : c'est le cas pour des microfilaires de *Dipetalonema dessetae* [18], de *Breinlia booliati* [6], ou pour des gamétocytes de *Plasmodium* [14].

Il vaut donc mieux considérer la loi géométrique comme un modèle de reférence, particulièrement commode en raison de sa simplicité d'emploi et de ses propriétés, et qui représente un premier pas vers l'élaboration d'un modèle épidémiologique global des filarioses.

A. G. Chabaud a bien voulu relire et commenter notre manuscrit. Collaboration technique, M. Chebret, A. Tetuanui et R. Thirel. Collaboration statistique, F. Doué, J. Déjardin et D. Lemaître.

(*) Remise le 25 février 1980.

[1] O. BAIN, *Ann. Parasit.*, 46, 1971, p. 613-631.

[2] O. BAIN, M.-Cl. DURETTE-DESSET et R. DE LEON, *Ann. Parasit.*, 49, 1974, p. 467-488.

[3] D. S. BERTRAM, *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 43, 1949, p. 313-332.

[4] C. I. BLISS et R. A. FISHER, *Biometrics*, 9, 1953, p. 176-200.

[5] J. BRENGUES et O. BAIN, *Cah. O.R.S.T.O.M., Ent. Méd. Parasit.*, 10, 1972, p. 207-215.

[6] A. G. CHABAUD, communication personnelle, 1979.

[7] D. R. COX et H. D. MILLER, *The Theory of Stochastic Processes*, Chapman and Hall, 1972.

[8] W. J. CRANS, *J. med. Ent.*, 10, 1973, p. 189-193.

[9] H. D. CROFTON, *Parasitology*, 63, 1971, p. 343-364.

[10] R. M. GORDON et W. H. R. LUMSDEN, *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 33, 1939, p. 259-278.

[11] N. G. HAIRSTON et L. A. JACHOWSKI, *Bull. Org. mond. Santé*, 38, 1968, p. 29-59.

[12] L. KARTMAN, *Exp. Parasit.*, 2, 1953, p. 27-78.

[13] W. E. KERSHAW, M. M. J. LAVOIPIERRE et W. N. BEESLEY, *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 49, 1955, p. 203-211.

[14] I. LANDAU et coll., *Ann. Parasit.*, 54, (2), 1979, p. 145-161.

[15] B. R. LAURENCE et F. R. N. PESTER, *J. Helminth.*, 41, 1967, p. 365-392.

[16] W. L. NICHOLAS et W. E. KERSHAW, *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 48, 1954, p. 200-206.

[17] F. W. O'CONNOR et H. A. BEATTY, *J. Trop. Med. Hyg.*, 40, 1937, p. 101-103.

[18] G. PETIT, *Ann. Parasit.*, 53, (6), 1978, p. 649-668.

[19] G. PICHON, *Comptes rendus*, 278, série D, 1974, p. 3095.

[20] G. PICHON, G. PERRAULT et J. LAIGRET, *Bull. Org. mond. Santé*, 51, 1974, p. 517-524.

[21] L'application à une distribution géométrique : (*a*) d'une survie de l'hôte suivant une loi exponentielle en fonction du parasitisme, ou (*b*) d'une régression exponentielle de la probabilité de survie des parasites en fonction de leur nombre chez chaque hôte, produit une relation homographique analogue à celle qui avait été empiriquement proposée [19].

[22] G. PICHON, J. PROD'HON et F. RIVIÈRE, *Comptes rendus*, 280, série D, 1975, p. 717. Plusieurs des propriétés pressenties dans cet article préliminaire correspondent à la distribution géométrique ou à son approximation continue, la distribution exponentielle (*a*) moyenne = écart-type; (*b*) diminution exponentielle des fréquences consécutives de même intervalle; (*c*) la proportion d'individus moins parasités que la moyenne tend asymptotiquement vers $1\text{-}e^{-1}=0{,}632...$, proche du nombre d'or, 0,618...

[23] G. PICHON, J. PROD'HON et F. RIVIÈRE, *multigr. O.M.S., WHO/FIL/*75.139, 1975, 24 p.

[24] G. PICHON, J. PROD'HON et F. RIVIÈRE, *Ibid.*, 76.140, 1976, 18 p.

[25] W. D. SCHMID et E. J. ROBINSON, *J. Parasit.*, 57, 1972, p. 907-910.

[26] R. H. WHARTON, *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 51, 1957, p. 278-296.

Institut de Recherches médicales «Louis Malardé», B.P. n° 30, *Papeete, Tahiti*
et *Office de la Recherche scientifique et technique Outre-Mer, Centre de Papeete.*