

**TRAVAUX
ET DOCUMENTS
DE L'O.R.S.T.O.M.**



Etude de la transmission
d'*Onchocerca volvulus* (Leuckart, 1893)
(*Nematoda, Onchocercidae*)
par
Simulium damnosum Theobald, 1903 (*Diptera, Simuliidae*)
en Afrique tropicale

Bernard PHILIPPON



ÉDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser au :

SERVICE CENTRAL DE DOCUMENTATION DE L'ORSTOM
70-74, route d'Aulnay, 93140 BONDY (France)

- Tout paiement sera effectué par chèque bancaire barré au nom de RÉGIE ORSTOM BONDY, ou par chèque postal (compte n° 9.152-54, Paris, RÉGIE ORSTOM BONDY).
- Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 PARIS.

I - CAHIERS ORSTOM

BIOLOGIE

ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET PARASITOLOGIE
HYDROBIOLOGIE
HYDROLOGIE

Océanographie
Pédologie
Sciences Humaines

<i>séries trimestrielles</i>	Abonnement:	<i>France</i> 120 F.	36,30 US dollars
		<i>Etranger</i> 156 F.	
GÉOLOGIE - <i>série semestrielle</i>	Abonnement:	<i>France</i> 96 F.	28,00 US dollars
		<i>Etranger</i> 120 F.	

II - BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRIINAIRE

12 numéros par an (15 fascicules)	Abonnement:	<i>France</i> 115 F.	30,25 US dollars
		<i>Etranger</i> 130 F.	

à paraître :

**Guide pratique pour l'étude des vecteurs de fièvre jaune
en Afrique et Méthodes de lutte**

R. CORDELLIER, M. GERMAIN, J.P. HERVY, J. MOUCHET

R. Cordellier, M. Germain, J.P. Hervy, J. Mouchet

**TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'O.R.S.T.O.M.
N° 63**

**O . R . S . T . O . M .
P A R I S
1 9 7 7**

.....

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal.»

.....

Bernard PHILIPPON

Étude de la transmission

d'*Onchocerca volvulus* (Leuckart, 1893) (*Nematoda, Onchocercidae*)

par *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (*Diptera, Simuliidae*)

en Afrique tropicale

Cet ouvrage a fait l'objet d'une Thèse présentée à l'Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, pour obtenir le Grade de Docteur es Sciences Naturelles, soutenue le 16 janvier 1976.

Numéro d'enregistrement au C.N.R.S. :

Sommaire

	Pages
AVANT-PROPOS	1
CHAPITRE I : Techniques utilisées	5
CHAPITRE II : Présentation des zones d'observation	25
CHAPITRE III : Eléments de biologie et d'écologie de la femelle de <i>Simulium damnosum</i>	45
CHAPITRE IV : Le réservoir de virus, rapports avec le vecteur	79
CHAPITRE V : Le parasite, rapports avec le vecteur	131
CHAPITRE IV : Relations vecteur/parasite-récepteur. Rapports entre l'intensité de la transmission et l'épidémiologie de la maladie	207
CONCLUSIONS GENERALES	241
RESUME	249
ABSTRACT	263
BIBLIOGRAPHIE	275
TABLE DES MATIERES	299

Avant-Propos

Du seul fait de son incidence, l'onchocercose humaine mérite d'être considérée comme une endémie majeure. Les estimations du nombre de sujets atteints dans le monde varient en effet de 20 (STOLL, 1947) à 30 millions (NELSON, 1970) ; bien que la maladie sévisse localement en Amérique latine (Mexique, Guatemala, Venezuela, Colombie et Brésil) et au Yémen, les foyers africains (situés entre le 12^{ème} parallèle nord et le 17^{ème} parallèle sud) rassemblent sans doute environ 99% de ce total.

L'onchocercose représente également un sérieux problème de santé publique, en particulier en raison de ses dramatiques complications oculaires: la zone retenue pour le Programme de Lutte contre l'Onchocercose dans le Bassin de la Volta (700.000 km²) compte 10 millions d'habitants, dont plus d'un million d'onchocerquiens; parmi eux, plus de 35.000 sont aveugles et un nombre au moins égal souffre de lésions oculaires graves et irréversibles (O.M.S., 1973).

Dans les régions de savane ouest-africaines, l'onchocercose est de plus un important problème socio-économique. Maladie débilitante et invalidante, elle frappe les petites communautés rurales riveraines (cécité des rivières), dont elle tend à rompre le fragile équilibre économique. Il en résulte un abandon par l'homme des vallées fertiles et irriguables et un surpeuplement des plateaux pauvres et arides. On considère par exemple que dans l'est de la Haute-Volta un tiers des terres arables sont inexploitées du fait de l'onchocercose. (LE BERRE, 1968 b).

Actuellement, du fait de l'évolution démographique africaine, la recolonisation et la mise en valeur des terres désertées apparaît comme une impérieuse nécessité. Mais ce repeuplement et le développement passent obligatoirement par l'assainissement préalable des vallées infestées. Les travaux entomologiques ayant montré la possibilité de lutter chimiquement avec efficacité contre le vecteur, l'intérêt des entomologistes, parasitologistes, cliniciens, épidémiologistes et socio-économistes s'est depuis quelques années à nouveau porté sur l'onchocercose

Bien que le parasite (*Onchocerca volvulus*) ait été décrit à partir de matériel en provenance de Gold Coast par LEUCKART en 1893, que la maladie

ait été observée pour la première fois par O'NEIL dès 1875 également en Gold Coast, et que le rôle vecteur de *Simulium damnosum* Th. ait été prouvé par BLACKLOCK au Sierra Leone en 1926, l'étude de la transmission de l'onchocercose a ensuite été quelque peu négligée en Afrique occidentale pendant plusieurs décennies. Les travaux de LEWIS (à partir de 1956) puis d'OVAZZA (1965) et surtout de LE BERRE (1966) ont ensuite apporté des éléments essentiels à la connaissance de *S. damnosum* en Afrique de l'ouest ; mais l'essentiel des travaux relatifs à la dynamique de la transmission d'*O. volvulus* par *S. damnosum* a été réalisé au Cameroun par DUKE à partir de 1964.

Le présent travail a pour but d'étudier le développement d'*O. volvulus* chez la femelle de *S. damnosum* et la dynamique de la transmission de ce parasite par son vecteur, en relation avec l'épidémiologie de la maladie dans différentes régions d'Afrique occidentale. Il fut exécuté de 1965 à 1971 dans le cadre des activités de recherche appliquée de la Mission Entomologique de l'O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E. de Bobo Dioulasso (Haute-Volta), et a bénéficié d'une subvention de l'Organisation Mondiale de la Santé.

Ce travail n'a pu être entrepris et réalisé que grâce à l'appui, l'assistance et la collaboration qui m'ont été apportés de différentes manières par de nombreuses personnes, parmi lesquelles il m'est agréable de remercier ici :

- Monsieur le Directeur Général de l'O.R.S.T.O.M. , qui m'a accordé toutes les facilités nécessaires pour la rédaction de cette étude.

- Monsieur le Professeur J. BERGERARD, qui a bien voulu accepter la direction scientifique de ce travail et m'a fait bénéficier de ses conseils et connaissances tout au long des différentes étapes de sa rédaction.

- Monsieur le Professeur A.G. CHABAUD, qui m'a toujours réservé le meilleur accueil dans son laboratoire et m'a ainsi permis de m'initier à l'étude des filaires.

- Messieurs les Professeurs C. BOCQUET et F. RAMADE qui ont bien voulu s'intéresser aux résultats de mes travaux et siéger à mon jury de thèse.

- Monsieur R. LE BERRE, ancien Chef de la Section Onchocercose de l'O.C.C.G.E. . C'est en grande partie à son dynamisme, à son enthousiasme et à sa compétence que je dois de m'être intéressé à l'onchocercose et d'avoir pu mener à bien mes recherches, qui ont constamment bénéficié de son appui, de ses conseils et de son aide matérielle. Qu'il trouve ici l'expression de ma gratitude et de mon amitié.

-
- O.R.S.T.O.M. : Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, 24 rue Bayard, 75008 - Paris - France.
 - O.C.C.G.E. : Organisation de Coordination et de Coopération pour la lutte contre les Grandes Endémies, B.P. 153, Bobo-Dioulasso, Haute-Volta.

- Monsieur J. MOUCHET, qui m'a toujours prodigué généreusement son assistance morale, scientifique et matérielle pendant la rédaction de ce travail.

- Monsieur J. HAMON qui, Chef de la Mission O.R.S.T.O.M. de Bobo-Dioulasso pendant mes séjours en Haute-Volta, s'est en permanence intéressé à mes recherches et m'a accordé les facilités pour les exécuter.

- Monsieur le Médecin Général Inspecteur P. RICHEL et Monsieur le Docteur C. SOW, Secrétaires Généraux de l'O.C.C.G.E., qui ont toujours manifesté beaucoup d'intérêt pour les recherches relatives à l'onchocercose et ont mis à ma disposition les moyens matériels indispensables à mes travaux.

- Mademoiselle O. BAIN, dont les connaissances et l'enthousiasme pour la recherche helminthologique m'incitèrent à m'orienter vers la transmission d'*O. volvulus*.

- Monsieur Y. SECHAN, qui a en permanence pris une part prépondérante aux plus durs travaux de terrain et aux fastidieuses séries de dissections. Sans ses exceptionnelles qualités humaines et professionnelles, son inlassable dévouement et sa constante disponibilité, beaucoup des études entreprises n'auraient pu aboutir. Je lui adresse ici toute ma reconnaissance et mon amitié.

- Monsieur B. PENDRIEZ, qui a également largement participé aux travaux de terrain et de laboratoire, où ses qualités d'organisateur, son dynamisme et sa conscience professionnelle m'ont été des plus précieux.

- Messieurs J. BERNADOU, H. ESCAFFRE, S. GREBAUT et E. SIMONKOVICH, qui de leurs longs et fréquents séjours sur le terrain ont toujours accepté de me rapporter matériel et observations.

- Mes collègues de l'Unité de Recherches sur les Filarioses de l'O.R.S.T.O.M., J. BRENGUES, J. BRUNHES et D. QUILLEVERE, avec qui j'ai eu de fructueuses et amicales discussions.

- Mes collègues de la Mission O.R.S.T.O.M. de Bobo-Dioulasso, avec qui j'ai eu le plaisir et l'avantage de travailler : C. BELLEC, B. BOUCHITE, O. BRUN, A. CHALLIER, G. CHAUVET, R. CORDELLIER, J. COZ, M. EYRAUD, J.P. HERVY, C. LAVEISSIERE, B. MONDET, G. PICHON, G. QUELENNEC, F. RIVIERE, S. SALES, R. SUBRA et G. VERTENT.

- Tous les captureurs, chauffeurs et auxiliaires de laboratoire de la Section Onchocercose de Bobo-Dioulasso qui, pour la réalisation des prospections, captures et dissections nécessaires à mon programme ont effectué de multiples séjours longs et pénibles sur le terrain, souvent dans des conditions très difficiles et en des lieux reculés ; qu'ils soient remerciés ici pour leur constant dévouement et leur conscience professionnelle.

- Le personnel des Services Scientifiques Centraux de l'O.R.S.T.O.M. à Bondy, qui a réalisé tous les travaux de dactylographie , d'impression et de tirage du présent ouvrage.

J'adresse enfin mon affectueuse gratitude à mes parents : sans les sacrifices qu'ils ont consentis pour assurer mes études, les travaux rapportés ici n'auraient pu être entrepris.

CHAPITRE I

Techniques utilisées

1 - TECHNIQUES DE CAPTURE DES FEMELLES DE *Simulium damnosum*

1.1. CAPTURE DE FEMELLES PIQUEUSES SUR APPÂT VIVANT

1.1.1. CAPTURE SUR APPAT HUMAIN -

Le procédé consistant à utiliser l'homme comme appât a été largement employé pour la capture des insectes anthropophiles hématophages, en particulier des Diptères Nématocères. En ce qui concerne les femelles de *S. damnosum*, la majorité des auteurs qui se sont intéressés à cet insecte ont fait appel à ce procédé. Nous l'avons personnellement utilisé à deux fins distinctes : en vue d'un échantillonnage des populations de femelles piqueuses d'une part, comme moyen d'obtenir des femelles gorgées maintenues ensuite en captivité d'autre part.

1.1.1.1. Capture de femelles non gorgées.

- Méthode de capture -

Nous avons appliqué la méthode décrite par LE BERRE (1966). Chaque équipe comprend deux captureurs, chacun d'eux opérant à tour de rôle pendant une heure. Le captureur a pour mission de récolter toutes les femelles qui viennent se poser sur lui ; compte-tenu de la localisation basse des piqûres des femelles de *S. damnosum*, seules ses jambes sont dénudées et exposées. Du fait que la plupart des simulies ainsi capturées sont destinées à une étude de leur infection par *Onchocerca volvulus*, il est absolument indispensable que l'opérateur capture les femelles avant qu'elles n'entament leur processus de piqûre afin d'éviter la perte de parasites. Les simulies sont prélevées directement à l'aide d'un tube de verre (tube à hémolyse classique de 65 millimètres de longueur et 12 millimètres de diamètre), à raison d'une seule femelle par tube ; chaque équipe est donc munie d'une importante réserve de tubes de capture.

Dans les cas de fortes densités simulidiennes, ce mode opératoire a dû être modifié : l'un des captureurs sert alors d'appât et capture sur lui-

même, secondé par son collègue dûment protégé par un habillement adéquat ; les deux opérateurs alternent leurs fonctions toutes les heures ; un chef d'équipe chargé de l'enregistrement des résultats et faisant éventuellement office de récolteur d'appoint est alors souvent associé aux deux captureurs. Dans les cas exceptionnels d'extrême pullulation simulidienne, il est nécessaire de ramener la durée d'exposition de chaque captureur à 15 minutes et de doubler l'équipe de trois membres par une seconde équipe relayant la première toutes les demi-heures. Tous les captureurs sont alors munis de grands tubes en verre (20 cm de longueur et 5 cm de diamètre) permettant de capturer en même temps plusieurs dizaines de simulies.

A l'exception de quelques rares captures entreprises à titre de sondages partiels, les captures ont toujours été effectuées sur un seul captureur à la fois, quels que soient les effectifs de l'équipe, afin que la densité de piqûre puisse être estimée par rapport à un individu.

- Critères de sélection du lieu de capture -

Le point de capture est en principe un lieu ombragé et abrité du vent, mais libre de végétation, accessible en toutes saisons de manière à pouvoir être suivi pendant toute l'année. Il doit être représentatif des lieux fréquentés par la population locale sans pour autant que les captureurs soient entourés de rassemblements humains, cela pour éviter à la fois la "dilution" des simulies et la baisse d'attention des captureurs (cf. LE BERRE, 1966, p.5). Un certain nombre de points situés dans différents foyers et dans diverses localisations par rapport aux gîtes préimaginaux à *S. damnosum* et aux centres d'activité des populations humaines (villages, points d'eau, champs de culture, etc ...) ont été régulièrement suivis (cf. chapitre II).

- Rythme des captures -

Les captures devant permettre de déterminer la dynamique des populations piqueuses de *S. damnosum*, elles doivent couvrir toute la période d'activité journalière des femelles et s'étaler sur un cycle annuel. Elles sont effectuées pendant toute la journée, sans interruption grâce à la rotation des captureurs. Elles s'étalent en principe de 7 heures à 18 heures, mais ces horaires ont été modifiés en fonction de la latitude, de la longitude et de la saison (décalage d'une heure en plus ou en moins, allongement d'une heure ou une heure et demie le matin ou le soir, etc ...).

Les captures ont lieu pendant au moins trois jours consécutifs au même endroit, de manière à éliminer autant que possible les variations journalières dues aux intempéries (recommandations du 2ème Comité d'Experts de l'Onchocercose de l'O.M.S. , 1966). Pour les points les plus proches de Bobo-Dioulasso, trois ou quatre journées de capture hebdomadaires ont été effectuées pendant au moins une année. Pour les points plus éloignés, des séries hebdomadaires n'ont eu lieu qu'une fois par mois. Pour les points les plus distants,

les captures étaient saisonnières, chaque série comportant six à dix journées consécutives. Dans la mesure du possible, il est préférable d'échelonner les séries de trois jours plutôt que d'effectuer des séries plus longues séparées par des durées trop prolongées.

Dans un même foyer, plusieurs points étaient assurés simultanément, le transport des captureurs, le ramassage des similies capturées et la liaison avec le laboratoire de dissection étant réalisés au moyen d'un véhicule, selon un circuit préétabli.

- Conservation et transport du matériel capturé -

Lorsque les similies ne sont pas destinées à être disséquées, elles sont immédiatement transférées par le captureur dans un flacon d'alcool à 70°. Mais dans la majorité des cas, elles sont conservées vivantes en vue de dissection. Aussitôt après la capture, le tube renfermant une similie est placé à l'abri de la chaleur entre deux couches de coton humide ; à la fin de chaque heure, le captureur confectionne un paquet de tubes étiqueté (lieu, jour et heure de capture, nom du captureur) et conservé au frais ; par temps de forte chaleur, les captureurs sont munis de glacières.

Dans la mesure du possible, les similies sont disséquées sur place au fur et à mesure des captures. Dans le cas de plusieurs captures simultanées en différents points, un véhicule assure la navette entre les équipes de captureurs et le laboratoire, les similies étant transportées dans une glacière. Si les lieux de capture sont trop éloignés, les similies ne sont rapportées qu'à l'issue de la journée ; si elles ne peuvent pas être disséquées aussitôt, elles sont conservées au réfrigérateur où leur séjour avant la dissection n'excède toutefois pas une nuit.

- Enregistrement des résultats -

Les résultats de chaque journée de capture (nombre de similies capturées à chaque heure, total journalier) sont inscrits par le captureur sur une fiche sur laquelle sont également notées les températures enregistrées à chaque demi-heure et d'autres observations éventuelles (pluie, vent, etc ...). Ces résultats journaliers sont reportés sur une fiche mensuelle où seront ajoutés ensuite les résultats de dissections.

- Qualités requises chez le captureur -

Il est nécessaire que le personnel employé fasse preuve d'une grande conscience professionnelle (respect des horaires, du lieu de capture choisi, des conditions d'exposition, attention soutenue) et d'une certaine habileté manuelle (capture des similies avant qu'elles ne commencent à piquer) ; il faut aussi qu'il ait un minimum d'instruction (aptitude à remplir une fiche de capture).

Comme l'a souligné LE BERRE (1966), malgré ses aspects peu engageants (nombreux déplacements sur le terrain, séjour en des lieux reculés, longues périodes d'immobilité, risques de piqûres), l'emploi de captureur est néanmoins relativement lucratif dans des régions où le niveau de vie moyen reste encore bas, et il est aisé de se procurer ou de former une main-d'oeuvre suffisamment qualifiée. De plus nous avons personnellement bénéficié, pendant toute la durée de nos travaux, de la collaboration d'équipes hautement spécialisées dans la capture des simules, bien entraînées depuis de nombreuses années et qui nous ont toujours donné entière satisfaction.

- Critique de la méthode -

Les captures sur appât humain ne permettent évidemment qu'un échantillonnage partiel : celui de la seule fraction de la population simulidienne venant prendre un repas sanguin sur homme. C'est cependant là un inconvénient mineur dans le cas de la présente étude, puisque la majorité des travaux entrepris dans le cadre de la dynamique de la transmission onchocerquienne concernent précisément les seules femelles piqueuses. Il est à noter que cette méthode est insuffisante pour l'échantillonnage de la population piqueuse lorsque les femelles ne sont pas exclusivement anthropophiles ; mais elle reste alors cependant valable pour une étude de la transmission de l'onchocercose humaine.

Par ailleurs, cette méthode présente le désavantage d'être liée à des facteurs humains introduits par l'emploi de captureurs. Pour de multiples raisons, le rendement d'un captureur peut varier notablement au cours d'une même journée ou d'une période à l'autre ; *a fortiori* ce rendement est-il différent d'un captureur à l'autre. Par ailleurs, il est connu (CROSSKEY, 1955 ; BELLEC, 1972, 1974) que l'attraction vis-à-vis des femelles de *S. damnosum* varie considérablement d'un individu à l'autre. Il est toutefois possible de compenser ces facteurs inhérents à la méthode par l'emploi de captureurs bien connus et dûment testés, par la rotation des captureurs, la multiplication des séances de capture et l'alternance de différentes équipes.

Il faut rappeler d'autre part que toutes les femelles qui se posent sur le captureur ne viennent pas nécessairement prendre leur repas sanguin.

Enfin, il est certain que le captureur n'est pas absolument représentatif de la population humaine locale. Il est en effet beaucoup plus exposé et son emploi tend à surestimer la quantité de piqûres à laquelle l'homme est soumis dans le foyer considéré.

En dépit de ses imperfections, et quelque théoriques que puissent être les résultats qu'elle procure, la capture sur appât humain apparaît néanmoins comme la meilleure méthode pour une étude quantitative valable de la dynamique de la transmission onchocerquienne, étant celle qui se rapproche le plus des conditions naturelles de cette transmission.

- Standardisation des captures et de leurs résultats -

Du fait des imperfections énumérées précédemment, il importe que la méthode soit parfaitement normalisée, de manière à pouvoir effectuer des comparaisons de saison à saison, de point de capture à point de capture, de foyer traité à foyer non traité. Cette normalisation concerne le choix de site (proximité des gîtes préimaginaux de *S. damnosum* et des collectivités humaines, isolement des captureurs), le choix des captureurs, leurs conditions d'exposition (nature du site, environnement immédiat, habillement), la durée des captures journalières, le rythme saisonnier et annuel des séries de captures.

A la suite de LE BERRE (1966), nous exprimerons nos résultats de capture en nombres de femelles par jour et par captureur ou en nombres de piqûres par homme et par jour, ces quantités étant établies à partir de journées complètes et ininterrompues de capture. L'unité "fly/boy/hour" (ou "fly/man/hour") longtemps utilisée par les auteurs anglo-saxons, et qui ne tenait aucun compte des variations de densités de piqûres en fonction du moment de la journée, semble en effet heureusement tombée en désuétude. Quant aux unités journalières établies à partir de captures d'un quart d'heure par jour, elles sont absolument à rejeter pour les mêmes raisons.

1.1.1.2. Captures de femelles gorgées.

Nous avons récolté des femelles gorgées sur appât humain soit en vue de dissections effectuées peu après le repas sanguin, soit afin de conserver en survie des femelles infectées. Ces femelles étaient capturées sur des onchocerquiens parasitologiquement confirmés et étalonnés ou sur des individus sains.

Il s'agit de "femelles sauvages", c'est-à-dire de simulies venant prendre leur repas sanguin dans les conditions naturelles. Le patient est placé dans les mêmes conditions qu'un captureur ordinaire, mais il est assisté d'un ou deux aides qui capturent les simulies sur lui. Lorsque la femelle a entamé son processus de piqûre, elle est recouverte par un tube de verre (environ 45 mm de longueur et 20 mm de diamètre), ce qui ne perturbe en aucune façon son repas sanguin. La simulie complètement gorgée se détache spontanément de la peau et le tube est refermé grâce à une capsule grillagée de tulle fin. Le récolteur note alors sur le tube l'heure et éventuellement la durée de la piqûre. Les simulies récoltées sont immédiatement placées à l'obscurité, à l'humidité et à l'abri de la chaleur.

Ces séances de capture ont généralement été pratiquées pendant des journées complètes, comme les captures normales. Certaines récoltes destinées à des études partielles ont toutefois été effectuées pendant quelques heures seulement ; il a également été procédé à des récoltes de simulies partiellement gorgées, par interruption mécanique du repas sanguin, aux fins de certaines études particulières.

1.1.2. CAPTURES SUR APPAT ANIMAL -

1.1.2.1. Nature de l'appât -

A la suite de nombreux auteurs, nous avons effectué des récoltes occasionnelles de femelles de *S. damnosum* sur différents animaux domestiques : ânes, boeufs, moutons, chiens, lapins.

Des captures systématiques ont été pratiquées dans quelques cas particuliers, sur âne essentiellement, ainsi que sur boeuf.

1.1.2.2. Captures de femelles non gorgées.-

Ce procédé a été peu utilisé pour les captures systématiques, sinon simultanément avec la capture de femelles gorgées sur le même animal ou avec la capture de femelles non gorgées sur appât humain. L'animal est alors immobilisé et la capture se pratique comme sur appât humain, mais il est nécessaire parfois de multiplier les récolteurs munis de tubes de capture, du fait de la grande surface de peau exposée aux piqûres.

1.1.2.3. Captures de femelles gorgées -

Des femelles gorgées ont été capturées systématiquement sur âne. La méthode tient à la fois de la capture de femelles gorgées sur appât humain (tubes de capture spéciaux, respect du temps de gorgement) et de la capture de femelles non gorgées sur appât animal (animal immobilisé, nombreux récolteurs).

1.2. AUTRES MODES DE CAPTURE DE FEMELLES DE *S. DAMNOSUM*

1.2.1. PIEGEAGE -

LE BERRE (1966) et BELLEC (1974) ont donné une liste des procédés de piégeage utilisés pour la capture des femelles de *S. damnosum*. Malgré la grande diversité des pièges mis au point par les différents auteurs, nous avons fort peu pratiqué le piégeage.

En effet, la majorité des pièges existants (silhouettes pièges, pièges lumineux, olfactifs, gluants, mécaniques) provoquent une attraction artificielle et perturbent nécessairement le comportement naturel des femelles. Il est donc impossible de tester la représentativité des lots de simuliés des différents stades physiologiques ainsi capturés par rapport à la composition de l'ensemble de la population simulidienne ; en particulier, dans l'optique principale de notre travail, le piégeage ne permet pas un échantillonnage

aussi précis que celui obtenu par la capture sur appât humain, en ce qui concerne les femelles anthropophiles piqueuses, en raison des défauts suivants : absence de représentativité des lots de femelles capturées, variations inexplicables de rendement, captures toujours beaucoup moins abondantes que celles obtenues sur appât humain (LE BERRE, 1966, p. 74 ; FALLIS, 1968 ; BELLEC, 1972, 1974).

Nous n'avons donc pratiqué qu'accessoirement le piégeage. Nous escomptions par ce moyen, - et par tous les autres modes de capture qui seront exposés ultérieurement -, obtenir des femelles infectées par *O. volvulus* et se présentant à un stade physiologique différent de celui qui est le leur au moment de la piqûre ; les différentes catégories de femelles récoltées nous auraient permis de suivre le développement du parasite en fonction du cycle gonotrophique du vecteur, dans les conditions naturelles. Nous espérons également récolter des femelles gorgées, la détermination de l'origine du sang stomacal par des techniques immunologiques et d'identification des parasites sanguins éventuels pouvant permettre de préciser les préférences trophiques des femelles de *S. damnosum*.

Nous n'avons utilisé que deux types de pièges lumineux : le piège CDC et le piège décrit par LE BERRE (1966, p. 4).

Si quelques récoltes intéressantes ont pu être faites au piège lumineux en zone forestière, nous n'avons par contre obtenu en savane, une récolte exceptionnelle mise à part, que des résultats numériquement très insuffisants.

1.2.2. CAPTURES AU FILET DANS LA VEGETATION -

Le procédé consiste simplement à faucher au filet dans la végétation herbacée et les branches basses des arbres. Ce genre de récolte a été pratiqué dans tous les foyers étudiés, à toutes les heures de la journée et à différentes distances des gîtes préimaginaux. Les quantités de femelles ainsi capturées sont toujours restées très faibles, comparativement à celles obtenues sur appât humain aux mêmes endroits et aux mêmes périodes.

1.2.3. CAPTURES DE FEMELLES AU REPOS -

Alors que les femelles capturées dans la végétation sont plutôt des femelles en attente de leur repas sanguin ou de leur repas de jus sucré (LE BERRE, 1966, p. 75), nous entendons par lieux de repos ceux dans lesquels s'effectue simultanément la digestion du sang et la maturation de la ponte.

Le problème de ces lieux de repos sera abordé par ailleurs (cf. chapitre III). Nous les avons recherchés dans tous les foyers étudiés, mais n'avons obtenu qu'un seul résultat positif (abri sous roche en zone subsaharienne). Dans ce cas, les femelles ont été récoltées par prélèvement direct au tube à différentes heures du jour et de la nuit.

1.2.4. CAPTURES DE FEMELLES PONDEUSES -

Les femelles ont été simplement récoltées au filet ou au tube sur les gîtes préimaginaux au moment de la ponte. Bien qu'il y ait alors une concentration des femelles dans l'espace, les résultats ont généralement été numériquement faibles.

2 - MAINTIEN EN SURVIE DES FEMELLES GORGÉES

2.1. RAPPELS : L'ELEVAGE DE *S. DAMNOSUM*

Le problème de l'élevage de masse de *S. damnosum* n'est pas encore résolu à l'heure actuelle. Outre les difficultés techniques pour obtenir le développement d'un nombre satisfaisant d'adultes à partir des oeufs, la réalisation du cycle gonotrophique en captivité se heurte, sauf exception, à trois obstacles majeurs : refus des femelles de s'accoupler, de prendre un repas et de pondre.

L'accouplement en captivité n'a encore été observé que chez la forme "Kibwezi" en Tanzanie (WENK et RAYBOULD, 1972) : 64% des femelles écloses en cage à partir de nymphes récoltées ont été fécondées. Mais ces femelles ont ensuite refusé de s'alimenter et le phénomène ne s'est pas reproduit chez d'autres formes ; les essais de fécondation artificielle se sont soldés par des échecs (LE BERRE, 1966).

En ce qui concerne l'alimentation sanguine en captivité des femelles écloses en laboratoire, l'utilisation d'un hôte humain donne des résultats qui sont soit trop rarement positifs (MUIRHEAD-THOMSON, 1957 et 1966 au Liberia), soit imparfaits : WANSON *et al.* (1945), au Congo, n'ont pu obtenir qu'un tiers de femelles gorgées, même après scarification de la peau ; MARR (1962) a observé au Nord Ghana que 1 à 33% des femelles prennent du sang, mais seulement 60% de celles-ci étaient complètement gorgées ; en Tanzanie, RAYBOULD et YAGUNGA (1969) citent le chiffre de 51% de femelles gorgées, mais la plupart le sont incomplètement. Avec l'emploi d'un hôte animal les mêmes auteurs rapportent que 36% des femelles se gorgent, mais il s'agit de

femelles capturées non gorgées dans la nature et maintenues en survie ; de même, WENK et RAYBOULD (1972) ont ainsi obtenu 20,7% de femelles de la forme "Kibwezi" gorgées sur oreille de lapin et 16,3% gorgées sur patte de poulet. Les meilleurs résultats ont été acquis par MACMAHON (1968) en Tanzanie, en faisant gorger des femelles sur sang humain à travers une membrane dans des conditions particulières d'éclairage artificiel ; 71% des femelles d'éclosion prennent alors un repas sanguin complet.

Plusieurs méthodes ont été utilisées efficacement pour induire l'oviposition chez les femelles gravides maintenues en captivité : la décapitation des femelles (LEWIS *et al.*, 1961), l'agitation de tubes renfermant des femelles mises en contact avec de l'eau (LEWIS, 1960a; LEWIS *et al.*, 1961 ; MARR, 1962 ; DUKE, 1968b; WENK et RAYBOULD, 1972), l'exposition au gaz carbonique (MARR, 1962). Mais du fait de l'absence ou de la rareté de la fécondation des femelles écloses au laboratoire, les oeufs obtenus par ces différentes méthodes ne sont évidemment qu'exceptionnellement fertiles.

Nous avons pu constater à la suite de ces auteurs que toutes ces techniques destinées à induire l'accouplement, le repas sanguin et la ponte chez les femelles d'élevage sont soit inefficaces, soit imparfaites, soit trop artificielles pour convenir à la réalisation d'un élevage de masse de *S. dambozum* se rapprochant autant que possible des conditions naturelles. Ainsi n'avons-nous pratiqué systématiquement aucune de ces méthodes et avons-nous seulement, pour l'étude du cycle parasitaire d'*O. volvulus* chez le vecteur, maintenu en survie des femelles gorgées sur différents hôtes dans les conditions naturelles.

2.2. APPAREILLAGE UTILISÉ

Nous avons adapté la technique de LEWIS (1957, 1960a) reprise par DUKE (1962a) et DUKE *et al.* (1966).

Les similies gorgées sont conservées dans leur tube individuel de capture (cf. 1.1.2.3.). Ces tubes sont rangés sur des plateaux percés d'alvéoles pouvant recevoir cent tubes chacun. Ces plateaux sont eux-mêmes superposés dans une caisse qui sert à la fois pour le transport et pour la conservation des tubes de similies. Chaque tube, muni d'une languette de bristol, est surmonté d'un tampon de coton imbibé d'une solution de saccharose à 10% et chaque plateau est recouvert d'un lit d'ouate humide. De plus, le bas de la caisse de rangement est occupé par un plateau rempli d'eau ou d'un volumineux tampon de coton mouillé.

2.3. MODE OPÉRATOIRE

Les tampons imbibés de solution de saccharose sont remplacés chaque jour pour éviter l'installation de moisissures ; ils sont de plus réimbibés une autre fois par jour si cela est nécessaire. L'hygrométrie est contrôlée périodiquement au niveau de la caisse de rangement de manière à maintenir une atmosphère pratiquement saturée d'humidité au moyen du coton mouillé. La température est enregistrée plusieurs fois par jour au niveau des plateaux ; au laboratoire ou dans une pièce abritée, les écarts journaliers n'ont pas dépassé 2 ou 3°C , mais des expériences de survies ont été réalisées en plein air sur le terrain dans différents foyers en laissant en permanence la caisse ouverte sur le sol et exposée aux variations de température dans un lieu ombragé.

Les contrôles de mortalité et le retrait des femelles mortes sont effectués, suivant le but recherché , soit toutes les heures soit 6 ou 7 fois par vingt-quatre heures. En même temps sont notées les variations de température et d'humidité.

Cette méthode nous a permis de maintenir en survie, sans mortalité excessive, de grandes quantités de femelles gorgées sur onchocerquien pendant des durées au moins égales à celle du cycle parasitaire.

3 - DISSECTIONS

3.1. DISSECTIONS DE FEMELLES NON GORGÉES

Toutes les dissections de femelles de *S. damnosum* ont été effectuées sur du matériel frais. A la différence de certains auteurs , nous n'avons utilisé ni matériel fixé coloré (LEWIS, 1957) ni matériel conservé à sec (UNGUREANU, 1972, avec moustiques).

Les femelles sont disséquées dans de l'eau physiologique (*), sous microscope stéréoscopique muni d'un puissant éclairage réfléchi, à -----
 (*) eau distillée renfermant 9 % de Na Cl.

l'aide d'aiguilles montées, immédiatement après avoir été tuées au chloroforme. La technique de dissection est celle de LEWIS (1957), reprise par la plupart des auteurs et consistant à séparer les différentes parties du corps de la similie (tête, thorax et abdomen), à les isoler puis à dilacérer finement les organes. Pratiquement, l'abdomen est incisé dans sa partie postérieure, puis les différents organes sont tirés vers l'arrière, ce qui permet l'observation de tous les caractères intéressants pour la détermination de l'âge physiologique (sang frais ou résiduel et méconium de l'estomac, jus sucré du jabot, aspect des tubes de Malpighi et de la graisse abdominale, présence ou absence de reliques folliculaires et d'oeufs résiduels dans les ovaires).

En principe, toutes les femelles récoltées au cours d'une journée complète de capture sont disséquées ; cependant en cas de grande abondance des femelles, il est parfois nécessaire de se limiter à la dissection d'un échantillon aussi important que possible. L'échantillonnage est alors fait heure par heure parmi les femelles capturées.

Le rendement d'un opérateur entraîné varie considérablement avec l'âge physiologique et l'infection du matériel disséqué. Il oscille entre 20 et 60 femelles par heure si cet opérateur est assisté d'un microscopiste et d'aides préparant les similies (classement des séries, anesthésie et installation des femelles sur des lames dans des gouttes d'eau physiologique) et enregistrant les résultats. Ce rendement est évidemment considérablement accru par adjonction d'un second dissecteur, mais il est alors indispensable que les deux opérateurs travaillent de manière rigoureusement identique. L'identité des résultats a d'ailleurs été testée pour toutes les séries de dissections où plusieurs opérateurs ont oeuvré de concert.

Les dissections ont deux buts principaux ; d'une part établir l'âge physiologique des femelles et d'autre part déterminer leur infection par *O. volvulus* et d'autres parasites.

3.1.1. Détermination de l'âge physiologique.

Comme l'a souligné LE BERRE (1966), il est impossible d'évaluer le nombre de cycles gonotrophiques accomplis par une femelle de *S. damnosum*, et seule la distinction entre femelles pares et femelles nullipares peut être établie. Ce même auteur a fourni une revue critique de tous les caractères morphologiques susceptibles d'être utilisés pour la détermination de l'âge physiologique des femelles, concluant que seule la présence de reliques folliculaires constitue un caractère absolu pour distinguer les femelles pares des femelles nullipares.

Dans la pratique courante, et à la suite de MARR (1962), OVAZZA *et al.* (1965a) DUKE (1968a), HAÜSERMANN (1969) et GARMS (communication personnelle),

nous avons toutefois largement utilisé le caractère d'absence ou de présence et surtout d'aspect du corps gras abdominal, d'observation plus facile et plus rapide que les reliques folliculaires. Si la présence de corps gras abdominal n'est nullement l'apanage des femelles nullipares, il est en effet bien rare que, au même moment et dans une même population, l'aspect de ce corps gras soit le même chez les femelles paires et chez les femelles nullipares ; la distinction entre les deux catégories de femelles est ainsi relativement aisée pour un observateur entraîné, avec un risque d'erreur insignifiant. Les variations du volume du corps gras abdominal en fonction des foyers et des saisons (OVAZZA *et al.*, 1965a; LE BERRE, 1966) nous ont cependant amené à effectuer dans chaque foyer une série préalable de dissections de contrôle par observation simultanée de la graisse abdominale et des reliques folliculaires.

Les autres caractères ont été utilisés accessoirement, en particulier celui des tubes de Malpighi, dont l'aspect ne semble vraiment caractéristique que chez les femelles manifestement très âgées. Si l'utilisation combinée de plusieurs caractères accessoires peut parfois permettre d'établir, au niveau d'une population ; une distinction entre "jeunes paires" et "vieilles paires" (OVAZZA *et al.*, 1965a ; DUKE, 1968a ; HAÜSERMANN, 1969), aucun caractère ne nous a permis de déterminer avec certitude le nombre de cycles gonotrophiques accomplis par une femelle paire piqueuse.

L'étude du parasitisme des populations de *S.damosum* par *O.volvulus* nous a toutefois permis, dans certains cas, de faire une distinction à l'intérieur des femelles paires : l'étude comparative du cycle gonotrophique de l'insecte et du cycle parasitaire de l'onchocerque (cf. chapitre V) montre en effet que les femelles paires sont à chaque repas susceptibles d'héberger des larves évolutives d'*O.volvulus* mais, que dans l'immense majorité des cas seules les femelles venant prendre leur troisième repas peuvent montrer des larves infectantes de ce parasite. A la suite de DUKE (1968b), DUKE *et al.* (1972) et GARMS (*in* DUKE *et al.*, 1972), nous avons admis la validité de la formule : $I/i = P_I/P^{(x)}$, d'où nous tirons :

$$P_I = P \times I/i \text{ et } P_I \text{ (primipares)} = P - P_I .$$

(x) I = nombre de femelles infectieuses (parasitées par des larves infectantes d'*O.volvulus*).

i = nombre de femelles infectées (parasitées par des larves évolutives d'*O.volvulus*)

P_I = nombre de paires potentiellement infectieuses (multipares)

P = nombre de paires.

Notons que cette formule n'est applicable qu'au niveau de populations piqueuses abondantes, seulement si le taux de parasitisme des femelles par *O. volvulus* est élevé, et qu'elle suppose un contact entre le réservoir humain et le vecteur constant pendant plusieurs cycles gonotrophiques ; enfin les résultats ainsi obtenus ne sont pas superposables à ceux qui résultent des distinctions anatomiques, les pares considérées comme "jeunes" pouvant fréquemment être infectieuses (cf. chapitre IV, 2.1.6.1.).

3.1.2. DETERMINATION DE L'INFECTION DES FEMELLES PAR *O. VOLVULUS* ET D'AUTRES PARASITES -

La tête, le thorax et l'abdomen des femelles pares sont finement dilacérés séparément pour la recherche des parasites. Lorsque ceux-ci sont repérés, ils sont identifiés et comptés soit sous la loupe binoculaire (l'expérience de recherche et de comptage contrôlés au microscope a montré que, dans de bonnes conditions d'éclairage, une quantité négligeable de parasites échappe à l'attention d'un observateur entraîné) soit au microscope (parasites très nombreux ou d'identification délicate).

Le problème de l'identification des larves d'*O. volvulus* sera abordé en détail ultérieurement, mais précisons dès maintenant que l'appellation "larves d'*O. volvulus*" ne désigne en toute rigueur que des larves morphologiquement indifférenciables de celles d'*O. volvulus*.

Les femelles nullipares ne sont pas l'objet d'un examen aussi approfondi, mais les parasites abdominaux sont cependant recherchés.

3.1.3. ENREGISTREMENT DES RESULTATS -

Les résultats de dissection sont pour chaque point et chaque journée notés sur une fiche dérivée de celle de LAMONTELLERIE et LE BERRE (LE BERRE, 1966). Pour chaque femelle sont indiqués : l'âge physiologique (pare ou nullipare), l'aspect des tubes de Malpighi, l'absence ou l'abondance de graisse abdominale, la présence ou l'absence de sang frais ou résiduel dans l'estomac, la présence éventuelle d'oeufs résiduels, l'absence ou l'abondance de jus sucré dans le jabot (femelles capturées dans la végétation ou au repos). En ce qui concerne le parasitisme par *O. volvulus*, la localisation, le nombre et le stade évolutif des larves sont notés. Sont également relevés la localisation, le nombre et l'identité (dans la mesure où elle peut être établie) des autres parasites éventuels.

Ces résultats sont totalisés pour chaque point en fin de journée. Si un échantillonnage a été nécessaire, une correction est établie pour chaque heure de capture, par rapport à l'ensemble des femelles capturées pendant l'heure considérée. Ces résultats éventuellement corrigés sont

reportés sur une fiche récapitulative mensuelle ; seuls sont pris en considération les résultats de journées complètes de captures-dissections. Sur cette fiche figurent les quantités de femelles capturées, de femelles disséquées, les proportions de femelles pares, de femelles infectées (femelles renfermant des larves évolutives d'*O. volvulus* de tous stades à l'exception des microfilaires de la masse sanguine) établies par rapport aux pares et par rapport à la totalité des femelles, de femelles infectieuses (femelles renfermant des larves infectantes d'*O. volvulus* dans n'importe quelle partie du corps) également établies par rapport aux pares et à la totalité des femelles, la quantité de larves infectantes potentiellement reçue par homme et par jour. Les résultats mensuels sont eux-mêmes reportés sur une fiche récapitulative annuelle.

3.2. DISSECTION DE FEMELLES GORGÉES

Des dissections de femelles gorgées sur onchocerquien, pratiquées à des durées bien définies après le repas sanguin, ont été effectuées pour étudier l'ingestion des microfilaires et les toutes premières phases de leur développement.

L'appareillage utilisé est le même que pour la dissection de femelles non gorgées, mais l'équipe se compose d'un dissecteur et d'un microscopiste.

La femelle est tuée au chloroforme immédiatement avant la dissection, puis amputée de ses pattes et de ses ailes. Les organes suivants sont isolés et finement dilacérés chacun dans une goutte d'eau physiologique : tête, thorax, épithélium de l'intestin moyen (cardiaque, stomacal et proctodéal), masse sanguine entourée de sa membrane périthrophique, abdomen dépourvu de l'intestin moyen.

A la loupe binoculaire sont notés l'âge physiologique de la femelle, le volume du repas sanguin, l'aspect de la membrane périthrophique, la présence éventuelle de microfilaires et de sang dans le cardia, le proctodeum et les tubes de Malpighi, le nombre de microfilaires qui s'échappent lors de la séparation entre l'épithélium stomacal et la masse sanguine, le nombre et la localisation d'éventuelles larves évolutives de parasites. Ces dissections sont très délicates et minutieuses, et toute dissection laissant apparaître un doute quant à sa perfection (lésion même légère du tube digestif en particulier) doit être éliminée.

Les restes de la femelle disséquée sont ensuite examinés au microscope entre lame et lamelle, et les microfilaires sont recherchées et comptées

dans l'abdomen, le thorax, la tête et la masse sanguine (déduction faite des microfilaires observées dans l'espace péritrophique sous la loupe binoculaire).

Il n'a pas été effectué de dissection ou de comptage de microfilaires sur du matériel fixé et coloré, comme cela a été pratiqué par certains auteurs (DUKE, 1962a ; DUKE et LEWIS, 1964 ; DUKE *et al.*, 1966 ; LAURENCE, 1966).

Au cours d'une même série de captures journalières réalisée sur un même donneur, des femelles ont été disséquées une minute, 15 mn, une heure, 3, 6, 12 et 24 heures après leur repas sanguin, en veillant à ce que les différents lots correspondant à chaque durée de survie soient aussi comparables que possible (PHILIPPON et BAIN, 1972). Des donneurs de diverses origines, d'âges différents et d'états cliniques variés ont été employés.

3.3. DISSECTION DE FEMELLES CONSERVÉES EN SURVIE

Les dissections de femelles gorgées sur onchocerquien et mortes ou tuées en cours de survie ont pour but l'étude du développement des larves d'*O. volvulus* chez le vecteur. Les femelles sacrifiées sont tuées au chloroforme et immédiatement disséquées. Les femelles mortes sont disséquées aussitôt après le contrôle de mortalité ou conservées pendant quelques heures au réfrigérateur. Dans la mesure du possible, parmi une série de femelles gorgées le même jour sur un onchocerquien, des lots équivalents de femelles tuées sont disséquées après la même durée de survie. La technique de dissection est identique à celle des femelles non gorgées, avec isolement du repas sanguin chez les femelles n'ayant pas terminé la digestion de celui-ci et examen approfondi des ovaires pour déterminer le stade de maturation de la ponte.

Aussi souvent que possible, les larves d'*O. volvulus* ont été dessinées vivantes à la chambre claire aux fins de comparaison de leurs dimensions avec celles de larves récoltées chez les femelles sauvages et dessinées par le même procédé.

4 - FIXATIONS ET CONSERVATION

4.1. FEMELLES DE *S. DAMNOSUM*

Les femelles de *S. damnosum* destinées à des examens morphologiques et anatomiques ultérieurs sont simplement conservées dans l'alcool à 70° ou à sec. Des lots de femelles gorgées sur onchocerquien ont été fixés au Carnoy et au Bouin en vue d'études histologiques (cf. 5).

4.2. LARVES DE *S. DAMNOSUM*

Des larves âgées (sixième et surtout septième stades) de *S. damnosum* ont été fixées au Carnoy selon la méthode de DUNBAR dans tous les foyers ouest-africains étudiés, en vue de l'étude des chromosomes géants des glandes salivaires par un laboratoire spécialisé ; cette étude cytotaxonomique est destinée à préciser la composition du "complexe" *S. damnosum* et la répartition géographique des différents éléments de celui-ci.

4.3. REPAS SANGUINS DE FEMELLES DE *S. DAMNOSUM*

Les repas sanguins des femelles exceptionnellement récoltées gorgées ont été fixés sur papier-filtre en vue de l'identification de l'origine de ce sang par des techniques immunologiques.

4.4. LARVES EVOLUTIVES DE NEMATODES

Les larves de nématodes (essentiellement larves du troisième stade parasitant les femelles de *S. damnosum* ont été, chaque fois que les conditions

de travail le permettaient , fixées à l'alcool chaud puis montées en goutte pendante dans la glycérine en vue de leur identification future. Des larves d'*O. volvulus* du troisième stade ont en particulier été fixées dans toutes les zones bioclimatiques étudiées, en vue d'études morphologiques et biométriques.

5 - HISTOLOGIE

Des femelles de *S. damnosum* gorgées sur des onchocerquiens ou sur des individus sains, sacrifiées après différentes durées de survie et fixées (cf. 4.1.) ont fait l'objet d'études histologiques destinées à l'observation de la formation de la membrane péritrophique, du processus de sortie des microfilaires hors de l'estomac, de l'anatomie et des migrations des larves évolutives (BAIN et PHILIPPON , 1969a, 1970).

6 - TRAITEMENTS LARVICIDES

ANTISIMULIDIENS

Un grand nombre de captures et de dissections de femelles de *S. damnosum* ont été réalisées dans des foyers faisant par ailleurs l'objet de campagnes de lutte antisimulidienne , afin de déterminer la dynamique de la transmission onchocerquienne résiduelle entretenue par les femelles immigrantes.

D'autres traitements antisimulidiens ont été effectués spécialement pour certaines des expérimentations rapportées ici, soit afin d'isoler des populations simulidiennes par destruction des populations issues des gîtes périphériques (étude dans un foyer donné des parts respectives de la

transmission locale et de la transmission importée), soit afin de suivre l'évolution de la transmission en fonction du vieillissement des populations vectrices, après destruction des populations préimaginales.

Les épandages ont été réalisés selon les modalités en vigueur depuis plusieurs années à la Section Onchocercose de Bobo-Dioulasso et décrites par LE BERRE (1966). Le larvicide utilisé était le DDT en solution émulsifiable déversé à des dosages variant de 0,05 à 1 ppm (partie par million) pendant des durées comprises entre une et 30 minutes. Il a été remplacé dès 1971 par l'Abate en solution émulsifiable dosé à 0,1 ou 0,05 ppm/10 mn.

L'intervalle entre deux épandages successifs était de 7 ou 10 jours ; cette durée est déterminée par celle du développement larvaire et doit toujours être inférieure à cette dernière ; en effet, les larves étant les seules formes préimaginales détritophages, donc les seules affectées par les insecticides d'ingestion utilisés, il importe de les détruire avant leur transformation en nymphes qui, elles, sont insensibles aux traitements larvicides. Les traitements étaient effectués soit en continu (foyers inclus dans des campagnes de grande envergure) soit pendant une durée au moins égale à celle de notre étude (traitements réalisés spécialement en vue de notre expérimentation).

CHAPITRE II

Présentation des zones d'observation

Notre travail a été réalisé dans plusieurs foyers simuliens et onchocerquiens représentatifs de toutes les zones bioclimatiques participant de l'aire de répartition de *S. damnosum* en Afrique occidentale (*).

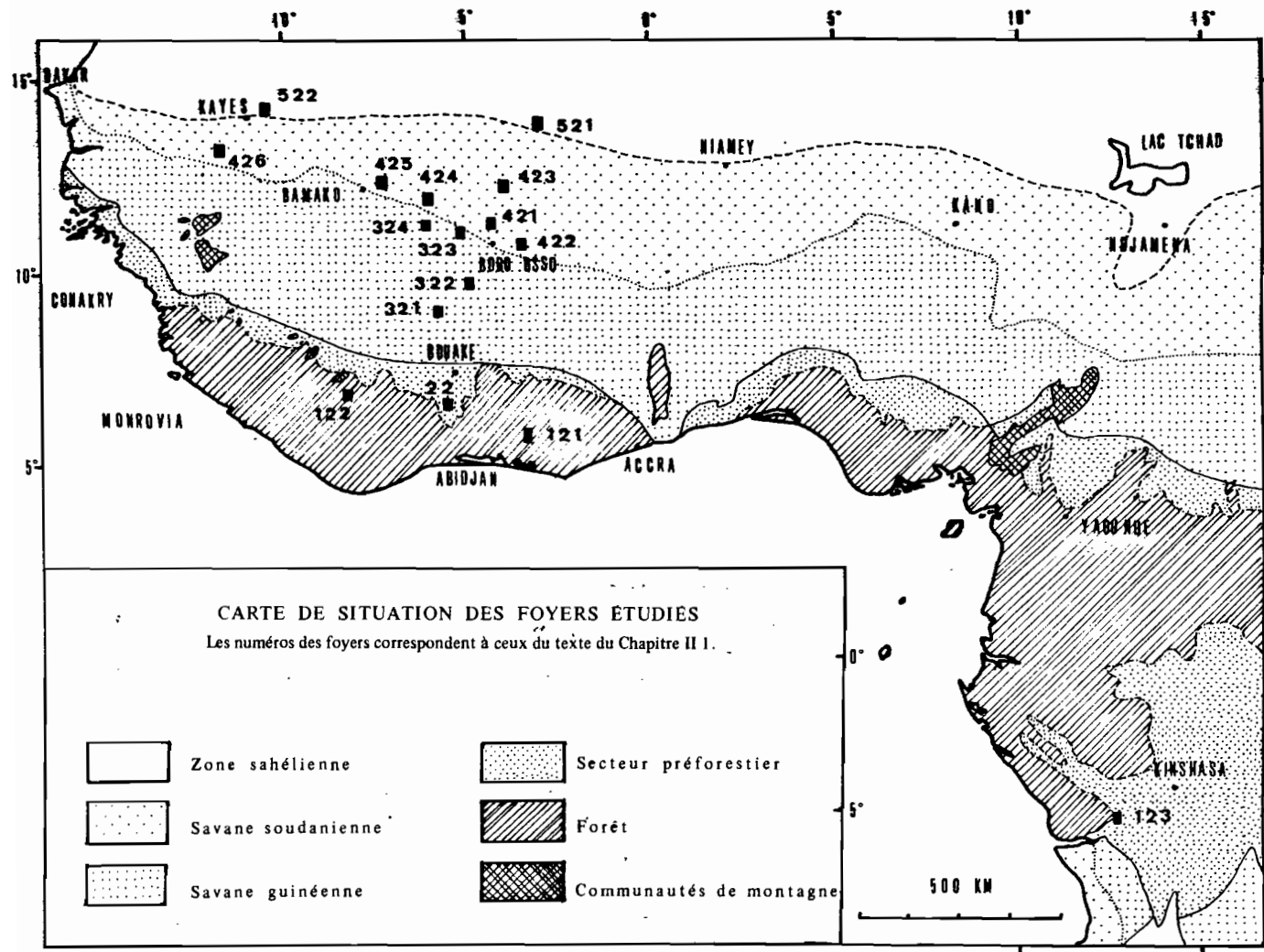
Un certain nombre de facteurs ont été pris en considération lors de la sélection des foyers :

- situation géographique et caractéristiques botaniques, climatologiques et hydrologiques représentatives de la zone bioclimatique considérée ;
- présence de populations simuliennes suffisamment abondantes pour permettre une étude significative ;
- bonne connaissance de la répartition des gîtes préimaginaux ainsi que de la dynamique des populations préimaginaires et imaginaires du vecteur, ce qui a souvent nécessité de longues études préliminaires ;
- présence d'un foyer d'onchocercose humaine épidémiologiquement représentatif de la région considérée ;
- existence permanente d'accès relativement faciles aux gîtes préimaginaux et aux points de capture, ainsi que de possibilités d'installation de laboratoires sommaires de terrain, afin de pouvoir suivre le foyer en toutes saisons et à moindres frais.

Dans l'énumération des zones bioclimatiques qui va suivre, nous adopterons la classification de TROCHAIN (1957), reprise par LE BERRE (1966), et qui correspond à celles de AUBREVILLE *et al.* (1958) et de KEAY (1959) reprises par DUKE *et al.* (1966) et DUKE (1967a, 1968c). Nous ne détaillerons pas les diverses associations végétales qui ont permis aux phytosociologues de définir avec précision les différentes zones bioclimatiques et leurs subdivisions.

Pour ce qui concerne les foyers ivoiriens, nous nous sommes largement inspirés des travaux de AVENARD (1971, géomorphologie), ELDIN (1971, climatologie), GIRARD *et al.* (1971, hydrologie), GUILLAUMET et ADJANOHOON (1971, végétation).

(x) Nous regroupons sous l'expression "Afrique occidentale" les foyers de l'Ouest africain et le foyer congolais d'Inga ; rappelons que dans la nomenclature zoogéographique de JEANNEL la sous-région Occidentale de la région Ethiopienne rassemble les massifs forestiers de l'Ouest africain et du Cameroun, de la République Centrafricaine, du Gabon et du bassin du Congo, les foyers de savane étant par contre inclus dans la sous-région soudanienne.



1 - ZONES DE FORÊT TROPICALE

1.1. RAPPELS : CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES

Malgré de nombreux faciès locaux, tous les foyers étudiés sont situés en zone de forêt dense semi-décidue (TROCHAIN, 1957), caractérisée par la présence de très grands arbres partiellement caducifoliés et d'un sous-bois sempervirent (LE BERRE, 1966).

Le pluviométrie moyenne annuelle est partout relativement élevée (de 1.200mm au nord à 2.200 mm au sud). Elle se répartit en deux saisons des pluies dont la durée est d'autant plus longue et la séparation d'autant plus nette que la latitude est plus basse ; dans l'hémisphère nord, la succession des saisons est la suivante :

- grande saison sèche, dont la durée varie de deux mois au sud (janvier-février) à quatre mois au nord (de décembre à mars) ;
- grande saison des pluies, longue de quatre à cinq mois (de mars-avril à juillet) ;
- petite saison sèche (août-septembre) ;
- petite saison des pluies, de septembre à novembre-décembre (deux ou trois mois) .

L'hygrométrie est élevée en toutes saisons, avec des moyennes diurnes annuelles oscillant autour de 80% et des moyennes diurnes mensuelles jamais inférieures à 60% pendant la grande saison sèche. La nébulosité est également importante pendant toute l'année.

La température est remarquablement constante, et les moyennes diurnes annuelles sont de l'ordre de 25°C. A quelques exceptions près (cf. 1.2.), les variations diurnes et saisonnières sont de faible amplitude.

A l'exception des régions accidentées, les cours d'eau qui hébergent les populations préimaginales de *S. damnosum* sont permanents et de grande importance (débits de crue compris entre quelques centaines et plusieurs milliers de mètres cubes par seconde) ; ils montrent une crue annuelle maximale en octobre et un étiage en mars-avril.

Les populations de *S. damnosum* sont permanentes et leurs fluctuations sont typiquement représentatives du type de variation synchrone tel que l'a défini LE BERRE (1966) : elles connaissent leur abondance maximale au moment de la crue des cours d'eau et sont très réduites à l'étiage.

Les plus fortes densités connues de femelles piqueuses de *S. damnosum* se rencontrent en zone forestière. La longévité moyenne de ces femelles est toujours relativement réduite, mais leur dispersion est par contre très importante en toutes saisons ; il s'agit d'une dispersion radiaire, qui s'effectue dans toutes les directions à partir des gîtes préimaginaux (LE BERRE, 1966).

Epidémiologiquement parlant, les foyers d'onchocercose de forêt se caractérisaient par leur très vaste étendue ; les villages épargnés sont rares et les taux de morbidité peuvent être élevés, mais les manifestations cliniques les plus graves de la maladie (lésions oculaires, cécités onchocerciennes) restent exceptionnelles (BUDDEN, 1963 ; LE BERRE, 1966).

1.2. FOYERS ETUDIÉS (cf. carte)

1.2.1. BIA (Côte d'Ivoire) -

Ce foyer typiquement forestier est situé au sud-est de la Côte d'Ivoire (environ 5°30'N et 3°10'O), en régions de forêts sub-pélo-, et psammohygrophiles (ADJANOHOUN, 1964) ; il est axé sur la rivière Bia (débit annuel de 120m³/s, pouvant atteindre 500m³/s en octobre, en période de crue). Les cytotypes de *S. damnosum* s.l. (*) identifiés sur les gîtes préimaginaux de la Bia sont essentiellement Bandama et Soubré, bien que Yah ait été signalé occasionnellement (QUILLEVERE et PENDRIEZ, 1975). Les manifestations cliniques de l'onchocercose sont caractéristiques d'un foyer forestier : endémicité relativement élevée (**) mais fréquence très basse des lésions oculaires.

(*) Pour tout ce qui concerne l'identité, la nomenclature et la distribution des membres du complexe *S. damnosum*, se reporter au Chapitre III, 1, page 47.

(**) Pour l'estimation du degré d'endémicité onchocercienne, nous nous conformerons aux normes retenues par le Comité O.M.S. d'experts de l'Onchocercose (1966), établies selon la proportion de porteurs de microfilaries d'*O. volvulus* chez la population humaine : endémicité faible ou hypo-endémicité, au-dessous de 33% de porteurs, endémicité moyenne ou méso-endémicité de 34 à 66%, et endémicité forte ou hyper-endémicité, au-dessus de 67%.

Le foyer a été suivi (étude de la dynamique des populations simuliennes et de la transmission onchocerquienne) en 1968 et 1969 au moyen d'enquêtes de longue durée réalisées aux principales saisons (SECHAN, non publié).

1.2.2. SUD-OUEST DE LA COTE D'IVOIRE -

Ce foyer correspond au haut bassin du fleuve Cavally ; les secteurs étudiés sont centrés autour des villes de Danané (7° 15' N, 8° 10' 0) Toulepleu (6° 35' N, 8° 25' 0) et Taï (5° 50' N, 7° 25' 0) ; des sondages ont été opérés dans la région de San Pedro (4° 45' N, 6° 25' 0) sur le fleuve San Pedro. Ces régions sont couvertes par la forêt subhygrophile à faciès sassandrien (ADJANOHOON, 1964) ou par la forêt montagnarde (GUILLAUMET et ADJANOHOON, 1971), encore pratiquement intactes au sud mais fortement dégradées au nord, où elles ont largement fait place aux plantations de caféiers, aux rizières et à la forêt secondaire.

Le secteur le plus septentrional se distingue des autres par son relief accusé et tourmenté (sommets culminant à plus de 1.200 mètres) et par sa pluviométrie moins abondante (1.800 mm en moyenne par an au lieu de 2.200 mm plus au sud) répartie en une seule saison des pluies (absence de petite saison sèche) ; du fait du relief montagneux, les températures nocturnes peuvent être relativement basses en saison sèche.

Les gîtes préimaginaux principaux sont situés sur le fleuve Cavally ; leur productivité annuelle est typiquement synchrone, mais bien que permanente, elle est pratiquement insignifiante en saison sèche (rareté des gîtes de basses eaux*). Le secteur septentrional très accidenté se singularise par l'existence d'innombrables petits gîtes fonctionnels pendant la seule saison des pluies sur les très nombreux petits cours d'eau temporaire descendant des montagnes (situation commune à tous les foyers montagneux d'Afrique occidentale : cf. QUELENNEC, 1962).

Sur ces petits gîtes, le cytotype Yah semble seul présent. Plus au Sud sur le Cavally dans la région de Toulepleu, les cytotypes Nile, Sirba, Soubré et Bandama sont par contre associés (DUNBAR et VAJIME, 1972 ; QUILLEVERE, 1974a.b ; VAJIME et DUNBAR, 1975 ; QUILLEVERE et PENDRIEZ, 1975).

Le faciès épidémiologique est caractéristique de la zone forestière ; si le nombre des villages affectés est relativement grand (RIVES et SERIE, 1967a.b). Les lésions oculaires d'origine onchocerquienne sont par contre contre rarissimes (PICQ *et al.*, 1973b).

(*) Cette rareté est due à l'absence de fixation des larves sur les rochers, seuls supports immergés à l'étiage, particularité également noté chez le cytotype Bandamia sur les fleuves du Libéria (GARMS et VAJIME, 1975).

Les enquêtes de longue durée exécutées en 1970 et 1971 durant les différentes saisons ont permis d'étudier, la dynamique des populations simuliennes et de la transmission de l'onchocercose, le cycle parasitaire chez le vecteur et la "transmission croisée" de parasites de savane par des simules forestières locales (PHILIPPON *et al.*, 1971).

1.2.3. INGA (REPUBLIQUE DU ZAIRE) -

Ce foyer correspond aux rapides du fleuve Congo dans la partie terminale de son cours (5° 30' S , 13° 35' E).

Bien que ce foyer soit situé en zone de forêt intertropicale, le faciès originel a été fortement dégradé sur le site même d'Inga comme dans toute la région des Monts de Cristal ; il a fait place à une savane de type guinéen ou subsitient en particulier sur les crêtes , de nombreux flots forestiers ; d'importantes galeries forestières bordent les cours d'eau. Par l'aspect général du couvert végétal, cette région fait donc la transition avec le secteur préforestier.

La pluviométrie , très irrégulière, est faible pour une telle latitude (1.150 mm par an en moyenne). Il existe une saison sèche (de juin à septembre) et une saison des pluies (d'octobre à mai) qui présente deux maxima (novembre et avril) séparés par une période moins arrosée parfois considérée comme une petite saison sèche (janvier -février). Malgré cette faible pluviométrie, l'hygrométrie est constamment importante (moyenne annuelle de 83% et minima journaliers absolus de 70%), de même que la nébulosité. En saison sèche, les températures sont parfois très basses pour la latitude (19° C à midi en juillet).

Le débit du fleuve Congo est considérable (débit moyen annuel de 37.000 m³/s (représentant 1/20^è des débits mondiaux) ; il existe deux crues annuelles, la principale en décembre et la seconde en juillet-août. Du fait de l'importance du fleuve et des accidents du relief (derniers contreforts des Monts de Cristal), les rapides sont gigantesques et donnent naissance aux plus grands champs de gîtes préimaginaux de *S. damnosum* actuellement connus (17 km²), eux-mêmes à l'origine des plus fortes densités de femelles piqueuses jamais enregistrées (13.000 femelles/homme/jour).

L'infestation onchocerquienne des populations humaines est cependant de type forestier bien caractérisé, avec une endémicité notable mais une absence quasi-totale de lésions oculaires (MAERTENS *et al.*, 1971).

L'étude entomologique de la transmission onchocerquienne a été poursuivie sans interruption pendant un cycle annuel complet, en 1968 et 1969 (PHILIPPON *et al.*, 1970). Dans ce foyer ont été étudiés en particulier le cycle parasitaire d'*O. volvulus* chez son vecteur et l'influence du contact homme-vecteur sur la transmission de ce parasite.

2 - ZONES DE SECTEUR PRÉFORESTIER

2.1. RAPPELS : CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES

Comme l'indique mieux son appellation anglaise de "forest-savanna mosaic" (KEAY, 1959), le secteur préforestier est constitué d'une intrication de zones de savane à hautes herbes et d'îlots forestiers. De plus, les cours d'eau sont bordés par d'importantes galeries forestières.

L'alternance des saisons est du même type qu'en forêt, avec cependant une atténuation plus ou moins marquée de la petite saison sèche (août).

La pluviométrie est de l'ordre de 1.300 à 1.500 mm par an en moyenne; l'hygrométrie, maximale en saison des pluies, reste élevée en toutes saisons.

Compte-tenu de la latitude et de l'hydrographie générale de l'Afrique occidentale (orientation nord-sud des fleuves côtiers), les principaux cours d'eau ont un débit élevé avec crue en octobre et étiage en avril-mai; par comparaison avec ces fluctuations saisonnières de débit, les variations annuelles de densité des populations simuliennes sont comme en forêt de type synchrone.

La longévité des femelles de *S. damnosum* est faible, mais leurs possibilités de dispersion, bien que diminuées en saison sèche, sont importantes en toutes saisons.

L'onchocercose se présente sous un faciès épidémiologique semblable à celui de la zone forestière.

2.2. FOYER ÉTUDIÉ : BANDAMA MOYEN (CÔTE D'IVOIRE) (cf. carte)

Ce foyer est axé sur les très importants gîtes préimaginaux à *S. damnosum* du fleuve Bandama dans la région de Lamto (environ 6° 10' N et 5° 0). Le faciès botanique est la savane à rôniers (*Borassus aethiopum*).

L'étude du foyer a porté sur un cycle annuel et a été menée à bien en 1970 et 1971 grâce à des enquêtes saisonnières de longue durée. Outre les travaux effectués dans tous les autres foyers, des études de développement parasitaire et de "transmission croisée" y ont aussi été réalisées.

Parmi les cytotypes de *S. damnosum* recensés dans ce foyer, Soubré semble largement répandu, mais Bandama et Nile sont également représentés (DUNBAR et VAJIME, 1972 ; QUILLEVERE, 1974 a et b ; VAJIME et DUNBAR, 1975 ; QUILLEVERE et PENDRIEZ, 1975).

3 - ZONES DE SAVANE GUINÉENNE

3.1. RAPPELS : CARACTERISTIQUES GENERALES

Cette zone se présente extérieurement comme une savane à hautes herbes, plus ou moins boisée, avec d'épaisses galeries forestières continues le long des cours d'eau.

La pluviométrie moyenne varie de 1.200 à 1.300 mm d'eau par an ; elle se répartit sur cinq mois de saison humide (*), de juin à octobre environ, avec un maximum en août. A cette saison des pluies unique fait suite la saison sèche, qui dure de novembre à mai.

En saison des pluies, les températures moyennes sont légèrement plus basses (25 - 26°C) qu'en saison sèche (27 - 28°C), mais les écarts journaliers sont beaucoup plus accentués en saison sèche, en décembre et janvier notamment (minima et maxima mensuels moyens respectivement de 14 et 34°C).

L'hygrométrie subit de fortes variations saisonnières (moyennes mensuelles supérieures à 80% d'humidité relative en saison des pluies et inférieures à 40% en saison sèche) ; les variations nyctémérales peuvent être considérables en saison sèche.

(*) Sont considérés comme mois de saison des pluies par les climatologistes ceux qui reçoivent au moins un dixième de la hauteur d'eau annuelle.

Les principaux cours d'eau sont permanents. La pérennité des affluents en saison sèche dépend essentiellement de la nature du sous-sol et de l'existence de nappes phréatiques ; en règle générale, les affluents sont temporaires sur le socle cristallin antécambrien et permanents sur la couverture cambrienne gréseuse ; tous les cours d'eau ont leur débit maximal en septembre-octobre.

Par rapport aux fluctuations saisonnières des débits des cours d'eau permanents, les variations annuelles de densité des femelles piqueuses de *S. damnosum* sont le plus souvent de type bimodal (LE BERRE, 1966) : il existe deux maxima, l'un à l'étiage (février-mars) et l'autre en période de crue (août-septembre), le second étant plus marqué que le premier sur les rivières importantes ; ces deux maxima sont séparés par deux phases de moindre abondance des femelles, à la montée des eaux et à la décrue (périodes d'instabilité des gîtes préimaginaux).

La longévité moyenne et la dispersion des femelles montrent une alternance saisonnière caractéristique : longévité réduite et dispersion radiaire importante en saison des pluies et plus grande longévité, mais dispersion réduite limitée aux galeries forestières (type linéaire) en saison sèche (LE BERRE, 1966).

Du point de vue épidémiologique, il existe une différence très nette entre les villages proches des gîtes préimaginaux, qui montrent un tableau clinique semblable à celui de la savane soudanienne, et les villages distants des gîtes, où le faciès épidémiologique est de type forestier. Les vallées des principaux cours d'eau sont souvent désertées sur de grandes surfaces par les populations humaines riveraines, l'onchocercose étant actuellement l'unique cause de ce phénomène.

3.2. FOYERS ETUDIÉS (cf. carte)

3.2.1. HAUT BANDAMA (COTE D'IVOIRE) -

Ce foyer correspond au bassin supérieur du fleuve Bandama, centré sur la région de Korhogo (environ 9° 30' N et 5° 40' O).

La crue de Bandama se situe en octobre et peut atteindre plusieurs centaines de mètres cubes par seconde ; le débit se réduit à quelques m³/s seulement à l'étiage ; la plupart des affluents sont permanents.

La vallée du Bandama est un foyer d'hyper-endémie onchocerquienne (RIVES et SERIE, 1967a.b) et avait été désertée par les populations humaines sur de très longues distances.

Ce vaste foyer, actuellement inclus dans une campagne régionale de lutte antismulidiennne est en fait sous surveillance et traitement larvicide continus depuis plusieurs années (LE BERRE, 1968a et b, 1970, 1971a; LE BERRE *et al.*, 1969) ; des études de dynamique de la transmission onchocerquienne y ont été épisodiquement réalisées.

Avant les traitements, les cytotypes Nile et Sirba de *S. damnosum* étaient largement répandus dans toute la zone, mais le cytotype Soubré se rencontrait aussi saisonnièrement dans le sud du foyer (DUNBAR et VAJIME, 1972 ; QUILLEVERE, 1974a.b; VAJIME et DUNBAR, 1975 ; QUILLEVERE et PENDRIEZ, 1975).

3.2.2. LERABA (COTE D'IVOIRE et HAUTE-VOLTA) -

Situé à la frontière entre Côte d'Ivoire et Haute-Volta (approximativement 10° N et 5° O), et axé sur la rivière Léraba, affluent de la Comoe, ce foyer a été étudié et décrit par LE BERRE (1966).

La Léraba, issue du plateau gréseux, est permanente, mais les affluents sont pour la plupart temporaires et cessent de couler de décembre à juillet.

Ce foyer d'hyper-endémie onchocerquienne (LAMONTELLERIE, 1968 ; DEGABRIEL, 1969), marqué par la désertion d'immenses surfaces dans la vallée de la Léraba, est depuis 1969 l'objet de campagnes larvicides anti-smulidiennes (LE BERRE *et al.*, 1969 ; LE BERRE, 1970, 1971a). Il a été suivi en permanence, grâce à des enquêtes hebdomadaires, de 1967 à 1971. Des études du cycle parasitaire de *O. volvulus* chez le vecteur (BAIN et PHILIPPON, 1969a, 1970 ; PHILIPPON et BAIN, 1972), de dynamique de la transmission résiduelle, d'influence du contact homme-vecteur (PHILIPPON *et al.*, 1968, 1969) et de "transmissions croisées" y ont été réalisées.

Les cytotypes de *S. damnosum* les plus fréquemment identifiés dans ce foyer ont été Nile et Sirba, mais Soubré était aussi parfois présent en saison des pluies (DUNBAR et VAJIME, 1972 ; QUILLEVERE, 1974 a et b; VAJIME et DUNBAR, 1975).

3.2.3. HAUTS BASSINS DE LA VOLTA NOIRE ET DE LA COMOE (HAUTE-VOLTA) -

Compris entre Bobo-Dioulasso (11° 10' N et 4° 20' O), Orodara (11° N et 5° O) et Banfora (10° 40' N et 4° 50' O) ce foyer a été étudié en détail par LE BERRE (1966) et a en outre fait l'objet de nombreux travaux (OVAZZA et VALADE, 1963 ; LE BERRE, OVAZZA et JUGE, 1964 ; LE BERRE *et al.*, 1964).

Dans cette région qui constitue l'un des châteaux d'eau de l'Afrique occidentale (plateau gréseux cambrien riche en nappes phréatiques), tous les cours d'eau sont permanents. Bien qu'ils soient d'importance réduite, leur cours très accidenté offre de nombreuses possibilités d'installation de gîtes préimaginaux à *S. damnosum* ; ces derniers n'ont toutefois jamais l'étendue des gîtes des grands cours d'eau.

Ce foyer est caractérisé par la présence du cytotype forestier Bille, associé au cytotype savanicole Sirba sur les franges nord et sud de la zone (DUNBAR et VAJIME, 1972, QUILLEVERE, 1974a,b ; VAJIME et DUNBAR, 1975).

L'onchocercose est hyper-endémique (LAMONTELLERIE, 1968 ; DEGABRIEL, 1969), mais la désertion des terres riveraines est cependant inconnue.

Ce foyer a été régulièrement suivi de 1968 à 1971 au moyen d'enquêtes hebdomadaires réalisées dans un certain nombre de points témoins ; des expériences de "transmissions croisées" y ont été effectuées. Comme le foyer de la Léraba, le haut bassin de la Comoé est inclus dans la campagne de lutte antismulidiennne qui couvre tout le sud-ouest de la Haute-Volta.

3.2.4. FARAKO (MALI) -

Centré sur la région de Sikasso (11° 20' N et 5° 40' O), ce petit foyer présente des caractéristiques identiques à celles du précédent (cf. 3.2.3.), mais les seuls cytotypes de *S. damnosum* identifiés sont Sirba et Nile (DUNBAR et VAJIME, 1972).

Cette région d'hyper-endémie onchocerquienne est traitée avec succès depuis près de dix ans au moyen de campagnes larvicides antismulidiennes (LE BERRE *et al.*, 1964 ; LE BERRE, 1968a, 1970, 1971a. Nous avons personnellement suivi la dynamique de la transmission résiduelle de 1968 à 1971.

4 - ZONES DE SAVANE SOUDANIENNE

4.1. RAPPELS : CARACTERISTIQUES GENERALES

Le couvert végétal habituel est une savane herbacée à boisement clair. A l'exception de la bordure méridionale de la zone, les galeries forestières sont peu épaisses et discontinues.

La pluviométrie moyenne annuelle est comprise entre 600 mm au nord et 1.100 mm au sud ; le contraste est très marqué entre la saison des pluies, réduite à quatre ou cinq mois (de mai -juin à septembre-octobre, avec maximum en août), et la saison sèche pendant laquelle les précipitations sont absentes à part quelques pluies éparses et irrégulières en mars-avril.

Les variations saisonnières et nyctémérales de l'hygrométrie sont considérables (moyennes mensuelles de plus de 80% d'humidité relative en août et de 20% en janvier ; moyennes journalières des minima et des maxima respectivement de 15% et 40%).

Les températures moyennes varient de 25°C en décembre-janvier à 32°C en avril-mai ; les écarts nyctéméraux sont particulièrement marqués en saison sèche.

Du sud au nord, on assiste progressivement à une diminution de la pluviométrie annuelle, à un raccourcissement de la saison des pluies, à une augmentation des écarts journaliers et saisonniers de température et d'hygrométrie et à une différenciation entre une saison sèche froide (décembre-janvier) marquée par d'importants écarts journaliers de température et une hygrométrie très basse, et une saison sèche chaude (de février à mai) où températures et hygrométrie sont constamment plus élevées.

À l'exception des grands fleuves (Niger, Sénégal, Bani et affluents, Volta Noire), les cours d'eau sont temporaires ; suivant leur alimentation, ils cessent de couler de quelques semaines (juin-juillet) à sept mois (de novembre -décembre à juin-juillet) par an. Leur période d'écoulement maximal se situe en septembre -octobre.

À quelques exceptions près (cf. 4.2.1.), les variations annuelles des populations simulidiennes en fonction du niveau des cours d'eau sont synchrones, avec abondance maximale des populations lors de la crue ou de l'écoulement principal et disparition complète pendant plusieurs mois de saison sèche sur les cours d'eau temporaires. Le repeuplement des foyers intermittents au début de chaque saison des pluies est le fait de femelles migrantes en provenance de gîtes permanents plus méridionaux (OVAZZA et al., 1965b ; LE BERRE et BALAY, 1967) et non de l'estivation de femelles sur place (MARR et LEWIS, 1964).

En savane soudanienne, les femelles de *S. dammosum* montrent en toutes saisons une longévité élevée mais une dispersion réduite, linéaire, limitée aux galeries forestières continues (LE BERRE, 1966).

Partout où des identifications cytotoxonomiques ont pu être effectuées, (Samandéni, Bougouri-Ba, Kouoro, Faya-Sotuba, Tansilla, les seuls cytotypes de *S. dammosum* recensés ont été Nile et Sirba (DUNBAR et VAJIME, 1972 ; QUILLEVERE, 1974 a et b ; VAJIME et DUNBAR, 1975).

Beaucoup de foyers d'onchocercose de savane soudanienne sont, avec ceux de savane guinéenne, parmi les plus graves actuellement connus. Comme l'a montré BUDDEN (1963), ils sont très localisés, limités aux vallées des cours d'eau ; en dehors des vallées, l'atteinte onchocerquienne est faible ou nulle ; mais à l'intérieur des zones riveraines, bien que les taux de morbidité ne soient pas nécessairement plus élevés qu'en d'autres régions bioclimatiques, les taux de lésions oculaires graves et de cécités onchocerquiennes sont extrêmement importants (cf. ROLLAND et BALAY, 1969). Les foyers les plus atteints se distinguent par une désertion totale des vallées des principaux cours d'eau.

4.2. FOYERS ETUDIÉS (cf. carte)

4.2.1. SAMANDENI (HAUTE-VOLTA) -

Centré sur un gîte de la Volta Noire (11° 25' N et 4° 30' O) à la limite méridionale de la savane soudanienne, ce foyer a été étudié en détail par LE BERRE (1966) ; en ce qui concerne la dynamique des populations simuliennes, il a permis à cet auteur de définir le type de variations inverses par rapport aux fluctuations annuelles du niveau des cours d'eau : maximales à l'étiage de la Volta Noire, les populations simuliennes sont au contraire absentes lors de la crue de cette rivière.

Le village de Samandéni est hyper-endémique et la fréquence des lésions onchocerquiennes oculaires graves y est extrêmement élevée (DEGABRIEL, 1969).

Nous avons suivi ce foyer en permanence (enquêtes hebdomadaires) de 1967 à 1971. L'étude du cycle parasitaire d'*O. volvulus* et des expériences de "transmissions croisées" y ont été réalisées.

4.2.2. BOUGOURI-BA (HAUTE-VOLTA) -

Nous avons suivi la dynamique des populations simuliennes et de la transmission onchocerquienne et effectué des essais de "transmissions croisées" au radier de Nabéré, gîte situé sur la Haute Bougouri-Ba (11° 05' 3° 30' O) ; cet affluent temporaire de la Volta Noire (un à trois mois d'interruption du courant par an) est bien connu depuis les travaux de BLANC *et al.*, (1958) et OVAZZA *et al.*, (1965 a et b).

4.2.3. TANSILLA (HAUTE-VOLTA) -

Ce petit foyer (12° 30' N et 4° 15' O) correspond au bassin de sous-affluents de la Volta Noire dont l'écoulement ne dure que de juillet à novembre-décembre environ.

Dans ce foyer hypo-endémique s'est déclaré un centre d'hyper-endémie par suite de déplacements provoqués de populations humaines (PHILIPPON et ROLLAND, 1969 ; ROLLAND , 1972).

La dynamique de la transmission onchocerquienne a été suivie en permanence en 1965 et 1966, puis par des enquêtes prolongées de saison des pluies en 1967 et 1968 (PHILIPPON et BALAY, 1967a et b, 1968).

4.2.4. KOUORO (MALI) -

Le gîte artificiel (radier effondré de Kouoro) est situé sur le cours amont du Banifing, affluent du Bani (12° N , 5° 45' O) ; les fluctuations annuelles des populations simulidiennes sont inversées par rapport aux variations du niveau du cours d'eau ; les populations locales n'existent qu'aux basses eaux , mais du fait de la présence de gîtes de hautes eaux en amont et en aval, il existe également une population de femelles piqueuses en période de crue.

Ce foyer est régulièrement suivi depuis 1969 et il a été l'objet de plusieurs études du vieillissement des populations de femelles piqueuses, grâce à la destruction du gîte préimaginal par des épandages larvicides.

4.2.5 FAYA-SOTUBA (MALI) -

Ce foyer correspond au cours inférieur de la rivière Faya, affluent de la rive droite du Niger (12° 40' N, 7° 30' O), et au Niger lui-même au niveau des rapides de Sotuba, près de Bamako, qui représentent les gîtes connus de *S. damnosum* les plus septentrionaux sur la branche montante du fleuve Niger.

Les variations de densité des populations simulidiennes sont synchrones : maximales en octobre lors de la crue, qui peut approcher 10.000m³/s sur le Niger, ces populations montrent une régression extrêmement accentuée à la période de basses eaux (débit moyen d'étiage du Niger inférieur à 50 m³/s).

L'étude de la dynamique des populations simulidiennes et celle de la transmission onchocerquienne se sont poursuivies régulièrement de 1966 à 1968 grâce à des enquêtes saisonnières de longue durée (PHILIPPON et BALAY, 1967 ; PHILIPPON et SECHAN , 1969).

4.2.6. HAUTE GAMBIE ET FALEME (SENEGAL) -

Les hauts bassins de la Gambie (12° 40' N et 12° 20' O) et de la Falémé (13° 20' N et 11° 30' O) sont à l'origine de l'infestation onchocercienne du foyer hyper-endémique (PICQ, LOREAL et JARDEL, 1972) du Sénégal oriental. Ces deux cours d'eau sont permanents mais leurs affluents tarissent en saison sèche. Il existe une population simulidienne de saison sèche correspondant aux gîtes d'étiage et une de saison des pluies, la plus importante, issue des gîtes de crue.

Ce foyer a été étudié en 1970 et 1971 (PENDRIEZ et SECHAN, 1971), grâce à deux enquêtes de longue durée réalisées l'une en saison sèche et l'autre en saison des pluies.

5 - ZONES SUBSAHÉLIENNES

5.1. RAPPELS : CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES

En réalité, cette division est sans valeur zoogéographique et ne constitue tout au plus qu'une subdivision de la zone soudanienne. Elle groupe des foyers qui sont situés à la limite septentrionale de la savane soudanienne et qui présentent des expansions en zone franchement sahélienne.

Ses caractéristiques générales sont celles, exacerbées, de la savane soudanienne : couvert végétal réduit à une herbe rase où les arbustes sont clairsemés et où apparaissent progressivement vers le nord des essences sahéliennes. Les galeries forestières sont inexistantes ou réduites à des flots. Les étendues de sol nu (sable vif en zone sahélienne et rochers dans les secteurs accidentés) ne sont pas exceptionnelles.

La pluviométrie est faible (de 5-600 mm au nord à 900 mm au sud) et très irrégulière. La saison des pluies est réduite à trois ou quatre mois. La saison sèche se différencie nettement en saison sèche froide (températures moyennes les plus basses de l'année, mais variations nyctémérales atteignant fréquemment 30°C) et saison sèche chaude (températures moyennes élevées, maxima journaliers dépassant souvent 45°C). L'hygrométrie peut s'abaisser

à 5% d'humidité relative en saison froide ; elle ne dépasse pas 75% en saison des pluies.

A l'exception des fleuves Sénégal et Niger , les cours d'eau sont tous temporaires et cessent de couler de novembre-décembre à juillet environ. L'écoulement maximal se situe en septembre, période de plus grande abondance des simuliés.

Les populations simuliennes sont le plus souvent peu abondantes, leur période annuelle d'existence est brève, et elles sont confinées au voisinage immédiat des gîtes préimaginaux (PHILIPPON et BALAY, 1967a et b, 1968).

Le seul cytotype de *S. damnosum* identifié est Sirba (DUNBAR et VAJIME , 1972 ; VAJIME et DUNBAR, 1975).

Les foyers d'onchocercose sont pratiquement ponctuels , limités à la proximité des gîtes préimaginaux et séparés par de très vastes zones indemnes. Les villages montrant des taux élevés de lésions oculaires graves existent mais sont rares ; la désertion des vallées est inconnue.

5.2. FOYERS ETUDIÉS (cf. carte)

5.2.1. BANDIAGARA (MALI) -

Ce foyer correspond au plateau gréseux du pays Dogon, incliné en pente douce vers l'ouest mais dominant d'un à-pic de 200 mètres les plaines sahéliennes à l'est. La ville de Bandiagara est située à 14° 20' N et 3° 40' O . La bordure septentrionale du plateau correspond à peu près au quinzième parallèle nord.

Les cours d'eau torrentiels fort nombreux dans cette région accidentée sont très favorables à l'installation de gîtes préimaginaux *S. damnosum* ; tous cessent de couler de décembre à juillet environ.

Les villages de méso et même d'hyperendémie sont nombreux, mais seuls quelques uns montrent un tableau clinique grave.

L'étude du foyer a été réalisée grâce à des enquêtes de longue durée effectuées en saison des pluies (PHILIPPON, 1966, 1967).

5.2.2. BASSIN DU FLEUVE SENEGAL (MALI) -

Ce vaste foyer comprend les bassins du fleuve Sénégal et de ses affluents dans la partie malienne de leur cours, au nord du quatorzième parallèle (régions de Kayes , 14° 30' N et 11° 30' O, de Vélimané, 15° 10' N et 10° 30' O et de Bafoulabé, 13° 50' N et 10° 50' O). La vallée

du fleuve est de climat subsahélien tandis que le climat de la région de Yélimané est de type sahélien pur.

Le fleuve Sénégal est permanent ; son débit peut approcher 8.000 m³/s en crue et s'abaisser à moins de 10 m³/s à l'étiage. Les affluents de la zone sud cessent de couler de novembre à juillet ; la période d'écoulement de ceux de la zone nord est encore plus brève.

Les variations annuelles des populations simulidiennes suivent celles du débit des cours d'eau.

L'onchocercose existe à peu près partout dans le foyer, mais les villages sérieusement affectés sont exceptionnels (PICQ et ROLLAND, 1971).

Ce foyer a été étudié en 1967 à 1971, au cours de quatre enquêtes de longue durée couvrant les différentes saisons (PHILIPPON et al., 1971). Dans ce foyer, les préférences trophiques et les lieux de repos des femelles de *S. damnosum* ont été plus particulièrement observés.

CHAPITRE III

***Éléments de biologie et d'écologie
de la femelle
de SIMULIUM DAMNOSUM***

Avant-Propos

Dans les domaines de la biologie et de l'écologie de la femelle de *S. damnosum*, nous n'avons pas réalisé d'étude d'ensemble, et nos observations se sont limitées à certains points de détail. Ce chapitre est donc essentiellement un rappel préliminaire des particularités de comportement du vecteur qui ont une incidence sur la transmission d'*O. volvulus* et sur l'épidémiologie de l'onchocercose. Ce rappel sommaire ne constitue nullement une bibliographie exhaustive du sujet, et nous renverrons le lecteur à l'ouvrage de LE BERRE (1966) pour la plupart des références antérieures à cette date.

1 - LE PROBLÈME DE L'IDENTITÉ SPÉCIFIQUE DE *Simulium damnosum*

Il est apparu depuis plusieurs années que *S. damnosum* ne constitue pas une espèce homogène, mais est plus vraisemblablement un complexe d'espèces jumelles morphologiquement indifférenciables, mais susceptibles de différer par leur biologie, leur écologie, leur éthologie et leur pouvoir vecteur.

Les premiers indices de l'existence d'un tel complexe apparurent lorsque DUNBAR (1966) identifia chez *S. damnosum* 4 cytotypes différents à partir de l'étude des chromosomes géants des glandes salivaires larvaires de cette espèce. Avec l'intensification de ce type de recherches cytotaxonomiques, ce nombre fut progressivement porté à 9 (DUNBAR, 1969) puis à 18 (DUNBAR et VAJIME, 1971 et 1972), répartis en deux sous-groupes : Nile et Sanje.

12 de ces cytotypes sont présents en Afrique orientale et en Afrique occidentale, les deux seules régions étudiées de ce point de vue à l'heure actuelle. Un seul cytotype (Nile) est commun aux deux zones, les autres étant endémiques de l'une ou l'autre région. Les sept cytotypes ouest-africains (Nile, Sirba, Bandama, Soubré, Bille, Yah, Diéguéra, ainsi nommés d'après les lieux de premières récoltes) appartiennent tous au sous-groupe Nile.

Ces cytotypes diffèrent les uns des autres par le nombre, la localisation et la disposition relative des inversions fixes ou flottantes qui

affectent une ou plusieurs des trois paires de chromosomes.

Le statut d'espèce a été conféré aux cytotypes est-africains par certains auteurs (DUNBAR et VAJIME, 1972 ; DUNBAR, 1974 ; DUNBAR et GRUNEWALD, 1974) sans toutefois qu'une dénomination spécifique binominale leur soit attribuée.

Récemment, VAJIME et DUNBAR (1975) ont défini 8 espèces à partir des 7 cytotypes ouest-africains du complexe *S. damnosum* S.l. : *S. damnosum* s.s. (= cytotype Nile), *S. sirbanum* (= cytotype Sirba i.p.), *S. sudanense* (= cytotype Sirba i.p.), *S. sanctipauli* (= cytotype Bandama), *S. soubrense* (= cytotype Soubré), *S. squamosum* (= cytotype Bille), *S. yahense* (= cytotype Yah) et *S. dieguerense* (= cytotype Diéguéra).

Ces distinctions spécifiques ont été établies uniquement à partir de critères cytologiques, après que des études statistiques portant sur les individus hétérozygotes, homozygotes standards et homozygotes inversés (pour des inversions chromosomiques déterminantes données) aient montré que les fréquences de ces différentes fractions de populations sont en concordance avec les lois de Hardy-Weinberg régissant l'équilibre génétique des populations.

L'établissement de cette terminologie spécifique nous semble pourtant prématuré, en l'absence actuelle de correspondants morphologiques et anatomiques larvaires confirmés des critères chromosomiques, de moyens (cytologiques ou autres) de différenciation des adultes, et devant l'impossibilité présente d'opérer des élevages et des croisements.

La classification de VAJIME et DUNBAR semble d'ailleurs en défaut sur plusieurs points : *S. sirbanum* et *S. sudanense* ne se différencient que chez les larves femelles, et de manière non absolue, par la nature (homozygote standard ou inversée) d'un segment chromosomique ; de plus, en forêt ivoirienne, les hybrides *S. sanctipauli/S. soubrense* représentent de 40 à 50% de la population larvaire de ces deux cytotypes, indice de l'existence d'une seule et même espèce (QUILLEVERE et PENDRIEZ, 1975).

Pour ces diverses raisons, nous n'adopterons pas ici la nomenclature de VAJIME et DUNBAR (1975). Nous continuerons à utiliser celle de DUNBAR et VAJIME (1972), reprise par QUILLEVERE (1975) et QUILLEVERE et PENDRIEZ (1975) : nous appellerons *S. damnosum* (s.l.) le complexe vecteur étudié et considérerons les diverses entités chromosomiques comme des "cytotypes", ou "formes chromosomiques", que nous continuerons à désigner par leur dénomination géographique, qui ne préjuge pas de leur rang taxonomique. Selon les auteurs précédemment cités, certains cytotypes peuvent être regroupés deux par deux en "paires" (Nile-Sirba, Bandama-Soubré, Bille-Yah) qui sont définies par un spectre d'inversions fixes données, les deux cytotypes de chaque paire se différenciant entre eux par leurs spectres d'inversions

flottantes respectifs. Toujours selon ces mêmes auteurs, ces paires pourraient avoir rang spécifique.

La répartition des différents cytotypes larvaires répertoriés en Afrique occidentale est maintenant connue dans ses grandes lignes en Côte d'Ivoire et au Libéria ainsi que dans une grande partie du Mali, de la Haute-Volta et de la Guinée (DUNBAR et VAJIME, 1972 ; GARMS, 1973a ; QUILLEVERE, 1974a.b ; GARMS et VAJIME, 1974 et 1975 ; VAJIME et DUNBAR, 1975 ; QUILLEVERE et PENDRIEZ, 1975). Les cytotypes Yah, Bandama et Soubré apparaissent comme typiques des régions forestières et préforestières, encore que leur distribution montre une remontée vers le nord en savane guinéenne (superposable à l'inflexion des isohyètes) dans le sud-est de la Guinée et le sud-ouest de la Côte d'Ivoire, et que le cytotype Soubré puisse se rencontrer en saison des pluies le long des grands fleuves jusqu'à la frontière Haute-Volta/Côte d'Ivoire. Nile et Sirba apparaissent comme savanicoles, mais la distribution de Sirba est plus septentrionale que celle de Nile, qui déborde vers le sud en secteur préforestier et même en forêt. Bille n'a été signalé que sur le haut bassin de la Volta Noire, en savane guinéenne, dans un petit foyer isolé très circonscrit, complètement entouré par des populations de Nile et Sirba. Diéguéra n'est connu que par quelques individus de son gîte de description au Mali occidental (savane soudanienne).

Certaines préférences écologiques larvaires de certains cytotypes ont pu être mises en évidence (GRÜNEWALD, 1974 et DUNBAR et GRÜNEWALD, 1974 en Afrique orientale, GARMS et VAJIME, 1974 et 1975 au Libéria et en Guinée, QUILLEVERE et PENDRIEZ, 1975 en Côte d'Ivoire). C'est ainsi que le pH de l'eau, légèrement basique dans tous les types de cours d'eau de savane, nettement acide sur les petites rivières forestières et intermédiaire sur les fleuves forestiers nés en savane, semble en rapport avec les localisations strictes de Yah sur les petits cours d'eau d'une part, et de Bandama et Soubré sur les grandes rivières d'autre part, en zone de forêt, et avec la distribution essentiellement savanicole de Nile et de Sirba.

Mais la détermination des cytotypes repose encore uniquement sur l'examen des chromosomes géants des glandes salivaires larvaires, et aucune identification chez les adultes n'est présentement possible, faute d'organes et de tissus imaginaires adéquats.

En raison de l'important pouvoir dispersif des femelles, il est donc le plus souvent hasardeux d'établir dans les conditions naturelles des corrélations entre les particularités bio-écologiques des imagos et l'identité des cytotypes larvaires d'une population locale de *S. damnosum* s.l. ; une telle extrapolation n'est possible que lorsque la population imaginale est isolée et que de nombreuses études chromosomiques approfondies ont prouvé l'homogénéité cytotoxonomique de la population larvaire.

Dans la suite de notre exposé nous indiquerons, chaque fois qu'il a été procédé à des identifications, la composition cytotoxonomique des populations larvaires des gîtes préimaginaux proches des sites où nous avons réalisé des études sur les femelles.

2 - ACCOUPLEMENT

Il ressort des observations de LE BERRE et WENK (1967) en Afrique occidentale, de GASSOUMA (1972) dans le Nord du Soudan, et de WENK et RAYBOULD (1972) en Tanzanie sur le cytotype "Kibwezi", que la femelle de *S. damnosum* est fécondée très tôt, durant les premières heures qui suivent son éclosion, par l'intermédiaire d'un spermatophore ; cet accouplement est apparemment unique au cours de la vie de la femelle, il prend place habituellement avant le premier repas, mais GASSOUMA (1972) signale qu'à la limite septentrionale de répartition du vecteur au Soudan, 18% des femelles nullipares se gorgent de sang avant de s'accoupler.

Personnellement, nous avons pu observer que, dans tous les foyers, la quasi-totalité femelles capturées sur appât humain et dans la végétation renferme des spermatozoïdes vivants dans leur spermathèque.

3 - HÉMATOPHAGIE

Chez *S. damnosum* comme chez tous les Diptères Nématocères hématophages, seule la femelle se nourrit de sang, le mâle s'alimentant uniquement de sucs végétaux sucrés (nectars de fleurs en particulier). Il s'agit d'une hématophagie obligatoire, en l'absence de laquelle la femelle est incapable

d'assurer la maturation de sa ponte. L'autogénèse complète n'a en effet encore jamais été prouvée chez *S. damnosum* (LE BERRE, 1966), et même dans les régions où les femelles ne piquent ni l'homme ni les animaux domestiques, le cycle gonotrophique n'est pas réalisable expérimentalement en l'absence de repas sanguin (MACCRAE, 1965).

4 - ALIMENTATION NON SANGUINE

Outre cette alimentation sanguine, la femelle de *S. damnosum* se nourrit aussi de sucres végétaux, comme beaucoup de femelles de Diptères Nématocères. Il est couramment admis que ces sucres se stockent toujours exclusivement dans le jabot, mais les observations de DISNEY (1970) montrent qu'une part notable passe directement dans l'estomac. LEWIS et DOMONEY (1966) ont analysé le contenu du jabot et mis en évidence une association de sucres (glucose, fructose et sucrose) pouvant suggérer une alimentation à partir de nectars. MARR (1971) a pu observer des femelles à jeun, pares et gravides se nourrissant activement sur des feuilles d'arbres, mais le mode exact de piqûre ou de succion utilisé par les femelles lors de ces repas de jus sucré reste encore inconnu. MAC CRAE (1966) rapporte le cas de femelles se gorgeant sur les nectaires extra-floraux de feuilles d'*Hibiscus diversifolius*.

Comme l'ont souligné WANSON *et al.*, (1945), DUKE (1952b) et LE BERRE (1966), les repas non sanguins peuvent être un facteur limitant de la transmission d'*O. volvulus*, des larves mûres pouvant quitter leur hôte durant ce repas. Nous aborderons ce phénomène au cours du chapitre V.

Par ailleurs, constatant que la prise de repas de jus sucré entraîne un retard de la ponte chez *Culex pipiens fatigans*, DE MEILLON *et al.*, (1967) ont suggéré que l'alimentation en jus sucré peut permettre à la femelle gravide de *S. damnosum* de retarder son oviposition dans l'attente de l'apparition de sites favorables à la ponte.

En ce qui concerne le rythme des repas de jus sucré, nous avons pu constater à la suite de LE BERRE (1966) que toutes les femelles venant prendre un repas sanguin sont gorgées de jus sucré, y compris en saison

sèche dans les régions très arides où la végétation et les inflorescences sont rares. Mais l'observation de MARR (loc.cit.) et une observation personnelle (cf.9.2.1.) de femelles gravides gorgées de jus sucré montrent que les femelles peuvent prendre plus d'un repas de jus sucré par cycle gonotrophique.

5 - OVIPOSITION

Le mode d'oviposition de la femelle de *S. damnosum* a été décrit par BALAY (1964). LE BERRE (1966) a montré que la quantité d'oeufs pondus à chaque ponte diminue avec l'âge de la femelle.

Il semble que la présence d'eau courante soit la seule condition nécessaire à la ponte de la femelle gravide près des gîtes et dans les conditions normales.

Les rétentions de pontes peuvent théoriquement modifier notablement l'intensité de la transmission onchocercarienne, en allongeant le cycle gonotrophique par rapport au cycle parasitaire (cf. chapitre V) ; mais elles sont rares, et les captures de femelles piqueuses gravides ne sont signalées qu'exceptionnellement soit sur appât humain, sur les gîtes et en présence de très fortes densités de femelles pondeuses (MARR, 1971) , soit en très faibles quantités au piège lumineux (ODETOYINBO, 1970 ; MARR, 1971). Nous avons personnellement enregistré accidentellement de telles captures en très petits nombres, en saison sèche, en des points éloignés des gîtes productifs et distants de toute eau courante.

Même s'ils ne constituent pas des gîtes préimaginaux , les sites favorables à la ponte constituent souvent des lieux de concentration de femelles ; ils sont susceptibles d'entraîner des erreurs d'appréciation du pouvoir dispersif des femelles et de l'âge moyen des populations dispersives (augmentation artificielle de la proportion des femelles pares), sur des gîtes traités par insecticide par exemple.

6 - CYCLE GONOTROPHIQUE

LE BERRE (1966) a étudié ce cycle phase par phase et conclut à une durée moyenne plus grande chez les pares (6 jours) que chez les nullipares (4 jours) ; il souligne, de même que DUKE (1968) l'influence de la température ambiante dont l'élévation provoque un raccourcissement de la durée du cycle gonotrophique . Pour DUKE (*loc. cit.*) et THOMPSON (1974) cette durée est, en forêt camerounaise , plus courte et équivalente chez les pares et chez les nullipares (3 jours en saison sèche chaude, 4 jours en saison froide pluvieuse).

Il est à noter que ces durées moyennes peuvent connaître de fortes variations individuelles, comme semblent le souligner les observations de GERMAIN (*in* DUKE, 1968) et d'HAÜSERMANN (1969) , qui ont pu capturer sur appât humain des femelles restées nullipares respectivement 2 - 3 et 6 jours après leur éclosion. LEWIS (1956 et 1958b) avait d'ailleurs signalé l'existence de femelles nullipares ayant épuisé leurs réserves abdominales, indice de longue attente d'un repas sanguin.

Dans l'immense majorité des cas, la femelle de *S. damnosum* montre une concordance gonotrophique absolue, c'est-à-dire qu'un seul repas sanguin est nécessaire et suffisant pour la maturation des oeufs d'un cycle gonotrophique (LE BERRE , 1966).

Nos observations personnelles confirment cette concordance gonotrophique (très grande rareté des repas sanguins doubles observés au cours des dissections). Nous reviendrons ultérieurement (chapitre V) sur les variations de durée du cycle gonotrophique en relation avec la durée du cycle parasitaire d'*O. volvulus* et en fonction des zones bioclimatiques.

7 - PRÉFÉRENCES TROPHIQUES

7.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

L'anthropophilie de la femelle de *S. damnosum*, voire son acharnement vis-à-vis de l'homme, ont été soulignés par de multiples auteurs dans la

plus grande partie de l'aire de distribution de cet insecte. Mais de nombreuses observations montrent que cette femelle est également zoophile.

Tableau 1 : Observations de femelles de *S. damnosum* gorgées sur des animaux domestiques et sauvages.

Hôtes	Localités	Zones bio-climatiques	Auteurs
Oiseaux	Afrique orientale	Savane	HARGREAVES, 1925
	Congo	Forêt	BEQUAERT, 1938
	Liberia	Forêt	GARMS et VOELKER, 1969
	Uganda	Forêt	MAC CRAE, 1967
	Cameroun	Forêt	DISNEY, 1972
Gibier	Afrique orientale	Savane	LE ROUX, 1929
	Congo	Forêt	BEQUAERT, 1938
Buffle tué	Soudan	Savane	LEWIS, 1956
Girafe	Sénégal oriental	Savane	PENDRIEZ et SECHAN(comm. pers.)
Bétail	Ghana	Savane	CRISP, 1956
	Soudan	Sahel	LE BERRE, 1972
	Ouganda	Savane	MAC CRAE, 1967, 1968
	Cameroun	Savane	DISNEY, 1972
	Sénégal oriental	Savane	PENDRIEZ et SECHAN, 1971
Ane	Nigeria	Savane	CROSSKEY, 1955
	Soudan	Sahel	LE BERRE, 1972
Mouton	Soudan	Savane	LEWIS, 1953
		Sahel	LE BERRE, 1972
Chèvre	Sierra Leone	Forêt	BLACKLOCK, 1926
	Soudan	Sahel	LE BERRE, 1972
	Côte d'Ivoire	Forêt	LE BERRE, 1966
Chien	Nigeria	Savane	CROSSKEY, 1955
	Côte d'Ivoire	Forêt	LE BERRE, 1966
Chameau	Soudan	Sahel	LE BERRE, 1972
Eléphant	Uganda	Forêt	MAC CRAE, 1967

7.1.1. *OBSERVATIONS DE FEMELLES GORGEES SUR DES ANIMAUX DOMESTIQUES ET SAUVAGES, DANS LES CONDITIONS NATURELLES -*

Dans la plupart des cas rapportés au tableau 1 la zoophilie existe chez des populations simuliédiennes qui sont également anthropophiles. DISNEY (1972) a d'ailleurs réalisé, en forêt camerounaise, une étude comparative simultanée des femelles de *S. damnosum* piquant l'homme et le poulet. Mais plusieurs auteurs ont signalé, en particulier dans les régions d'altitudes élevées, des populations de femelles de *S. damnosum* zoophiles (se gorgeant sur le bétail) mais non anthropophiles: HAWKING (1940) en Tanzanie, GIBBINS (1941) en Uganda, FAIN au Kivu (1949) et au Rwanda (1950), GRENIER et OVAZZA (1956) en Ethiopie et MAC CRAE (1969) en Uganda. D'autres auteurs ont mentionné, toujours en altitude, l'existence de populations qui ne piquent apparemment ni l'homme ni les animaux domestiques: LEWIS (1960), RAYBOULD (1967a), en Tanzanie, MACCRAE (1968b, 1969) en Uganda. Dans ce dernier cas et selon l'auteur, les préférences alimentaires locales seraient en relation avec la composition cytotoxonomique des populations.

7.1.2. *OBSERVATION DE FILAIRES OU DE SANG D'ORIGINE ANIMALE CHEZ LES FEMELLES DE S. DAMNOSUM -*

La zoophilie des femelles est révélée par la présence chez elles de larves évolutives ou matures de filaires d'origine manifestement non humaine. De telles larves ont été observées par DUKE (1967b) en forêt et en savane camerounaise et par GARMS et VOELKER (1969) VOELKER (1972) et VOELKER et GARMS (1972) en forêt au Libéria.

Les quelques identifications de repas sanguins effectuées à ce jour ont montré du sang d'oiseau et du sang de primate (humain ou non): DISNEY et BOREHAM (1969), GARMS et VOELKER (1969).

7.2. *OBSERVATIONS PERSONNELLES*

7.2.1. *EXISTENCE DE DISCORDANCES ENTRE LA DENSITE DES POPULATIONS PREIMAGINALES ET CELLE DES FEMELLES ANTHROPOPHILES -*

Bien qu'il soit souvent hasardeux d'établir une relation entre la densité des populations préimaginales et celle des populations imaginaires de *S. damnosum* (LE BERRE, 1966), nous avons noté à plusieurs reprises une discordance manifeste entre l'extrême abondance de populations préimaginales

en équilibre et la rareté des captures de femelles enregistrées sur appât humain au même endroit. De telles discordances, déjà relevées par BALAY (1968) en zone subsaharienne, ont été notées dans plusieurs zones bioclimatiques, essentiellement sur les grands cours d'eau : fleuve Cavally en zone forestière du sud-ouest de la Côte d'Ivoire en présence des cytotypes larvaires Nile, Sirba, Bandama et Yah associés, fleuve Bandama en secteur préforestier (cytotypes Bandama, Soubré et Nile associés), vallées du Sénégal (cytotype Sirba seul identifié), et de la Haute Gambie en savane nord-soudanienne et en zone subsaharienne.

Dans aucun de ces cas, des facteurs tels que l'absence de sources de repas sanguin (LEWIS, 1960) ou la "dilution" des femelles du fait d'une intense dispersion (LE BERRE, 1966) ne peuvent expliquer à eux seuls les discordances.

Mais par contre, dans plusieurs de ces exemples, on a pu mettre en évidence un certain taux de zoophilie des femelles (cf. 7.2.2. et 7.2.4.).

7.2.2. OBSERVATIONS DIRECTES -

Nous avons recherché chaque fois que possible, dans tous les foyers étudiés, la présence de femelles piqueuses sur les animaux domestiques, mais n'avons obtenu des résultats positifs que dans des régions extrêmes : dans les foyers les plus septentrionaux de savane soudanienne sèche et de zone subsaharienne d'une part, et en zone forestière d'autre part.

- En savane nord soudanienne et en zone subsaharienne. Dans les vallées du Sénégal et de la Haute-Gambie, nous avons pu observer en saison des pluies des femelles piquant des ânes, boeufs, moutons et chèvres. Dans la vallée du Sénégal, nous avons capturé pendant le même laps de temps 4 à 50 fois plus de femelles sur un bovin que sur un captureur placé à quelques mètres de l'animal. (*).

Dans la même région (chute de Papara), un captureur et un âne ont été placés à quelques dizaines de mètres l'un de l'autre, non loin d'un gîte préimaginal hébergeant le cytotype Sirba et en bordure d'un village, dans les mêmes conditions d'exposition. Les captures ont été effectuées sur les deux appâts pendant six journées complètes consécutives.

(*) Dans cette vallée, les captures sur appât humain les plus fructueuses ont toutes été réalisées dans les secteurs où le bétail était absent ou peu abondant.

Les femelles capturées sur l'âne ont été en moyenne 7 fois plus nombreuses que celles récoltées sur le captureur (de 2,5 à 40 fois selon les journées), toutes ces femelles piquant normalement si on leur en laissait le temps. Il semble que l'écart entre le captureur et l'âne ait été d'autant plus grand que la densité des femelles piqueuses était plus faible, les femelles tendant à se répartir plus équitablement entre les deux appâts lorsqu'elles étaient très abondantes. Les variations horaires de la densité des piqûres sont identiques sur l'homme et sur l'animal et les différences entre homme et âne restent du même ordre de grandeur quels que soient les individus utilisés comme appâts ; un captureur placé très près de l'âne est à peine plus attaqué que son collègue installé à quelques mètres.

Il n'a pas été possible de mettre en évidence de différence morphologique entre les femelles piquant l'homme et celles piquant l'âne ; l'âge physiologique moyen et les taux d'infestation par *O. volvulus* des deux catégories de femelles ne sont pas significativement différents (tableau 2), bien que tous deux apparemment plus faibles chez les femelles zoophiles.

Tableau 2 : Papara (vallée du Sénégal) : comparaison entre les populations de femelles de *S. damnosum* capturées simultanément sur homme et sur âne .

	Nombre de femelles disséquées	Nombre de femelles paires	% de femelles paires	% paires infectées	% paires infectieuses
Homme	423	224	52,95	10,71	9,37
Ane	2.918	1.431	49,04	7,34	6,99
χ^2			2,276	2,641	1,625

La structure d'âge de la population anthropophile est donc la même que celle de la population zoophile, et les préférences trophiques ne sont pas modifiées par l'âge des femelles, puisque des femelles de différents âges (nullipares, paires infectées, paires infectieuses) se rencontrent en proportions équivalentes sur l'homme et sur l'âne.

La proportion de femelles ayant piqué l'homme de façon certaine au cours de leurs repas antérieure (femelles infectées) est donc la même chez la population zoophile et chez la population anthropophile ; bien que

l'alternance inverse soit impossible à prouver (*), il semble que chaque femelle puisse être soit zoophile soit anthropophile à chacun de ses repas sanguins.

Compte-tenu du nombre élevé de têtes de bétail dans la région considérée, comparativement à la densité du peuplement humain, et du fait que la zoophilie n'est probablement pas limitée à la faune domestique, il est permis d'estimer que, au niveau de l'ensemble de la population simulidienne, les piqûres d'animaux sont sans doute beaucoup plus nombreuses que ne le laissent paraître les résultats comparatifs de capture sur deux types d'appâts.

Il est délicat de se prononcer dans cette région sur les variations saisonnières éventuelles de cette zoophilie. La régression considérable des gîtes préimaginaux en saison sèche entraîne en effet une annulation presque totale des captures tant sur appât humain (7 femelles en 66 jours de capture) que sur appât animal (2 femelles en 7 jours de capture sur âne).

- En zone forestière. Nous avons pu observer des quantités notables de femelles piquant des animaux en basse Côte d'Ivoire (lapins, chiens) à proximité de gîtes larvaires montrant les cytotypes Nile et Bandama associés, et à Inga au Zaïre (chiens, bovins). Aucune étude de l'attraction comparée de l'homme et de l'animal n'a été tentée, mais toutes les observations ont été faites en des lieux et à des périodes où l'abondance des femelles anthropophiles était extrême (plusieurs milliers de femelles récoltées par capteur et par jour).

- Dans les autres zones. Dans toutes les autres régions bioclimatiques considérées il nous a été impossible, malgré de multiples tentatives, d'observer de femelles piquant des animaux domestiques.

7.2.3. ETUDE NUMERIQUE DE LA RELATION ENTRE LES PREFERENCES TROPHIQUES ET L'INFESTATION DES FEMELLES PAR *O. VOLVULUS* -

Cette étude consiste à comparer, en un lieu et à une période donnée, l'infestation moyenne par *O. volvulus* des femelles capturées sur appât humain avec l'infestation maximale théorique obtenue par le calcul.

L'infestation moyenne observée, résultat des dissections, est exprimée en proportion de femelles pares infectées ou infectieuses. L'infestation maximale théorique correspond au cas où toutes les femelles prennent des microfilaires d'*O. volvulus* en même temps que leurs repas sanguins sur l'homme.

(*) Nous n'avons pu mettre en évidence aucune microfilaire dermique ou sanguine chez les nombreux ânes testés.

Nous reviendrons ultérieurement (chapitre V) sur les modalités de calcul, qui font intervenir la quantité de microfilaires ingérées, la proportion de celles-ci capables de se développer, la longévité moyenne des femelles, la surmortalité des femelles infectées, l'intervalle séparant les repas sanguins et la durée du cycle parasitaire. Il est à noter que cette méthode ne peut procurer des résultats positifs que dans les cas extrêmes de zoophilie ou d'anthropophilie complètes.

- Anthropophilie complète. Il est apparu à plusieurs reprises et en différents foyers où l'endémicité onchocerquienne atteint 100% de la population que l'infestation observée est égale à l'infestation théorique ; cela signifie que la population simuliidienne toute entière s'est nourrie sur homme au cours de ses repas antérieurs, compte-tenu que dans les cas considérés les risques d'infestation des femelles par des onchocercques d'origine animale morphologiquement indifférenciables d'*O. volvulus* étaient infimes.

Une telle anthropophilie complète a été démontrée en savane soudanienne en saison sèche (foyer de Samandéni), en savane guinéenne en début de saison des pluies (foyer de la Comoé-Léraba) et en forêt en saison sèche (région de Oua, foyer du sud-ouest de la Côte d'Ivoire). Dans chacun de ces foyers existait pour les femelles de *S. damnosum* une possibilité de choix entre la population humaine et une faune domestique ou sauvage abondante. Les cytotypes identifiés dans les gîtes larvaires immédiatement voisins des lieux d'étude étaient Nile et Sirba (Samandéni, Comoé-Léraba), Soubré (Comoé-Léraba) et Yah (Oua).

- Zoophilie complète. Par la même méthode, l'existence de populations simuliidiennes zoophiles a été mise en évidence dans une région déserte de savane guinéenne.

L'étude a été réalisée dans la vallée de la Léraba (gîte Gréchan), désertée par l'homme depuis quelques générations sur une largeur de 15 à 20 km de part et d'autre du cours d'eau. D'énormes gîtes préimaginaux de *S. damnosum* (cytotypes Nile et Sirba seuls identifiés) existent en toutes saisons sur la Léraba. Les affluents tarissent tous pendant cinq ou six mois en saison sèche. L'onchocercose est hyperendémique dans les villages de bordure de la bande désertée, bien que les villageois ne fréquentent pas le territoire dépeuplé, sur lequel pèsent des interdits religieux et coutumiers. Les seuls humains qui se rencontrent épisodiquement dans la zone désertée sont quelques chasseurs et pêcheurs étrangers et fortement atteints par l'onchocercose.

En saison sèche, les populations simuliidiennes sont très abondantes et fortement anthropophiles dans la galerie forestière qui borde la Léraba

(environ 500 femelles par captureur et par jour au maximum (*)) ; leur âge physiologique moyen traduit un état d'équilibre. Les captures effectuées en bordure de la zone déserte, toutes négatives, montrent que ces femelles n'ont aucun contact avec les populations humaines, du fait des conditions extrinsèques (couvert végétal et nuageux, cf. 9) défavorables. Les taux de parasitisme par *O. volvulus* sont anormalement bas et confirment l'absence presque complète de contact homme-vecteur (infection de 0,25 à 0,60% et infectivité de 0,15 à 0,30% chez les pares, taux de 40 à 80 fois plus faibles que dans les foyers voisins habités par l'homme, mais comparables de tous les autres points de vue).

Dans cette région très riche en faune sauvage, la zoophilie apparaît comme la seule explication satisfaisante du maintien en équilibre de ces populations de femelles, au demeurant très agressives pour l'homme, en l'absence d'hôte humain.

Dans ce même foyer la situation est tout-à-fait différente en saison des pluies. Du fait de l'accroissement de leurs possibilités de dispersion les femelles colonisent les gîtes préimaginaux qui se forment sur les affluents et un contact s'établit entre les communautés humaines et les populations simulidiennes. Ces dernières, issues des populations zoophages de saison sèche, montrent au niveau des villages la même agressivité pour l'homme (200 à 500 femelles par captureur et par jour) ; leur taux d'infestation par *O. volvulus* est alors normalement élevé compte-tenu de l'hyperendémicité onchocerquienne locale.

7.2.4. ETUDE DE L'INFESTATION DES FEMELLES PAR DES FILAIRES ANIMALES -

La présence chez des femelles de larves de filaires manifestement non humaines permet d'affirmer un certain degré de zoophilie de la population simulidienne ; leur absence n'autorise par contre nullement à conclure à l'anthropophilie des femelles, à cause des possibilités pour ces femelles de se nourrir sur des animaux non parasités, d'absorber des parasites incapables de se développer chez elles ou d'héberger des larves morphologiquement indifférenciables de celles d'*O. volvulus*.

Nous avons pu observer des larves de filaires visiblement non humaines dans des foyers très différents les uns des autres. Nous pouvons

(*) En fait, les quantités journalières de femelles récoltées par captureur sont faibles au cours du premier jour de capture, puis augmentent progressivement et n'atteignent leur valeur maximale qu'au bout de quelques jours. Cette augmentation progressive a été observée dans tous les points de capture habituellement non fréquentés par l'homme.

Tableau 3 - Parasitisme des femelles de *Simulium damnosum*
par des larves filarienne de type I .

Point de capture	Foyer	Zone bio-climatique	saison	Nombre de femelles pares	% de pares infectées par des larves de type I.	% de pares infectées par <i>O. volvulus</i>
HAUTE GAMBIE	Sénégal oriental	Savane Soudanienne	sèche	1070	0,09	11,49
FALEME	"	"	"	27	3,70	11,11
PAPARA	Vallée Sénégal	Zone sub-sahélienne	pluies	1023	0,19	19,84
NIKOLO-KOBA	Sénégal Oriental	Savane Soudanienne	"	1251	0,08	17,57

Tableau 4 - Parasitisme des femelles de *Simulium damnosum*
par des larves filariennes de type II .

Point de capture et cytotypes larvaires	Foyer	Zone bio-climatique	saison	Nombre de femelles pares	% de pares infectées par des larves de type II	% de pares infectées par <i>O. volvulus</i>
KOUORO (Sirba)	Farako	Savane Soudanienne	pluies	441	0,23	18,14
GRECHAN (Nile et Sirba)	Léraba	Savane Guinéenne	sèche	1.304	0,07	0,69
TAABO (Bandama, Soubré, Nile)	Bandama moyen	Secteur Préforestier	pluies	1.800	0,05	3,44
"	"	"	sèche	743	0	2,15
"	"	"	pluies	2.479	0,08	4,48
LAMTO (id.)	"	"	pluies	573	0,35	1,75
"	"	"	sèche	390	0	3,07
"	"	"	pluies	326	0	3,37
ZO (Yah)	Sud-Ouest Côte d'Ivoire	Forêt	pluies	93	1,08	15,05
TOULEPLEU (Nile, Sirba, Bandama, Yah)	"	"	"	266	0,37	1,13
BIA (Bandama, Soubré)	Bia	"	"	156	1,28	20,51
INGA (?)	Inga	"	Cycle annuel	103.208	4,09	5,15

Tableau 5 - Inga (Zaïre)

Taux comparés d'infestation des femelles de *S.damosum* par les larves d'*O.volvulus* et les larves de type II -

Mois	Nombre de jour- nées de dissec- tion	Nombre de femelles capturées (1)	% de femelles parés (1)	% de pares infectées (2)		% de pares infectieuses (3)		% de pares avec infec- tions doubles (4)		% de pares avec infections mixtes (5)
				avec larves <i>O. vol- vulus</i>	avec larves type II	avec larves <i>O. vol- vulus</i>	avec larves type II	avec larves <i>O. vol- vulus</i>	avec larves type II	
XII. 68	8	37423	30,80	5,21	1,86	0,42	1,13	0,08	0,16	0,28
II. 69	1	757	25,49	0	0	0	0	0	0	0
III. 69	14	29319	28,17	3,09	0,54	0,58	0,42	0,06	0,05	0
IV. 69	6	5997	40,85	2,37	1,25	0,08	0,37	0	0	0
V. 69	9	6960	50,48	1,48	0,28	0,26	0,14	0,03	0	0
VI. 69	4	4227	60,86	2,22	0,54	0,16	0,31	0,04	0	0
VII. 69	11	6498	39,35	5,16	0,86	0,08	0,59	0,04	0	0
VIII. 69	5	4186	42,66	6,33	1,01	0	0,28	0	0	0
X. 69	35	65452	36,83	8,97	4,33	0,20	4,04	0,02	0,25	0,60
XI. 69	60	39086	37,57	5,40	5,77	0,90	4,12	0,31	0,16	0,25
XII. 69	24	13531	46,58	6,42	1,88	0,75	0,30	0,30	0	0
I. 70	19	10218	51,92	1,62	0,92	0,13	0,30	0	0	0,02
II. 70	25	18084	77,57	1,14	0,29	0,06	0,007	0	0	0
III. 70	19	6726	71,84	2,28	1,37	0,66	0,14	0	0	0
V. 70	15	4627	23,51	1,47	0	0	0	0	0	0
Total	255	253091	40,77	4,85	2,44	0,38	1,76	0,08	0,10	0,21

(1) : dissections journalières de 20 à 100% des femelles capturées. Echantillonnage et corrections horaires des nombres de femelles disséquées, parés et infectées.

(2) : femelles renfermant des larves immatures.

(3) : femelles renfermant des larves infectantes.

(4) : femelles renfermant des larves de même espèce, appartenant manifestement à deux générations différentes.

(5) : femelles renfermant des larves des deux espèces, appartenant à deux générations différentes.

rattacher ces larves à deux types principaux, regroupant sans doute chacun plusieurs espèces. Nous reviendrons ultérieurement sur le développement de ces larves dont l'identité et l'hôte définitif restent inconnus.

- Larves filariennes de type I . Ces larves, nettement plus grandes que celles d'*O. volvulus* (longueur de 1000 μ environ au 3^e stade larvaire) se rapprochent du type D décrit par DUKE (1967) en savane guinéenne du Cameroun. Nous n'avons rencontré ces larves qu'à la limite septentrionale de l'aire de répartition de *S. damnosum* , dans des foyers de régions sèches où la zoophilie des femelles est connue par ailleurs (cf. 6.2.2.) ; la fréquence de ces larves reste cependant toujours basse par rapport à celle des larves d'*O. volvulus* (tableau 3).

- Larves filariennes de type II . Les larves de cette filaire sont de très grande taille (2 à 3 fois plus longues que celles d'*O. volvulus*) et très semblables aux types 2 et 3 décrits par GARMS et VOELKER (1969) au Libéria ; les larves immatures sont également de grande taille et aisément différenciables de celles d'*O. volvulus* . Ces larves ont été recueillies en très petits nombres dans tous les foyers de forêt et de secteur préforestier, ainsi que dans deux foyers de savane . (tableau 4).

Comparativement à celle des larves d'*O. volvulus* , la fréquence des larves de type II n'est élevée que dans le foyer zaïrois ; dans les autres foyers elle est faible et n'est que le reflet d'une zoophilie partielle impossible à apprécier quantitativement.

A Inga, la fréquence du parasitisme par ces larves, jointe au grand nombre de dissections, a permis une approche plus précise des préférences trophiques dans ce foyer où la zoophilie des femelles a d'ailleurs pu être observée directement (cf. 7.2.2.). Le tableau 5 résume les données numériques relatives à ces infestations ; nous ne détaillerons ici que celles qui sont de nature à préciser les préférences trophiques de *S. damnosum*. Il apparaît que l'infestation des femelles par des larves de type II est constante ; ses variations saisonnières d'intensité suivent celles de l'infestation par *O. volvulus* , ce qui traduit une certaine spécificité dans le choix de l'hôte non humain ; l'existence d'infestations mixtes chez une proportion notable des femelles infectées montre qu'une même femelle peut se nourrir indifféremment sur homme ou sur animal à chacun de ses repas sanguins.

7.2.5. CONCLUSIONS -

Les différentes observations rapportées ci-dessus confirment que la femelle de *S. damnosum* n'est exclusivement anthropophile qu'en de rares

foyers. Mais il ne nous a pas été possible de mettre en évidence, en Afrique occidentale, un seul foyer de zoophilie totale, lorsqu'il existe une possibilité de choix entre un hôte humain et un hôte non humain.

Il semble que dans toute la zone des savanes guinéenne et soudanienne les femelles soient anthropophiles dans leur presque totalité, la zoophilie n'étant, dans les conditions de possibilité de choix de l'hôte, le fait que de rares individus. La zoophagie peut cependant apparaître et même être totale dans les cas où cette possibilité de choix n'existe pas. Ainsi en savane guinéenne dans les vallées désertées où, en l'absence d'hôte humain les femelles se nourrissent uniquement à partir d'animaux : elles sont alors zoophages par nécessité et se montrent très anthropophiles lorsqu'elles sont en contact avec une population humaine.

Nous n'avons pas observé le cas inverse remarqué par GARMS au Libéria (comm. pers.), d'anthropophilie forcée en l'absence d'hôte animal dans un milieu artificiellement créé par l'homme.

La zoophilie semble beaucoup plus fréquente et marquée au nord (zones nord-soudanienne et subsaharienne) et au sud (secteur préforestier, zones forestières) des régions de savane. Dans ces zones, la part respective de l'anthropophilie et de la zoophilie est difficile à apprécier quantitativement, mais la zoophilie peut parfois être dominante. Dans tous les cas observés, il s'agit d'anthropophilie -zoophilie facultative, chaque femelle pouvant piquer soit l'homme soit l'animal à n'importe lequel de ses repas sanguins.

En Afrique orientale des corrélations relativement précises ont pu être établies entre les préférences alimentaires des femelles de *S. damnosum* et les cytotypes larvaires localement présents (MAC CRAE, 1968, 1969; DUNBAR, 1973) : le sous-groupe Sanje est par exemple considéré comme zoophile à l'exception d'un seul cytotype (DUNBAR et VAJIME, 1972). La situation semble se présenter différemment en Afrique occidentale : la tendance zoophile se manifeste dans des régions très diverses, quelle que soit la nature des cytotypes larvaires, et au voisinage de gîtes peuplés par le même cytotype, les femelles peuvent montrer des préférences alimentaires très différentes en fonction de la zone bioclimatique ; enfin les préférences trophiques des femelles peuvent varier saisonnièrement en un même foyer alors que le peuplement larvaire reste apparemment identique du point de vue cytotaxonomique. Il semble donc difficile d'expliquer en Afrique occidentale les préférences alimentaires des femelles de *S. damnosum* exclusivement à partir de facteurs génétiques.

8 - LIEUX DE REPOS

8.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

Plusieurs auteurs ont signalé la récolte de femelles non piqueuses et non pondeuses dans différents types de localisations :

- dans la végétation basse . BLACKLOCK (1926 a) signale la présence de femelles dans la végétation herbacée, au Sierra Leone. WANSON (1950) renouvelle cette observation au Congo et signale la présence de femelles gorgées parmi les femelles récoltées à l'aube dans le terreau et les feuilles mortes ; la proportion de cette catégorie de femelles passe de 20% à 80% au cours des premières heures de la matinée ; mais l'identité de ces femelles est cependant douteuse. DAVIES (1962) observe des femelles gravides sur les herbes bordant les cours d'eau. BALAY (1964) mentionne des femelles gravides sur les herbes et la végétation riveraine en savane soudanienne de Haute-Volta. DISNEY et BOREHAM (1969), en savane soudanienne du Cameroun, récoltent 37 femelles, dont 3 gorgées, en 40 heures de recherche dans la végétation riveraine ; en région forestière, toujours au Cameroun, les mêmes auteurs ne peuvent capturer que 6 femelles à jeun en 15 heures de récolte. LE BERRE (1966) recueille en forêt des femelles de tous âges physiologiques, à jeun ou gorgées de jus sucré, dans la végétation herbacée ou arborée voisine des gîtes ; MAC CRAE (1967) observe en Ouganda des femelles au repos sur la végétation riveraine, pendant un cycle journalier.
- dans la végétation haute . WANSON et al. (1949) récoltent un grand nombre d'imagos mâles et femelles sur les feuilles des arbres bordant les gîtes préimaginaux. GIUDICELLI (1966) signale la récolte de 16 femelles gorgées sur un groupe de *Bauhinia*, en secteur préforestier de Côte d'Ivoire . MARR (1971) mentionne la capture, en savane soudanienne du Nord Ghana, de femelles à différents états physiologiques (nullipares, pares, gravides, et quelques femelles gorgées de sang) sur divers types de végétation basse et

arborée ; il constate une augmentation de l'altitude des lieux de repos en fonction de l'éloignement du gîte , décrit l'attitude des femelles au repos dans la végétation et mentionne l'existence de femelles à la fois gravides et piqueuses ; WALSH (1972) a pu capturer dans les mêmes gîtes, au piège gluant, des femelles de tous stades physiologiques, dans la végétation à des hauteurs comprises entre 0, 3 et 9, 2 m.

- dans les anfractuosités . CRISP (1956) a pu observer trois femelles dans un trou abrité des berges d'un cours d'eau du Nord Ghana. OVAZZA (*in* BLANC *et al.*, 1958) signale un essaim de femelles non agressives sous un pont, à 15 km du gîte le plus proche , en savane soudanienne de Haute-Volta. DISNEY et BOREHAM (1969) ont pu capturer quelques femelles dans des anfractuosités des berges et des terriers de crabes au Cameroun.

- lieux de repos éloignés des gîtes . Les observations se limitent à celles de OVAZZA (*loc. cit.*) MARR (1971) et LE BERRE (1966), ce dernier auteur mentionnant la récolte en forêt de quelques femelles à jeun à des distances variant de un à 20 km des gîtes, l' altitude des lieux de repos semble augmenter avec l'éloignement des gîtes préimaginaux (MARR, 1971).

- lieux de repos nocturnes . Aucune observation directe n'est relatée. Les observations indirectes ont été faites au piège lumineux. LE BERRE (*loc. cit.*) a ainsi obtenu en forêt des récoltes composées en majorité de femelles gravides, le reste de la population capturée étant constitué de femelles nullipares à jeun. MARR (1971) a obtenu quelques récoltes abondantes (75% de femelles gravides, très rares femelles gorgées) durant les premières heures de la nuit, en savane soudanienne (Nord Ghana).

Les observations concernant les lieux de repos sont donc relativement rares. Il en ressort que, dans tous les cas, seule une faible fraction des récoltes est représentée par des femelles gorgées, les femelles en cours de maturation de pontes semblant complètement absentes.

8.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES

8.2.1. RECOLTES DE FEMELLES DANS LA VEGETATION -

Le tableau 6 donne les résultats de récoltes de femelles effectuées au filet dans la végétation herbacée ou arborée riveraine des cours d'eau , dans différents types de régions bioclimatiques . Les récoltes faites à

Tableau 6 - Résultats de récoltes de femelles de *Simulium damosum* au repos dans la végétation -

Lieu de récolte	Zone bioclimatique	saison	Nombre de jours de récolte	Nombre de femelles récoltées	% de femelles en attente de jus sucré	% de femelles en attente d'un repas sanguin	% de femelles gorgées	% de femelles gravides	Nombre de femelles capturées simultanément sur appât humain	Observations
DANANE	Forêt	sèche	5	55	58,2	34,6	7,2	0	469	Végétation herbacée et arbustive - Proximité des gîtes préimaginaux
LAMTO	Secteur pré-forestier	pluies	1	22	77,3	22,7	0	0	47	- " -
GRECHAN	Savane guinéenne	sèche	11	73	49,3	49,7	0	0	2596	- " -
LERABA	"	sèche	19	319	16,6	79,6	3,5	0,3	3171	- " -
LERABA	"	pluies	7	66	9,1	90,9	0	0	1172	- " -
LANVIERA	Savane soudanienne	sèche	3	30	50,0	40,0	3,3	6,7	224	- " -
LANVIERA	"	pluies	2	28	10,7	75,0	14,3	0	73	- " -
GAMBIE	savane soudanienne	sèche	6	151	9,9	86,7	2,0	1,4	320	- " -
PAPARA	Zone subsaharienne	pluies 1969	2	88	10,2	89,8	0	0	968	- " -
PAPARA	"	pluies 1970	3	206	56,3	2,4	0,5	40,8	478	Abri sous roche et végétation arbustive environnante.
PAPARA	"	" 1969	3	253	0,8	4,0	22,5	72,7	968	- " -

Tableau 7 - Résultats de récoltes de femelles de *Simulium damnosum* dans leurs "lieux de repos" (chute du Papara, septembre 1969).

Horaires de récolte	Nombre de séries de récoltes	Types de lieux de récoltes	Nombre total de femelles récoltées	Nombre de femelles à jeun				Nombre de femelles gorgées de sang (toutes gorgées de jus sucrés)				Nombre de fe- melles gravides	
				Non gorgées de jus sucré		Gorgées de jus sucré		Ovaires non évolués		Début de ma- turation des ovaires		Non gor- gées de jus sucré	Gorgées de jus sucré
				Pares	Nulli- pares	Pares	Nulli- pares	Pares	Nulli- pares	Pares	Nulli- pares		
6 h 00	1	(2)	+ 100 (*)	+				+++				++	
10 h 30 12 h 30	1	(1)	17	0	0	1	0	8	1	0	0	3	4
12 h 30 15 h 30	1	(1)	16	1	0	3	0	3	0	0	0	3	6
15 h 30 17 h 30	1	(1)	38	0	0	5	0	1	11	2	2	2	15
17 h 30 18 h 00	3	(1)	86	0	1	0	0	0	0	2	0	46	37
18 h 00 18 h 30	1	(1)	33	0	0	1	0	0	0	0	0	14	18
18 h 30 19 h 30	1	(1) (2)	19	0	0	0	0	0	1	0	1	17	0
19 h 30 20 h 00	1	(1) (2)	20	0	0	0	0	1	4	2	4	6	3
20 h 00 21 h 00	1	(1) (2)	24	0	0	0	0	0	10	4	0	9	1
Total 10 h 30 21 h 00	10		253	1	1	10	0	13	27	10	7	100	84

(1) : Végétation arbustive située à proximité immédiate d'abris sous roche - (2) : Abris sous roche.

(*) - Femelles non disséquées.

distance des gîtes préimaginaux ne sont pas mentionnées ; leurs résultats ont été nuls ou insignifiants partout sauf à Inga ; en ce dernier point, à 5 km des gîtes préimaginaux , à proximité d'une communauté humaine importante et alors que les résultats de captures sur appât humain étaient de l'ordre de 5 à 10.000 femelles par captureur et par jour, il était possible de capturer par fauchage au filet dans les herbes plusieurs dizaines de femelles à jeun, essentiellement nullipares, par heure de récolte.

L'ensemble des récoltes confirme les observations de LE BERRE (1966) ; celles-ci sont toujours numériquement inférieures aux quantités de femelles récoltées simultanément sur appât humain au même endroit.

La majorité des femelles récoltées sont à jeun, gorgées ou non de jus sucré ; les femelles gravides et les femelles gorgées de sang sont exceptionnelles ; l'âge physiologique moyen des femelles à jeun subit les mêmes variations journalières que chez les femelles piqueuses.

Deux séries de récoltes font toutefois exception à cette règle générale : celles de Lanviëra, dont les femelles gorgées de sang sont en proportion notable mais dont les effectifs sont peu importants , et celle du Papara, où les femelles gravides sont très abondantes et les femelles gorgées relativement nombreuses.

Le tableau 7 détaille les résultats obtenus au Papara en 1969 en saison des pluies. Le site est constitué par un plateau gréseux formant falaise ; l'érosion a sculpté un relief ruiniforme avec tables rocheuses, surplombs, cavernes, etc ... La seule végétation consiste en arbustes poussant dans les anfractuosités de rochers. La rivière Papara franchit la falaise par une chute spectaculaire précédée et suivie de rapides qui sont d'importants gîtes préimaginaux de *S. damnosum* ; les femelles sont fortement attirées par le bétail (cf. 7.2.2.), très nombreux à cet endroit ; le premier village est distant de 2 km environ.

Les récoltes ont été effectuées dans un abri sous roche et sur la végétation arbustive immédiatement voisine. Pendant la journée, les femelles sont absentes de l'abri sous roche, où elles apparaissent progressivement à partir de la tombée du jour ; simultanément, les femelles se raréfient sur la végétation voisine ; au lever du jour, elles ne sont présentes que dans l'abri sous roche. Quand les femelles sont présentes en même temps dans les deux types de localisations, il n'existe pas de différence entre les deux populations quant aux proportions relatives des diverses catégories de femelles. A tout moment de la journée, les femelles sont accompagnées de mâles en quantités sensiblement égales.

De jour, les femelles posées sur la végétation se tiennent à l'extrême pointe des feuilles, tête en haut, du côté ensoleillé des arbres mais sur la face ombragée des feuilles.

Les femelles gravides forment à toute heure la majorité de la population mais sont plus nombreuses en fin d'après-midi ; leur diminution correspond à la période d'oviposition optimale dans les conditions du site. Il apparaît qu'un certain nombre de femelles gravides, encore présentes à 21 heures et probablement à 6 heures, doit passer la nuit à l'abri sous les roches surplombantes. Il existe une proportion notable de femelles gravides gorgées de jus sucré ; cette proportion décroît progressivement de 10 heures 30 à 18 heures, puis subit une chute brutale à partir de 18 heures 30, quand décroît le nombre des femelles gravides ; il semble donc que les femelles prennent un repas de jus sucré vers la fin de la maturation des ovaires, peu de temps avant l'oviposition.

Les femelles gorgées sont plus abondantes en début de matinée et en fin de journée ; elles appartiennent à deux catégories : femelles gorgées depuis peu de temps, ne montrant aucune évolution des ovaires, et femelles présentant un début de maturation des oocytes. Cette maturation ne dépasse jamais le stade II de l'évolution des follicules de la classification de CRISTOPHERS (1911) ; compte-tenu de la vitesse de développement des follicules ovariens au début du cycle gonotrophique (début du développement différé de 18 à 24 heures chez les pares : LE BERRE, 1966), un tel stade d'évolution correspond à une durée de quelques heures à 24 heures après le repas sanguin ; l'état du repas sanguin n'indique d'ailleurs pas une durée de digestion supérieure à 24 heures.

Il semble donc que certaines femelles gorgées peuvent passer la nuit dans des abris de ce type, ce que l'observation de femelles gorgées au lever du jour et au début de la nuit tend à confirmer.

8.2.2. CAPTURES AU PIEGE LUMINEUX -

Ces captures ne nous ont procuré que des résultats insignifiants, à deux exceptions près : une récolte de plus de 3.000 femelles a été réalisée en savane soudanienne (Kouoro) en saison sèche, sur un gîte préimaginal ; à Lamto (secteur préforestier), trois récoltes journalières consécutives représentant respectivement 269, 891 et 1.554 femelles ont été effectuées en fin de saison des pluies.

Toutes ces récoltes ont un caractère apparemment accidentel, les essais des jours précédents et suivants ayant été infructueux bien qu'aucune variation des facteurs climatologiques, météorologiques et hydrologiques ait

pu être décelée. Les femelles ont été capturées au début de la nuit, entre 18 et 22 heures, mais surtout entre 18 et 19 heures. La très grande majorité de ces femelles étaient gravides, beaucoup d'entre elles pondant dès leur récolte.

8.3. CONCLUSIONS

Il apparaît que, dans toutes les régions, des femelles non piqueuses se rencontrent à toute heure du jour dans la végétation qui borde les cours d'eau ; leur abondance diminue à distance des gîtes préimaginaux. Ces femelles sont dans une phase de repos transitoire, dans l'attente d'un repas sanguin ou d'un repas de jus sucré.

Les véritables lieux de repos, ceux dans lesquels s'effectue la maturation des pontes, demeurent inconnus ; on peut cependant imaginer qu'ils ne sont pas très différents des abris sous roche dans lesquels les femelles gorgées et les femelles gravides peuvent séjourner pendant plusieurs heures et se réfugier pendant la nuit qui suit le repas sanguin ou qui précède l'oviposition.

9 - DÉPLACEMENT

9.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

Tous les auteurs s'accordent pour reconnaître une grande puissance de vol à la femelle de *S. damosum*. En ce qui concerne le vol dispersif (vol actif non motivé par les besoins physiologiques de l'insecte), les plus grandes distances de déplacement rapportées sont de l'ordre d'une quarantaine de km (LE BERRE, 1966, en Côte d'Ivoire ; HAUSERMANN, 1969, en Tanzanie).

Selon LE BERRE (1966) , ce vol intervient avant le repas sanguin ; il se produit à chacun des cycles gonotrophiques mais l'augmentation de la proportion des femelles nullipares en fonction de l'éloignement des gîtes témoigne qu'il affecte principalement cette catégorie de femelles.

DUKE (1975) a retrouvé en savanes soudanienne et guinéenne du Cameroun (cytotypes Nile et Bille) ce caractère de dispersion sélective des femelles les plus jeunes. Cependant, en forêt camerounaise, cet auteur a au contraire constaté une augmentation de l'âge moyen des populations de *S. dammosum* (cytotype Bille) en fonction de l'éloignement des gîtes préimaginaux.

La rapidité du déplacement est grande. Par étude de la proportion de femelles renfermant du méconium, LE BERRE (1966) l'estime à moins de 24 heures ; par recapture de femelles marquées HAUSERMANN (1969) a observé des distances de déplacement de 5 km en 6 heures et de 3,5 km en 9 heures.

LE BERRE (1966) a montré l'influence essentielle du couvert végétal et de la nébulosité atmosphérique sur le déplacement des femelles ; chacun de ces deux facteurs est à lui seul suffisant pour permettre le déplacement des femelles en les protégeant des rayonnements solaires. L'étude des effets alternés ou combinés des deux facteurs a permis à cet auteur de définir différents types d'aires de dispersion en fonction des saisons et des régions bioclimatiques d'Afrique occidentale (cf. chapitre II).

Bien qu'actif, le vol dispersif peut être considérablement influencé à certaines saisons par les vents dominants. Il existe en Afrique occidentale en début de saison des pluies une corrélation entre la montée vers le nord de front inter-tropical de mousson (F.I.T.) et le repeuplement simulidien des foyers temporaires très septentrionaux à partir des foyers permanents plus méridionaux (OVAZZA *et al.*, 1967). Cette migration sud-nord peut atteindre 150 à 200 km en savane guinéenne (LE BERRE, 1968). En savane soudanienne et en savane guinéenne l'harmattan (vent sec soufflant du nord-est au sud-ouest en saison sèche) est à l'origine du transport de quantités non négligeables de femelles sur des distances de plusieurs dizaines de km (LE BERRE, 1970).

9.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous n'avons pas entrepris l'étude systématique du déplacement des femelles . Nos observations faites à la faveur des captures confirment celles

Tableau 8 - Dispersion des femelles de *Simulium damnosum* en forêt (Inga)
et en secteur préforestier (Lamto , cytotype Soubré dominant).

	Région de LAMTO (Côte d'Ivoire)				Région d'INGA (Zaïre)		
	BANDAMA gîtes	BANDAMA 10 km aval	10 km gîtes	20 km gîtes	CONGO gîtes	5 km gîtes	25 km gîtes
Nombre de femelles capturées	4.200	824	640	34	20.945	12.800	3.688
Rapport des den- sités de femelles capturées à celles du gîte (%)		19,6	15,2	0,8		61,1	17,6
Nombre de femelles pares	2.356	419	326	18	7.898	2.961	669
Proportions de femelles pares (%)	56,1	51,3	50,9	52,9	37,7	23,3	18,1
Nombres de femel- les multipares	827	116	74	0	808	71	18
Proportions de multipares (en % de pares)	35,1	27,8	22,1	0,0	10,2	2,4	2,7

de LE BERRE (1966) quant aux modalités, amplitudes et variations saisonnières et régionales de la dispersion.

En région forestière, elles ne recourent par contre pas complètement celles de DUKE (1975) faites dans la même zone au Cameroun. Il ressort en effet de nos résultats (tableau 8) que les femelles pares se dispersent relativement beaucoup plus en forêt qu'en savane, par rapport aux nullipares, mais avec une intensité tout au plus égale (Lamto) et non supérieure à celle de ces dernières ; de plus, au niveau des seules pares, la dispersion des femelles les plus âgées (multipares) apparaît bien moindre que celle des femelles plus jeunes, surtout à grande distance des gîtes préimaginaux. Il faut cependant souligner que nos observations et celles de DUKE concernent des cytotypes et des régions géographiques différents.

Nous avons pu renouveler en zone de foyers non permanents (foyers de Bandiagara et de Tansilla) les observations de LAMONTELLERIE (1964), OVAZZA *et al.*, (1965b), LE BERRE et BALAY (1967) et LE BERRE (1968), qui confirment le repeuplement saisonnier des gîtes temporaires par des femelles migratrices à la faveur de la montée du F.I.T. .

En ce qui concerne les déplacements motivés des femelles, la localisation des lieux de ponte (cf. 5) et des sources de repas sanguins (cf. 7.2.3.) a une influence notable sur la répartition des femelles. La présence temporaire de femelles gorgées dans des lieux de repos transitoires (cf. 8.2.1.) suggère que ces femelles sont capables d'effectuer des déplacements sans doute limités lors de la recherche de leurs lieux de repos définitifs.

Nous consacrerons un paragraphe spécial à l'étude des interactions entre la dispersion et le parasitisme des femelles par *O. volvulus* .

10 - LONGÉVITÉ

La plupart des auteurs (*) admettent avec LE BERRE (1966) que

(*) A l'exception de LEBIED (1950) qui admet par pure supputation une durée de vie de 65 jours, et de NOAMESI (1966), qui signale avoir recapturé des femelles marquées quatre mois après leur marquage ; mais la proportion extraordinairement élevée de femelles marquées parmi les femelles recapturées rend ces résultats statistiquement très contestables.

Tableau 9 : Age physiologique moyen des populations de femelles de *S. damnosum* à proximité de leurs gîtes préimaginaux, dans différents foyers d'Afrique occidentale.

Point de capture	Foyer	Zone bioclimatique (et cytotypes larvaires dominants)	% de femelles paires	
			Saison sèche	Saison des pluies
Papara	Vallée Sénégal	Zone subsahélienne (Nile , Sirba)		66,4
Kédougou	Sénégal oriental	Savane nord- souda nienne	68,9	
Pont de la Faya	Faya	Savane soudanienne (Nile, Sirba)	69,3	45,5
Kouoro	Farako		58,9	46,5
Mènè	Tansilla			59,2
Samandéni	Samandéni		73,2	
Nabéré	Bougouri-Ba		60,5	
Lanvièra	Haut Bassin de la Volta noire	(Nile, Sirba, Bille)	65,7	42,1
Pont de Guéna		Savane guinéenne (Bille, Nile, Sirba)	67,6	36,9
Pont de la Léraba	Comoé-Léraba	Savane guinéenne (Nile, Sirba,	65,0	39,4
Gréchan			78,9	
Marabadiassa			61,5	
Taabo-Bandama	Haut Bandama	Secteur préfores- tier(Bandama, Nile)	49,5	42,8
Lamto-Bandama			42,8	34,5
Ahouati				23,8
Wa	Sud-Ouest Côte d'Ivoire	Forêt (Yah)	32,2	
Shongo	Inga	Forêt (cytotypes non identifiés)	54,3	35,8 (+) 34,2 (++)

(+) : petite saison des pluies

(++) : grande saison des pluies

la longévité maximale des femelles de *S. damosum* n'excède pas un mois, ce qui correspond à un nombre maximal de cinq cycles gonotrophiques.

Le même auteur a mis en évidence en Afrique occidentale une augmentation de la longévité moyenne des femelles lorsqu'on se déplace de la forêt vers la savane soudanienne ; il a fourni une abaque donnant le taux de survie des femelles de *S. damosum* en fonction du rapport pares/nullipares établi chez des populations en équilibre.

Des épandages insecticides nous ont permis de vérifier en savane soudanienne la longévité maximale des femelles.

Le tableau 9 expose les valeurs moyennes de l'âge physiologique des populations simuliennes anthropophiles telles que nous avons pu les établir dans différents foyers. Ces valeurs ont été obtenues à partir de dissections nombreuses, étalées sur toute la saison considérée, effectuées près de gîtes en équilibre, de manière à éviter les fluctuations accidentelles d'âge moyen dues aux variations hydrologiques ou météorologiques. Ayant tous été obtenus près des gîtes préimaginaux, ces résultats ne concernent que la fraction non dispersive des populations. Ils ne sont donc représentatifs de l'ensemble de la population que lorsque la dispersion est inexistante ou très limitée (savane soudanienne et zones plus septentrionales en toutes saisons, savane guinéenne en saison sèche) ; les proportions des femelles pares sont par contre d'autant plus surestimées que la dispersion est plus intense (savane guinéenne en saison des pluies, secteur préforestier et forêt en toutes saisons).

Du fait que nous n'avons pas retrouvé en savane (cf. 7.2.2.) la différence d'âge physiologique moyen constatée par DISNEY (1972) entre les populations zoophiles et les populations anthropophiles, nous considérons que l'âge moyen des femelles anthropophiles est représentatif de celui de l'ensemble de la population simulienne. Il est d'ailleurs à noter que les résultats de DISNEY (loc. cit. : populations ornithophiles plus jeunes que les populations anthropophiles) contribuent à abaisser plus encore l'âge physiologique moyen des populations forestières de *S. damosum*.

Compte-tenu de ces corrections, nos résultats confirment ceux de LE BERRE (1966) : augmentation de la longévité moyenne du sud vers le nord, et alternance saisonnière de populations à longévité de type forestier (saison des pluies) et de populations à longévité de type savane (saison sèche) dans les régions de savane où existe une dispersion de saison des pluies. Ces phénomènes apparaissent dans tous les foyers même dans ceux où l'anthrophilie totale des femelles a pu être prouvée.

Toutefois, il apparaît que dans bon nombre de foyers forestiers

la proportion de femelles pares, tout en restant inférieure à celles de savane, peut être beaucoup plus élevée que ne l'indiquent LE BERRE (1966) en Côte d'Ivoire (11%) et GARMS (1973 b) au Liberia (8 - 13%) ; les proportions voisines de 50% sont par contre proches de celles constatées par DUKE (1968 a et b) et DUKE *et al.*, (1972) en forêt camerounaise. Bien que, au niveau de la totalité d'une population, nos taux de pares doivent être considérablement abaissés du fait des quantités très importantes de femelles nullipares dispersives, ils sont pourtant en faveur d'un taux de survie sans doute plus élevé, au moins dans certaines zones forestières, que ne l'indiquent les résultats de LE BERRE *et al.*, (1964) et de LE BERRE (1966).

En l'absence d'études comparatives réalisées sur le même cytotype dans des zones bioclimatiques différentes et *vice versa* nos résultats ne nous permettent pas de préciser les rôles respectifs des facteurs génétiques (DUKE *et al.*, 1966 ; QUILLEVERE et PENDRIEZ , 1975) et des facteurs climatiques et botaniques (LE BERRE *et al.*, 1964 ; LE BERRE, 1966) dans les variations de longévité des femelles de *S. damnosum* s.l. en savane et en forêt.

L'étude des effets du parasitisme des femelles par *O. volvulus* sur la longévité sera abordée au chapitre V.

11 - DYNAMIQUE DES POPULATIONS

LE BERRE (1966), après une étude systématique des facteurs influant sur la dynamique des populations de femelles, conclut que celle-ci est essentiellement sous la dépendance de facteurs hydrologiques qui régissent l'existence et l'abondance des populations préimaginales. Il a ainsi pu établir, en fonction des variations saisonnières du niveau des cours d'eau, les trois types de variations annuelles des populations (variations synchrones, inverses et bimodales) que nous avons passées en revue au chapitre II.

CHAPITRE IV

***Le réservoir de virus :
rapports avec le vecteur***

1 - NATURE DU RÉSERVOIR DE VIRUS

1.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

Depuis la découverte chez l'homme des microfilaires d'*O. volvulus* par O'NEIL (1875) et l'identification de la filaire adulte par LEUCKART (1893), les observations de porteurs humains de microfilaires de cette espèce ont porté en Afrique sur plusieurs centaines de milliers d'individus.

Malgré l'importance numérique de cet énorme réservoir humain permanent de parasites, l'existence d'un réservoir animal est encore parfois suspectée. C'est en particulier le cas dans certains foyers où, du fait de la zoophilie des femelles de *S. damnosum*, la transmission inter-humaine semble insuffisante pour expliquer la prévalence élevée de l'onchocercose humaine (NELSON, 1968).

Cependant, les seuls animaux trouvés naturellement infectés par *O. volvulus* restent actuellement le gorille (*Gorilla gorilla*) au Congo (VAN DEN BERGHE *et al.*, 1958 et 1964) et le singe-araignée (*Ateles geoffroyi*) au Mexique (CABALLERO et BARRERA, 1958). Nous ne disposons d'ailleurs d'aucun renseignement sur la fréquence du parasitisme chez les populations de ces singes ou sur la valeur de ces hôtes en tant que donneurs de microfilaires.

L'infestation par *O. volvulus* a été recherchée sans succès chez divers animaux fréquemment rencontrés en Afrique occidentale, dans divers foyers hyperendémiques d'onchocercose humaine de savane et de forêt (DUKE, 1969 ; NELSON, 1970) ; parmi les animaux domestiques, nous citerons le chien, le chat, la chèvre, le porc, le mouton et les bovins ; chez les Simiens le drill (*Mandrillus leucophaeus*), les cercopithèques (*Cercoptes mona* et *Cercoptes erythrotis*), le patas (*Erythrocebus patas*) et les cynocéphales (*Papio* spp.) se sont tous révélés négatifs, de même que certains autres animaux sauvages tels que le potamochère (*Potamochoerus porcus*), le cob de Buffon (*Adenota kob*) et le bubale (*Alcelaphus major*).

Les essais d'infestation expérimentale ont été infructueux chez les

galagos, les hamsters, les cobayes et les lapins (NELSON, 1968) ainsi que chez les porcs et chez plusieurs espèces de singes habituellement bien représentées en Afrique occidentale : drills, mandrills (*Mandrillus mandrillus*) et les cynocéphales (DUKE, 1969). La seule espèce infectée expérimentalement reste encore le chimpanzé (*Pan satyrus*) : GUNDERS (1958, 1959) et DUKE (1962d 1969). Ce dernier auteur a pu obtenir chez le chimpanzé, après injection intradermique de larves infectantes d'*O. volvulus*, la production de faibles quantités de microfilaires dermiques capables de se développer complètement chez les femelles de *S. damnosum*.

Si les espèces animales africaines parasitées par *O. volvulus* semblent être rares, il est par contre fréquent que le bétail et les ruminants sauvages de la région éthiopienne hébergent des onchocerques. C'est ainsi que 50% du bétail est onchocerquien en Afrique du Sud (LE ROUX, 1929), que 95% du bétail examiné par CHODNIK (1957) au Ghana hébergeait *Onchocerca armillata*, et que *O. gutturosa* se rencontre chez 40% des bovins du Rwanda (FAIN *et al.*, 1955).

Certains auteurs avaient donc soupçonné ces animaux de jouer le rôle de réservoirs de virus dans la transmission de l'onchocercose humaine (CAMERON, 1928 ; STRONG, 1937), d'autant que certaines onchocerques sont capables de se développer chez des Simuliidae (*O. gutturosa* chez *Simulium* sp. : STEWARD, 1937) et que d'autres provoquent des nodules sous-cutanés chez leurs hôtes : *Onchocerca* spp. chez les bovins (CAMERON, 1928 ; ORTLEPP, 1937), chez *Cobus leucotis* (CRUICKSHANK, 1936) et chez *Onotragus lechwe* (LE ROUX, 1929), *O. gibsoni* chez *Taurotragus oryx* (STRONG, 1938) et chez les bovins (NELSON, 1965 a), *O. flexuosa* et *O. tubigensis* chez le cerf d'Europe *Cervus elaphus* (FRANK *et al.*, 1968 ; SCHULZ-KEY, 1975 ; BAIN et SCHULZ-KEY, 1974), *O. ochengi* chez les bovins (BANGWAMOI, 1969).

Mais il est actuellement prouvé que les onchocerques des animaux appartiennent à des espèces différenciables d'*O. volvulus*, tant à l'état adulte qu'à celui de microfilaires (NELSON, 1965 a) (*) ; ces espèces peuvent toutefois être confondues avec *O. volvulus* à l'état larvaire chez l'arthopode vecteur. Dans les régions où les femelles de *S. damnosum* sont zoophiles, l'éventualité de développement chez ces femelles de larves d'onchocerques animales morphologiquement indifférenciables de celles d'*O. volvulus* est un élément susceptible de perturber la mesure des taux d'infestation du vecteur (NELSON et PETER, 1962 ; NELSON, 1960 & 1965b ; BUSSIERAS *et al.*, 1974)

(*) L'argument selon lequel la transmission des onchocercoses animales n'a pas été affectée dans les foyers où le vecteur de l'onchocercose humaine a été éradiqué (*S. neavei* au Kenya : CLARKSON, 1964) ne prouverait en toute rigueur que le fait que le vecteur assurant la transmission d'homme à homme ou d'animal à homme serait différent du vecteur responsable de la transmission entre animaux.

1.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES

1.2.1. RECHERCHE D'UN RESERVOIR ANIMAL -

Nous avons recherché à plusieurs reprises les microfilaires d'*O. volvulus* chez le bétail et, à l'occasion, chez des ruminants sauvages, dans nos différents foyers d'onchocercose humaine. Bien que nos investigations aient été limitées, tant en ce qui concerne le nombre d'individus que le nombre d'espèces, nous n'avons jamais réussi à mettre en évidence d'animaux porteurs d'*O. volvulus*.

Par contre, nous avons pu observer dans plusieurs foyers (Samandéni, Léraba, bassin du fleuve Sénégal, Inga) la présence fréquente d'*O. gutturosa* et *O. armillata* chez des bovins domestiques. Nous avons aussi rencontré *O. gutturosa* chez des ruminants sauvages de savane (*Hippotragus equinus* et *Adenota kob*).

1.2.2. IMPORTANCE NUMERIQUE DU RESERVOIR HUMAIN -

Nous donnons à titre indicatif au tableau 10 quelques valeurs de la prévalence de l'onchocercose humaine dans les foyers que nous avons étudiés. Elles sont exprimées en pourcentages de porteurs de microfilaires d'*O. volvulus* dans l'ensemble de la population humaine et concernent chacune un ou plusieurs villages situés dans les aires de dispersion des femelles de *S. daimosum*.

Notons que ces pourcentages correspondent à des quantités de porteurs de parasites souvent très importantes : plus de 43.000 dans le foyer de la Comoé-Léraba (LAMONTELLERIE, 1968), plus de 50.000 dans celui de Korhogo (RIVES et SERIE, 1967 a et b).

1.2.3. DISCUSSION -

L'existence d'un réservoir animal d'*O. volvulus* est donc possible, puisqu'il existe des hôtes non humains, naturels ou potentiels.

Toutefois, aucun des primates actuellement connus comme hôtes naturels n'est représenté dans les foyers étudiés ici. Dans les foyers africains où des hôtes naturels (gorille) ou potentiels (chimpanzé) existent, leur

Tableau 10 - Prévalence de l'onchocercose humaine dans quelques foyers d'Afrique Occidentale -

Région	Foyer	Zone bioclimatique	Prévalence	Auteurs
AYAME (ensemble du canton)	BIA	Forêt	33 %	RIVES & SERIE , 1967
DANANE (ensemble de 3 cantons)	Sud-Ouest Côte d'Ivoire	Forêt	33 - 70 %	RIVES & SERIE , 1967
INGA (quelques villages)	INGA	Forêt	44,5 %	MAERTENS <i>et al.</i> , 1971
Vallée du BANDAMA (ensemble du foyer)	KORHOGO	savane guinéenne	85 - 100 %	RIVES & SERIE , 1967
Vallées COMOE et LERABA (ensemble du foyer)	COMOE - LERABA	savane guinéenne	65 - 85 %	LAMONTELLERIE , 1968 DEGABRIEL , 1969
GUENA (un village)	HAUT BASSIN de la VOLTA NOIRE	savane guinéenne	86 %	LAGRAULET & AMMANN , 1961
SAMANDENI (un village)	SAMANDENI	savane soudanienne	85 %	DEGABRIEL , 1969
TANSILLA (deux villages)	TANSILLA	savane soudanienne	60 & 90 %	ROLLAND, 1972 DEGABRIEL, comm. pers.
FAYA (quelques villages riverains)	FAYA	"	75 - 90 %	FALIGANT, 1965
SOTUBA (un village riverain)	SOTUBA	"	55 %	GRANDES ENDEMIES MALI , 1968 , non publié
HAUTE GAMBIE et FALEME (ensemble du foyer)	SENEGAL ORIENTAL	"	65 - 85 %	PICQ <i>et al.</i> , 1970
VALLEE du SENEGAL (ensemble du foyer)	Bassin du FLEUVE SENEGAL	zone sub- sahélienne	33 - 66 %	PICQ & ROLLAND , 1973 a

confinement géographique et leur rareté excluent la possibilité qu'ils constituent un réservoir de quelque importance, même dans le cas où ils représenteraient un hôte préférentiel pour les femelles de *S. damnosum*.

Quant à l'existence d'un réservoir animal encore inconnu, il semble difficile d'admettre, en raison de la spécificité parasitaire des onchocerques, qu'il puisse être constitué par des espèces animales zoologiquement éloignées de l'homme.

Compte-tenu du fait que les primates africains les plus fréquemment rencontrés ne sont pas infectés par *O. volvulus*, il semble peu plausible d'imaginer un hôte animal inconnu, attaqué par *S. damnosum*, zoologiquement proche de l'homme et susceptible de concurrencer ce dernier par l'abondance de ses individus infectés.

Etant donné la fréquence du parasite et sa longévité chez l'homme, il n'est d'ailleurs nullement nécessaire de faire intervenir un hôte non humain pour expliquer le maintien de l'agent infectieux et l'intensité de la transmission onchocerquienne dans la majorité des foyers, en particulier dans ceux qui sont considérés ici.

Nous admettons donc avec NELSON (1965b) que la transmission de l'onchocercose est inter-humaine, certains anthropoïdes pouvant peut-être intervenir, de façon extrêmement limitée et dans des zones très restreintes.

2 - COMPORTEMENT DE LA FEMELLE DE *S. damnosum* VIS-A-VIS DU PORTEUR D'*O. volvulus*

2.1. ACTIVITE DE PIQÛRE

2.1.1. COMPORTEMENT DE PIQÛRE -

Lorsque la femelle s'est posée sur la peau de l'hôte, elle se déplace pendant quelques instants, à la recherche semble-t-il d'un site favorable à la piqûre ; les facteurs qui président au choix de ce site sont mal connus ; une pilosité semble défavorable, de même que le frissonnement de la peau de certains animaux (LE BERRE, 1966).

L'enfoncement des pièces buccales est rapide, seul le labium restant à l'extérieur de la peau, replié sous la tête de l'insecte, laquelle est fortement inclinée et repose sur la peau de l'hôte.

Pendant toute la durée de la piqûre la femelle reste complètement immobile ; elle est totalement insensible aux sollicitations extérieures (y compris à l'immersion, d'après BLACKLOCK, 1926 b). Il ne s'agit donc pas d'un "nervous feeder", expression de CROSSKEY (1957) qui désigne les insectes hématophages facilement dérangés durant leur repas sanguin .

Lorsque le repas est achevé les stylets sont retirés d'un coup et la femelle reste quelques instants immobile avant de reprendre son vol.

Il arrive parfois que la femelle retire ses pièces buccales avant d'avoir pris du sang, souvent après une durée assez longue ; elle repique alors généralement rapidement en un autre emplacement.

2.1.2. MECANISME DE PIQURE -

En ce qui concerne le mécanisme de la prise du sang par les insectes hématophages, GORDON et LUMSDEN (1939) ont établi la distinction entre "capillary-feeding" et "pool-feeding" ; à ces termes anglo-saxons nous préférons ceux, étymologiquement universels, de solénophagie et de telmophagie (LAVOPIERRE, 1965) ; le premier désigne la prise de sang directement à partir d'un vaisseau sanguin et le second à partir d'un micro-hématome.

Chez les Simuliidae, le mouvement des pièces buccales au cours de la piqûre n'a encore fait l'objet d'aucune étude directe. Toutefois, du fait de la morphologie des pièces buccales (larges lames serrulées et denticulées), nous admettons avec GRENIER (1959) qu'il est très probable que la prise de sang s'effectue exclusivement à partir d'un micro-hématome. Un tel hématome a d'ailleurs été observé histologiquement à la pointe des stylets de *S. damnosum* (WANSON, 1950).

Il est donc logique de considérer que la femelle de *S. damnosum* est un telmophage caractéristique dont le mécanisme de piqûre est semblable à celui des Tabanidae tel que l'ont décrit GORDON et CREWE (1953) chez *Chrysops silacea* et DICKERSON et LAVOPIERRE (1959) chez *Haematopota pluvialis* : tous les stylets sont enfoncés dans la peau comme un organe unique dont le passage est foré par les mouvements de va-et-vient des maxilles (signalés par WENKEN 1962 chez *Wilhelmia equina*) et les mouvements d'adduction et d'abduction des mandibules ; labre et hypopharynx ne participent pas activement au sondage. Lorsque des vaisseaux sanguins sont déchirés

lors du forage et qu'un hématome se forme, les mouvements cessent et le sang extravasé est aspiré.

2.1.3. DUREE DU REPAS SANGUIN -

Selon BLACKLOCK (1926 a), les durées du repas sanguin s'échelonnent entre 1,5 et 5 mm, et la plus grande partie de ce temps est consacrée à sonder le derme pour atteindre le niveau des vaisseaux sanguins. Pour CROSSKEY (1962), les valeurs extrêmes de cette durée sont 0,52 et 18,50 mm, et la durée moyenne est significativement plus grande chez un onchocerquien atteint de pachydermie que chez un sujet sain montrant une peau normale (respectivement 5,48 mm et 4,24 mm). RAYBOULD (1976 b) signale une durée moyenne de 4 mm (valeurs extrêmes de 1 à 10 mm) chez *S. woodi*.

Les durées que nous avons mesurées en savane confirment ces observations (tableau 11) : la durée moyenne est significativement plus élevée chez un onchocerquien atteint de pachydermie légère (cas 3a) que chez un onchocerquien montrant une atrophie dermique au niveau des jambes (cas 2b): $\epsilon = 2,708 - 1\% < \alpha < 1\%$.

Chez un même onchocerquien, nous n'avons pas enregistré de différence significative de la durée du repas sanguin entre les femelles pares et les nullipares (ϵ et $t < 2$).

Tableau 11 - Durée du repas sanguin chez les femelles de *S. daimosum* de savane.

Onchocerquiens	Pares			Nullipares			Ensemble des femelles			Comparaison des durées moyennes entre pares et nullipares.
	Nombre de mesures	Durées extrêmes en minutes	Durées moyennes (écarts-types) en minutes	Nombre de mesures	Durées extrêmes en minutes	Durées moyennes (écarts-types) en minutes	Nombre de mesures	Durées extrêmes en minutes	Durées moyennes (écarts-types) en minutes	
3 a	22	1 8	4,32 (1,73)	25	2 8	4,60 (1,55)	49	1 8	4,45 (1,63)	0,559 (t)
2 b	123	1 13,5	3,91 (1,98)	179	1 13	3,76 (1,83)	318	1 13,5	3,80 (1,90)	0,053 (ε)

2.1.4. LOCALISATION DES PIQÛRES -

La localisation basse des piqûres de *S. damnosum* a été signalée depuis longtemps par de nombreux auteurs (BLACKLOCK, 1926a : 80% des piqûres au-dessous du genou) ; elle est d'ailleurs bien connue de tous les habitants des régions fortement infestées par cet insecte.

DUKE et BEESLEY (1958) ont étudié systématiquement le problème et ont conclu que les femelles piquent toujours très près du substrat, sans aucune préférence pour une région anatomique particulière : 2% seulement des piqûres se situent au-dessus de la ceinture chez un sujet placé debout et non protégé ; la proportion est augmentée si le bas du corps est dissimulé (vêtement, végétation) ou si la position du corps rapproche celui-ci du substrat (positions assise, accroupie, couchée). LEWIS et DUKE (1966) ont signalé une tendance des femelles de forêt à piquer plus bas que celles de savane.

Sur l'homme, nous avons pu vérifier ces données dans tous les foyers. Au cours des captures de femelles gorgées, 1 à 2% d'entre elles seulement ont été récoltées au-dessus de la ceinture, tant en savane qu'en forêt.

Sur le bétail, les femelles attaquent aussi de préférence les régions basses, mais leur champ d'action est limité par le pelage de l'animal, et la presque totalité des piqûres affecte le dessous de l'abdomen ; les animaux tentent d'ailleurs de se protéger des piqûres en s'enfonçant dans les hautes herbes et les taillis.

2.1.5. REACTION DE L'HOTE A LA PIQÛRE -

La piqûre est indolore pendant toute la durée du repas sanguin, ce qui incite à attribuer des propriétés anesthésiantes à la salive (LEWIS, 1953) ; la piqûre n'est véritablement ressentie que lorsque la femelle retire ses pièces buccales de la peau.

Lorsque la femelle se retire, il se forme une papule centrée sur une gouttelette de sang ; cette micro-hémorragie semble propre aux telmophages et elle traduit sans doute la présence de substances anticoagulantes dans la salive ; de telles substances ont d'ailleurs été mises en évidence dans la salive d'autre Simuliidae (DEM'YANCHENKO, 1960).

L'irritation ressentie est relativement intense pendant quelques dizaines de minutes. En cas de très fortes densités de piqûres, il n'est pas rare que les démangeaisons entraînent des lésions de grattage.

2.1.6. RYTHME JOURNALIER DE PIQURE -

2.1.6.1. Femelles anthropophiles -

L'activité de piqûre des femelles de *S. damnosum* est uniquement diurne ; les piqûres sont exceptionnelles avant six heures et après le crépuscule.

Nous n'avons pas entrepris d'étude particulière du rythme journalier de piqûre, mais les observations que nous avons pu faire au cours des séances de captures confirment celles de LE BERRE (1966) quant aux facteurs intrinsèques et extrinsèques qui influent sur ce rythme.

- La température est le principal facteur limitant de l'activité de piqûre. Au-delà d'un seuil de 35-37°C les femelles piqueuses sont beaucoup moins nombreuses, ce qui se traduit par une courbe journalière d'agressivité montrant deux pics, l'un en matinée et l'autre en fin d'après-midi, séparés par un creux d'autant plus prononcé que les températures de la mi-journée sont plus élevées. Ce cas se rencontre en saison sèche en savane et en toutes saisons dans les foyers les plus septentrionaux. Dans les régions très chaudes le pic du soir peut être très retardé (LEWIS et DUKE, 1966), parfois jusqu'au crépuscule, les femelles piqueuses pouvant être complètement absentes de 10 à 18 heures. Si la température ne dépasse pas ce seuil supérieur, la courbe journalière d'agressivité montre un seul pic plus ou moins décalé par rapport à la mi-journée ; tel est le cas des zones de savane en saison des pluies ainsi que des zones de forêt et de secteur préforestier en toutes saisons.

A l'inverse, il existe un seuil inférieur de température, et nous n'avons jamais observé de femelle piqueuse au-dessous de 18°C. (HAUSERMANN, 1969 cite 16°C en Tanzanie). Les basses températures matinales peuvent retarder le début des piqûres jusqu'à 9 ou même 10 heures ; ce cas se produit en saison sèche froide en savane et dans les régions forestières élevées en altitude.

- Les femelles réagissent différemment aux variations de températures, selon leur âge physiologique. C'est ainsi que les femelles pares sont moins affectées par les températures élevées et piquent en majorité le matin et à la mi-journée ; par contre, la plupart des nullipares viennent piquer au moment de la chute des hautes températures et constituent l'essentiel du "pic" de la fin de l'après-midi.

A partir de ses observations et de celles de DUKE (1968 a), toutes effectuées en région forestière, DISNEY (1972) a émis l'hypothèse que les

femelles piquent d'autant plus tôt dans la journée qu'elles sont plus âgées, chez les pares comme chez les nullipares.

Nous avons tenté, en savane guinéenne, d'établir le rythme journalier de piqûre de plusieurs catégories de femelles d'âges différents (fig. 1).

Chez les nullipares, nous avons séparé les femelles montrant du meconium dans l'estomac de celles qui n'en présentent pas. Ayant constaté, à la suite de LE BERRE (1966) que le meconium disparaît durant les 24 premières heures qui suivent l'éclosion de la femelle, nous considérons que la première catégorie de nullipares est dans son ensemble plus jeune que la seconde, qui renferme à la fois des femelles de moins de 24 heures et des femelles plus âgées.

Chez les pares, nous avons calculé la proportion de femelles potentiellement infectieuses (pares ayant accompli plusieurs cycles gonotrophiques) et celle de femelles pares non potentiellement infectieuses (pares n'ayant effectué qu'un seul cycle gonotrophique). Le calcul a été établi à partir des quantités respectives de femelles renfermant des larves évolutives d'une part et des larves infectantes d'autre part (cf. chapitre I, 3.1.1.).

A l'intérieur des pares potentiellement infectieuses, nous avons séparé les femelles manifestement très âgées ("vieilles pares") de celles qui le sont moins ("jeunes pares"). D'après notre expérience du vieillissement de populations dans les conditions de terrain (après destruction des gîtes préimaginaux) et de laboratoire (conservation de femelles en survie), nous avons considéré comme "vieilles" les femelles montrant à la fois des tubes de Malpighi grêles et complètement translucides et une absence totale de corps gras abdominal. De telles femelles constituent un groupe plus âgé que les femelles potentiellement infectieuses, car il existe toujours une fraction de femelles infectieuses qui montrent soit des tubes de Malpighi plus épais et plus opaques soit des résidus de corps gras abdominal, soit les deux caractères simultanément. Notons également que cette méthode de séparation n'est pas absolue et ne peut avoir quelque valeur que si elle est appliquée à de très grands nombres d'individus.

Il ressort de la comparaison des courbes que les nullipares dépourvues de meconium ne piquent pas significativement plus tôt que celles qui en ont conservé. Chez les pares, les femelles non potentiellement infectieuses montrent une tendance, surtout marquée en début d'après-midi, à venir piquer plus tôt que les femelles potentiellement infectieuses plus âgées; à l'intérieur de cette dernière catégorie la tendance est inversée mais beaucoup moins marquée, les femelles les plus âgées semblant piquer un peu plus tôt

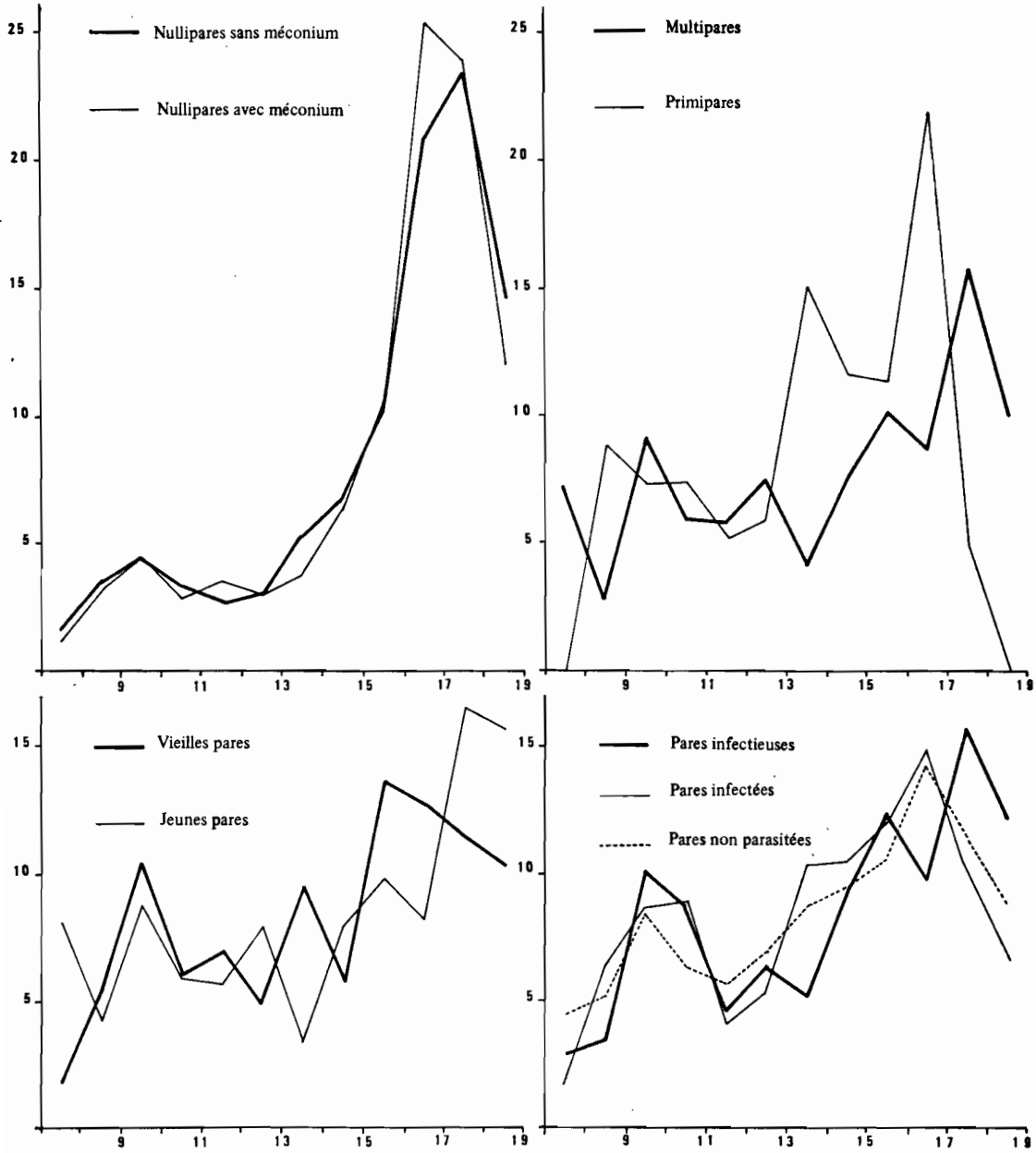


Fig. 1 - Cycle journalier d'agressivité de différentes catégories de femelles de *S. damnosum* (pont de la Leraba, janvier-février, 43 journées de captures)

Ordonnées : % horaires par rapport au total journalier

Abcisses : tranches horaires

en fin d'après-midi que les femelles un peu plus jeunes. Les différences ne sont pas dues à la seule présence des parasites chez les femelles, comme le montre le synchronisme des courbes des rythmes journaliers de piqûre des femelles infectées mais non infectieuses et celle des femelles infectieuses. Il est donc possible de conclure que la précocité de l'heure de piqûre des femelles n'est pas directement liée à l'âge de celles-ci ; en raison du nombre toujours très réduit de femelles que nous avons considérées comme très âgées, la tendance générale observée en savane est, contrairement à la forêt, un horaire de piqûre moins tardif chez les pares les plus jeunes.

2.1.6.2. Femelles zoophiles -

Grâce à des captures simultanées sur homme et sur âne (cf. Ch. III, 6.2.2.) nous avons pu observer en zone subsaharienne que les femelles zoophiles subissent, comme les femelles anthropophiles, des fluctuations journalières en fonction des variations de température. Cette constatation ressort également des observations de DISNEY (1972) sur les femelles ornithophiles de la forêt camerounaise. Le rythme horaire de piqûre des femelles zoophiles apparaît cependant remarquablement plus régulier que celui des femelles anthropophiles, tant chez les femelles pares que chez les nullipares (fig. 2).

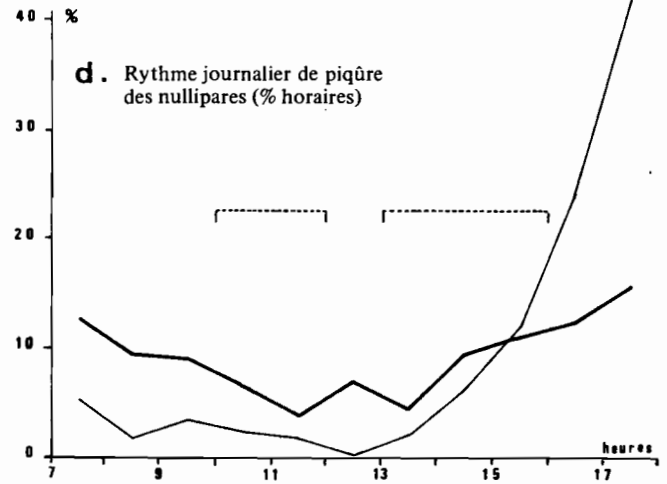
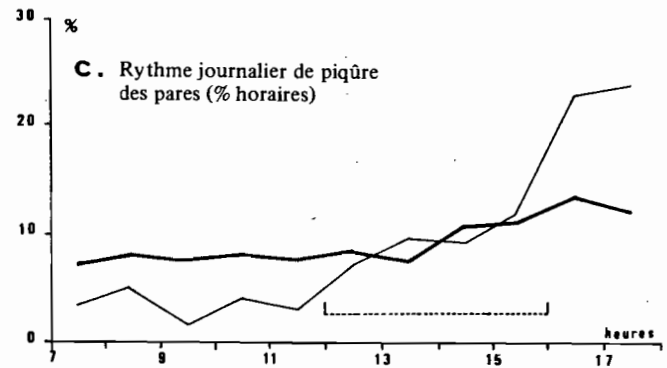
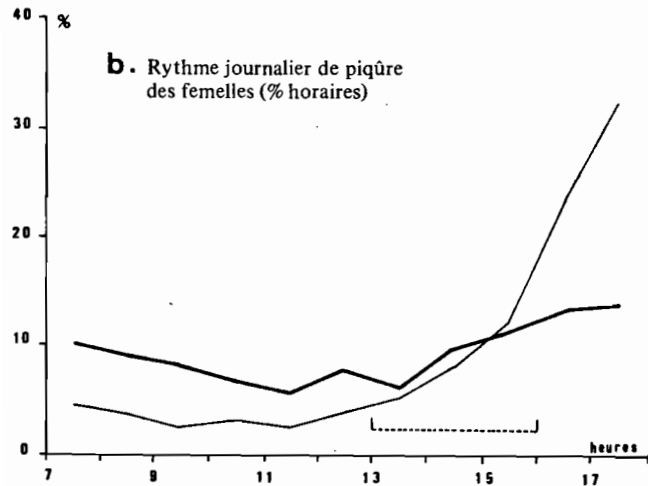
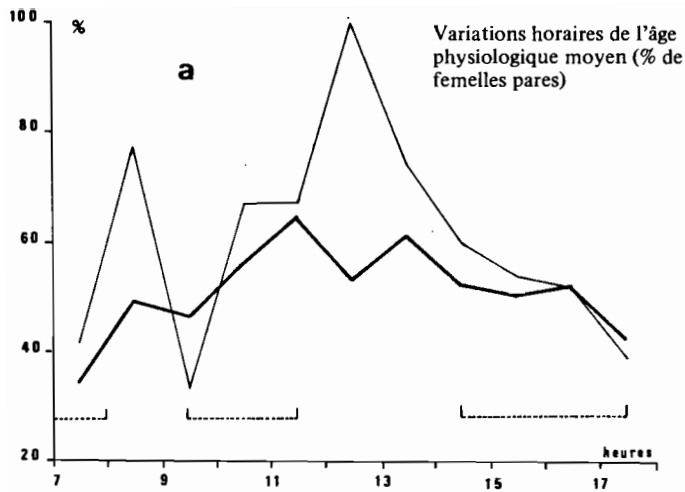
Bien que l'âge moyen des populations zoophiles et celui des populations anthropophiles ne soient pas significativement différents (cf. Ch. III, 6.2.2.), il apparaît toutefois que les femelles anthropophiles sont significativement plus âgées que les femelles zoophiles à la mi-journée, particularité déjà soulignée par DISNEY (loc. cit.) en zone forestière.

Si en zone de savane cette différence n'affecte pas l'âge moyen de l'ensemble des populations, du fait de la très faible proportion des femelles piquant aux heures chaudes de la mi-journée, il est par contre possible d'envisager que, dans les régions où la courbe journalière d'agressivité des femelles culmine à la mi-journée, cette différence soit à l'origine d'une nette disparité de l'âge moyen des deux populations.

2.1.7. INGESTION DU SANG -

Le sang libéré dans le micro-hématome est aspiré par le jeu de la puissante pompe cibariale et de la pompe pharyngienne moins développée (SNODGRASS, 1944). Le canal alimentaire est limité dorsalement par le labre-épipharynx et ventralement par les mandibules superposées (GRENIER, 1959).

A la suite de BLACKLOCK (1926a), tous les auteurs ont constaté l'absence systématique de sang dans le jabot des femelles gorgées. LEWIS (1953)



— Femelles capturées sur âne

— Femelles capturées sur homme

⋯ Périodes durant lesquelles les valeurs correspondantes des deux courbes ne sont pas significativement différentes

Fig. 2 -

a signalé pour la première fois la présence d'une membrane péritrophique de délamination dans l'estomac des femelles immédiatement après l'arrivée du sang.

Selon CROSSKEY (1958 et 1962) la quantité moyenne de sang ingéré par une femelle de *S. damnosum* est de 1,02 mm³, correspondant à un poids légèrement supérieur à celui d'une femelle à jeun (1,08 mg et 1,06 mg, respectivement).

Pour WANSON et LEBIED (1948), l'ingestion d'une quantité minimale de sang serait nécessaire, le développement des follicules ovariens ne se produisant pas au-dessous de ce seuil. D'après LEWIS (1958), un repas incomplet entraîne le développement d'une partie seulement des follicules.

Cependant LEWIS (1953) a montré que, du fait de l'"impassibilité" de la femelle durant son repas sanguin et du caractère indolore de sa piqûre, l'interruption du repas sanguin est exceptionnelle dans les conditions naturelles. Ce fait est corroboré par l'absence (LEWIS, 1953) ou la rareté (OVAZZA *et al.*, 1965a) des femelles gorgées montrant à la dissection deux membranes péritrophiques concentriques.

Nous avons personnellement pu constater qu'il est très rare que la femelle se détache spontanément de la peau avant que l'état de réplétion de l'estomac soit atteint (cf. 2.1.1.). En cas d'interruption provoquée, la femelle revient souvent à la charge pour repiquer et terminer son repas. Sur plusieurs milliers de dissections de femelles récoltées gorgées, la fréquence des membranes péritrophiques doubles n'a pas dépassé 0,15% en savane et 0,21% en forêt.

Bien qu'il soit difficile d'apprécier la quantité de sang ingéré, nous avons pu observer à la suite de CROSSKEY (1962) et de RAYBOULD (1967, chez *S. woodi*) que cette quantité n'est pas liée à la durée du repas sanguin; les rares femelles incomplètement gorgées sont souvent celles dont le repas s'est prolongé pendant une durée très supérieure à la moyenne. Nous n'avons pas noté non plus de relation entre la quantité de sang ingéré et l'âge physiologique des femelles.

Il est probable qu'il existe une augmentation de la quantité de sang ingéré en fonction de la taille des femelles, mais les variations notables étant essentiellement saisonnières et géographiques (LE BERRE, 1966; LEWIS et DUKE, 1966), les différences sont vraisemblablement toujours de faible amplitude dans un même foyer et à la même période. (*)

(*) Les différences de taille entre pares et nullipares sont dues essentiellement à l'abondance du corps gras abdominal chez ces dernières.

2.2. INGESTION DES MICROFILAIRES

2.2.1. MECANISME DE L'INGESTION -

GIBBINS (1938) a imaginé que les microfilaires d'*O. volvulus* libérées par les mouvements des mandibules et maxilles sont piégées par les épines terminales du labre et de l'épipharynx. Il est beaucoup plus logique de rapprocher le processus d'ingestion de celui qui a été observé *in situ* chez des telmophages voisins (ingestion des microfilaires de *Dipetalonema perstans* et de *D. streptocerca* par *Culicoides grahami* : GORDON et DUKE, 1955) : la dilacération des tissus due aux mouvements des pièces buccales vulnérantes libère les microfilaires dans l'hématome créé par la rupture des vaisseaux sanguins superficiels, et ces microfilaires sont aspirées en même temps que le sang.

L'hypothèse d'une attraction des microfilaires par la salive de l'insecte, qui aboutirait à leur concentration dans le micro-hématome et le repas sanguin, a été émise par certains auteurs, par analogie avec la concentration de certaines microfilaires sanguines plus élevée dans le repas sanguin du vecteur que dans le sang circulant périphérique de l'hôte.

Dans les foyers d'onchocercose du Nouveau Monde, une augmentation de la densité des microfilaires d'*O. volvulus* a d'ailleurs été constatée sur des biopsies dermiques pratiquées immédiatement avant et aussitôt après le repas sanguin des simules locales, sur le site même de la piqûre de ces vecteurs (STRONG et al., 1934 ; DALMAT, 1955).

2.2.2. QUANTITES DE MICROFILAIRES INGEREES -

2.2.2.1. Rappels bibliographiques -

Les références aux quantités de microfilaires d'*O. volvulus* ingérées par repas sanguin par les femelles de *S. damnosum* font état de maxima très élevés : plus de 1.000 (STRONG et al., 1934), plus de 600 (Le BERRE, 1966), plus de 4.000 (CARNS, 1973b). Parmi les valeurs moyennes relevées dans la littérature, citons celles de LEWIS (1966 : 26,5 et 25,7 ; également avec des onchocerquiens forestiers). Dans leurs séries de travaux consacrés à l'ingestion des microfilaires d'*O. volvulus* par les femelles de

Tableau 12 - Ingestion des microfilaries d'*O. volvulus* par les femelles de *S. dānosum* chez différents onchocerquiens
(1) : moyennes calculées par les méthodes de WILLIAMS (1969) : Log (n + 1).

N°	sexe et âge	ONCHOCERQUIENS DONNEURS		origine des femelles vectrices	date de l'expérimentation	Nombre de femelles gorgées	% femelles infectées	Quantités de microfilaries ingérées				
		Origine	Manifestations cliniques d'origine onchocerquienne					valeurs extrêmes	moyenne arithm.	moyenne géom. (1)	mf 50	
			oculaires									autres
1	H-23	SAMANDENI S.s.	inexistantes	kystes +, aucune lésion dermique	SAMANDENI S.s.	VII -67	229	86,5	0-280	24,5	10,5	10
2a	H-40	LERABA S.s.	Lésions chorio-rétin. très avancées	kystes +++, atrophie dermique	LERABA S.g.	VIII-67	24	100	10-610	135,0	72,2	/
2b	H-41	- " -	- " -	- " -	- " -	VI -68	501	95,4	0-622	115,9	54,3	62
2c	H-41	- " -	- " -	- " -	- " -	XI -68	106	96,2	0-811	125,6	67,5	66
2d	H-41	- " -	- " -	- " -	- " -	I -69	15	/	0-550	115,3	21,9	/
2e	H-42	- " -	- " -	- " -	- " -	VII -69	33	84,7	0-530	92,3	26,6	/
2f	H-42	- " -	- " -	- " -	- " -	VIII-69	77	80,5	0-420	36,1	8,2	7
2g	H-42	- " -	- " -	- " -	- " -	IX -69	29	86,2	0-120	24,9	10,3	/
2h	H-42	- " -	- " -	- " -	- " -	X -69	25	100	1-64	19,9	10,1	/
2i	H-43	- " -	- " -	- " -	- " -	X -70	34	91,2	0-160	19,6	9,1	/
2j	H-44	- " -	- " -	- " -	- " -	VI -71	36	50,0	0-24	5,7	2,8	/
3a	H-50	SAMANDENI S.s.	cécité onchocerquienne	kystes +++, pachydermie avancée	SAMANDENI S.s.	V -68	51	100	4-840	178,7	77,4	60
3b	H-53	- " -	- " -	- " -	- " -	III -71	168	98,9	0-2560	343,6	162,0	160
4	H-39	LERABA S.g.	- " -	- " -	LERABA S.g.	VI -68	133	98,0	0-320	39,7	18,8	14

Tableau 12 - suite — (S.s. = savane soudanienne ; S.g. = savane guinéenne).

ONCHOCERQUIENS DONNEURS					Origine des femelles vectrices	Date de l'expéri- mentation	Nombre de femelles gorgées	% femelles infectées	Quantités de microfilaries ingérées			
N°	sexe et âge	Origine	Manifestations cliniques d'origine onchocerquienne						valeurs extrê- mes	moyenne arithm.	moyenne géom. (1)	mf
			oculaires	autres								
5	H-29	SAMANDENI S. s.	inexistantes	Kystes +, aucune lésion dermique	SAMANDENI S. s.	X - 68	57	85,9	0-90	19,3	10,1	11
6	H-17	- " -	- " -	- " -	- " -	III-71	187	88,8	0-229	23,2	10,6	11
7a	H-32	- " -	- " -	kystes +, Pachy- dermie légère	- " -	VI -71	59	100	0-382	90,0	60,2	42
7b	H-32	- " -	- " -	- " -	WA forêt	VII -71	154	98,7	0-548	64,5	34,0	26
7c	H-32	- " -	- " -	- " -	GUENA S.g.	VIII-71	58	96,5	0-548	54,5	27,9	25
8a	H-26	- " -	Lésions très avancées cécité unilatérale	Kystes ++, Pachy- dermie avancée	SAMANDENI S. s.	VI -71	49	100	13-1690	372,8	255,9	190
8b	H-26	- " -	- " -	- " -	WA forêt	VII -71	152	97,4	0-804	85,7	44,0	36
9	H-35	INGA forêt	inexistantes	kystes +, aucune lésion dermique	INGA forêt	XII -68	20	(85,0)	0-71	15,7	7,6	/
10	H-21	- " -	- " -	- " -	- " -	III -69	195	82,0	0-150	20,3	7,2	6,2
11	H-17	- " -	- " -	- " -	- " -	III -69	17	(88,2)	0-32	5,0	3,6	/
12	H-25	- " -	- " -	- " -	- " -	III -69	17	(58,8)	0-6	1,9	2,2	/
13	H-50	WA forêt	Inapparentes	kystes +, pachy- dermie légère	WA forêt	II -71	142	100	0-344	64,7	38,6	28
14a	H-47	- " -	- " -	- " -	- " -	II -71	267	93,2	0-495	48,3	18,8	14
14b	H-47	- " -	- " -	- " -	NABERE S. s.	VIII-71	420	91,7	0-983	66,4	21,0	20

S. damnosum, DUKE (1962 a & b, 1966, 1967a), DUKE et LEWIS (1964) et DUKE *et al.* (1966) citent des moyennes géométriques variant de 0,94 à 28,40 selon le donneur.

Selon ces auteurs, en forêt la fréquence de distribution des femelles gorgées en fonction de la quantité de microfilaraires ingérées est log-normale. Cette relation n'a pas été retrouvée en savane par BAIN (1971) et PHILIPPON et BAIN (1972). Selon BAIN (*loc. cit.*), les distributions de fréquence traduisent la présence simultanée de deux groupes de repas sanguins ; le premier (le plus réduit) montre une distribution poissonnienne et correspond à une population microfilarienne de faible densité et de répartition homogène ; le second, beaucoup plus important, présente une distribution non poissonnienne et représente une population microfilarienne plus dense et répartie de façon anarchique.

Pour PICHON *et al.* (1975), la distribution des microfilaraires ingérées par leurs vecteurs n'est ni log-normale ni poissonnienne, mais suivrait une loi géométrique, cas particulier simplifié de la loi binomiale négative. Toutefois, parmi les couples vecteur - filaire étudiés par ces auteurs, *S. damnosum* / *O. volvulus* est celui qui s'écarte le plus de cette loi.

2.2.2.2. Observations personnelles -

Nous exposons au tableau 12 les quantités moyennes de microfilaraires ingérées par les femelles à partir d'onchocerquiens de diverses origines, dans différentes conditions. En plus des moyennes arithmétiques, nous donnons les moyennes géométriques, en raison du très large spectre de distribution des quantités de microfilaraires ingérées et aux fins de comparaisons avec les résultats d'autres auteurs. Nous proposons un troisième mode de caractérisation du donneur, par l'expression " Mf 50 ", qui désigne la quantité moyenne de microfilaraires ingérées par 50% des femelles gorgées.

La proportion de femelles qui ingèrent des microfilaraires est toujours très élevée (de 80 à 100% dans la plupart des cas) ; elle ne s'abaisse notablement que pour les quantités moyennes de microfilaraires ingérées inférieures à 10, quelles que soient l'origine du donneur et celle de la population vectrice.

Les histogrammes de distribution des prises individuelles de microfilaraires sont tous du type de ceux décrits par LAURENCE (1966), BAIN (1971) et PHILIPPON et BAIN (1972) : ils culminent tous au niveau des faibles quantités de microfilaraires ingérées et s'étalent d'autant plus vers la droite que la moyenne est plus élevée. Nous n'avons pas pu rattacher leurs variations à celles d'autres facteurs (origine du donneur et de la population

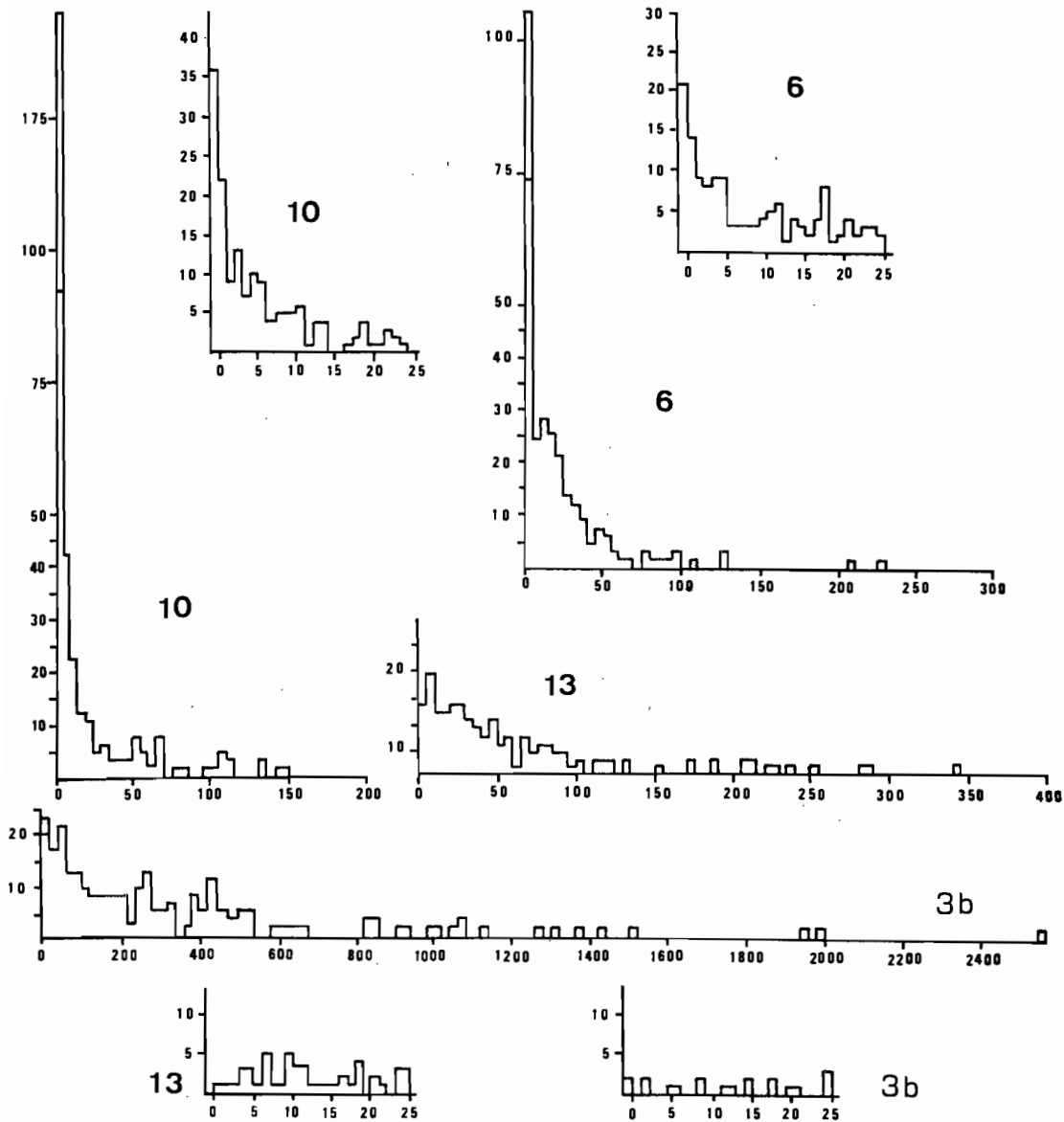


Fig. 3 - Distribution de fréquence des femelles en fonction de la quantité de microfilaries ingérées
 Abscisses : nombres de microfilaries classées par tranches de 5 pour les diagrammes d'ensemble et par tranches d'une unité pour les diagrammes de détail
 Ordonnées : effectifs des femelles gorgées

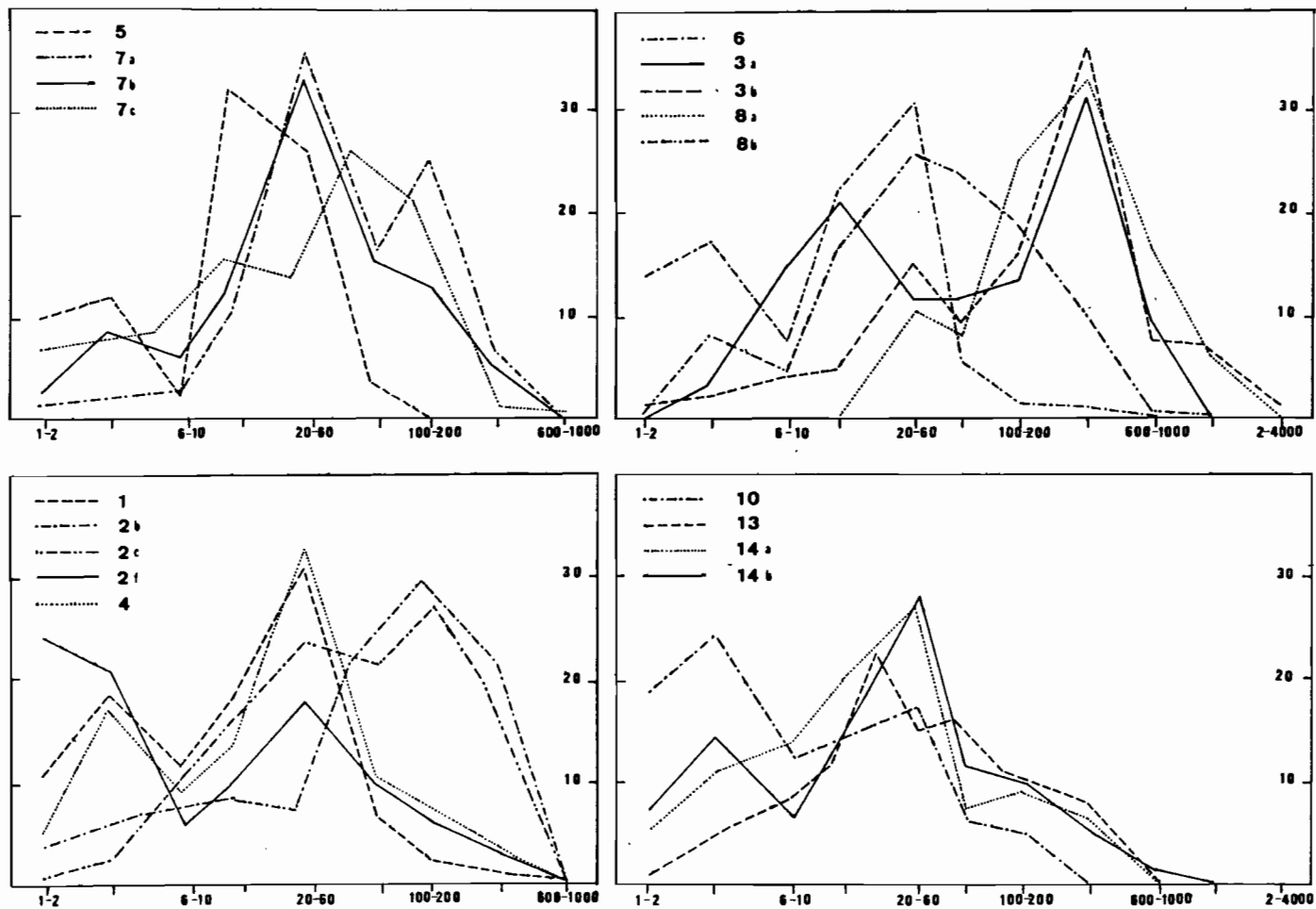


Fig. 4 - Distribution des femelles gorgées en fonction des quantités de microfilaries prélevées par femelle et par repas chez divers onchocerciens (en abscisses, centres des classes, échelle logarithmique - en ordonnées, effectifs des femelles en %)

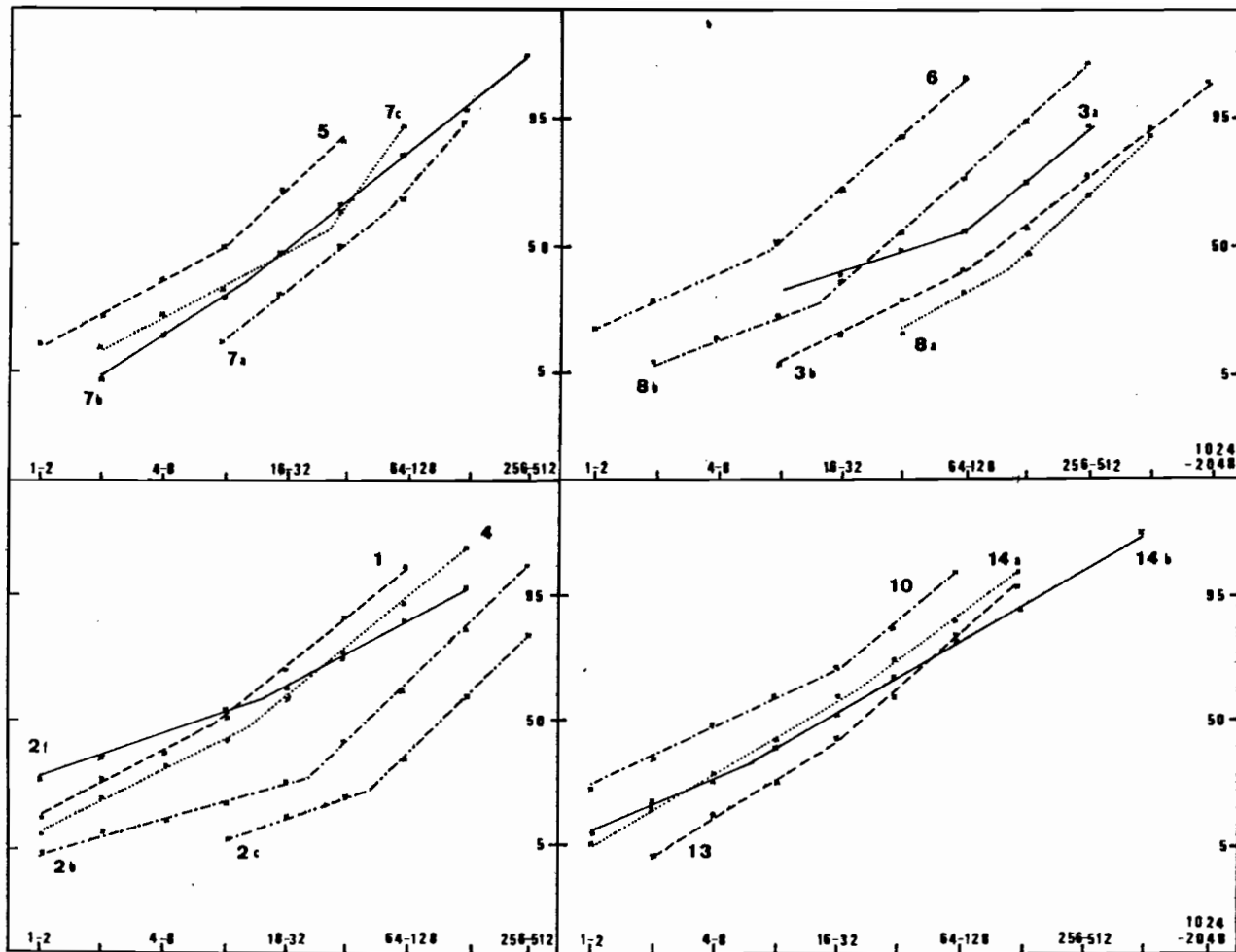


Fig. 5 - Distribution des femelles gorgées en fonction des quantités moyennes de microfilaries prélevées par femelle et par repas chez divers onchocerciens
 (en abscisses, centres des classes, échelle logarithmique - en ordonnées, % cumulés, échelle gaussienne)

vectrices par exemple). Nous donnons à titre indicatif (fig. 3) les histogrammes représentatifs des plus fortes et des plus faibles prises moyennes de microfilaires, en savane et en forêt.

La distribution des femelles gorgées ayant ingéré des microfilaires apparaît beaucoup plus normale par utilisation d'une échelle logarithmique ; mais les tracés des diagrammes de fréquence (fig. 4) comme ceux des droites de Henry (fig. 5) montrent tous alors nettement qu'il existe deux groupements de prises de microfilaires, tous deux à distribution log-normale. La distribution de l'ensemble des prises de microfilaires tend à se rapprocher de la normale soit lorsque l'un des deux groupes (généralement celui des prises les plus réduites : cas des fortes densités moyennes de microfilaires ingérées) tend à disparaître, soit lorsque les distributions respectives des deux groupes tendent à se superposer. Le groupe des faibles quantités de microfilaires ingérées est le plus souvent le moins abondant, mais il tend d'autant plus à égaler le groupe des fortes prises que la quantité moyenne de microfilaires ingérées est plus faible. (*)

Ce caractère bimodal de la distribution des prises de microfilaires est donc plus ou moins marqué ; il semble l'être peu chez les onchocerciens de forêt, mais il est néanmoins présent chez tous les sujets étudiés, quels que soient leur âge, leur degré individuel d'infestation et d'atteinte clinique, la quantité moyenne de microfilaires prélevées par les femelles et l'origine de ces femelles.

Nous verrons au cours du paragraphe suivant que ce caractère bimodal se retrouve de manière identique chez toutes les fractions de populations gorgées sur un même onchocercien et établies en fonction de la quantité de sang ingérée, de la durée du repas sanguin, de l'âge physiologique des femelles, de la localisation et de l'horaire de leurs piqûres.

Ce caractère bimodal pourrait être rapproché des déductions de BAIN (1971), qui admet la possibilité d'existence chez l'hôte de deux populations de microfilaires pouvant différer par leurs localisations, leurs dispersions, leurs densités, leur état physiologique, un vecteur pouvant lors de son repas sanguin puiser dans l'une ou l'autre de ces populations.

Il est également possible d'envisager une hétérogénéité des populations vectrices dont les différentes composantes différencieraient par leur capacité de prélèvement (à diverses profondeurs par exemple) et d'ingestion des microfilaires. De ce point de vue, l'existence du complexe *S. damnosum* constitue une explication insuffisante puisque le caractère bimodal se retrouve aussi bien dans les cas où les populations piqueuses sont constituées d'un

(*) Du fait de cet aspect bimodal de la distribution des prises de microfilaires, les calculs de valeurs moyennes et les comparaisons de ces moyennes entre elles n'ont en toute rigueur qu'une valeur indicatrice.

seul cytotype (cytotypé Yah : 7 b, 13 et 14 a) que lorsqu'elles en comportent deux de la même paire (cytotypes Nile et Sirba : 1, 3 a, 3 b, 5, 6, 7 a, 14 a) ou plusieurs de paires différentes (Nile / Sirba et Soubré : 7 a , 8 a , Nile / Sirba et Bille : 7 c). La capacité d'ingestion des microfilaraires d'*O. volvulus* des différents membres du complexe *S. damnosum* est d'ailleurs actuellement encore tout-à-fait inconnue.

3 - FACTEURS SUSCEPTIBLES D'INFLUER SUR LA QUANTITÉ DE MICROFILAIRES INGÉRÉES

3.1. FACTEURS LIÉS A L'HÔTE

3.1.1. FACTEURS INFLUANT SUR LES VARIATIONS D'UN SUJET A L'AUTRE -

3.1.1.1. Charge microfilarienne -

De nombreuses méthodes ont été testées pour apprécier la charge microfilarienne individuelle chez les onchocerquiens. Il semble actuellement que la technique du "snip quantitatif" est celle qui procure la meilleure approximation. Elle consiste à effectuer en un endroit bien déterminé du corps une biopsie cutanée exsanguine ; les microfilaraires sont ensuite comptés dans le prélèvement et leur quantité est ramenée à l'unité de poids (KERSHAW *et al.*, 1954 ; DUKE, 1962a ; DUKE *et al.*, 1967 ; DUKE et MOORE, 1968 ; WOODRUFF *et al.*, 1966a), de surface (LAGRAULET et BARD, 1969) ou de volume (PICQ, 1971 ; PICQ *et al.*, 1971 ; PICQ et JARDEL, 1974) de peau.

La meilleure méthode de prélèvement semble être celle de PICQ *et al.* (1971a) qui, par utilisation de la pince ophtalmologique décrite par TOUFIC (1969), obtiennent des échantillons calibrés de peau (3 mm de diamètre, 1 mg de poids) ; ces auteurs préconisent un séjour de 30 minutes du prélèvement dans l'eau distillée avant l'examen, cette durée correspondant à la sortie de 50% des microfilaraires hors de la parcelle de peau. La dilacération du fragment dermique permet la sortie d'un plus grand nombre de microfilaraires

(DUKE, 1962 c ; NELSON *et al.* (1966) ont démontré la corrélation suivante entre les différentes méthodes , chez des rats infectés expérimentalement avec *O. gutturosa* : l'examen au bout de 30 minutes d'un fragment de peau non dilacéré révèle 3,9 microfilaires par milligramme de peau ; cette quantité passe à 25,2 après dilacération, et elle atteint 37,9 si le liquide de macération du prélèvement dilacéré est filtré puis centrifugé après avoir reposé pendant une nuit.

La biopsie dermique telle qu'elle est habituellement pratiquée ne permet donc qu'une appréciation de la charge microfilarienne réelle, en particulier lorsqu'elle est appliquée à de nombreux individus dans les conditions de terrain , et les résultats sont fortement tributaires de la technique choisie. Il importe par conséquent que la méthode et le lieu de prélèvement, ainsi que la taille de l'échantillon et la technique d'examen soient parfaitement normalisés.

DUKE (1962 a) a montré qu'il existe en forêt une relation directe entre la densité microfilarienne dermique d'un sujet, établie par le snip, et la quantité moyenne de microfilaires ingérées par les simules gorgées sur ce sujet ; cette relation n'existe toutefois plus pour des densités supérieures à 150 microfilaires par milligramme de peau, les quantités correspondantes de microfilaires ingérées montrant alors une forte diminution relative.

Nous avons pu retrouver cette proportionnalité chez les onchoçerquiens soumis en même temps à la biopsie dermique et à la piqûre d'un nombre suffisant de femelles de *S. daimosum* (Tableau 13).

Tableau 13 - Exemple de relation entre les résultats de snips quantitatifs (méthode de PICQ *et al.*, 1971a) et les quantités moyennes de microfilaires ingérées par les femelles de *S. daimosum* (G : crête iliaque gauche ; D : crête iliaque droite ; O : omoplate ; M : mollet ; T : total ; S.s. : savane soudanienne ; MG_W : moyenne géométrique de WILLIAMS).

Onchocerquiens			Résultats des snips (microfilaires/mg peau)					Quantités moyennes de microfilaires ingérées par femelle (MG_W)
N°	Age	Origine	G	D	O	M	T	
6	17	S.s.	13	48	2	8	71	10,6
8b	26	S.s.	31	91	7	96	225	44,0
3b	53	S.s.	131	67	52	136	386	162,0
14b	47	Forêt	230	187	58	72	537	21,0

La charge microfilarienne du sujet peut influencer indirectement sur les quantités de microfilaraires prélevées par les femelles de *S. damnosum*, en conditionnant partiellement la distribution verticale des microfilaraires. KERSHAW *et al.* (1956) ont en effet observé que la distribution des microfilaraires dans le derme est d'autant plus profonde que cette charge est plus élevée, ce qui a pour effet de rendre ces microfilaraires moins accessibles aux femelles piqueuses de *S. damnosum*, indépendamment de tout épaissement de la peau (cf. 3.1.1.2.).

L'intensité de la charge microfilarienne influe également sur la répartition horizontale des microfilaraires (cf. 3.1.2.1.).

La charge microfilarienne d'un sujet est elle-même sous la dépendance de plusieurs facteurs :

- Age de l'infestation -

Il ressort des enquêtes effectuées par la méthode du snip quantitatif que, dans une communauté humaine homogène donnée (village ou même famille), la densité moyenne des microfilaraires dermiques croît avec l'âge moyen de l'échantillon de population considéré.

Dans des foyers d'hypo-endémicité de Tanzanie et du Ruwenzori, WOODRUFF *et al.* (1963 et 1966a) ont établi que la charge microfilarienne individuelle moyenne croît en fonction de l'âge des sujets jusqu'à 20 ans environ, puis se stabilise ou n'augmente plus que très légèrement au-delà de cet âge. De même en région forestière, où l'augmentation est très rapide de 0 à 15 ans, la charge moyenne maximale est atteinte entre 20 et 30 ans et il se produit ensuite un plateau ou un très léger déclin (DUKE et MOORE, 1967).

Selon PICQ *et al.*, (1972), en foyer méso-endémique de savane soudanienne, les charges microfilariennes individuelles moyennes des différentes tranches d'âges ne diffèrent pas significativement de 5 à 15 ans, mais elles augmentent notablement de 15 à 30 ans, et surtout au-delà de 30 ans. En région d'hyper-endémicité l'augmentation est régulière de 5 à 30 ans, puis au-delà de 40 ans.

L'augmentation de la charge microfilarienne moyenne en fonction de l'âge entraîne également une modification de la répartition horizontale des microfilaraires (cf. 3.1.2.1.).

- Sexe du sujet -

WOODRUFF *et al.*, (1966a) n'ont pas observé en Tanzanie de différence sensible entre les deux sexes quant à la densité des microfilaraires dermiques, quelle que soit la tranche d'âge considérée. Selon PICQ *et al.* (1972) en

zone de savane les hommes sont significativement plus lourdement infestés que les femmes en zone de méso-endémicité ; mais cette différence n'apparaît pas dans les foyers hyper-endémiques.

Les résultats obtenus par DUKE et MOORE (1968) en forêt camerounaise montrent, pour les tranches d'âge comprises entre 16 et 20 ans, une infestation individuelle moyenne nettement moins élevée chez les femmes que chez les hommes, alors que les valeurs sont du même ordre de grandeur chez les deux sexes dans les autres tranches d'âge. Bien que les effectifs soient réduits, cette particularité n'est pas sans rappeler les observations de BRUNHES (1975) dans le foyer de filariose de Bancroft des Comores, où les femmes des villages hypo-endémiques sont apparemment beaucoup moins infectées que les hommes dans les tranches d'âge comprises entre 15 et 40 ans.

ANDERSON *et al.* (1974b) ont montré au Cameroun que, dans les foyers d'hyper-endémicité, les densités maximales de microfilaires dermiques sont atteintes chez les hommes dès l'âge de 15 - 19 ans, alors que les femmes montrent une augmentation continue de ces densités en fonction de leur âge, et ce aussi bien en savane qu'en forêt.

Bien que les informations relatives aux relations entre sexe et charge microfilarienne individuelle soient réduites, il ne semble pas exister de cas où les femmes soient plus infectées que les hommes, dans l'ensemble de la population comme au sein des différentes tranches d'âge.

- Activités du sujet -

En fait, les différences constatées au niveau de la charge microfilarienne individuelle sont en rapport direct avec les activités des sujets. Nous reviendrons sur ce point à propos de l'homme en tant que récepteur de parasite, mais il est de constatation courante que, dans un même foyer, les sujets ou groupes de sujets les plus lourdement infestés par les microfilaires sont ceux qui, par leurs activités professionnelles ou leur installation, sont les plus exposés au contact avec le vecteur (PICQ, 1971 ; MAERTENS *et al.*, 1971 ; DUKE, 1975) . Citons par exemple en savane les villageois établis à proximité des rivières, les pêcheurs, les chasseurs qui fréquentent les galeries forestières, les cultivateurs dont les champs sont riverains des cours d'eau (BALAY *et al.*, 1968).

En ce qui concerne les relations entre l'âge et les activités, l'enfant est généralement de plus en plus exposé à l'infestation au fur et à mesure qu'il grandit et qu'augmentent ses activités de plein air et son rayon d'action.

Certaines activités sont également liées au sexe, et en Afrique

occidentale il est possible de distinguer grossièrement deux grandes tendances, en fonction des régions et des coutumes ethniques :

- exposition équivalente des deux sexes au contact avec le vecteur. C'est le cas quand hommes et femmes se livrent les uns comme les autres aux travaux des champs, en permanence ou saisonnièrement, ou lorsque les villages sont implantés à l'intérieur du rayon d'action des femelles de *S. damnosum* ; à cette situation correspond une infestation microfilarienne individuelle moyenne identique chez les hommes et chez les femmes ;
- moindre exposition des femmes au contact avec le vecteur, soit que les femmes participent peu, pas ou seulement saisonnièrement aux travaux agricoles ; de telles conditions sont en rapport avec une infestation microfilarienne individuelle moyenne plus élevée chez les hommes que chez les femmes.

Nous n'avons pas l'expérience de cas où les activités de plein air entraînent une exposition plus grande des femmes au contact avec le vecteur.

- Autres facteurs -

Bien qu'il soit pratiquement impossible de trouver deux individus rigoureusement comparables du point de vue de l'intensité et de la durée du contact avec le vecteur, l'amplitude des variations de la charge microfilarienne de sujet à sujet suggère que celle-ci peut être au moins partiellement influencée par des facteurs individuels.

3.1.1.2. *Pathologie onchocerquienne* -

Parmi les manifestations cliniques de l'onchocercose, l'épaississement de la peau (pachydermie, lichénification, kératinisation) est celle qui a le plus de répercussions sur l'infestation dermique apparente du sujet.

Cette pachydermie d'origine onchocerquienne a été étudiée par JAMISON *et al.* (1955) et JAMISON et KERSHAW (1956 a et b). Elle est significativement plus fréquente en forêt qu'en savane (ANDERSON *et al.*, 1974 a et b).

Dans les foyers et chez le sujet où elle se manifeste, la pachydermie croît en intensité et s'étend progressivement avec l'âge de l'infestation : restreinte aux membres inférieurs et à la partie basse du tronc dans les couches jeunes de la population, elle gagne progressivement le reste du tronc, les flancs, les épaules, les bras pour envahir en phase finale tout le corps à l'exception du sternum, du cou et de la face chez les sujets les plus âgés et les plus atteints (KERSHAW, 1958). La charge microfilarienne apparente augmente en même temps que s'accroît et s'étend

la pachydermie, mais diminue dans les cas d'envahissement très avancés (KERSHAW *et al.*, 1954a.b). La pachydermie est donc fonction à la fois de la charge microfilarienne et de l'âge de l'infestation.

KERSHAW *et al.* (1954a.b et 1956) et KERSHAW (1958) ont observé que la pachydermie entraîne une distribution plus profonde des microfilaires. Chez les sujets très atteints, les microfilaires peuvent être séparées de la surface de la peau par une couche de tissu fibreux de 2 à 3 mm ou plus, ce qui les rend inaccessibles pour les femelles de *S. daimosum*. Ainsi un sujet à la peau fortement épaissie constituerait, même très infesté, un réservoir microfilarien huit fois moins efficace qu'un sujet modérément infesté mais dont la peau n'est pas altérée.

Selon DUKE (1962a) et DUKE et MOORE (1968), une pachydermie importante serait à l'origine des moindres quantités de microfilaires ingérées par les simules chez des onchocerquiens fortement infectés (généralement les plus âgés). Bien que dans les cas extrêmes les microfilaires puissent disparaître complètement dans le snip comme dans le repas sanguin des simules gorgées, il ressort des résultats de ces auteurs que la régression est généralement beaucoup plus sensible dans le premier cas que dans le second.

Notons que, parmi les onchocerquiens que nous avons testés (cf. tableau 12), nous n'avons pas rencontré ces cas extrêmes d'épaississements cutanés ("burnt out cases" des auteurs anglo-saxons) et que les onchocerquiens les plus atteints par la pachydermie sont également ceux chez lesquels les simules ont prélevé les plus fortes quantités moyennes de microfilaires au cours de leur repas sanguin.

Rappelons en outre que l'épaississement de la peau entraîne un allongement de la durée moyenne du repas des femelles de *S. daimosum*.

3.1.1.3. Origine du sujet -

Bien qu'il n'existe pas à notre connaissance de résultats de comparaisons entre les densités moyennes de microfilaires dermiques de groupes comparables de patients issus de foyers onchocerquiens épidémiologiquement différents, il est généralement admis que les charges microfilariennes individuelles moyennes sont en forêt sensiblement plus basses qu'en savane (BUDDEN, 1963), et cela a été récemment prouvé au Cameroun par des études comparatives de foyers hyper-endémiques des deux zones (ANDERSON *et al.*, 1974 b).

Il nous est toutefois apparu, ainsi qu'à d'autres auteurs (PICQ *et al.*, 1971b et 1973b; PICQ et ROLLAND, 1973), qu'il n'est pas exceptionnel de rencontrer dans certains foyers forestiers des charges microfilariennes

individuelles remarquablement élevées ; les quantités moyennes de microfilaraires ingérées dépassent alors souvent (cf. tableau 12, onchocerquien 13) les valeurs habituellement considérées comme correspondant à de fortes infestations (DUKE, 1962, moyenne géométrique de 20 microfilaraires par repas sanguin).

3.1.2. FACTEURS INFLUANT SUR LES VARIATIONS CHEZ UN MEME SUJET -

3.1.2.1. Distribution des microfilaraires dans le derme -

La plupart des espèces de microfilaraires dermiques ont une distribution préférentielle chez leur hôte (EICHLER et NELSON, 1968 ; NELSON, 1970).

Dans le cas de l'onchocercose humaine africaine, les densités de microfilaraires d'*O. volvulus* sont plus grandes dans les régions basses du corps (*) : fesses, mollets, chevilles, selon KERSHAW *et al.* 1954 a et b) ; d'après WOODRUFF *et al.* (1963), au Ruwenzori les régions du corps les plus riches en microfilaraires sont, par ordre de densités croissantes : les épaules, les cuisses, la région lombaire, les chevilles ; mais en Tanzanie, les mêmes auteurs (1966) ont observé les densités maximales au niveau des fesses. Au Cameroun, ANDERSON *et al.* (1974 b) ont montré que si la prévalence et les densités microfilarariennes au niveau de la ceinture pelvienne sont comparables en savane et en forêt, elles sont par contre significativement plus élevées en savane au niveau de l'épaule (tout en restant très inférieures à celles de la ceinture pelvienne). En Afrique occidentale, les régions anatomiques choisies pour les biopsies dermiques, en raison de leur plus grande richesse en microfilaraires, sont les suivantes : la ceinture pelvienne (BASSET et LACAN, 1967 ; PICQ *et al.*, 1971a), le trochanter et les crêtes iliaques (BUDDEN, 1965 ; RIVES et SERIE, 1967a et b), les fesses (DUKE *et al.*, 1967 et 1972).

Selon BLACKLOCK (1926a) et RICHEL (1963), les microfilaraires sont plus nombreuses au voisinage immédiat des kystes onchocerquiens. Rappelons qu'en Afrique occidentale les localisations les plus fréquentes de ces onchocercoses sont, par ordre de fréquence décroissante : les régions trochantériennes et iliaques, le grill costal, la paroi abdominale, les membres inférieures (BASSET et LACAN, *loc. cit.*). Remarquons toutefois que cette relation apparente est susceptible d'être perturbée par l'existence

(*) Rappelons que la distribution des microfilaraires d'*O. volvulus* est bien différente dans le Nouveau Monde, où les densités maximales se rencontrent au niveau de la partie supérieure du tronc et des épaules, les membres inférieurs étant les parties les moins infectées (MAZZOTTI, 1951 ; WOODRUFF *et al.*, 1966a ; ROMEO DE LEON et DUKE, 1966).

de kystes profonds et indécélables à l'examen direct (NNOCHIRI, 1964 ; DUKE, 1970 ainsi que par la présence de filaires femelles non enkystées (VAN DEN BERGHE, 1936 et 1941 ; BECKER, 1950 ; OOMEN, 1967).

ANDERSON *et al.*, (1974 b) ont d'ailleurs montré que les nodules sont plus fréquents en forêt qu'en savane, en particulier dans les régions hautes du corps.

L'intensité de la charge microfilarienne influe sur la répartition des microfilaries : limitée à la proximité des nodules onchocerciens dans les cas d'infestations précoces ou très légères, leur distribution devient indépendante de celle des kystes dans les cas d'infestations moyennes ou fortes ; les microfilaries sont d'abord présentes au niveau des jambes, fesses et hanches puis, au fur et à mesure que la charge microfilarienne augmente, leur densité s'accroît dans ces régions et l'envahissement gagne les épaules, les conjonctives, la face et la chambre antérieure de l'oeil (KERSHAW, 1958).

A l'intérieur d'une même région anatomique, les densités microfilariennes observées sont très voisines lorsque les biopsies dermiques sont pratiquement adjacentes (KERSHAW *et al.*, 1954a.b), mais la variabilité augmente beaucoup si les biopsies sont quelque peu distantes les unes des autres (DUKE, 1962c).

La distribution des microfilaries en profondeur est également susceptible de faire varier la quantité de microfilaries ingérées. Nous savons en effet que cette distribution est influencée par l'importance de la charge microfilarienne du sujet et par l'état d'altération de sa peau. Nous avons vu également que les microfilaries ne sont pas réparties de façon homogène sur toute la surface de la peau et que la pachydermie n'affecte pas toutes les régions anatomiques avec la même intensité, même au niveau des seuls membres inférieurs, parties du corps principalement affectées par les piqûres des femelles de *S. daimosum*.

Une inégalité dans la distribution en profondeur des microfilaries dermiques est donc probable et c'est là un des facteurs susceptibles d'expliquer le caractère bimodal de la distribution des femelles gorgées en fonction des quantités de microfilaries ingérées.

3.1.2.2. Périodicité des microfilaries -

La périodicité des microfilaries est un phénomène bien connu chez certaines espèces de microfilaries sanguines (*Wuchereria bancrofti* et *Loa loa* par exemple). Selon HAWKING (1966), cette périodicité est partiellement innée, mais elle est surtout conditionnée par le rythme d'activité de l'hôte; elle consiste en une alternance périodique entre une phase de distribution

uniforme des microfilaires (qui se rencontrent alors dans le sang périphérique) et une phase de concentration de ces microfilaires au niveau des poumons, au cours de laquelle elles disparaissent du sang périphérique.

Une périodicité de ce type est *a priori* difficilement envisageable pour les microfilaires d'*O. volvulus* qui, inféodées aux tissus dermiques, peuvent tout au plus se concentrer périodiquement à des profondeurs plus ou moins grandes de la peau ou au contraire se disperser de façon plus ou moins homogène dans toute l'épaisseur du derme. Toutefois, de tels mouvements périodiques ne sont pas à exclure car, pour reprendre les termes de NELSON (1966), " ... The microfilariae of *Onchocerca* are not static creatures hanging around permanently in the same area of skin ; they have their own built in directional mechanisms which determine their distribution in the skin ...".

De fait, une variation nycthémérale de l'abondance des microfilaires dermiques a été signalée par plusieurs auteurs. WEGESA (1966) et LARTIGUE (1967) ont obtenu une plus grande abondance de microfilaires dans les biopsies pratiquées le matin (de 8 à 10 heures) et en fin d'après-midi (vers 18 heures), les densités minimales correspondant à la mi-journée (de 10 à 14 heures). DUKE *et al.* (1967) ont observé en forêt camerounaise les variations suivantes : les densités sont minimales de 0 à 6 heures, augmentent lentement de 7 à 12 heures, fortement de 12 à 13 heures et décroissent de 13 à 19 heures ; en savane, selon les mêmes auteurs, le cycle est modifié comme suit : le premier accroissement est plus précoce (de 3 à 7 heures), de même que le second (de 11 à 17 heures), qui est plus marqué ; il n'existe ni en forêt ni en savane de "creux" à la mi-journée et DUKE *et al.* (*loc. cit.*) insistent sur le fait que des variations nycthémérales de la densité microfilarienne dermique sont des "ondulations" journalières plus qu'une manifestation de périodicité vraie.

3.2. FACTEURS LIÉS AU VECTEUR

3.2.1. QUANTITE DE SANG INGERE -

Le tableau 14 montre qu'il existe une corrélation significative entre le volume de sang ingéré et la quantité de microfilaires prélevées au cours du repas sanguin.

Tableau 14 - variation des quantités de microfilaries absorbées en fonction de la quantité de sang ingéré -

	femelles complètement gorgées	femelles incomplètement gorgées	femelles non gorgées	significativité
Nombre de femelles	172	68	45	
Quantités moyennes de microfilaries ingérées	37,24	10,14	6,33	s = 23,27 $\alpha > 1\%$
Pourcentage de femelles infectées	93,0	64,7	11,0	$\chi^2 = 125,85$ $\alpha > 1\%$

Les résultats concernant les femelles non gorgées et incomplètement gorgées ont été obtenus par interruption mécanique du repas sanguin. Etant donné que les repas incomplets sont très rares dans les conditions naturelles et que les repas complets diffèrent vraisemblablement fort peu entre eux en ce qui concerne le volume de sang ingéré, nous considérons que, dans un même foyer et à une même saison, le facteur volume du repas sanguin est négligeable.

Notons toutefois que certaines femelles sont capables d'ingérer des microfilaries sans prendre de sang. Dans les conditions naturelles ces femelles sont très peu nombreuses et sont généralement celles qui ont maintenu leurs pièces buccales enfoncées dans la peau pendant une durée anormalement prolongée. On peut toutefois imaginer que, si le véritable repas sanguin est quelque peu différé par rapport à ce premier essai de piqûre, les microfilaries ingérées au cours de cet essai puissent se développer précocement par rapport à celles qui sont ingérées au cours du véritable repas.

3.2.2. DUREE DU REPAS SANGUIN -

Les résultats du tableau 15 montrent qu'il existe, chez un même onchocercarien une corrélation significative entre la durée du repas sanguin et la quantité moyenne de microfilaries ingérées ($0,05 < \alpha < 0,02$ avec l'onchocercarien 2 b et $0,01 < \alpha < 0,001$ avec l'onchocercarien 3 a).

Bien que l'allongement de la durée du repas sanguin soit essentiellement lié à l'épaisseur de la peau et à la profondeur des microfilaries (cf. 2. 1.3., 3. 1.1.1., 3. 1.1.2. et 3. 1.2.1.), cette corrélation peut s'expliquer par le fait que les mouvements des pièces buccales jouent, lors de la piqûre, un rôle analogue à celui de la dilacération lors de l'examen

de la biopsie dermique (cf. 3.1.1.1.).

Tableau 15 - Relation entre la durée du repas sanguin et la quantité moyenne de microfilaries ingérées.

N : nombre de femelles gorgées ;

\bar{X} : moyenne arithmétique des quantités de microfilaries ingérées par repas ;

t : coefficient de corrélation de Fisher et Yates.

Durée du repas sanguin en minutes	1 - 3		3 - 4		4 - 5		5 - 6		6 - 9		9 - 13		t
	N	\bar{X}	N	\bar{X}	N	\bar{X}	N	\bar{X}	N	\bar{X}	N	\bar{X}	
Onchocerquien 3a	12	45,5	14	88,3	8	168,3	15	192,9	8	271,4	/	/	2,976
Onchocerquien 2b	54	110,5	108	93,2	58	105,1	30	114,9	29	128,3	11	156,9	1,982

L'allure bimodale des droites de Henry constatée chez toutes les populations de femelles gorgées sur onchocerquien se retrouve, de manière identique, sur les droites de Henry tracées à partir des différentes classes présentant des effectifs suffisants de femelles gorgées rangées en fonction de la durée de leur repas sanguin.

3.2.2. AGE PHYSIOLOGIQUE DES FEMELLES -

Les relations entre l'âge physiologique des femelles et la quantité moyenne de microfilaries ingérées sont exposées au tableau 16.

Il apparaît qu'il n'existe, de ce point de vue et avec un même patient, aucune différence significative entre les pères et les nullipares. De plus, chez les pères comme chez les nullipares la distribution des femelles gorgées en fonction de la quantité de microfilaries ingérées est comparable à celle de l'ensemble de la population simulidienne, l'âge physiologique ne semble donc pas être un facteur susceptible d'expliquer la bimodalité de cette distribution.

En ce qui concerne la proportion des femelles gorgées qui ingèrent des microfilaries, nous n'avons observé qu'un seul cas de différence significative entre pères et nullipares (cas 14 b : ingestion de microfilaries forestières par des simules de savane soudanienne). Tous les autres cas infirment les résultats de LAMONTELLERIE (1965), qui indiquent une positivité plus grande des femelles pères.

Tableau 16 - Comparaison des quantités de microfilaries ingérées
par les pares et par les nullipares -

Oncho- cerquiens	Effectifs		\bar{X} microfilaries ingérées/repas			% femelles infectées		
	Pares	Nulli- pares	Pares	Nulli- pares	/ε/ ou /t/ (1)	Pares	Nulli- pares	χ^2
1	139	90	23,35	26,22	0,603	89,9	81,1	3,596
2b	197	286	124,21	110,14	1,361	94,4	95,8	0,301
2c	83	23	137,20	88,30	1,582	96,4	96,2	0,165
3a	24	25	166,66	174,20	0,137	100	100	0
3b	61	107	422,80	297,50	1,745	98,3	99,1	0,210
4	39	47	38,60	43,60	0,642	97,4	95,7	0,221
5	34	23	18,40	21,10	0,520	88,2	82,6	0,387
6	83	104	24,76	21,92	0,626	89,2	88,4	0,002
7a	34	25	91,18	88,40	0,136	100	100	0
7b	48	106	75,00	60,00	1,027	100	98,1	0,880
7c	45	13	57,78	43,85	0,846	97,8	92,3	0,250
8a	34	15	341,18	444,67	0,309	100	100	0
8b	35	117	99,14	90,18	0,336	100	96,6	1,370
10	36	92	24,20	16,60	1,286	83,3	77,2	0,593
13	40	102	60,50	66,50	0,511	100	100	0
14a	36	231	46,70	48,60	0,167	94,4	93,1	0,076
14b	258	162	72,30	57,10	1,428	94,2	87,6	5,560

(1) : /ε/ lorsque les effectifs des pares et des nullipares sont tous deux supérieurs ou égaux à 30

/t/ lorsque l'un de ces effectifs est inférieur à 30

différences significatives lorsque /ε/ ou /t/ ≥ 2

différences significatives lorsque $\chi^2 \geq 4$

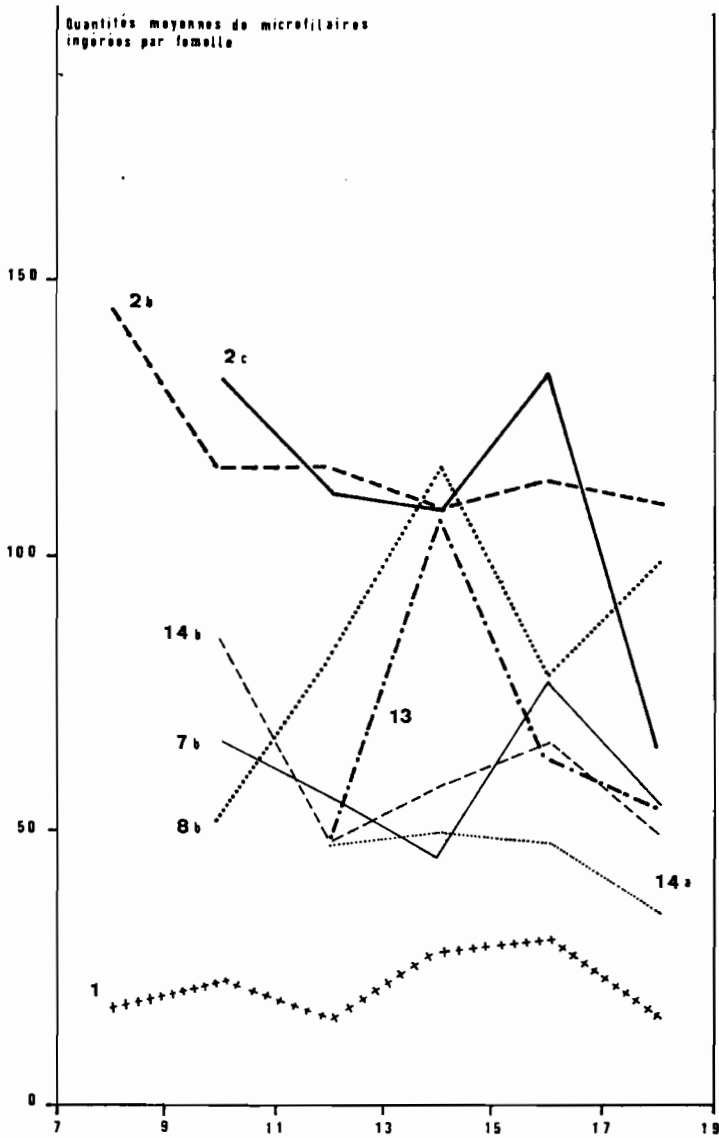


fig. 6 VARIATIONS HORAIRES DES QUANTITES DE MICROFILAIRES
PRELEVEES PAR LES FEMELLES CHEZ DIVERS DIPTEROCERQUES

3.2.4. LOCALISATION DES PIQÛRES -

Compte-tenu des variations observées dans la répartition des microfilaires en fonction des régions du corps et de la correspondance entre l'infestation de l'hôte et la quantité de microfilaires ingérées, il est logique d'admettre que cette dernière est influencée par la localisation des piqûres.

Nous n'avons cependant pas noté de différences significatives entre les différentes régions du corps, mais cela peut n'être dû qu'à la rareté des piqûres enregistrées ailleurs que sur les membres inférieurs (cf. 2.1.4.).

Toutefois, même à ce seul niveau, DUKE (1967a) a signalé, chez un même onchocerquien, une augmentation de la quantité moyenne de microfilaires ingérées en fonction du déplacement des piqûres du haut des jambes ($MG_W = 1,35$ au niveau des cuisses et des mollets) vers le pied ($MG_W = 11,42$ au niveau des chevilles).

3.2.5. HORAIRE DES PIQÛRES -

Malgré les fluctuations journalières de la densité dermique des microfilaires enregistrées par certains auteurs (cf. 3.1.2.2.), il nous a été impossible de mettre en évidence une variation du même type, caractéristique d'un foyer, d'une région ou d'une catégorie d'onchocerquiens, chez les quantités moyennes de microfilaires ingérées par les femelles de *S. damnosum* (cf. fig. 6). En fait, les différences entre tranches horaires ne sont significatives que dans trois cas sur 17 observés (cf. tableau 17). La significativité est d'ailleurs faible : elle est comprise entre 5% et 2,5% pour les cas 13 et 3 b et entre 2,5% et 1% pour le cas 8 a.

Dans ces trois cas les maxima journaliers correspondent au début de l'après-midi, particularité jamais enregistrée ailleurs et qui ne semble nullement correspondre à une tendance générale. Les différentes variations observées ne paraissent se superposer ni à celles des variations de femelles piqueuses ni à celles des facteurs météorologiques.

3.2.6. ORIGINE DES POPULATIONS VECTRICES -

DUKE (1967a) a remarqué que dans le cas d'un même onchocerquien soumis à la piqûre de populations de femelles de *S. damnosum* dans différentes zones bioclimatiques (à des intervalles de temps rapprochés), les quantités moyennes de microfilaires ingérées par les femelles sont toujours maximales en savane et minimales en forêt.

Nous avons également pu observer que dans le cas d'onchocerquiens transplantés hors de leur région d'origine les quantités moyennes de

Tableau 17 - Variations horaires de la quantité moyenne de microfilaires ingérées par les femelles de *S. damnosum*

Les effectifs des femelles gorgées sont indiqués entre parenthèses

$F = \frac{\text{variance entre tranches horaires}}{\text{variance interne des tranches horaires}}$. F 5% = limite supérieure de

F pour le risque 5% (d'après PEARSON et HARTLEY, in SCHWARTZ, 1963) -

Les moyennes diffèrent significativement entre elles lorsque $F > F_{5\%}$

	7h-9h	9h-11h	11h-13h	13h-15h	15h-17h	17h-19h	F	F 5%
1	17,76 (62)	23,31 (42)	15,79 (29)	28,42 (40)	30,57 (37)	16,36 (19)	0,62	2,21
2b	144,48 (23)	116,14 (22)	116,25 (8)	109,01 (149)	113,83 (229)	110,00 (70)	0,63	2,21
2c	/	132,37 (24)	111,85 (14)	108,13 (23)	143,43 (30)	64,89 (9)	0,75	2,45
4	/	/	32,68 (22)	35,88 (26)	47,03 (34)	/	0,67	3,15
5	25,57 (14)	10,80 (10)	21,31 (19)	13,08 (12)	/	/	1,27	2,76
7b	/	67,03 (35)	56,06 (47)	44,78 (14)	77,43 (42)	55,12 (16)	0,73	2,45
8b	/	52,67 (18)	80,67 (51)	114,89 (19)	77,60 (35)	99,27 (29)	1,07	2,37
10	23,81 (48)	13,20 (20)	/	/	18,45 (55)	16,86 (72)	0,76	2,60
13	/	/	47,87 (40)	107,89 (28)	62,96 (52)	53,09 (22)	3,19	2,60
14a	/	/	47,26 (54)	50,08 (99)	48,08 (85)	35,17 (23)	0,26	2,60
14b	/	25,50 (117)	47,62 (97)	57,88 (66)	66,70 (90)	49,14 (35)	1,45	2,37

	7 h - 11 h	11 h - 15 h	15 h - 19 h	F	F 5%
3a	181,50 (18)	150,00 (25)	147,25 (8)	0,27	3,23
3b	433,83 (36)	462,85 (27)	279,49 (105)	3,32	3,00
6	12,50 (42)	25,12 (56)	24,49 (89)	2,52	3,00
7a	104,94 (17)	81,34 (26)	86,37 (16)	0,48	3,15
7c	47,64 (31)	77,06 (18)	38,11 (9)	0,99	3,15
8a	244,00 (26)	523,77 (13)	505,00 (10)	4,58	3,23

microfilaires ingérées sont toujours significativement plus élevées en savane soudanaise, quelle que soit l'origine du patient (exemples des cas 7 a, 7 b et 7c, 8a et 8B, 14a et 14b du tableau 12).

Nous verrons au paragraphe suivant (3.3.1.) que le jeu des facteurs extrinsèques peut suffire à expliquer ces différences. Toutefois, du fait de l'existence de variations géographiques cytogénétiques chez *S. damnosum* en Afrique de l'Ouest (cf. chap. III, 1.), on peut attribuer à des populations vectrices distinctes les différences rapportées ci-dessus.

3.3. FACTEURS EXTRINSÈQUES

3.3.1. FACTEURS METEOROLOGIQUES -

En ce qui concerne les variations journalières de la densité des microfilaires dermiques, BRUMPT et CHABAUD (1949) ont mis en évidence un phototropisme des microfilaires d'*O. volvulus*, qui n'a toutefois été retrouvé ni au Mexique par GONZALES BARRANCO (1950) ni en forêt camerounaise par BULL et COCKETT (1972). DUKE *et al.* (1967) ont pu constater que les fluctuations journalières de la densité des microfilaires sont superposables à celles de la température et du déficit de saturation et BULL et COCKETT (*loc. cit.*) ont observé *in vitro* un thermotropisme positif de ces microfilaires.

DUKE (1967) rattache les différences constatées dans l'ingestion des microfilaires chez un même onchocercien, dans le temps et dans l'espace, aux variations saisonnières et géographiques de la température. Nous avons également pu constater, dans tous les cas de piqûre d'un même onchocercien par des populations simulidiennes de régions bioclimatiques différentes, que les températures journalières moyennes étaient nettement plus élevées dans les régions où nous avons rencontré les plus fortes quantités moyennes de microfilaires ingérées (savane soudanaise).

3.3.2. THERAPEUTIQUES ANTIHELMINTHIQUES -

Nous verrons ultérieurement que, en matière d'onchocercose, la plupart des chimiothérapies sont malheureusement difficilement applicables en campagne de masse. Cependant, au plan individuel, elles réduisent considérablement les quantités de microfilaires ingérées par les femelles de simules, en agissant directement (action microfilaricide) ou indirectement

(action macrofilaricide) sur la densité des microfilaires dermiques.

De nombreux travaux ont été consacrés aux effets, mode d'action et protocoles d'administration des thérapeutiques antihelminthiques appliquées à l'onchocercose (*). Par contre, les seuls travaux ayant comporté une étude numérique suivie des effets de divers médicaments sur les densités microfilarieuses dermiques et sur les quantités de microfilaires absorbées par le vecteur sont ceux de DUKE (1957, 1962c, 1968 d à i, 1970 a).

Les microfilaricides ont pour effet de détruire très rapidement les microfilaires sans entraîner aucune atteinte des vers adultes ; la réapparition des microfilaires dermiques suit donc très rapidement la fin du traitement : dans le cas de la diéthylcarbazine, 30 à 100% de la charge microfilarienne dermique initiale sont reconstitués au bout d'une année (DUKE, 1968i) ; les quantités moyennes de microfilaires ingérées par les femelles de *S. damnosum*, nulles pendant le traitement, augmentent très rapidement à la fin de celui-ci et rejoignent leurs valeurs initiales vers le 10^{ème} ou le 12^{ème} mois (DUKE, 1968 d).

Par contre les macrofilaricides (exemple du Mel W) tuent les vers adultes mais sont sans effet sur les microfilaires. Après traitement, la charge microfilarienne dermique diminue donc progressivement, par mort naturelle des microfilaires, pendant toute la durée de vie de celles-ci, estimée à deux ans et demi au maximum (DUKE, 1968d). La quantité moyenne de microfilaires ingérées par les femelles suit la même régression (DUKE, 1968g). Certains macrofilaricides, tels la suramine, ont de plus une action microfilaricide partielle ; la négativation des biopsies dermiques et des repas sanguins des simules est donc plus précoce et survient environ un an à un an et demi après la fin du traitement (DUKE, 1968g). DUKE (*loc. cit.*) signale que dans le cas de la suramine l'action létale du médicament sur les microfilaires est plus marquée au niveau des membres inférieurs, particularité très intéressante dans l'optique de la transmission du parasite, du fait de la localisation basse des piqûres du vecteur en Afrique occidentale.

Le meilleur protocole de traitement consiste naturellement à associer un macrofilaricide et un microfilaricide, ce qui détruit d'emblée et définitivement la totalité de la population filarienne.

En fait, dans les conditions naturelles, les patients traités sont immédiatement exposés à une nouvelle transmission et les variations des densités microfilarieuses dermiques comme celles de la quantité moyenne de microfilaires ingérées sont, chez ces sujets, la résultante d'une régression

(*) cf. revue bibliographique in DUKE et LARTIGUE, 1966.

due à la chimiothérapie et d'une augmentation due à la réinfestation, aucun médicament n'ayant montré d'action prophylactique (DUKE, 1968 a).

Les cas 2d à 2j du tableau 12 représentent ainsi la régression de la quantité moyenne de microfilaires ingérées par des femelles de *S. damnosum* à partir d'un onchocerquien soumis en mars-avril 1969 à un traitement à la suramine (6 injections intramusculaires hebdomadaires consécutives, la première à 0,20 g, les suivantes à 1 g) complété en août-septembre 1969 par traitement à la diéthylcarbamazine (prises hebdomadaires de 50 mg pendant 8 semaines consécutives); le patient s'est trouvé ré-exposé à une faible transmission onchocerquienne de saison des pluies (de juillet à septembre) dès 1969, puis en 1970 et 1971.

Les résultats du traitement confirment dans l'ensemble les observations de DUKE (1968d, f, g & i): la faible réduction des quantités de microfilaires ingérées (de 115,3 à 92,3) durant les quatre premiers mois qui ont suivi le traitement à la suramine est imputable à l'action microfilaricide partielle de ce médicament. La régression continue de ces quantités (de 92,3 à 19,9) de juillet à octobre 1969 est le fait de l'action microfilaricide de la diéthylcarbamazine. Il est à noter que cet abaissement considérable s'est maintenu et même amélioré pendant les deux années suivantes, malgré l'arrêt du traitement et malgré une réinfection probable du patient pendant les saisons des pluies de 1969 et 1970.

L'application de ce protocole de traitement fut donc un succès, au plan de l'abaissement des densités microfilarieuses dermiques du sujet, de l'amélioration de son état général et du pronostic de l'évolution de sa parasitose. Toutefois, au plan épidémiologique, il n'a pas permis la négativation totale de l'individu en tant que donneur de microfilaires.

3. 3. 3. NODULECTOMIE -

La dénodulisation a été pratiquée à grande échelle en Amérique Centrale (Guatemala) avec un certain succès. Cette technique a été beaucoup moins appliquée en Afrique où, du fait de la localisation différente des onchocercomes, les résultats ont été médiocres au plan épidémiologique (DUKE, 1971; NELSON, 1970); la nodulectomie est toutefois susceptible d'entraîner une diminution légère et temporaire de la densité des microfilaires dermiques.

3. 3. 4. CONTROLE DU VECTEUR -

L'interruption de la transmission du fait de la suppression du vecteur entraîne naturellement une diminution progressive de la charge microfilarienne dermique individuelle mais celle-ci, bien que non chiffrée avec

précision, est de longue durée, puisqu'elle s'étale sur toute la durée de vie des filaires adultes, estimée à une quinzaine d'années.

4 - INGESTION DES MICROFILAIRES PAR LES POPULATIONS SIMULIDIENNES - FACTEURS INFLUANT SUR LE CONTACT HOMME-VECTEUR

L'étude de l'ingestion des microfilaires et des facteurs qui l'influencent a été abordée précédemment au niveau de l'individu, tant pour le vecteur que pour le porteur.

Il importe, dans une perspective épidémiologique, de considérer quels sont les facteurs qui, à l'échelle des populations humaines et simuliennes, conditionnent et influencent la prise de populations microfilariennes d'*O. volvulus*.

Ces facteurs peuvent être rangés dans deux catégories : ceux qui influent sur le contact entre l'homme et le vecteur et ceux qui agissent sur l'infestation de l'homme par les microfilaires.

4.1. FACTEURS HUMAINS

4.1.1. IMPLANTATION DES POPULATIONS HUMAINES -

En Afrique tropicale en général, et en particulier dans tous les foyers étudiés ici, l'habitat dispersé est exceptionnel et le type d'habitat courant est le village, même s'il est fragmenté en plusieurs quartiers parfois relativement éloignés les uns des autres.

Dans une très large mesure, l'implantation des villages est déterminée par la présence de l'eau. A l'exception des régions très humides, où l'eau est présente partout, des zones refuges où la sécurité constitue aussi une priorité (exemples des villages "perchés" du pays Dogon au Mali et d'une partie des ethnies Bobo, Sembla et Wara de l'ouest de la Haute-Volta), ou des

rare ethnies s'alimentent en eau uniquement à partir de puits (régions subsahariennes), l'eau est fournie par les rivières.

Au niveau des villages, le contact entre l'homme et le vecteur, tous deux inféodés aux eaux de surface, est donc directement influencé par la proximité des cours d'eau ou des biefs colonisés par *S. damnosum*.

Hormis cette relation directe, il est d'autre part certain (ROLLAND, 1969 ; ROLLAND et BALAY, 1969) que, dans un même foyer, les villages les plus proches des gîtes préimaginaux de *S. damnosum* ("villages de première ligne") constituent une protection pour les villages situés plus en retrait ("villages de deuxième et de troisième lignes").

4.1.2. ACTIVITES HUMAINES -

La rivière (le "marigot") occupe une très grande place dans les activités routinières des villageois africains, et il est d'observation courante qu'elle est très fréquentée pour l'approvisionnement en eau de boisson, les lavages divers, toilette corporelle, etc... Ces activités entraînent pour tous les villageois un contact avec le vecteur d'autant plus fréquent et prolongé que le village et son point d'eau sont plus proches d'un bief colonisé par *S. damnosum*. Il est d'ailleurs fréquent que les points d'eau soient des seuils rocheux, lesquels donnent souvent naissance à des rapides fort propices au développement préimaginal du vecteur.

Dans ces villages les activités majeures sont agricoles et concernent à des degrés divers toutes les couches de la population rurale. Or les champs de culture sont le plus souvent établis près des cours d'eau (*), où se rencontrent les terres les plus humides et les plus fertiles, ce qui accroît les risques de contact des cultivateurs avec le vecteur. Nous avons étudié précédemment (cf. 3.1.1.1.) les relations des activités agricoles avec l'âge et le sexe. Dans la plupart des cas, tout spécialement en savane, les travaux agricoles sont saisonniers et coïncident avec la saison des pluies.

Certaines professions, comme celles de pêcheur et de passeur, exposent les individus à des contacts pratiquement permanents avec les populations simulidiennes.

Le rythme journalier des activités extérieures (plus ou moins ralenti à la mi-journée, selon les températures du lieu et de la saison) est à peu près superposable au cycle journalier d'agressivité des femelles de *S. damnosum*. Il s'agit là d'un important facteur qui fait que, contrairement à d'autres parasitoses (paludisme, filariose de Bancroft), les déplacements de l'homme interviennent pour une part considérable dans l'épidémiologie de l'onchocercose (BRENGUES, 1975).

(*) A l'exception des champs de village (dits "champs de case") dont la culture est généralement l'apanage des femmes.

4.1.3. MODIFICATIONS DU MILIEU PAR LES ACTIVITES HUMAINES -

Dans une région donnée, les lieux habituellement fréquentés par l'homme constituent autant de points privilégiés où sont concentrées les femelles piqueuses. Cette particularité est d'ailleurs largement utilisée lors de la sélection des points de capture sur appât humain.

Parmi les nombreuses causes de ce phénomène, sans doute les caractéristiques de l'homme en tant qu'appât jouent-elles un rôle important ; pour reprendre la formule de DUKE (1971) , l'homme est "un animal diurne, abondant, bien visible, à odeur forte et caractéristique, à peau fine et glabre, qui passe beaucoup de temps à proximité de l'eau et qui tend à chasser les autres espèces animales hors de son habitat".

Les activités humaines ont également des conséquences favorables pour le contact homme-vecteur :

- Naissance ou accroissement des populations simuliennes par création de gîtes préimaginaux nouveaux installés sur des accélérations artificielles de courant (radiers, ponts, déversoirs de barrages, canaux, vannes et déversoirs des rizières , barrages de pêcheurs).
- Facilitation des déplacements des femelles par constitution d'un couvert végétal favorable : exemples des plantations ou de la forêt secondaire installées après abattage de la forêt primaire.

Mais les activités de l'homme peuvent aussi soustraire ce dernier au contact du vecteur :

- Destruction des populations simuliennes préimaginales, soit volontairement (campagnes larvicides de lutte contre *S. damnosum*), soit à la faveur d'autres opérations : constitution de plans d'eau (lacs de retenue des grands barrages) qui interdisent la formation des gîtes préimaginaux par suppression du courant ; la pollution des rivières en aval des grandes agglomérations, ainsi que l'empoisonnement périodique des cours d'eau par des toxiques végétaux lors des opérations communautaires de pêche , ont également pour conséquence la destruction des populations préimaginales de *S. damnosum* . Si les effets larvicides sont durables dans le premier cas, ils sont par contre fugaces dans le second , et suivis d'une recrudescence simulidienne due à la destruction des prédateurs comme lors de toutes les opérations larvicides non sélectives et incontrôlées.
- Création de barrières infranchissables par les femelles : le déboisement complet, qui se traduit par la savanisation, et qui est commun à beaucoup de régions agricoles africaines , prive les femelles de *S. damnosum* du couvert végétal indispensable à leurs déplacements en saison sèche.

La constitution d'agglomérations, à l'intérieur desquelles *S. damnosum* ne pique pas, réalise une protection d'autant plus efficace contre les femelles agressives que le village est plus fermé et plus important.

Dans les régions d'extrême pullulation simuliidienne, l'habitat en retrait des vallées infestées, loin des cours d'eau, entraîne une protection partielle et saisonnière contre les piqûres du vecteur (cas d'Inga, au Zaïre).

4.1.4. PROTECTION CONTRE LES PIQÛRES DE *S. DAMNOSUM* -

Le port de vêtements couvrant les membres inférieurs assure une protection efficace contre les piqûres des femelles de *S. damnosum*. Cependant, la nécessité d'un tel habillement, peu commode et relativement onéreux pour les agriculteurs africains, n'est ressentie que par les populations soumises à des densités de piqûres exceptionnellement élevées (plusieurs milliers de piqûres par homme et par jour).

Dans de telles situations, DUKE (1971) rapporte le cas de cultivateurs se confectionnant des jambières à l'aide de feuilles de bananier. Nous avons personnellement observé à Inga (Zaïre) que les pêcheurs du fleuve Congo s'enduisent les jambes de répulsifs de fortune composés d'huile de palme.

4.1.5. MIGRATIONS DES POPULATIONS HUMAINES -

Dans les régions de savane, les cultures sont saisonnières et entraînent souvent l'aménagement de champs et d'habitations temporaires près des cours d'eau, parfois à des distances importantes des villages lorsque ceux-ci sont éloignés des rivières. Des familles entières peuvent ainsi être considérablement rapprochées des populations simuliidiennes pendant toute la saison des pluies.

Dans plusieurs foyers ouest-africains se dessine actuellement un mouvement de colonisation permanente (parfois après plusieurs années de cultures saisonnières) de terres riveraines mais incultes, à partir de régions surpeuplées et pauvres en terres arables. Ces zones inhabitées sont souvent des foyers simuliidiens où les femelles zoophages de *S. damnosum* s'adaptent immédiatement à leur nouvel hôte (exemples des foyers de Tansilla et de la Léraba : cf. chapitre III, 6.2.3.).

Des migrations de plus grande amplitude ont pour effet d'amener l'homme en contact avec des populations simuliidiennes ayant un comportement différent de celles de sa zone bioclimatique d'origine. Tel est actuellement le cas des migrations des travailleurs voltaïques vers les plantations et exploitations forestières du sud de la Côte d'Ivoire.

Enfin, dans les zones de savanes, le cas particulier des migrations des populations onchocerquiennes hors des grandes vallées infestées par la maladie (mouvement de retrait aboutissant à la désertion des terres riveraines) a évidemment pour conséquence de soustraire, du moins saisonnièrement, les populations humaines au contact des simuliés.

4.2. FACTEURS ENTOMOLOGIQUES

4.2.1. DYNAMIQUE DES POPULATIONS SIMULIDIENNES -

Pendant une période donnée, l'abondance d'une population de femelles de *S. dammosum* déterminée en particulier par l'extension, le nombre et le peuplement des gîtes préimaginaux de ce vecteur, conditionne naturellement la quantité des piqûres que subissent les populations-hôtes.

Toutefois, l'importance de ce facteur fondamental sur le contact homme-vecteur doit être considérée en fonction des déplacements relatifs des populations humaines et simuliennes, dans le temps et dans l'espace, ainsi que des préférences trophiques du vecteur.

4.2.2. DEPLACEMENTS DES FEMELLES -

En région forestière et en secteur préforestier, la dispersion radiale intense en toutes saisons (LE BERRE, 1966) entraîne un contact homme-vecteur permanent (*) jusqu'à une grande distance des gîtes ; ce contact est directement proportionnel à la distance séparant le village du cours d'eau infecté, et plus intense à la période des hautes eaux des rivières.

En savane guinéenne, du fait des variations saisonnières de l'aire de dispersion des femelles, les villages riverains sont très différents des villages éloignés des cours d'eau, en ce qui concerne le contact homme-vecteur .

- dans les villages riverains, le contact homme-vecteur est permanent, mais plus intense à la période d'abondance maximale des femelles : saison des pluies en cas de variations synchrones des populations simuliennes, saison sèche en cas de variations inverses ;

(*) à l'exception des rares régions montagneuses (exemple de la région de Man-Danané, en Côte d'Ivoire) où les torrents s'assèchent en raison sèche.

- dans les villages distants des rivières infestées, et dans le cas de variations synchrones le contact est limité à la saison des pluies, seule période annuelle de dispersion radiaire des femelles et période d'intensification des activités humaines de plein air; ce contact est de type forestier, d'autant plus étroit que le village est plus proche du cours d'eau infesté. Dans le cas de variations inverses, le contact est pratiquement inexistant pendant toute l'année (femelles abondantes à une saison où leur dispersion radiaire est impossible).

En savane soudanienne et zone subsahélienne, la même distinction doit être faite entre les deux catégories de villages :

- dans les villages riverains, la situation est semblable à celle des villages de savane guinéenne, sauf si les cours d'eau sont temporaires auquel cas le contact est complètement interrompu en saison sèche pendant une période plus ou moins longue ;

- dans les villages non riverains, le contact ne se produit jamais en saison sèche et il est exceptionnel en saison des pluies, la dispersion radiaire des femelles étant rare et limitée. Mais une fraction importante de la population humaine peut être affectée par le contact avec le vecteur, celle qui migre en saison des pluies pour établir des champs de culture près des cours d'eau.

Il faut souligner, en région de savane, le rôle important des affluents temporaires ; ceux-ci, à sec en saison sèche, se mettent en eau en saison des pluies. Même s'ils n'hébergent pas alors de gîtes préimaginaux susceptibles de servir de relais aux femelles dispersives issues des gîtes des cours d'eau principaux, leurs vallées plus boisées peuvent constituer des couloirs de propagation préférentiels pour ces femelles.

Des populations humaines sédentaires et non riveraines peuvent ainsi se trouver placées saisonnièrement en contact très étroit avec des populations vectrices de *S. damnosum*. Tel est en particulier le cas en bordure des grandes vallées désertées par l'homme où les affluents temporaires sont en grande partie responsables de la transmission saisonnière mais intense qui affecte les villageois de première ligne.

4.2.3. PREFERENCES TROPHIQUES DES FEMELLES DE *S. DAMNOSUM* -

Le fait qu'une fraction de la population simulidienne puisse piquer d'autres espèces animales que l'homme peut constituer une limitation parfois considérable du contact homme-vecteur et des "chances" d'infestation par *O. volvulus* des femelles piqueuses (exemples de la vallée du fleuve Sénégal au Mali et de la région d'Inga au Zaïre).

4.3. FACTEURS PARASITOLOGIQUES

Nous regroupons sous ce terme les différents éléments constitutifs du tableau parasitologique et clinique d'une population onchocerquienne. Les divers aspects que peut revêtir ce tableau sont eux-mêmes régis par de nombreux facteurs dont l'examen relève plutôt de l'étude de la transmission du parasite et de l'épidémiologie de la maladie.

4.3.1. PREVALENCE DE L'INFESTATION MICROFILARIENNE -

La quantité de microfilaries prélevées par une population simuliidienne chez un groupement humain est évidemment fonction de la quantité de porteurs de microfilaries dermiques.

Il est certain que la méthode des biopsies cutanées habituellement pratiquée en campagnes de masse ne permet pas le dépistage de tous les porteurs de microfilaries, surtout parmi les populations ou couches de population peu infestées. Cependant, il est généralement admis que cette technique apporte une approximation suffisante dans la majeure partie des cas.

La prévalence de l'infestation microfilarienne peut atteindre des valeurs très élevées, proches de 100%, quelle que soit la région bioclimatique, mais les maxima sont atteints dans des couches d'âge significativement plus jeunes en forêt qu'en savane (ANDERSON *et al.*, 1974 b). Dans un même foyer, sa valeur est fonction directe de la proximité des populations vectrices ; ses variations en fonction du sexe et de l'âge sont représentatives des différents types épidémiologiques de transmission de l'onchocercose.

4.3.2. CHARGE MICROFILARIENNE MOYENNE -

Nous avons vu précédemment (3.1.1.1.) qu'il existe une proportionnalité entre la densité des microfilaries dermiques et celle des microfilaries ingérées par les femelles.

Beaucoup d'auteurs ont montré que le taux individuel d'infestation des onchocerquiens n'est pas proportionnel à la prévalence de l'onchocercose (RODGER et BROWN, 1957 ; LAGRAULET et AMMANN, 1961 ; BUDDEN, 1963). De fait, si entre deux foyers onchocerquiens de zones bioclimatiques différentes des taux d'endémicité semblables peuvent correspondre à des degrés

très différents d'infestation individuelle moyenne, il apparaît que, à l'intérieur d'un même foyer et entre plusieurs villages différemment exposés, le taux individuel d'infestation est proportionnel au niveau d'endémicité (PICQ *et al.*, 1972 ; DUKE *et al.*, 1972 et 1975).

Dans les villages d'hyper et de méso-endémicité, la charge microfilarienne moyenne est proportionnelle à l'âge de la population considérée, plus précisément à l'âge de l'infestation onchocerquienne.

Cette charge microfilarienne individuelle moyenne doit également être considérée en fonction des activités humaines. De ce point de vue, l'unité épidémiologique la plus appropriée pour les enquêtes de masse semble être la famille (au sens large, africain du terme), qui rassemble des couches d'âge différentes, mais dont les membres ont en commun le même habitat et les mêmes activités de plein air.

4.3.3. TABLEAU CLINIQUE -

Les manifestations cliniques de l'onchocercose peuvent entraîner des modifications du contact homme-vecteur et de l'ingestion des microfilaires.

Les quantités globales de microfilaires prélevées par les femelles peuvent ainsi être considérablement réduites dans les foyers où les modifications cutanées d'origine onchocerquienne (pachydermie) sont précoces et fréquentes.

Il est d'autre part certain que la cécité onchocerquienne ("river blindness" des auteurs anglo-saxons) est impliquée dans le non-peuplement des grandes vallées, en zone de savane. La maladie intervient ainsi indirectement sur l'exposition des populations humaines au contact avec le vecteur.

5 - CONCLUSIONS

L'homme constitue la seule source importante de microfilaires d'*O. volvulus* pour les femelles de *S. damosum*. Les possibilités de prise de microfilaires et les quantités de microfilaires ingérées par ces femelles

sont régies par plusieurs groupes de facteurs.

Parmi ceux-ci, le comportement de la femelle lors de la piqure et celui des microfilaires dermiques chez le sujet infecté jouent un rôle important. Toutefois, ils ne déterminent pas de différences fondamentales entre les diverses zones bioclimatiques, du point de vue de la quantité des microfilaires ingérées.

L'infestation humaine par le parasite, si elle conditionne l'ingestion des microfilaires par les populations simulidiennes, ne semble pas induire de variations de cette ingestion qui soient caractéristiques des différents types de foyers onchocerquiens.

En fait, les facteurs primordiaux sont du domaine de l'écologie des populations vectrices et des communautés humaines onchocerquiennes ; la dynamique des populations de femelles piqueuses dans le temps et dans l'espace, en liaison avec la nature et les variations des activités humaines, conditionne l'intensité du contact homme-vecteur. Nous retrouverons ce rôle essentiel du contact entre l'homme et le vecteur lors de l'étude de la retransmission du parasite à l'homme par le vecteur.

Toutefois, l'ingestion des microfilaires ne constitue que la phase tout-à-fait préliminaire du cycle d'*O. volvulus* chez son vecteur, et au cours de ce cycle interviennent de nombreux phénomènes essentiels qui modifient considérablement le parasitisme des populations simulidiennes tel qu'il se présente à l'issue du repas sanguin.

CHAPITRE V

Le parasite : rapports avec le vecteur

1 - DÉVELOPPEMENT D'*O. volvulus* CHEZ LA FEMELLE DE *S. damnosum*

1.1. GÉNÉRALITÉS

ROBLES (1919), au Guatemala, fut le premier à suspecter le rôle vecteur des Simuliidae dans la transmission d'*O. volvulus*, en raison de l'abondance de certaines espèces de ces Diptères dans les plantations de caféiers où sévit la maladie. Le cycle complet d'*O. volvulus* chez la femelle de *S. damnosum* fut ensuite réalisé expérimentalement au Sierra Leone par BLACKLOCK (1926 a et b).

Rappelons qu'à part *S. damnosum*, en Afrique le développement complet d'*O. volvulus* s'effectue naturellement chez *S. neavei* Roubaud et *S. woodi* De Meillon (RAYBOULD, 1967 b), espèces d'Afrique orientale et centrale. Ce développement est par contre abortif chez *S. albivirgulatum* (WANSON, 1948). Expérimentalement, le cycle complet a pu être obtenu en Afrique orientale chez *S. vorax* (WEGESA, 1967), *S. adersi* et *S. nyasalandicum* (WEGESA, 1970), les deux premières espèces étant également représentées en Afrique occidentale.

Tous les essais de transmission d'*O. volvulus* par d'autres insectes se sont jusqu'à ce jour soldés par des échecs (BLANCHARD et LAIGRET, 1924).

1.2. MORPHOLOGIE, ANATOMIE, PHYSIOLOGIE ET BIO-ÉCOLOGIE DES LARVES ÉVOLUTIVES D'*O. VOLVULUS*

1.2.1. PREMIER STADE LARVAIRE -

La microfilaire d'*O. volvulus* a été redécrite en détail par BAIN (1969). Cet embryon très mobile mesure environ 315 à 360 microns de longueur

et 6 d'épaisseur (mensurations à l'état frais, la fixation entraînant des rétractions). L'absence de gaine, les dimensions et la disposition relative des noyaux après coloration permettent de distinguer les microfilaries d'*O. volvulus* de celles des autres filaires africaines parasites de l'homme.

Chez le vecteur, les microfilaries qui s'échappent de l'estomac passent dans l'hémocèle ; après quelques heures durant lesquelles elles se rencontrent dans tout le corps (LAURENCE, 1966), elles gagnent le thorax, et plus précisément les seuls muscles indirects du vol, entre les fibres desquels elles vont se loger ; là elles se raccourcissent et s'épaississent progressivement (surtout dans la région postérieure), et donnent naissance à la "forme en saucisse", dont les dimensions extrêmes atteignent de 300 à 400 microns sur 30 à 40 (BLACKLOCK, 1926 ; DUKE, 1968 b ; BAIN, 1969). Tout en s'épaississant, ces saucisses s'allongent ensuite à nouveau, ce qui nous a permis, à partir d'infections naturelles, de distinguer entre "très jeunes saucisses" environ 200x 15 microns), "jeunes saucisses" (220-270 x 20-30 microns) et "saucisses" (300-400 x 30-40 microns). Cette forme en saucisse conserve une queue effilée et acérée (de 25 à 50 microns).

Après que les microfilaries aient gagné les muscles indirects du vol, leurs mouvements se limitent très rapidement à de simples invaginations de la région buccale et à des oscillations de la région caudale. Ce premier stade larvaire est consacré à la différenciation du fourreau épithélio-musculaire et du cordon digestif (BAIN, 1969).

1.2.2. DEUXIEME STADE LARVAIRE -

La forme en saucisse subit une première mue, qui donne naissance au deuxième stade larvaire (*pre-infective stage* des auteurs anglo-saxons). Les larves de ce stade subissent une forte croissance, l'allongement étant plus marqué dans la région postérieure. Les dimensions varient de 400 à 650 microns sur 25 à 40 selon les auteurs (BLACKLOCK, 1926 a ; DUKE, 1968 b ; BAIN, 1969), le mode de fixation, l'âge, la vitesse de développement et, peut-être, la provenance des larves. Nous avons personnellement observé en savane soudanienne des dimensions moyennes de 395 x 35,5 microns au moment de la mue, 425 x 35 microns de un demi à un jour après celle-ci et 475 x 36 microns une demi-journée plus tard. Le deuxième stade larvaire conserve une queue mais elle est beaucoup plus courte que celle de la forme en saucisse (10 microns environ).

Durant cette phase le cordon digestif devient tubulaire, mais il reste fermé en cul-de-sac au niveau du rectum. Oesophage glandulaire, oesophage musculaire et intestin s'individualisent, ce dernier étant rempli par les déchets alimentaires. Si ce deuxième stade est un peu plus mobile que la

forme en saucisse, il reste néanmoins intramusculaire et ses mouvements sont réduits à des oscillations sur place.

1.2.3. TROISIEME STADE LARVAIRE -

Une seconde mue donne naissance au troisième stade larvaire, qui va s'allonger de 100 à 300 microns et s'amincir pour prendre rapidement l'aspect définitif de la larve infectante.

Comme chez les larves des stades précédents et pour les mêmes raisons, la longueur de cette larve infectante varie de 600 à 780 microns (BLACKLOCK, 1926 a et b), de 440 à 700 microns (NELSON et PESTER, 1962), de 550 à 700 microns (DUKE, 1968 b), de 600 à 825 microns (BAIN , 1969), pour une épaisseur moyenne de 20 microns.

Nous avons obtenu des résultats (tableau 18) qui, tout en restant à l'intérieur de ces normes, montrent qu'il peut exister une variabilité géographique de ces dimensions ; des études biométriques et anatomiques plus approfondies seraient toutefois nécessaires pour confirmer ou infirmer cette conclusion. Bien que nos observations soient numériquement insuffisantes, il nous est aussi apparu que la longueur moyenne des larves infectantes rencontrées dans la tête de la simule est plus grande que celle des larves infectantes thoraciques, ce qui est en faveur d'une croissance de ces larves après la sortie du muscle thoracique.

Tableau 18 --- Longueur des larves infectantes morphologiquement indifférenciables d'*O. volvulus* dans différents foyers de savane d'Afrique de l'Ouest (mensurations sur larves céphaliques tuées en extension par la chaleur dans du sérum physiologique).
(inf. nat. = infestation naturelle ;
(inf. exp. = infestation expérimentale).

	FAYA inf. nat.	TANSILLA inf. nat.	LERABA inf. nat.	SAMANDENI inf. nat.	SAMANDENI inf. exp.
Nombre de mensurations	31	51	27	33	45
Longueur moyenne (microns)	526	572	634	692	655
Longueur maximale (microns)	660	660	730	775	790
Longueur minimale (microns)	440	515	590	520	585

Si ces larves infectantes sont plus filiformes que les stades plus jeunes, elles sont relativement peu allongées par rapport aux larves infectantes d'autres filaires. L'extrémité postérieure ne possède pas de queue, mais seulement trois expansions minuscules (de l'ordre du micron); l'an us est porté par une proéminence ventrale sub-caudale.

Du point de vue anatomique, la larve infectante d'*O. volvulus* montre un tube digestif composé de trois parties : un oesophage antérieur musculaire, un oesophage postérieur glandulaire (l'ensemble de l'oesophage représentant 1/2 à 2/3 de la longueur du corps) et un intestin qui, du fait de l'existence d'un anus fonctionnel, est vide et a ses parois appliquées l'une contre l'autre.

Cette larve est très mobile et se déplace activement dans tout l'hémocèle de son hôte ; elle se rencontre donc aussi bien dans la tête que dans le thorax et dans l'abdomen. Lorsque les larves sont logées dans le proboscis, elles se situent habituellement entre l'épipharynx et les mandibules ou entre l'épipharynx et le labre ; les autres localisations (pattes, haltères, espace péritrophique, palpe maxillaire, hypopharynx, labium) sont accidentelles.

Au cours de nos dissections, au niveau du thorax et parmi les larves du troisième stade, nous avons systématiquement séparé les larves infectantes des larves non infectantes. Ces dernières sont intramusculaires (caractère visible à la dissection) et généralement plus courtes et plus trapues que les larves infectantes. Toutefois, le véritable caractère distinctif est l'intestin chargé de déchets (l'an us n'étant pas fonctionnel) chez les larves non infectantes, mais grêle et translucide (les déchets ayant été expulsés) chez les larves infectantes (BAIN, 1969).

1.2.4. PROBLEME DE L'IDENTIFICATION DES LARVES EVOLUTIVES D'*O. VOLVULUS* -

Nous avons déjà signalé (chapitre III) la possibilité de parasitisme des femelles de *S. damnosum* par des larves de filaires autre qu' *O. volvulus*. Certaines sont bien différentes, mais on peut fort bien imaginer que d'autres puissent être morphologiquement très voisines d'*O. volvulus* : comme l'ont souligné NELSON et PESTER (1962), la distinction entre les larves infectantes des différentes espèces d'Onchocercidae est extrêmement délicate et nullement absolue, car reposant uniquement sur des critères biométriques ; cette distinction est impossible chez les stades larvaires plus jeunes.

Etant données ces incertitudes taxonomiques, l'anthropo-zoophilie de bon nombre de populations de *S. damnosum* s.l.; l'existence de filaires animales et la possibilité pour certaines d'effectuer un cycle complet ou abortif chez ce vecteur, il est donc prudent de parler à propos des taux

de parasitisme de *S. damnosum*, de "larves morphologiquement indifférenciables de celles d'*O. volvulus*" (DUKE, 1967 b et 1968 b ; DUKE *et al.*, 1972 et 1975 ; GARMS, 1973 b) même si, comme cela est le cas de la plupart des résultats exposés ici, les études ont été réalisées dans des zones où les femelles de *S. damnosum* sont en majorité anthropophiles et où les taux d'endémicité de l'onchocercose humaine sont très élevés.

1.3. DURÉE DU CYCLE PARASITAIRE D'*O. VOLVULUS* CHEZ LA FEMELLE DE *S. DAMNOSUM* S. L.

1.3.1. METHODES D'APPRECIATION -

1.3.1.1. Elevages -

La méthode consiste à maintenir en survie selon la technique décrite au chapitre I (2.2.) des femelles de *S. damnosum* gorgées sur onchocerquien. Pendant toute la durée de leur survie, des lots de femelles sont tuées quotidiennement et examinés pour la recherche des larves d'*O. volvulus*; les femelles trouvées mortes au cours des différents contrôles journaliers sont également disséquées à part (DUKE, 1962 a et b, 1966, 1967 a, 1968 a,b,c ; DUKE et LEWIS, 1964 ; DUKE *et al.*, 1966). Nous avons ainsi suivi la survie de plus de 5.000 femelles gorgées sur différents onchocerquiens dans diverses zones bioclimatiques.

1.3.1.2. Etude de l'infestation naturelle des populations de *S. damnosum* -

Connaissant la durée du cycle gonotrophique des femelles dans les conditions naturelles, il est théoriquement possible de déduire la durée du cycle parasitaire d'après l'âge moyen des larves d'*O. volvulus* qui parasitent naturellement les femelles piqueuses. Compte-tenu des difficultés d'appréciation de la durée des cycles gonotrophiques chez les femelles sauvages, la méthode est au contraire essentiellement utilisée pour déterminer ce paramètre, par comparaison de l'âge moyen des parasites sauvages avec celui des parasites observés expérimentalement chez des femelles maintenues en survie (DUKE, 1968 b).

1.3.2. RESULTATS -

1.3.2.1. Rappels bibliographiques -

Dans des conditions de température comparables (entre 20 et 28°C), les résultats obtenus par les auteurs en région forestière concordent remarquablement et indiquent des durées moyennes de 6 à 8 jours (extrêmes de 5 jours et demi et 8 jours) : BLACKLOCK, 1926 a et B ; WANSON *et al.*, 1945 ; MUIRHEAD-THOMSON, 1957; DUKE, 1962 a et b, 1968 a et b ; WESEGA, 1968 ; BAIN, 1969.

Il ressort des observations de ces mêmes auteurs que le premier stade larvaire est de beaucoup le plus long, puisque la première mue survient au bout de 3 jours et demi à 4 jours et demi et la seconde 5 et demi à 6 jours après le repas sanguin.

1.3.2.2. Observations personnelles -

Nos résultats correspondent dans l'ensemble à ceux des auteurs précédemment cités puisque, dans les conditions de températures relativement élevées et constantes de nos expérimentations, le cycle parasitaire d'*O. volvulus* chez la femelle de *S. damnosum* s.l. dure de 5 et demi à 8 jours (tableaux 19 et 20).

Il ressort toutefois de ces tableaux que ce cycle est légèrement plus court en forêt qu'en savane : dans la première zone les premières larves infectantes apparaissent avant 6 jours de survie alors qu'elles ne se rencontrent qu'après cette durée en savane ; de plus, les divers taux traduisant au jour le jour le potentiel vecteur des populations de *S. damnosum* n'atteignent en savane les valeurs forestières qu'après un jour en moyenne de décalage. Le tableau 20 souligne qu'en savane la totalité du cycle parasitaire est affectée par cet allongement relatif.

Cette différence n'est pas imputable aux conditions expérimentales, qui sont semblables dans toutes les zones (appareillage, température, obscurité, humidité comparables), encore qu'il faille considérer que ces conditions, en créant un milieu stabilisé et en privant l'insecte de certaines de ses activités majeures (déplacement), ne sont pas pleinement représentatives des conditions naturelles. On peut en particulier penser que l'atténuation des variations thermiques peut accélérer le développement parasitaire dans les conditions expérimentales (cf. 1.3.3.2.).

La faiblesse des rendements parasitaires obtenus dans les cas de transmission de parasites de savane par des vecteurs forestiers (et *vice versa*) ne nous a pas permis de préciser si cette différence entre forêt

Tableau 19 - (1) : Proportion de femelles infectieuses (par rapport au total des femelles parasitées) en % .
 (2) : Proportion de larves infectantes (" " " des larves évolutives) en % .
 (3) : Proportion de la population totale des femelles infectieuses parvenues à cet état (% cumulés) .

Nombres de jours après le repas sanguin	SAMANDENI (S.s.) Cytotypes Nile Sirba t° = 26-27°C			LERABA (S.g.) Cytotypes Nile Sirba, Soubré t° = 12 - 26°C (saison froide)			LERABA (S.g.) id. t° = 26-28°C (saison chaude)			LAMTO (S.P.) Cytotypes Soubré Nile & Bandama t° = 24-27°C			WA (F.) Cytotype Yah t° = 25- 27°C			INGA (F.) t° = 24 - 27°C		
	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)
moins de 5,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19,5	1,2	7,5
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14,3	14,5	5,6	13,3	8,5	7,1	46,1	27,7	18,7
6,5	20,0	14,9	5,9	0	0	0	25,0	10,5	6,9	76,9	33,4	24,1	66,7	26,0	42,9	96,8	94,5	46,7
7	75,0	85,5	47,0	0	0	0	87,5	60,0	31,0	96,8	68,5	79,6	75,0	58,0	75,0	93,9	82,2	89,7
8	100	100	64,7	16,7	23,8	5,1	90,0	97,1	93,1	100	78,9	100	100	79,0	100	100	87,8	100
9	100	100	88,2	16,7	26,3	10,2	100	100	100	100	/	100	/	/	100	100	/	/
10	100	100	100	33,3	25,0	20,5	100	100	"	100	/	100	/	/	100	100	/	/
11	100	100	/	76,9	87,5	46,1	100	100	"	"	/	"	/	/	"	"	/	/
12	100	100	/	92,8	90,9	79,5	100	100	"	"	/	"	/	/	"	"	/	/
13	100	100	/	100	100	87,2	100	100	"	"	/	"	/	/	"	"	/	/
14	100	100	/	100	100	89,7	100	100	"	"	/	"	/	/	"	"	/	/
15	100	100	/	100	100	97,4	100	100	"	"	/	"	/	/	"	"	/	/
16	100	100	/	100	100	100	100	100	"	"	/	"	/	/	"	"	/	/

Tableau 20 - Durée du cycle de développement d'*O. volvulus* chez *S. damnosum* -

(le apparition = durée, en jours, à laquelle est apparue la 1ère larve de chaque catégorie ;
50% = durée moyenne en jours à laquelle la population de larves évolutives d'*O. volvulus* comprenait 50% ou plus de larves de la catégorie considérée).

	Effectifs		1ère mue		2ème mue		Larves infectantes	
	♀ ♀ parasitées	larves <i>O. volvulus</i>	première apparition	50 %	première apparition	50 %	première apparition	50 %
SAMANDENI (S.s.) t° = 26 - 27°C	102	274	4,50	5	5	5,50	6,50	6,75
NABERE (S.s.) t° = 24 - 26°C	153	439	4,50	5	5,50	6	6,50	7
GUENA (S.g.) t° = 25 - 26°C	44	163	4,50	5	5,50	6	6,50	7
LERABA (S.g.) t° = 12 - 26°C	128	321	6	6,75	7	7,75	8	10,75
LERABA (S.g.) t° = 26 - 28°C	350	761	4,50	5	5,50	6	6,50	6,75
LAMTO (S.p.) t° = 24 - 27°C	130	1.755	4	4,50	5	5,50	5,75	6,75
WA (F.) t° = 25 - 27°C	80	923	4	4,50	4,50	6	5,75	6,50
INGA (F.) t° = 24 - 27°C	302	2.377	3,50	4	4,50	5,50	5,50	6,25

et savane constitue une caractéristique propre du parasite ou si l'identité de la souche du vecteur a une incidence sur la durée du cycle parasitaire.

1.3.3. FACTEURS INFLUANT SUR LA DUREE DU CYCLE PARASITAIRE -

1.3.3.1. Région bioclimatique -

Nous venons de signaler que cette durée semble légèrement plus courte en forêt (et en secteur préforestier) qu'en savane, sans qu'il nous soit possible de préciser l'origine de cette différence.

1.3.3.2. Température -

BLACKLOCK (1926 b) avait déjà signalé que chez des femelles de *S. damnosum* gorgées sur onchocerquien, 20 à 30% sont infectieuses 6 jours après leur repas sanguin à la température de 20°C, alors que cette proportion ne dépasse pas 6% à la température de 14°C. Par la suite, WEGESA (1968) a montré en Tanzanie que des femelles parasitées maintenues à 23 - 26°C deviennent infectieuses au bout de 6 jours, mais que si elles sont conservées à des températures comprises entre 4 et 19°C les parasites restent au premier stade larvaire pendant les douze jours qui suivent le repas sanguin.

Les tableaux 19 et 20 donnent les résultats d'une expérimentation réalisée en savane guinéenne (Léraba) en saison froide dans les conditions de températures extérieures. Il apparaît que le cycle de développement parasitaire est allongé de plusieurs jours pour chacun des stades et que la majorité des femelles ne devient infectieuse qu'à partir de 10 à 12 jours de survie. Les basses températures nocturnes sont manifestement responsables du phénomène, car les températures diurnes moyennes sont alors du même ordre que pendant les autres expérimentations.

Ces conditions se reproduisent naturellement chaque année en saison sèche froide (de novembre en janvier) dans les zones de savanes ouest-africaines ; il faut souligner que, si on observe alors un ralentissement important du rythme de développement du parasite, on ne constate cependant pas de blocage de ce dernier. Par contre un tel blocage, avec mort des larves évolutives (généralement aux 2ème et 3ème stades) a pu être observé à Inga (Zaïre) en juillet-août, alors que les minimums journaliers ne dépassaient pas 19°C.

Nous n'avons pas effectué de recherches relatives au développement d'*O. volvulus* dans des conditions artificielles de températures extrêmes (très basses ou très élevées) qui ne se rencontrent pas dans les milieux naturels d'Afrique occidentale. Il ressort de nos expérimentations que la température optimale de développement dans les régions que nous avons étudiées se situe entre 26 et 28°C.

1.3.3.3. Charge parasitaire -

Il est d'observation courante chez les femelles gorgées sur onchocerquien et placées en survie, ou chez les femelles sauvages naturellement parasitées, que toutes les larves d'*O. volvulus* ne se développent pas au même rythme, selon que la femelle est plus ou moins lourdement infectée : si dans les cas de faibles charges parasitaires individuelles tous les parasites d'une même génération sont habituellement au même stade évolutif, lorsque ces charges atteignent une ou plusieurs dizaines de larves il est fréquent que ces dernières montrent un degré de développement très variable : associations de formes en saucisses, de 2° et de 3° stades ou de larves infectantes et de 3° et 2° stades chez la même génération de parasites. Tel est en particulier le cas en région forestière où, comme nous le verrons ultérieurement, la charge parasitaire moyenne est plus importante qu'en savane ; cela explique qu'au tableau 19 la proportion de larves infectantes (par rapport à la totalité des larves évolutives) n'ait pas encore atteint 100% huit jours après le repas sanguin alors que la totalité des femelles sont devenues infectieuses.

1.4. RELATIONS ENTRE DURÉE DU CYCLE PARASITAIRE ET DURÉE DU CYCLE GONOTROPHIQUE

1.4.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES -

Ces relations sont extrêmement importantes à établir : la combinaison du rythme des repas sanguins et de la durée du cycle parasitaire détermine en effet d'une part l'âge auquel une femelle peut retransmettre le parasite pour la première fois si elle s'est infectée au cours de son premier repas sanguin (âge épidémiologiquement dangereux), et d'autre part, conjointement avec l'espérance de vie des femelles parasitées, les quantités de femelles aptes à transmettre des larves infectantes d'*O. volvulus* lors de chacun des repas sanguins.

Par étude directe, LE BERRE (1966) a établi que l'intervalle qui sépare deux repas sanguins successifs d'une femelle de *S. dammersum* est, quelle que soit la zone bioclimatique, de 5 jours pour les deux premiers repas et de 6 jours pour les repas suivants. Cet auteur admet d'autre part une durée de développement parasitaire de 6 à 8 jours.

Par étude biométrique bi-quotidienne du développement parasitaire d'*O. volvulus* chez des femelles de *S. damnosum* gorgées sur onchocerquien, et par comparaison des mensurations moyennes observées avec celles de larves évolutives parasitant naturellement les femelles piqueuses de la même région, DUKE (1968 b) arrive à la conclusion que le cycle gonotrophique des femelles de la forêt camerounaise dure en moyenne 3 jours en saison chaude et 4 jours en saison froide, quel que soit l'âge physiologique des femelles. Rappelons que cet auteur a observé dans cette région une durée de cycle parasitaire de 6 jours en saison chaude, et qu'il admet qu'elle puisse être portée à 8 jours en saison froide.

Il ressort des conclusions de ces deux auteurs que, quelle que soit la zone bioclimatique, un cycle parasitaire complet ne peut s'effectuer entre deux repas sanguins consécutifs que dans un nombre très limité de cas exceptionnels : selon les résultats de DUKE (*loc. cit.*), seules certaines femelles venant piquer anormalement tard peuvent retransmettre lors du repas suivant l'absorption des microfilaires et selon les données de LE BERRE (*loc. cit.*), seules les femelles venant prendre leur troisième repas (ou un repas ultérieur) pourraient retransmettre des larves infectantes issues des microfilaires ingérées lors du repas précédent, à la condition que la durée du cycle parasitaire soit alors minimale.

1.4.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES -

Nous n'avons pas effectué d'étude directe de la durée du cycle gonotrophique.

Le tableau 21 donne les mensurations de larves évolutives d'*O. volvulus* observées à Samandéni (savane soudanienne) au cours d'une expérimentation de survie de femelles gorgées sur onchocerquien. Les résultats sont comparables à ceux de DUKE (1968 b) pour ce qui concerne la longueur de ces larves.

Par comparaison, la dissection simultanée de 324 femelles naturellement infectées a donné les résultats suivants : 311 renfermaient des formes en saucisses, 9 des deuxième stades et 4 des larves du troisième stade ; la taille moyenne des saucisses était de 328 x 35 microns, celle des deuxième stades larvaires de 438 x 36 microns, celle des troisième stades de 520 x 40 microns et celle de l'ensemble des parasites de 338 x 29 microns. Ces mensurations correspondent à une population de parasites âgés de 2 jours et demi à 6 jours, la majorité étant âgés de 3 et demi à 4 jours (50%, contre 8% de 2 jours et demi à 3 jours, 12% de 3 jours à 3 jours et demi, 18% de 4 à 5 jours et 12% de 5 à 6 jours).

Cette méthode ne permet pas de différencier la durée du premier

Tableau 2] - Mensurations des larves évolutives d'*O. volvulus*
en fonction de leur âge -
(t° = 26-27°C)

Age des parasites (en jours)	Stades de développement (nombres de larves mesurées)	Longueurs en microns		Largeurs en microns	
		moyennes	extrêmes	moyennes	extrêmes
1	microfilaires épaissies + très jeunes saucisses (7)	231	185 - 260	17	14 - 20
1 - 1,5	id (11)	290	234 - 365	22	18 - 26
1,5 - 2	très jeunes saucisses (8)	206	180 - 235	16	14 - 18
	jeunes saucisses (11)	263	214 - 311	28	25 - 36
	ensemble (19)	239	180 - 311	23	14 - 36
2 - 2,5	jeunes saucisses (21)	269	202 - 316	30	26 - 35
2,5 - 3	saucisses (34)	284	202 - 356	35	29 - 40
3 - 3,5	id (38)	306	243 - 378	36	31 - 40
3,5 - 4	saucisses (25)	338	225 - 391	35	25 - 44
	mues I (7)	353	311 - 387	36	30 - 40
	stades II (6)	425	370 - 460	35	28 - 41
	ensemble (38)	355	225 - 460	35	25 - 44
4 - 4,5	saucisses (12)	293	267 - 352	33	18 - 45
	mues I (15)	434	361 - 490	34	32 - 40
	stades II (15)	464	418 - 514	38	32 - 40
	ensemble (42)	406	361 - 514	35	32 - 45
4,5 - 5	saucisses (6)	257	220 - 305	29	26 - 32
	mues I (3)	445	355 - 534	38	36 - 40
	stades II (16)	475	337 - 667	36	35 - 44
	mues 2 (3)	562	378 - 663	35	35 - 36
	stades III (1)	512	512	36	36
	ensemble (29)	483	220 - 667	35,5	23 - 44
5 - 5,5	mues I (5)	284	250 - 338	37	31 - 40
	stades II (2)	452	438 - 467	38	37 - 40
	mues 2 (11)	504	350 - 864	38	32 - 44
	stades III (10)	631	463 - 891	37	34 - 40
	ensemble (28)	507	250 - 891	37	31 - 44
5,5-6	mues I (2)	302	297 - 306	43	42 - 44
	stades II (5)	551	445 - 658	39	36 - 40
	mues 2 (8)	451	397 - 489	38	36 - 40
	stades III (3)	548	512 - 594	41	40 - 44
	ensemble (18)	500	297 - 658	37,5	36 - 44
6-7	stades III (9)	604	575 - 630	32	25 - 38
	larves infectantes (45)	655	585 - 790	21	17,5 - 24

cycle gonotrophique de celle des cycles suivants. Même sans tenir compte de la vitesse du développement parasitaire, il est donc possible de considérer les femelles renfermant uniquement des larves non infectantes du troisième stade soit comme des femelles dont l'avant-dernier repas a été retardé après l'éclosion ou la ponte précédente, soit comme des femelles dont le dernier cycle gonotrophique a été particulièrement long (qu'il s'agisse d'une variation normale au sein d'une même génération de femelles ou que cette variation soit due à l'allongement du cycle gonotrophique chez les pares.

Selon ces résultats, le cycle gonotrophique serait en savane un peu plus court que ne l'indiquent les données de LE BERRE (1966), mais un peu plus long que celui observé par DUKE (1968.b) en forêt camerounaise.

Le petit nombre de mensurations effectuées en région forestière ne nous permet pas de conclure quant à la durée du cycle gonotrophique en région forestière, d'autant qu'il est possible d'envisager au sein de cette zone une variabilité en fonction des cytotypes. Toutefois, il nous est apparu que dans les conditions naturelles la proportion de "jeunes saucisses" semble plus élevée en forêt (environ 25% chez les femelles du cytotype Yah du sud-ouest de la Côte d'Ivoire) qu'en savane soudanienne (environ 8% à Samandéni).

Nous manquons d'éléments pour apprécier la variabilité saisonnière de la durée du cycle gonotrophique dans une même zone bioclimatique.

Nous avons étudié de manière indirecte la possibilité de transmission entre deux repas successifs, en zone de savane, en suivant de jour en jour la régression des femelles et leur parasitisme par *O. volvulus* après destruction par larvicide des gîtes préimaginaux.

Tableau 22 - Evolution de l'infectivité en fonction du vieillissement d'une population de femelles piqueuses (région de Guéna, savane guinéenne, cytotype Bille, saison sèche).

Nombre de jours après l'épandage	% de pares infectées (P_i)	% de pares infectieuses (P_I)	P_I/P_i	Nombre moyen de larves infectantes par femelle infectieuse
5 - 10	9,6	7,4	0,77	3,9
11 - 18	9,2	15,4	1,69	5,3

Les résultats du tableau 22 montrent une augmentation très significative des taux des femelles infectées et de leur charge moyenne en larves infectantes d'*O. volvulus* à partir du moment où (quels que soient les

paramètres retenus pour la durée des différents cycles gonotrophiques), seules ne peuvent plus venir piquer que des femelles multipares. Cette augmentation ne peut s'expliquer par un pouvoir vecteur meilleur des femelles les plus âgées, puisque les taux d'infection des pares restent comparables, et nous ne pouvons l'interpréter que par le fait que, dans les conditions de l'expérimentation, au moins une certaine proportion des femelles multipares devient infectieuse entre deux repas sanguins successifs, et vient s'ajouter à la fraction de cette population chez laquelle le cycle parasitaire s'étale sur deux cycles gonotrophiques successifs.

Cependant, le même type d'expérience repris en savane guinéenne en saison sèche froide (Léraba) et en savane soudanienne en saison sèche chaude (Kouoro), n'a montré aucun accroissement de l'infectivité des femelles à compter de leur troisième repas sanguin.

En conclusion, on peut estimer que le cycle gonotrophique de *S. damnosum* s.l. dure de 3 jours et demi à 4 jours en savane et est un peu plus court en forêt. L'expérience précédente semble vérifier que ce cycle est un peu plus long chez les pares que chez les nullipares (LE BERRE, 1966). Compte-tenu de la durée du cycle parasitaire (6 jours et demi à 7 jours en savane en moyenne, un peu moins en forêt), la possibilité de retransmission de larves infectantes à l'issue du premier cycle gonotrophique semble hautement improbable en savane, mais plus plausible en forêt, où elle ne saurait toutefois affecter qu'une fraction minime de la population piqueuse (DUKE, 1968). La possibilité de réalisation d'un cycle parasitaire complet entre deux repas sanguins consécutifs ultérieurs semble par contre réelle en savane, du moins dans certaines conditions de vecteur (*) et d'environnement.

1.5. RELATIONS ENTRE DURÉE DU CYCLE PARASITAIRE ET LONGÉVITÉ DE LA FEMELLE

Nous n'avons pas effectué d'observations dans ce domaine et rappellerons seulement que LE BERRE (1966) admet, par étude directe, une longévité maximale d'un mois en savane ce qui, compte-tenu des données qu'il a établies

(*) Soulignons que la région de Guéna est la seule en savane ouest-africaine où a été identifié le cytotype Bille, auxquels les cytotoxonomistes s'accordent pour reconnaître des affinités forestières .

pour le cycle gonotrophique, correspond à un nombre maximal de 6 repas sanguins et 6 (?) cycles gonotrophiques ; les tables de vie de cet auteur montrent par contre qu'en forêt la longévité maximale ne dépasse pas 15 jours, ce qui correspondrait à un nombre maximal de 3 cycles gonotrophiques et de 4 (?) repas sanguins. En forêt camerounaise, DUKE (1968 b) admet une longévité maximale semblable, correspondant à 5 cycles gonotrophiques et 4 repas sanguins.

Compte-tenu de nos observations antérieures (chapitre III), il est donc logique d'admettre que, indépendamment des zones bioclimatiques, le nombre de cycles gonotrophiques pouvant être accomplis par une femelle de *S. damnosum* s.l. est compris entre 4 et 6.

Notons toutefois que, selon les tables de vie respectives de LE BERRE (1966) et de DUKE (1968 b), il ressort nettement que parmi les femelles piqueuses la proportion de celles qui viennent prendre un repas sanguin postérieur au troisième est toujours faible, même si elle est beaucoup plus importante en savane (15,8 %) qu'en forêt (1,75 %) : cf. tableau 23.

Tableau 23 - Proportion (%) de femelles piqueuses venant prendre leurs différents repas sanguins dans diverses zones bioclimatiques.

	SAYANE SOUDANIENNE [d'après LE BERRE, 1966)	SAYANE GUINEENNE (d'après LE BERRE, 1966).	FORET (d'après LE BERRE 1966)	FORET (d'après DUKE 1966b).
1e repas	42,7	53,5	89,5	60,7
2e repas	26,5	26,7	9,9	25,2
3e repas	14,9	11,8	0,6	12,3
4e repas	8,5	4,8	0	1,5
5e repas	4,7	2,1	0	0,2
6e repas	2,6	1,1	0	0,03

2 - SORTIE DES MICROFILAIRES D'*O. volvulus* HORS DE L'ESTOMAC DE LA FEMELLE DE *S. damnosum s.l.*

2.1. MECANISME DE SORTIE

2.1.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES -

LEWIS (1953) fut le premier à mettre en évidence le rôle décisif de la membrane péritrophique de *S. damnosum* en tant qu'obstacle à la sortie hors de l'estomac du vecteur des microfilaires d'*O. volvulus* ingérées ; il conclut que seules parviennent à échapper à l'emprisonnement par cette membrane les microfilaires attardées dans le cardia, qui à ce niveau ne rencontrent aucune barrière péritrophique. L'étude de la formation de cette membrane fut ensuite reprise par BAIN et PHILIPPON (1969 a , 1970).

2.1.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES -

Le mécanisme de sortie a été étudié par observation directe et par examen histologique de femelles gorgées sur plusieurs onchocerciens et tuées à différents moments après le repas sanguin (BAIN et PHILIPPON, 1969 a, 1970 ; PHILIPPON et BAIN, 1972).

A la suite de LEWIS (1953), nous avons pu constater l'extrême rapidité de la formation de la membrane péritrophique de délamination chez *S. damnosum s.l.*(*) : dès l'arrivée du sang dans l'estomac, elle apparaît sous la forme d'une mince pellicule épaissie aux extrémités ; durant les premières minutes qui suivent le repas sanguin, le sang et les microfilaires peuvent être par endroits en contact avec l'épithélium stomacal, mais très rapidement la membrane péritrophique s'épaissit en un coagulum non structuré qui isole complètement le repas sanguin de l'épithélium. Ce coagulum se renforce progressivement de lamelles péritrophiques de plus en plus serrées et densément empilées. La solidification est complète à la sixième heure ; la membrane est alors brune ; elle noircit ensuite et subit un début de digestion à partir de la vingt-quatrième heure.

(*) Femelles appartenant selon toute vraisemblance aux cytotypes savanicoles Nile et Sirba.

Les microfilaires sont incapables de traverser les lamelles péri-trophiques. IL existe pourtant toujours une fraction de la population de femelles gorgées qui renferme des microfilaires bien vivantes dans le coagulum ou l'espace péritrophiques. Les valeurs de cette fraction de femelles et de la charge moyenne de " microfilaires péritrophiques " qu'elles renferment diminuent régulièrement avec l'augmentation de la durée de survie après le repas sanguin ; elles sont équivalentes en forêt et en savane et semblent liées à la quantité moyenne de microfilaires ingérées beaucoup plus qu'à la quantité moyenne de microfilaires passant dans l'hémocèle. La diminution des quantités de "microfilaires péritrophiques" et de celles de femelles qui montrent de telles microfilaires, en fonction de la durée de survie, est insuffisante pour expliquer à elle seule l'augmentation concomitante des passages de microfilaires dans l'hémocèle, de 1 à 12 heures (cf. tableaux 24 et 25).

Une part notable des microfilaires franchit d'ailleurs précocément l'épithélium stomacal, pendant la première heure, en particulier en forêt. Pour ces passages précoces, il est logique d'admettre que les microfilaires traversent l'épithélium stomacal très tôt, avant que la membrane péritrophique soit complètement en place, et aux emplacements où la masse sanguine reste encore en contact avec la paroi stomacale.

Il ne semble pas qu'un autre lieu de sortie doive être recherché . La sortie par le cardia envisagée par LEWIS (1953) n'est pas une règle générale puisque, quelles que soient les zones bioclimatiques et les durées de survie, les femelles montrant des microfilaires dans le cardia sont toujours en proportions infimes. Des microfilaires s'observent parfois dans les tubes de Malpighi et le proctodeum, qu'elles peuvent perforer pour passer dans l'hémocèle ; mais outre que ces cas sont rares, ils sont presque toujours associés à de très fortes densités de microfilaires stomacales, ou à des anomalies de la membrane péritrophique, ou aux deux phénomènes ; il ne s'agit donc pas là non plus d'un mode de passage habituel des microfilaires dans l'hémocèle.

Nous étudierons ultérieurement l'influence des densités de microfilaires stomacales sur la formation de la membrane péritrophique. Indépendamment de ce phénomène, une différence intéressante est apparue lors des dissections entre les femelles de savane et celles de forêt : en savane soudanienne (cyto-types Nile et Sirba), les cas de membranes péritrophiques imparfaites (incomplètement fermées; mise en place, épaissement et durcissement retardés) sont significativement moins fréquents (3 fois moins après une à trois heures de survie et deux fois moins après 6 à 24 heures) qu'en forêt (cytotype Yah) chez des femelles ayant ingéré des quantités modérées de microfilaires : cf. tableau 26 . Cette observation est corroborée par l'examen histologique de matériel provenant des mêmes zones de savane et de forêt , duquel il ressort

Tableau 24 - Passage des microfilaries stomacales d'*O. volvulus* dans l'hémocèle de la femelle de *S. damnosum* -

	Nombre de femelles gorgées					Nombre de femelles ayant ingéré des microfilaries					Nombre de femelles positives (*)					% de femelles positives (*)				
	Durée de survie					Durée de survie					Durée de survie					Durée de survie				
	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h
<u>cas n° 3 b</u> (Samandéni)	43	39	47	48	40	41	39	47	48	40	15	10	16	29	22 (21) *	36,5	25,6	34,0	60,4	55,0 (52,5) *
<u>cas n° 6</u> (Samandéni)	43	40	44	45	58	41	35	39	39	52	13	8	13	17	18	31,7	22,8	33,3	43,6	34,6
<u>cas n° 2 b</u> (Léraba)	102	112	74	20	307	98	108	71	19	296	30	13	20	14	150	30,6	12,0	28,1	73,7	50,7
<u>cas n° 14 a</u> (Wa)	50	51	52	55	61	46	47	51	51	57	45	43	46	47	53	97,8	91,5	90,2	92,1	93,0
<u>cas n° 13</u> (Wa)	31	30	30	45	37	31	30	30	45	37	31	30	29	45	36	100	100	96,7	100	97,3
<u>cas n° 10</u> (Inga)	36	27	32	32	36	30	24	28	16	24	15	24	20	16	22	50,0	100	71,4	100	91,6

(♀ ♀ positives : femelles montrant des microfilaries dans l'hémocèle ou, chez les femelles des 12 et 24 heures, dans l'hémocèle et / ou les muscles thoraciques.

(*) : seules sont considérées les microfilaries thoraciques intramusculaires et les femelles qui en renferment).

Tableau 25 - Passage des microfilaires stomacales d'*O. volvulus* dans l'hémocèle de la femelle de *S. damnosum* -

	Quantité totale de microfilaires ingérées					Quantité totale de microfilaires passées dans l'hémocèle					% de microfilaires passées dans l'hémocèle					M Nombre de microfilaires passées dans l'hémocèle par femelle positive				
	Durée de survie					Durée de survie					Durée de survie					Durée de survie				
	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h
<u>cas n° 3b</u> (Samandéni)	6360	10045	16326	11642	14080	58	28	147	190	69	0,91	0,29	0,90	1,63	0,49	3,87	2,33	9,19	6,55	3,14
<u>cas n° 6</u> (Samandéni)	1640	711	710	776	1510	23	14	21	33	36	1,40	1,97	2,96	4,25	2,38	1,77	1,75	1,61	1,94	2,00
<u>cas n° 2b</u> (Léraba)	5065	2857	3165	856	30885	77	26	50	19	349	1,52	0,91	1,58	2,22	1,13	2,57	2,00	2,50	1,38	2,33
<u>cas n° 14a</u> (Wa)	2175	2180	2431	1743	1933	498	960	1158	1002	686	22,9	44,0	47,6	57,5	35,5	11,1	22,3	25,2	21,3	12,9
<u>cas n° 13</u> (Wa)	1846	2258	2272	2234	1835	343	948	1135	1102	486	18,6	42,0	49,9	49,3	26,5	11,1	31,6	39,1	24,5	13,5
<u>cas n° 10</u> (Inga)	738	373	156	164	265	35	72	76	71	124	4,7	19,3	48,7	43,3	46,8	2,33	3,00	3,80	4,43	5,64

que la membrane péritrophique se forme de façon moins rapide et moins parfaite en forêt qu'en savane (BAIN, comm. pers.).

Tableau 26 - Relations entre la formation de la membrane péritrophique, la charge microfilarienne moyenne et l'origine du vecteur.

Durée de survie après le repas sanguin	% de femelles montrant une membrane péritrophique anormale		% de femelles montrant une membrane péritrophique anormale et une charge microfilarienne stomacale moyenne (★)	
	1h - 3h	6h - 24h	1h - 3h	6h - 24h
Forêt (Wa, Oncho n°13)	16,7	20,7	11,8	16,9
Savane (Samandéni, Oncho n° 3b)	7,3	25,3	3,6	9,4
Savane (id., Oncho n°6)	3,9	8,6	3,9	8,6

(★) : inférieure au double de la moyenne arithmétique du nombre de microfilaraires ingérées par femelle et par repas pour chaque onchocerquien.

2.2. MOMENT DE LA SORTIE

LAURENCE (1966) et PHILIPPON et BAIN (1972) ont montré que la sortie des microfilaraires dans l'hémocèle de *S. daimosum s.l.* débute très tôt (quelques minutes après le repas sanguin) et qu'elle s'étale sur douze heures au moins.

Les tableaux 24 et 25 confirment ces résultats : aussi bien en savane qu'en forêt, les proportions de microfilaraires passées dans l'hémocèle et les quantités moyennes de microfilaraires passées par femelle montrent que la moitié ou le tiers des microfilaraires qui échappent à la membrane péritrophique sont déjà sorties de l'estomac une heure après le repas sanguin, leur passage s'étalant jusqu'à 6 à 12 heures après ce repas.

Nous étudierons ultérieurement les facteurs susceptibles d'expliquer la chute des taux d'infestation au-delà de 12 heures de survie. De une à 12 heures, le mouvement de sortie est beaucoup plus uniforme en forêt qu'en

savane ; dans cette dernière zone nous avons en effet retrouvé le "creux" de 3 heures signalé par PHILIPPON et BAIN (1972), pour lequel aucune explication satisfaisante n'a été trouvée, et qui divise le mouvement de sortie des microfilaires en deux maximums, l'un vers une heure et l'autre de 6 à 12 heures.

La précocité des premières sorties s'explique fort bien par la mise en place extrêmement rapide d'une membrane péritrophique infranchissable pour les microfilaires. L'étalement des passages jusqu'à la 12^{ème} heure et, en savane, le "creux" de 3 heures sont par contre incompatibles avec ces caractéristiques de la barrière péritrophique, et ne peuvent s'expliquer par la seule sortie différée de certaines microfilaires restées engluées dans l'espace péritrophique (cf. 2.1.2.)

A la suite de BAIN et PHILIPPON (1969 a, 1970), nous interpréterons cet étalement par un double mode de sortie des microfilaires : certaines traversent directement l'épithélium stomacal, entre deux cellules, tandis que d'autres peuvent séjourner pendant plusieurs heures à l'intérieur des cellules épithéliales de l'estomac avant de passer dans l'hémocèle.

2.3. ASPECT QUANTITATIF DE LA SORTIE DES MICROFILAIRES

Après DUKE (1968 a et b), DUKE et LEWIS (1964), DUKE *et al.* (1966), LAURENCE (1966), BAIN et PHILIPPON (1970) et PHILIPPON et BAIN (1972), nous avons pu constater tant en savane qu'en forêt la très grande variabilité du rapport entre les quantités de microfilaires passées dans l'hémocèle et les quantités de microfilaires ingérées, d'une femelle de *S. daimosum* s.l. à l'autre.

Cette variabilité n'est en rapport ni avec l'âge physiologique moyen des femelles ni avec leur horaire de piqûre. La possibilité de rendement différentiel de plusieurs cytotypes de *S. daimosum* s.l. présents simultanément sur un même lieu d'expérimentation n'est pas à exclure ; mais certaines observations ont été faites dans des zones où un seul cytotype est connu (région de Wa en forêt, cytotype Yah), et dans les zones où coexistent de façon certaine plusieurs formes chromosomiques (Nile et Sirba à Samandéni, Nile, Sirba et Soubré à la Léraba), les tests d'homogénéité n'ont pas révélé de ce point de vue l'existence de plusieurs populations distinctes. Nous attribuons donc cette variabilité à des facteurs individuels.

Au niveau des populations de femelles gorgées, il apparaît toutefois très nettement qu'il n'existe pas de relation entre les quantités de microfilaraires ingérées et celles de microfilaraires passant dans l'hémocèle, ce qui confirme les observations de DUKE (1962 a et b), DUKE et LEWIS (1964), PHILIPPON et BAIN (1972). Nous sommes en présence d'un phénomène caractérisé de "limitation" tel qu'il a été défini par BAIN (1971) : la quantité de microfilaraires passées dans l'hémocèle est proportionnelle à la quantité de microfilaraires ingérées jusqu'à un seuil supérieur limite de microfilaraires passées par femelle positive, seuil qui n'est pratiquement jamais dépassé quelle que soit la quantité de microfilaraires ingérées.

Une différence essentielle apparaît à ce propos entre savane et forêt (cf. tableaux 24 et 25) : en savane ce seuil est voisin de 2 - 3 microfilaraires alors qu'il est supérieur à une dizaine en forêt. Il existe donc une fraction de la population de femelles, beaucoup plus importante en forêt qu'en savane, chez laquelle le passage est proportionnel à l'ingestion.

BAIN (1971) explique ce phénomène de limitation par l'existence de deux populations de microfilaraires dont les unes (constituant les repas sanguins pauvres en microfilaraires) seraient physiologiquement aptes à traverser la paroi stomacale, tandis que les autres (constituant les repas riches en microfilaraires) seraient physiologiquement inaptes à cette traversée. Sans exclure cette hypothèse, nous pensons que la différence entre limitation et facilitation (cas où il n'existe pas de seuil limite de proportionnalité) peut s'interpréter mécaniquement par la seule mise en place d'une membrane péritrophique plus ou moins complète et plus ou moins hermétique. En particulier dans le cas des différences forêt/savane enregistrées chez *S. daimosum* s.l., les caractéristiques relevées précédemment à propos de la formation de la membrane péritrophique chez les femelles forestières du cytotype Yah (cf. 2.1.2.) peuvent expliquer que le seuil de limitation soit plus élevé en forêt qu'en savane. Mais il ne faut pas non plus exclure d'autres phénomènes mécaniques possibles, le traumatisme de certaines microfilaraires lors de leur ingestion par les femelles, tel qu'il a été signalé par BAIN *et al.* (1974) et OMAR et GARMS (1975) chez *S. ochraceum* au Guatemala, bien qu'aucune étude comparative de l'armature bucco-pharyngée des femelles de *S. daimosum* s.l. de savane et de forêt n'ait encore été entreprise.

En ce qui concerne l'aspect quantitatif du passage des microfilaraires d'*O. volvulus* dans l'hémocèle de la femelle de *S. daimosum* s.l., la différence entre forêt et savane apparaît plus considérable encore si on considère les trois paramètres suivants : proportion de microfilaraires ingérées passées dans l'hémocèle, proportion de femelles parasitées et nombre moyen de microfilaraires par femelle parasitée (tableaux 24 et 25).

- Compte-tenu du phénomène de limitation, la proportion de microfilières qui réussissent à passer dans l'hémocèle est évidemment d'autant plus grande que les quantités de microfilières ingérées sont plus faibles. Toutefois, une différence fondamentale apparaît entre savane et forêt puisque dans la première zone la proportion n'atteint pas 5% dans les meilleurs cas alors que dans la seconde zone elle peut avoisiner 50%.

Les résultats que nous avons obtenus en forêt concordent avec ceux de LEWIS (1960 b), au sud Cameroun et au Libéria), de DUKE (1962 b), DUKE et LEWIS (1964) et LAURENCE (1966) au Cameroun, qui signalent respectivement 43%, 35%, 44% et 75% de microfilières ingérées traversant la paroi stomacale ; les résultats que nous avons obtenus en savane soudanienne corroborent ceux de PHILIPPON et BAIN (1972) qui indiquent qu'en savane guinéenne cette proportion varie entre 0,5 et 3%.

- Au niveau de la proportion de femelles parasitées, la différence apparaît tout aussi considérable, puisque cette proportion est comprise entre 90 et 100% à partir de la 12^{ème} heure en forêt alors qu'en savane elle ne dépasse par 75% à la 12^{ème} heure et 55% à la 24^{ème} heure. Il faut souligner que la différence apparaît très précocement, puisqu'en forêt (à l'exception du foyer d'Inga) la proportion de femelles parasitées avoisine 100% dès la première heure.

- Le nombre moyen de microfilières passées dans l'hémocèle révèle également une différence relativement considérable, puisqu'au début du cycle intramusculaire (24 heures après le repas sanguin) il est en forêt par rapport à la savane plus de deux fois plus élevé à partir des onchocerquiens peu infectés et plus de 4 fois plus élevé à partir des onchocerquiens les plus infectés. Il faut noter à ce propos que, s'il existe incontestablement un effet limitant considérable, la quantité moyenne de microfilières ingérées influe cependant durant cette partie du cycle parasitaire sur la charge parasitaire moyenne des femelles, surtout en forêt (comparaison des cas 13 et 10), mais également dans une mesure bien moindre en savane (comparaison des cas 3 b et 6).

Il existe donc une limitation considérable de la quantité de parasites ingérés au tout début du cycle de développement d'*O. volvulus* chez la femelle de *S. damosum* s.l., mais cet effet est toutefois incomparablement plus marqué en savane qu'en forêt. Il convient de passer en revue les différents facteurs susceptibles d'expliquer cette disparité forêt/savane.

2.4. FACTEURS INFLUANT SUR LA QUANTITE DE MICROFILAIRES ECHAPPANT A LA DIGESTION

2.4.1. ORIGINES RESPECTIVES DU VECTEUR ET DU PARASITE -

2.4.1.1. Rappels bibliographiques -

Par une série d'expériences de transmission de microfilaires d'*O. volvulus* par des populations de femelles de *S. dammosum* s.l. d'origines géographiques diverses, DUKE *et al.* (1966) ont établi que, en Afrique de l'ouest, le parasite originaire de la forêt camerounaise se développe bien (proportion de microfilaires ingérées atteignant le stade infectant comprise entre 45 et 73%) chez les populations de *S. dammosum* originaires de la forêt, du secteur préforestier et de la savane guinéenne du Cameroun, du Sierra Leone et du Nigéria, mais qu'il se développe peu ou mal (proportion de microfilaires ingérées atteignant le stade infectant comprise entre 0 et 8,7%) chez les femelles de *S. dammosum* de savane soudanienne du Cameroun, de la Haute Gambie (Sénégal) et de l'Est voltaïque.

Inversement, ces auteurs ont montré que le parasite originaire de la savane soudanienne du Cameroun se développe bien (proportions de microfilaires ingérées atteignant le stade infectant comprises entre 15 et 47%) chez les femelles originaires de la même zone bioclimatique (Cameroun, Haute Gambie, Est voltaïque) mais peu ou pas (proportions de microfilaires ingérées atteignant le stade infectant comprises entre 0 et 8,8%) chez les femelles de forêt, de secteur préforestier et de savane guinéenne du Cameroun, du Nigéria et de Sierra Leone.

DUKE *et al.* (*loc. cit.*) ont ainsi conclu à l'existence en Afrique occidentale de deux souches d'*O. volvulus*, de deux formes physiologiques principales de *S. dammosum* et de deux couples filaire-vecteur dont l'un couvre les zones de forêt et de savane guinéenne tandis que le second est restreint à la savane soudanienne. Le rendement parasitaire observé chez les femelles de *S. dammosum* de différentes localités d'une même zone bioclimatique montrant des variations parfois importantes à partir d'un même porteur de parasites, DUKE *et al.* (*loc. cit.*), puis DUKE (1967 a) ont toutefois considéré qu'il existe des variantes géographiques de ces deux couples vecteurs-filaires principaux.

2.4.1.2. Observations personnelles -

Les tableaux 27 et 28 résument les observations relatives au début du cycle parasitaire de diverses souches d'*O. volvulus* chez des populations de *S. damnosum* s.l. d'origines géographiques différentes.

- Dans les cas de parasites de savane soudanienne ingérés par des femelles forestières de *S. damnosum* (cytotype Yah présumé : cas 7b et 8b), les microfilaires passent dans l'hémocèle avec une fréquence et une intensité comparables à celles qui prévalent lorsque ces femelles forestières ingèrent des microfilaires forestières originaires du même foyer (comparaison des cas 13 et 13 a avec les cas 7 b et 8b).

Mais dès leur arrivée dans l'hémocèle, ces microfilaires subissent une mortalité extrêmement élevée (tableau 29). Une telle mortalité existe dans le cas normal d'ingestion de microfilaires forestières par des simules de même origine; mais dans le cas de femelles forestières ingérant des microfilaires de savane, elle apparaît dès les premières heures qui suivent le repas sanguin et affecte 90% des microfilaires passées dans l'hémocèle après 24 heures de survie.

- De la même façon, lorsque des microfilaires de savane soudanienne sont ingérées par des populations de savane guinéenne de femelles de *S. damnosum* (vraisemblablement constituées au moins partiellement par le cytotype forestier Bille : cas 7c), l'intensité et la fréquence du passage de ces microfilaires dans l'hémocèle du vecteur est de type forestier. Mais dans ce cas où les sites d'origine du vecteur et du parasite ne sont séparés que par une cinquantaine de kilomètres, la mortalité des microfilaires passées dans l'hémocèle est normale.

- En savane soudanienne, lorsque les foyers sont voisins et les cytotypes du vecteur identiques, les microfilaires passent dans l'hémocèle du vecteur avec les mêmes fréquence et intensité quel que soit le foyer considéré (comparaison des cas 3b, 6 et 7a).

- Dans les cas de parasite forestier ingéré par des femelles de savane soudanienne (cytotypes Nile et Sirba : cas 14b), l'intensité et la fréquence des passages des microfilaires dans l'hémocèle sont de "type savane exacerbé", c'est-à-dire considérablement plus faibles que lorsque les mêmes vecteurs ingèrent des parasites de savane soudanienne (comparaison des cas 3 b et 6 avec le cas 14 b). De plus, là encore s'ajoute une surmortalité considérable (au moins 5 fois plus forte que dans les conditions normales de savane : tableau 30) affectant jusqu'à 50 % des microfilaires passées dans l'hémocèle.

Tableau 27 - Passage des microfilaries stomacales d'*O. volvulus* dans l'hémocèle de la femelle de *S. dammosum* dans les cas de parasite et de vecteur appartenant à des couples différents.

	Nombre de femelles gorgées					Nombre de femelles ayant ingéré des microfilaries					Nombre de femelles positives					% de femelles positives				
	Durée de survie					Durée de survie					Durée de survie					Durée de survie				
	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h
Cas n° 8 b - Simulies de forêt (Wa) onchocerque de savane soudanienne (Samandéni)	30	32	45	43	48	30	30	45	42	47	26	29	44	39 (29) *	33 (*)	86,7	96,7	97,8	92,9 (69,0) *	70,2 (*)
Cas n° 7b - id.	32	30	51	43	61	32	30	50	41	59	28	26	48	39 (27) *	39 (*)	87,5	86,7	96,0	95,1 (68,3) *	66,1 (*)
Cas n° 14 b - Simulies de savane souda- nienne (Nabéré)- Oncho- cerque de forêt (Wa)	38	50	100	100	100	35	45	89	93	93	0	3	6	11	12 (*)	0	6,7	6,9	11,8	12,9 (*)
Cas n° 7 a - Simulies et onchocerque de savane soudanienne (Nabéré et Samandéni)	/	/	/	/	60	/	/	/	/	60	/	/	/	/	30	/	/	/	/	50,0
Cas n° 7 c - Simulies de savane gui- néenne (Guéna) - Oncho- cerque de savane souda- nienne (Samandéni)	/	/	/	/	50	/	/	/	/	48	/	/	/	/	41	/	/	/	/	82,0

(*) : seules sont considérées les microfilaries thoraciques intramusculaires et les femelles qui en renferment

Tableau 28 - Passage des microfilaries stomacales d'*O. volvulus* dans l'hémocèle de la femelle de *S. damosum* dans les cas de parasite et de vecteur appartenant à des couples différents.

	Quantité totale de microfilaries ingérées					Quantité totale de microfilaries passées dans l'hémocèle					% de microfilaries passées dans l'hémocèle					N° nombre de microfilaries passées dans l'hémocèle par femelle positive				
	Durée de survie					Durée de survie					Durée de survie					Durée de survie				
	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h	1h	3h	6h	12h	24h
Cas n° 8b - Simulies de forêt (Wa) onchocerque de savane soudanienne (Samandéni)	1724	3105	3874	3810	4003	353	1006	1556	1520 (210) *	266 (*)	20,5	32,4	40,2	39,9 (5,5) *	6,6 (*)	13,6	34,7	35,4	38,9 (7,2) *	8,1 (*)
Cas n° 7b - id.	2201	1490	3219	2877	3831	309	503	952	1263 (275) *	213 (*)	14,0	33,7	29,6	43,9 (9,5) *	5,5 (*)	11,0	19,3	19,8	32,4 (10,2) *	5,4 (*)
Cas n° 14b Simulies de savane soudanienne (Nabéré), Onchocerque de forêt (Wa)	2774	2769	6917	7624	6429	0	3	12	19	27	0	0,11	0,17	0,25	0,42	0	1,0	2,0	1,7	2,2
Cas n° 7a - Simulies et onchocerque de savane soudanienne (Nabéré et Samandéni)	/	/	/	/	4261	/	/	/	/	70	/	/	/	/	1,64	/	/	/	/	2,3
Cas n° 7c - Simulies de savane guinéenne (Guéna), Onchocerque de savane soudanienne (Samandéni)	/	/	/	/	2328	/	/	/	/	697	/	/	/	/	29,8	/	/	/	/	17,0

(*) : Seules sont considérées les microfilaries thoraciques intramusculaires et les femelles qui en renferment

Tableau 29 - Localisation et mortalité des microfilaires d'*O. volvulus* dans l'hémocèle de la femelle de *S. damnosum* en fonction de la durée de survie après le repas sanguin (femelles forestières).

	Durée de survie	Tête			Thorax			Abdomen			Tête + Thorax + Abdomen (2)
		(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	
<u>cas n° 13:</u>	1h	3,8	0	4,2	34,3	11,8	34,2	61,9	12,1	61,6	11,5
Simulies (cytotype Yah présumé) et onchocerque de forêt (Wa)	3h	3,3	18,4	3,4	36,4	0,5	44,3	60,3	28,9	52,3	18,3
	6h	2,9	28,9	3,0	32,0	0,4	46,3	65,1	46,2	50,7	31,1
	12h	3,8	64,3	2,1	48,6	1,3	76,8	47,6	72,1	21,2	37,4
	24h	0,6	5/5	0	77,5	1,8	89,7	21,9	60,4	10,3	15,2
<u>cas n° 14a:</u>	1h	4,7	13,0	4,2	43,4	4,5	43,9	51,9	2,0	51,9	1,8
Simulies (cytotype Yah présumé) et onchocerque de forêt (Wa)	3h	7,8	3,7	8,2	50,3	2,6	53,9	41,9	17,7	37,9	9,1
	6h	2,9	8,6	2,9	65,6	1,3	71,2	31,5	24,3	25,9	8,0
	12h	0,1	1/1	0	80,3	4,6	92,5	19,6	68,4	7,5	17,3
	24h	0,1	1/1	0	86,9	7,1	92,7	13,0	48,0	7,3	7,0
<u>cas n° 7b:</u>	1h	2,1	0	2,3	25,0	4,1	26,5	72,9	11,9	71,2	9,6
Simulies de forêt (cytotype Yah présumé) et onchocerque de savane soudanienne (Samandéni)	3h	2,6	53,8	2,8	13,8	50,0	20,0	83,6	68,1	77,2	65,5
	6h	1,5	57,	1,8	22,0	10,2	55,2	76,5	79,8	43,0	64,1
	12h	2,9	72,7	2,5	29,2	22,2	71,5	67,9	87,8	26,0	68,2
	24h	0	/	0	2,9	50,5	71,4	97,1	78,6	28,6	89,2
<u>cas n° 8b :</u>	1h	2,0	50,0	1,1	18,3	2,6	20,3	79,7	13,3	78,6	12,1
Simulies de forêt (cytotype Yah présumé) et onchocerque de savane soudanienne (Samandéni)	3h	2,6	46,2	3,4	17,1	27,2	30,6	80,3	66,4	66,0	40,9
	6h	1,7	80,7	1,3	8,8	43,9	20,1	89,5	77,9	78,6	76,9
	12h	1,5	60,8	3,1	15,2	24,0	59,4	83,3	91,3	37,5	80,6
	24h	1,2	100	0	8,9	35,4	50,0	97,9	96,0	50,0	92,8

- (1) : % de microfilaires présentes dans la partie du corps considérée par rapport à la totalité des microfilaires passées dans l'hémocèle -
- (2) : % de microfilaires mortes par rapport à l'ensemble de celles présentes dans les parties du corps considérée
- (3) : % de microfilaires vivantes par rapport à la totalité des microfilaires observées dans l'hémocèle.

Tableau 30 - Localisation et mortalité des microfilaries d'*O. volvulus* dans l'hémocèle de la femelle de *S. dammersum* en fonction de la durée de survie après le repas sanguin (femelles de savane soudanienne).

	Durée de Survie	Tête			Thorax			Abdomen			Tête + Thorax + Abdomen (2)
		(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	
Cas n° 3b : Simulies (cytotypes Nile, Sirba présumés) et onchocerque de savane soudanienne (Samandéni)	1h	16,1	5/9	11,0	30,3	1/17	44,5	53,6	46,7	44,5	35,7
	3h	0	/	0	40,8	0	44,5	59,2	14,1	55,5	8,3
	6h	13,1	28,5	6,8	42,7	57,3	48,9	40,0	39,1	44,3	45,0
	12h	7,4	3/14	2,2	71,3	12,7	85,4	21,3	57,5	12,4	27,1
	24h	0	/	0	97,9	6,4	100	2,1	0	3/3	8,4
Cas n° 6 : Simulies de savane soudanienne (cytotypes Nile, Sirba présumés) et onchocerque de la même région (Samandéni)	1h	0	/	0	36,0	3/9	6/17	64,0	5/16	11/17	32,0
	3h	1/14	0/1	1/11	5/14	0/5	5/11	8/14	3/5	5/11	3/14
	6h	2/21	0/2	2/19	13/21	1/13	12/19	6/21	1/6	5/19	2/21
	12h	0	/	0	61,5	0	80,0	38,5	9/15	20,0	23,1
	24h	0	/	0	100	4,5	100	0	/	0	4,5
Cas n° 14b Simulies de savane soudanienne (cytotype Nile, Sirba présumés) et onchocerque de Forêt (Wa)	1h	0	/	0	0	/	0	0	/	0	/
	3h	1/3	1/1	0/2	1/3	0/1	1/2	1/3	0/1	1/2	1/3
	6h	0	/	0	8/12	0	8/10	4/12	2/4	2/10	2/12
	12h	1/19	1/1	0/18	18/19	0/18	18/18	0	/	0/18	1/19
	24h	18,5	5/5	0/13	59,3	3/16	13/13	22,2	6/6	0/13	51,8

(1) : % de microfilaries présentes dans la partie du corps concernée par rapport à la totalité des microfilaries passés dans l'hémocèle.

(2) : % de microfilaries mortes par rapport à l'ensemble de celles présentes dans la partie du corps considérée.

(3) : % de microfilaries vivantes par rapport à la totalité des microfilaries vivantes observées dans l'hémocèle.

2.4.1.3. DISCUSSION -

Ces observations montrent que le franchissement de la paroi stomacale de la femelle de *S. damnosum* par les microfilaries d'*O. volvulus* est sous la dépendance de divers facteurs.

- Facteurs entomologiques : mode de formation de la membrane péritrophique. Cette membrane, moins hermétique et de mise en place plus lente en forêt, autorise dans cette région la sortie de plus grandes quantités de microfilaries, quelle que soit l'origine de ces dernières.

- Facteurs parasitologiques : aptitude des microfilaries à échapper à l'emprisonnement par la membrane péritrophique. Les données relatives à l'ingestion de microfilaries forestières par des vecteurs de savane montrent que, confrontées à un type de barrage péritrophique particulièrement hermétique, les microfilaries forestières réussissent moins bien que les microfilaries de savane à quitter l'estomac du vecteur.

- Facteurs d'adaptation hôte-parasite : La surmortalité des microfilaries passées dans l'hémocèle est l'indice d'un certain degré d'incompatibilité entre certaines souches de vecteur et certaines souches de parasite d'origines géographiques différentes. Cette incompatibilité n'est pourtant pas absolue, comme nous l'avons vu à propos de l'ingestion de la souche d'*O. volvulus* de savane soudanienne par des femelles de savane guinéenne, et comme nous le reverrons à propos de l'évolution de la même souche de parasites chez des femelles de secteur préforestier (cf. 3).

Il ne nous est pas possible à partir de nos résultats de nous prononcer sur les rôles respectifs de facteurs génétiques ou de simples facteurs de contact et d'adaptation locale entre vecteur et parasite dans ces phénomènes de compatibilité et d'incompatibilité.

2.4.2. AUTRES FACTEURS -

2.4.2.1. Quantité de microfilaries ingérées -

Nous avons vu que, en raison du phénomène de limitation, il n'existe pas de proportionnalité vraie entre les quantités de microfilaries ingérées et celles de microfilaries passées dans l'hémocèle ; la proportionnalité n'existe que pour les quantités de microfilaries ingérées inférieures au seuil de limitation, qui peut être fixé à quelques unités en région de savane et à quelques dizaines d'unités en région forestière. Nous avons toutefois noté que, lorsque dans une même région bioclimatique les quantités moyennes de microfilaries ingérées sont très différentes, une variation (très légère en savane, un peu plus importante en forêt) peut apparaître au niveau des taux moyens de parasitisme des femelles.

2.4.2.2. Age physiologique des femelles -

En savane soudanienne, la proportion de microfilaries passées dans l'hémocèle est significativement plus élevée chez les femelles pares que chez les nullipares : respectivement 6,36% et 2,89% dans le cas 6 et 2,94% et 1,66% dans le cas 3b. Il n'en va pas de même en forêt, où cette proportion est significativement plus grande chez les nullipares (56,2%) que chez les pares (38,9% : cas 13 et 14a). Mais en forêt comme en savane, aucune différence significative n'apparaît entre pares et nullipares pour ce qui est de la proportion des femelles positives.

2.4.2.3. Durée du repas sanguin -

La durée du repas sanguin pourrait être un facteur permettant à certaines microfilaries d'arriver plus ou moins précocément dans l'estomac. Aucune différence n'a toutefois pu être décelée en ce qui concerne le passage des microfilaries dans l'hémocèle en fonction de cette durée.

2.4.2.4. Parasitisme par *O. volvulus* -

Pas plus en forêt qu'en savane, nous n'avons observé de différence significative de l'intensité du passage des microfilaries dans l'hémocèle chez les femelles pares naturellement parasitées par *O. volvulus* et chez celles qui ne le sont pas. Il ne semble donc pas que le développement d'une première génération de parasites ait d'influence sur la sortie des microfilaries ingérées ultérieurement.

2.4.2.5. Facteurs extrinsèques -

Nous n'avons pas noté d'effet de la température ambiante sur l'intensité du passage dans l'hémocèle des microfilaries ingérées.

2.4.2.6. Traitements anti-helminthiques -

Nous avons déjà examiné l'effet microfilaricide puissant de la diéthylcarbamazine (chapitre IV, 3.3.2.). Nous verrons ultérieurement (3.4.4.2.) que les potentialités évolutives des microfilaries prélevées sur des patients traitées à la diéthylcarbamazine ou à la suramine ne semblent pas obérées par ces antihelminthiques ; l'aptitude de ces microfilaries à traverser la paroi stomacale du vecteur ne paraît donc pas non plus altérée par ces traitements.

2.5. INFLUENCE DE LA QUANTITE DE MICROFILAIRES «RESCAPEES» SUR LA LONGEVITE DU VECTEUR

2.5.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES -

DUKE (1962a) a observé en forêt camerounaise que la prise de fortes quantités moyennes de microfilaires (moyenne géométrique supérieure à 20) réduit significativement l'espérance de vie du vecteur durant les premières heures qui suivent le repas sanguin. Ultérieurement, DUKE (1966) a montré que l'ingestion de fortes quantités moyennes de microfilaires de savane guinéenne par des femelles forestières augmente significativement la mortalité de ces dernières pendant les premières 24 heures qui suivent le repas sanguin.

2.5.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES -

En région de savane soudanienne, 11,8 % des femelles gorgées sur un onchocerquien fortement parasité (cas 3b) ont été observées mourantes entre la 6^{ème} et la 24^{ème} heures de survie. Cette mortalité affecte indiscutablement les femelles les plus lourdement parasitées, car chez ces femelles moribondes les quantités moyennes de microfilaires ingérées et les quantités moyennes de microfilaires passées dans l'hémocèle sont respectivement de 833 et de 209 (contre 343 et 3 pour les femelles vivantes correspondant à la même durée de survie). 86 % de ces cas de femelles moribondes hyperparasitées sont associés à des membranes péritrophiques incomplètes, absentes ou réduites à des fragments, ou à des perforations massives du tube digestif et des tubes de Malpighi par les microfilaires, accompagnées d'invasions de l'hémocèle par les microfilaires et le sang stomacaux. Durant la même période d'observation, la proportion de femelles moribondes n'atteint que 1,3 % chez les femelles gorgées à partir d'un onchocerquien peu parasité (cas 6). Compte tenu que la proportion des femelles vivantes montrant une membrane péritrophique anormale ne dépasse pas 9% environ (tableau 26), il apparaît évident que l'ingestion de très fortes quantités de microfilaires contrecarre la formation de la membrane péritrophique, d'où résultent une sortie massive des microfilaires dans tout l'hémocèle, des perforations du tube digestif et la mort de la femelle. Mais il faut souligner que le phénomène ne devient important que lorsque les simules ingèrent de très importantes quantités moyennes de microfilaires, généralement comprises entre plusieurs centaines et quelques milliers.

Chez les femelles forestières, la proportion de femelles moribondes est du même ordre qu'en savane (10,7 %). Ces femelles sont également celles qui ont ingéré les plus grandes quantités de microfilaries (69,4 en moyenne par repas, contre 48,9 chez les femelles vivantes : cas 13 et 14a), mais les quantités moyennes de microfilaries passées dans l'hémocèle ne sont pas significativement plus importantes chez les femelles mourantes que chez les femelles vivantes (respectivement 17,7 et 16,9). Les relations entre l'hyperparasitisme, les anomalies de la membrane péritrophique et la mortalité des femelles sont moins nettes qu'en savane, puisque 46,7 % seulement des cas de femelles moribondes sont associés à des membranes péritrophiques anormales (contre 16,9% des femelles vivantes : tableau 26). Il faut toutefois souligner que nous n'avons pas observé en forêt de quantités moyennes de microfilaries ingérées aussi élevées qu'en savane.

Au cours de nos expériences de "transmissions croisées", nous n'avons pas relevé d'accroissement de la mortalité normale, non plus que de différence significative entre les quantités de microfilaries ingérées par les femelles vivantes d'une part et moribondes d'autre part. Par contre, les quantités moyennes de microfilaries passées dans l'hémocèle sont significativement plus grandes chez les femelles mourantes que chez les vivantes : 4,4 contre 0,2 dans le cas 14b (parasite forestier ingéré par des femelles de savane) et 52,2 contre 19,8 dans le cas 7b (parasite de savane ingéré par des femelles forestières). Dans de tels cas l'intensité du passage des microfilaries dans l'hémocèle influence donc directement la mortalité des femelles.

3 - ASPECT QUANTITATIF

DU DÉVELOPPEMENT INTRAMUSCULAIRE

D'*O. volvulus*

CHEZ LA FEMELLE DE *S. damnosum* s.l.

Les tableaux 31 à 35 détaillent l'évolution quantitative du parasitisme de *S. damnosum* s.l. par les larves d'*O. volvulus* au cours de différentes étapes du cycle de développement de ces dernières. Les numérations effectuées jusqu'à 12 heures de survie concernent les microfilaries ingérées ; les

Tableau 31 - Evolution quantitative du parasitisme des femelles de *S. damnosum* par *O. volvulus* en région de savane soudanienne -

	0 - 12 heures				24 heures				4-5 jours (1ère mue)				5-6 jours (2è mue)				+ 6 jours (larves infectantes)			
	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
N° 3b	98,9 $\left(\frac{166}{168}\right)$	343,6 $\left(\frac{57725}{168}\right)$	347,8 $\left(\frac{57725}{166}\right)$	0-2560	57,1 $\left(\frac{24}{42}\right)$	3,45 $\left(\frac{145}{42}\right)$	6,04 $\left(\frac{145}{24}\right)$	0-46	42,8 $\left(\frac{15}{35}\right)$	0,77 $\left(\frac{27}{35}\right)$	1,80 $\left(\frac{27}{15}\right)$	0-4	55,5 $\left(\frac{10}{18}\right)$	1,83 $\left(\frac{33}{18}\right)$	3,30 $\left(\frac{33}{10}\right)$	0-10	43,2 $\left(\frac{19}{44}\right)$	1,14 $\left(\frac{50}{44}\right)$	2,63 $\left(\frac{50}{19}\right)$	0-9
N° 6	88,8 $\left(\frac{166}{187}\right)$	23,2 $\left(\frac{4338}{187}\right)$	26,1 $\left(\frac{4338}{166}\right)$	0-229	31,0 $\left(\frac{18}{58}\right)$	0,62 $\left(\frac{36}{58}\right)$	2,00 $\left(\frac{36}{18}\right)$	0-2	23,5 $\left(\frac{19}{81}\right)$	0,43 $\left(\frac{35}{81}\right)$	1,82 $\left(\frac{35}{19}\right)$	0-6	32,6 $\left(\frac{14}{43}\right)$	0,60 $\left(\frac{26}{43}\right)$	1,85 $\left(\frac{26}{14}\right)$	0-5	37,1 $\left(\frac{26}{70}\right)$	1,09 $\left(\frac{76}{70}\right)$	2,92 $\left(\frac{76}{26}\right)$	0-14
N° 7a	100 $\left(\frac{59}{59}\right)$	90,0 $\left(\frac{5310}{59}\right)$	90,0 $\left(\frac{5310}{59}\right)$	1-382	/	/	/	/	43,3 $\left(\frac{13}{30}\right)$	1,23 $\left(\frac{37}{30}\right)$	2,84 $\left(\frac{37}{13}\right)$	0-10	51,8 $\left(\frac{27}{52}\right)$	1,07 $\left(\frac{56}{52}\right)$	2,07 $\left(\frac{56}{27}\right)$	0-8	46,8 $\left(\frac{29}{62}\right)$	1,27 $\left(\frac{79}{62}\right)$	2,72 $\left(\frac{79}{29}\right)$	0-11
N° 8a	100 $\left(\frac{49}{49}\right)$	372,8 $\left(\frac{18267}{49}\right)$	372,8 $\left(\frac{18267}{49}\right)$	13-1690	/	/	/	/	66,1 $\left(\frac{39}{59}\right)$	1,71 $\left(\frac{101}{59}\right)$	2,59 $\left(\frac{101}{39}\right)$	0-10	59,6 $\left(\frac{31}{52}\right)$	1,85 $\left(\frac{96}{52}\right)$	3,09 $\left(\frac{96}{31}\right)$	0-7	60,0 $\left(\frac{12}{20}\right)$	2,30 $\left(\frac{46}{20}\right)$	3,83 $\left(\frac{46}{12}\right)$	0-13

(1) : % de femelles parasitées

(2) : moyenne arithmétique du nombre de larves d'*O. volvulus* par femelle observée -

(3) : moyenne arithmétique du nombre de larves d'*O. volvulus* par femelle parasitée -

(4) : valeurs extrêmes du nombre de larves d'*O. volvulus* par femelle parasitée -

Tableau 32 - Evolution quantitative du parasitisme des femelles de *S.damosum* par *O.volvulus* en région de savane guinéenne -

	0 - 12 heures				24 heures				4-5 jrs (1 ^{ère} mue)				5-6 jrs (2 ^e mue)				+ 6 jrs (larves infectantes)			
	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
N° 2b	95,4 $\left(\frac{478}{501}\right)$	115,9 $\left(\frac{58066}{501}\right)$	121,5 $\left(\frac{58066}{478}\right)$	0-622	48,9 $\left(\frac{150}{307}\right)$	1,13 $\left(\frac{349}{307}\right)$	2,33 $\left(\frac{349}{150}\right)$	0-73	/	/	/	/	48,6 $\left(\frac{17}{35}\right)$	1,14 $\left(\frac{40}{35}\right)$	2,35 $\left(\frac{40}{17}\right)$	0-4	54,4 $\left(\frac{56}{109}\right)$	1,15 $\left(\frac{119}{103}\right)$	2,12 $\left(\frac{119}{56}\right)$	0-7
N° 2(e+f)	81,8 $\left(\frac{90}{110}\right)$	50,5 $\left(\frac{5557}{110}\right)$	61,7 $\left(\frac{5557}{90}\right)$	0-530	/	/	/	/	33,3 $\left(\frac{14}{42}\right)$	0,52 $\left(\frac{22}{42}\right)$	1,57 $\left(\frac{22}{14}\right)$	0-4	27,1 $\left(\frac{16}{59}\right)$	0,61 $\left(\frac{36}{59}\right)$	2,25 $\left(\frac{36}{16}\right)$	0-7	42,7 $\left(\frac{26}{61}\right)$	1,06 $\left(\frac{65}{61}\right)$	2,50 $\left(\frac{65}{26}\right)$	0-7
N° 2(g+h)	92,6 $\left(\frac{50}{54}\right)$	21,2 $\left(\frac{1143}{54}\right)$	22,9 $\left(\frac{1143}{50}\right)$	0-120	/	/	/	/	45,2 $\left(\frac{19}{42}\right)$	0,81 $\left(\frac{34}{42}\right)$	1,78 $\left(\frac{34}{19}\right)$	0-5	29,5 $\left(\frac{13}{44}\right)$	0,61 $\left(\frac{27}{44}\right)$	2,08 $\left(\frac{27}{13}\right)$	0-6	44,8 $\left(\frac{86}{192}\right)$	0,89 $\left(\frac{172}{192}\right)$	2,00 $\left(\frac{172}{86}\right)$	0-13
N° 2 i	91,2 $\left(\frac{31}{34}\right)$	19,6 $\left(\frac{666}{34}\right)$	21,5 $\left(\frac{666}{31}\right)$	0-160	/	/	/	/	54,5 $\left(\frac{18}{33}\right)$	1,45 $\left(\frac{48}{33}\right)$	2,67 $\left(\frac{48}{18}\right)$	0-5	52,4 $\left(\frac{33}{63}\right)$	1,47 $\left(\frac{93}{63}\right)$	2,82 $\left(\frac{93}{33}\right)$	0-7	56,0 $\left(\frac{42}{75}\right)$	1,40 $\left(\frac{105}{75}\right)$	2,50 $\left(\frac{105}{42}\right)$	0-11

(1) : % de femelles parasitées -

(2) : moyenne arithmétique du nombre de larves d'*O.volvulus* par femelle observée

(3) : moyenne arithmétique du nombre de larves d'*O.volvulus* par femelle parasitée

(4) : valeurs extrêmes du nombre de larves d'*O.volvulus* par femelle parasitée

Tableau 33 - Evolution quantitative du parasitisme des femelles de *S. damnosum* par *O. volvulus* en région forestière -

	0 - 12 heures				24 heures				4-5 jrs (1ère mue)				5-6 jrs (2ème mue)				6 jrs (larves infec.)			
	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
N° 10	82,0	20,3	24,7	0-150	82,3	5,42	6,59	0-32	80,5	6,19	7,69	0-35	77,5	5,70	7,36	0-57	77,3	5,65	7,30	0-37
	$\left(\frac{160}{195}\right)$	$\left(\frac{3960}{195}\right)$	$\left(\frac{3960}{160}\right)$		$\left(\frac{51}{62}\right)$	$\left(\frac{336}{62}\right)$	$\left(\frac{336}{51}\right)$		$\left(\frac{66}{82}\right)$	$\left(\frac{508}{82}\right)$	$\left(\frac{508}{66}\right)$		$\left(\frac{55}{71}\right)$	$\left(\frac{405}{71}\right)$	$\left(\frac{405}{55}\right)$		$\left(\frac{99}{128}\right)$	$\left(\frac{723}{128}\right)$	$\left(\frac{723}{99}\right)$	
N ^{os} 13+14a	96,3	53,9	56,0	0-313	90,8	11,96	13,17	0-78	78,6	10,42	13,27	0-40	86,0	11,25	13,08	0-66	90,0	8,55	9,50	0-45
	$\left(\frac{235}{244}\right)$	$\left(\frac{13162}{244}\right)$	$\left(\frac{13162}{235}\right)$		$\left(\frac{89}{98}\right)$	$\left(\frac{1172}{98}\right)$	$\left(\frac{1172}{89}\right)$		$\left(\frac{44}{56}\right)$	$\left(\frac{584}{56}\right)$	$\left(\frac{584}{44}\right)$		$\left(\frac{37}{43}\right)$	$\left(\frac{484}{43}\right)$	$\left(\frac{484}{37}\right)$		$\left(\frac{36}{40}\right)$	$\left(\frac{342}{40}\right)$	$\left(\frac{342}{36}\right)$	

(1) : % de femelles parasitées

(2) : moyenne arithmétique du nombre de larves d'*O. volvulus* par femelle observée

(3) : moyenne arithmétique du nombre de larves d'*O. volvulus* par femelle parasitée

(4) : valeurs extrêmes du nombre de larves d'*O. volvulus* par femelle parasitée

Tableau 34 - Evolution quantitative du parasitisme des femelles de *S. damnosum* par *O. volvulus* dans le cas de "transmissions croisées".

	0 - 12 heures				24 heures				4-5 jours (1ère mue)				5-6 jours (2è mue)				+ 6 jrs (larves infec.)			
	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
N ^{os} 7b + 8b	98,0 $\left(\frac{300}{306}\right)$	72,9 $\left(\frac{22300}{306}\right)$	74,3 $\left(\frac{22300}{300}\right)$	0-804	66,0 $\left(\frac{72}{109}\right)$	4,38 $\left(\frac{478}{109}\right)$	6,64 $\left(\frac{478}{72}\right)$	0-100	18,9 $\left(\frac{7}{37}\right)$	0,27 $\left(\frac{10}{37}\right)$	1,43 $\left(\frac{10}{7}\right)$	0-3	29,2 $\left(\frac{7}{24}\right)$	0,71 $\left(\frac{17}{24}\right)$	2,43 $\left(\frac{17}{7}\right)$	0-7	40,9 $\left(\frac{9}{22}\right)$	0,86 $\left(\frac{19}{22}\right)$	2,11 $\left(\frac{19}{9}\right)$	0-7
N ^o 8c	98,7 $\left(\frac{148}{150}\right)$	84,5 $\left(\frac{12675}{150}\right)$	85,6 $\left(\frac{12675}{148}\right)$	0-463	/	/	/	/	85,7 $\left(\frac{36}{42}\right)$	10,4 $\left(\frac{431}{42}\right)$	11,9 $\left(\frac{431}{36}\right)$	0-47	84,4 $\left(\frac{38}{45}\right)$	12,5 $\left(\frac{561}{45}\right)$	14,8 $\left(\frac{561}{38}\right)$	0-82	88,9 $\left(\frac{56}{63}\right)$	11,6 $\left(\frac{730}{63}\right)$	13,0 $\left(\frac{730}{56}\right)$	0-72
N ^o 14b	90,9 $\left(\frac{262}{288}\right)$	69,7 $\left(\frac{20084}{288}\right)$	76,6 $\left(\frac{20084}{262}\right)$	0-983	12,0 $\left(\frac{12}{100}\right)$	0,27 $\left(\frac{27}{100}\right)$	2,25 $\left(\frac{27}{12}\right)$	0-11	6,2 $\left(\frac{4}{64}\right)$	0,06 $\left(\frac{4}{64}\right)$	1,00 $\left(\frac{4}{4}\right)$	0-1	2,2 $\left(\frac{1}{46}\right)$	0,02 $\left(\frac{1}{46}\right)$	1,00 $\left(\frac{1}{1}\right)$	0-1	3,6 $\left(\frac{1,2}{33}\right)$	0,04 $\left(\frac{1,3}{33}\right)$	1,11 $\left(\frac{1,3}{1,2}\right)$	0-2
N ^o 7c	96,5 $\left(\frac{56}{58}\right)$	54,5 $\left(\frac{3160}{58}\right)$	56,4 $\left(\frac{3160}{56}\right)$	0-548	80,4 $\left(\frac{37}{46}\right)$	11,6 $\left(\frac{532}{46}\right)$	14,4 $\left(\frac{532}{37}\right)$	0-100	/	/	/	/	65,8 $\left(\frac{48}{73}\right)$	2,23 $\left(\frac{163}{73}\right)$	3,37 $\left(\frac{163}{48}\right)$	0-18	/	/	/	/

(1), (2), (3), (4) : cf. tableaux n° 31 à 33.

7b et 8b : parasite de savane soudanienne (Samandéni), vecteur de forêt (cytotype Yah seul connu).

8c : " " " (Samandéni), vecteur de secteur préforestier (cytotype Soubré dominant).

14b : " de forêt (Wa), vecteur de savane soudanienne (cytotypes Nile et Sirba seuls connus).

7c : " savane soudanienne (Samandéni), vecteur de savane guinéenne (cytotype Bille dominant).

Tableau 35 - "Rendements parasites" des femelles de *S. damnosum* e.l.

		Rendement parasitaire brut au 6è jour (%)	Taux de survie des fe- melles de <i>S. damnosum</i> (%)				Rendement parasite, mortalité du vecteur incluse (%)			
			6è j.	8è j.	10è j	12è j	6è j.	8è j.	10è j.	12èj
Savane soudanaïenne	3b	0,33	32,0	/	9,5	2,7	0,11	/	0,02	0,01
	6	4,70	23,9	/	9,5	3,4	1,12	/	0,45	0,16
	7a	1,41	20,6	/	3,6	1,3	0,29	/	0,05	0,02
	8a	0,62	/	/	/	/	/	/	/	/
Savane guinéenne	2b	0,99	37,1	/	/	/	0,37	/	/	/
	2e + 2f	2,10	39,0	/	/	/	0,82	/	/	/
	2g + 2h	4,21	31,2	/	9,1	1,1	1,31	/	0,38	0,05
	2i	7,14	23,4	/	/	/	1,67	/	/	/
Forêt	10	27,83	10,2	2,4	/	/	2,84	0,67	/	/
	13+14a	15,86	13,7	2,2	0,3	0	2,17	0,35	0,05	0
"Transmissions croisées"	7b+ 8b	1,18	10,9	4,2	0	0	0,13	0,05	0	0
	8c	13,73	16,8	5,8	1,0	0	2,31	0,80	0,14	0
	14b	0,06	5,6	0,7	0,3	0	0,003	0,0004	0,0002	0
	7c	4,09	5,0	0	0	0	0,20	0	0	0

les numérations ultérieures se rapportent évidemment uniquement aux larves évolutives de la cavité générale et des muscles thoraciques.

3.1. PROPORTION DE FEMELLES PARASITEES

Après avoir subi une chute considérable au cours des premières heures qui suivent le repas sanguin, chute attribuable au barrage péritrophique, cette proportion reste du même ordre de grandeur (en moyenne légèrement inférieure à 50%), quelle que soit la densité de microfilaires ingérées, aussi bien en savane guinéenne qu'en savane soudanienne.

En région forestière la chute résultant du barrage péritrophique est par contre très peu marquée, et les proportions de femelles parasitées restent très élevées (de 80 à 90%) jusqu'à la fin du cycle parasitaire.

Il en va de même dans le cas (8c) de la souche parasitaire de savane soudanienne (Samandéni) effectuant son cycle chez les femelles du secteur préforestier de Lamto (cytotype Soubré dominant).

Par contre, lorsque la souche de parasite évolue chez les femelles forestières de la région de Wa (cas 7b et 8b, cytotype Yah présumé), la proportion de femelles parasitées décroît en cours de cycle et est du même ordre de grandeur qu'en savane à l'issue de celui-ci.

Le développement de la souche de savane soudanienne chez des populations vectrices de savane guinéenne comprenant le cytotype Bille donne lieu à des proportions de femelles parasitées intermédiaires entre celles de savane et celles de forêt.

La transmission de la souche parasitaire forestière de Wa par les femelles de savane soudanienne montre une proportion de femelles parasitées extraordinairement basse dès le début du cycle intramusculaire et qui s'abaisse encore régulièrement jusqu'à ce que les femelles deviennent infectieuses.

3.2. CHARGE PARASITAIRE MOYENNE DES FEMELLES

Dans toutes les zones bioclimatiques, les charges parasitaires moyennes restent du même ordre de grandeur à partir de la 24^{ème} heure et

jusqu'à l'apparition des larves infectantes. Les différences entre forêt et savane qui se font jour dès la sortie des microfilaries de l'estomac subsistent donc tout au long du cycle parasitaire ; à l'issue de ce dernier, la charge parasitaire moyenne des femelles infectieuses est 3 à 4 fois plus élevée en forêt (où elle est comprise entre 7 et 10 larves infectantes par femelle infectieuse) qu'en savane (où elle varie entre 2 et 3).

Comme pour la proportion de femelles parasitées, la charge parasitaire moyenne est de type forestier caractérisé dans le cas de femelles de secteur préforestier de Lamto parasitées par la souche d'*O. volvulus* de savane guinéenne de Samandéni. Elle est de type intermédiaire dans le cas où cette même souche de parasite évolue en savane guinéenne chez des femelles appartenant vraisemblablement au moins partiellement au cytotype Bille. Elle est réduite à sa plus simple expression (très voisine de une larve infectante par femelle infectieuse) dans le cas de la souche parasitaire forestière ingérée par des femelles de savane soudanienne.

3.3. RENDEMENT PARASITAIRE

Le tableau 35 indique le rendement parasitaire brut des femelles de différentes zones bioclimatiques, traduit par le rapport entre la quantité moyenne de larves infectantes par femelle survivante au 6ème jour après le repas sanguin et la quantité moyenne de microfilaries ingérées par femelle gorgée. Les valeurs de ce rendement obtenues après intégration de la mortalité des femelles figurent à titre indicatif étant données les conditions très artificielles de survie des femelles et la grande variabilité des taux de survie en captivité.

Quelles que soient les quantités de microfilaries ingérées, ce rendement est beaucoup plus élevé en forêt (de 15 à 30%) qu'en savane (7,14 % au maximum).

Dans les cas de "transmissions croisées", ce rendement est :

- du même ordre de grandeur que dans une situation forestière normale dans le cas de parasites de savane soudanienne transmis par le vecteur de secteur préforestier de Lamto ;

- du même ordre de grandeur que dans des conditions de savane normales dans le cas de parasites de savane soudanienne transmis par le vecteur forestier de Wa ou le vecteur de savane guinéenne de Guéna ;

- infime (5 fois plus faible que le plus bas rendement de savane) dans le cas de la souche forestière de parasite de Wa transmise par le vecteur de savane soudanienne.

3.4. FACTEURS INFLUANT SUR LA QUANTITE DE LARVES EVOLUTIVES

3.4.1. MORTALITE DES MICROFILAIRES -

Outre la très importante mortalité des microfilaires restant emprisonnées à l'intérieur de la membrane péritrophique (facteur limitant principal des quantités de larves évolutives d'*O. volvulus*), nous avons déjà mentionné (tableaux 29 et 30) qu'il existe une mortalité notable chez les microfilaires passées dans l'hémocèle, principalement au niveau de la tête, et surtout de l'abdomen, de 6 à 12 heures après le repas sanguin, avant que ces parasites n'aient gagné les muscles thoraciques.

Cette mortalité affecte un tiers à un quart des microfilaires évadées, tant en savane qu'en forêt, lorsque les femelles absorbent des parasites de leur propre zone géographique ; elle s'accroît (50%) quand des femelles de savane soudanienne ingèrent des microfilaires forestières du sud-ouest de la Côte d'Ivoire, et elle devient considérable (jusqu'à 90%, dont 1/3 à 1/2 concerne les microfilaires ayant réussi à gagner les muscles thoraciques) lorsque des femelles du sud-ouest de la Côte d'Ivoire ingèrent des parasites de savane soudanienne. Notons que cette mortalité des microfilaires de savane chez des vecteurs forestiers ne saurait être généralisée, comme le prouve l'excellent rendement parasitaire obtenu chez des femelles de Lamto ayant ingéré la souche d'*O. volvulus* de Samandéni.

3.4.2. MORTALITE DES LARVES INTRAMUSCULAIRES -

DUKE et LEWIS (1964) ont montré en forêt camerounaise que cette mortalité est faible et n'affecte que 9% des larves thoraciques. Par contre, dans le cas de vecteurs parasités par une souche incompatible d'*O. volvulus*, DUKE (1966) a observé d'importantes éliminations de parasites au moment des deux mues larvaires, principalement de la première.

Comme l'a signalé LEWIS (1953), les cas d'observations de larves mortes au cours des dissections sont exceptionnels. Ils sont un peu plus fréquents lorsque les vecteurs sont parasités par une souche incompatible

d'*O. volvulus* (cas 7b et 8b) et concernent alors essentiellement des formes saucisses anormalement âgées (parfois plus ou moins mélanisées) et de jeunes 2ème stades anormaux (moitié saucisse, moitié 2ème stade) souvent en cours de mue.

Les tableaux 31 à 34 montrent d'ailleurs un fléchissement généralisé des taux de parasitisme des femelles au moment de la première mue des larves évolutives d'*O. volvulus*, quelle que soit la zone bioclimatique considérée. Il est également possible de déduire de ces tableaux que, dans les foyers de savane, environ 15 % des larves évolutives sont éliminées durant leur cycle intramusculaire (entre le second et le 6ème jours qui suivent le repas sanguin); cette élimination affecte environ 27 % des larves pendant la même période en forêt et de 80 à 85% dans les cas de "transmissions croisées".

3.4.3. MORTALITE DES VECTEURS PARASITES -

DUKE (1962b) a observé en forêt camerounaise que les femelles ayant la plus courte espérance de vie sont aussi celles qui montrent la plus faible capacité de supporter le développement d'*O. volvulus*. Mais dans le cas de femelles forestières ingérant des microfilaires de savane soudanienne, le même auteur (1966), toujours au Cameroun, signale une nette tendance des femelles les plus lourdement parasitées à mourir plus tôt que les autres.

De la même façon, il nous est apparu dans toutes les zones bioclimatiques que la charge parasitaire moyenne des femelles mortes est à chaque jour de survie significativement plus élevée que celle des femelles survivantes, en particulier au cours des trois premiers jours qui suivent le repas sanguin.

En région forestière (Inga), l'espérance de vie des femelles montrant plus de 20 parasites intramusculaires est significativement réduite par rapport à celle de femelles moins lourdement parasitées ou à celle de femelles gorgées sur un témoin non infecté.

Enfin l'espérance journalière de survie des femelles parasitées maintenues en captivité subit une chute importante au moment de la première mue des parasites, cette chute étant particulièrement accentuée chez les femelles parasitées par une souche d'*O. volvulus* d'origine différente de la leur.

Le fléchissement des taux de parasitisme au niveau des 4ème et 5ème jours, ainsi que l'élimination de parasites au cours du cycle intramusculaire qui ont été constatés précédemment (3.4.2.) sont donc imputables non

seulement à la mortalité des larves évolutives d'*O. volvulus*, mais aussi et surtout à la mortalité des femelles de *S. damnosum* les plus lourdement parasitées.

3.4.4. AUTRES FACTEURS -

3.4.4.1. Température -

Nous avons déjà signalé le retard de développement des larves d'*O. volvulus* qu'entraîne l'abaissement des températures (1.3.3.2.) . Ce retard s'accompagne parfois de la mort de quelques parasites , en particulier au moment de la première mue ; mais le phénomène n'affecte généralement qu'un petit nombre de larves, même au sein d'une même génération et chez un même vecteur, et n'a pas d'influence notable sur l'intensité du parasitisme en fin de cycle. Le foyer d'Inga fait toutefois exception à cette règle : dans cette région, en saison sèche (juin-juillet) quand les températures nocturnes s'abaissent au-dessous de 18-19°C, la mortalité des larves en cours de première ou de deuxième mue atteint un quart à un tiers des parasites:

3.4.4.2. Traitements anti-helminthiques -

Les cas 2e et 2f du tableau 32 se rapportent à un patient traité par une cure de suramine ayant débuté quatre mois auparavant (cf. chapitre IV, 3.3.2.). Le potentiel évolutif des microfilaires n'est pas significativement affecté (comparaison avec le cas 2b, concernant le même onchocercien avant traitement) et aucune mortalité anormale des larves évolutives n'a été constatée. Ces résultats ne sont pas en contradiction totale avec ceux de DUKE (1968g), qui signale un affaiblissement du potentiel évolutif des microfilaires soumises à un tel traitement ; l'analyse des résultats de cet auteur montre en effet que ce potentiel ne devient nul qu'au-delà du troisième mois qui suit le traitement.

Les cas 2g et 2h du même tableau concernent le même patient soumis à une cure de diéthylcarbamazine (cf. chapitre III, 3.3.2.) 5 mois après le début de la cure de suramine. Là encore le potentiel évolutif des microfilaires survivantes n'apparaît pas significativement réduit par le traitement. Ces résultats confirment ceux de DUKE (1968g) relatifs à l'absence d'effets de la diéthylcarbamazine de ce point de vue, mais contredisent, comme ceux du cas 2i, les résultats du même auteur relatifs à l'effet inhibiteur de la suramine sur les capacités de développement des microfilaires chez le vecteur. Il faut toutefois noter que les résultats de DUKE (1968g) ont été obtenus dans une zone bioclimatique différente (forêt camerounaise) et à partir d'onchocerciens moins lourdement parasités.

Quoi qu'il en soit , avec le sujet considéré et dans les conditions de savane guinéenne, le protocole thérapeutique choisi s'est montré sans effet sur le pouvoir évolutif des microfilaires d'*O. volvulus* survivantes et, partant , sur la capacité vectrice des populations de *S.damnosum* .

3.5. DISCUSSION, CONCLUSIONS

L'étude du cycle intramusculaire d'*O.volvulus* chez *S.damnosum* montre que, dans tous les cas, l'essentiel de la réduction des quantités de parasites ingérés par le vecteur survient en tout début du cycle parasitaire, lors de la formation de la membrane péritrophique qui entraîne la digestion de la plus grande partie, voire de la quasi-totalité des microfilaires absorbées. Une mortalité notable mais beaucoup plus réduite intervient ensuite dans l'hémocèle chez les microfilaires ayant franchi la paroi stomacale avant qu'elles n'aient gagné les muscles thoraciques.

Ultérieurement, les taux de parasitisme des femelles restent du même ordre de grandeur tout au long du cycle parasitaire. La mortalité des parasites reste relativement faible pendant cette phase intramusculaire et s'accompagne d'une surmortalité des femelles les plus lourdement parasitées. Cette mortalité des parasites et cette surmortalité des vecteurs hyper-infectés connaissent un maximum au moment de la première mue parasitaire.

Les différences entre forêt et savane relevées à propos de la sortie des microfilaires dans l'hémocèle demeurent tout au long du cycle intramusculaire et se retrouvent chez les femelles infectieuses : en forêt les proportions de femelles parasitées varient de 80 à 90 % , les charges parasitaires moyennes des femelles infectieuses de 7 à 10 larves et les rendements parasitaires de 15 à 30 % , alors que les mêmes paramètres en savane ne sont respectivement que de 30 à 60% , 2 à 3 larves et 0,3 à 7%.

Ces caractéristiques s'appliquent à des souches de parasites évoluant chez des souches de vecteurs de même origine géographique. Lorsque souche de vecteur et souche de parasite sont d'origines différentes, la mortalité des parasites et la surmortalité concomittante des vecteurs hyper-infectés sont en général beaucoup plus importantes, au cours des deux premiers jours du cycle parasitaire et au moment de la première mue larvaire, ces phénomènes étant l'indice d'une incompatibilité entre vecteur et parasite.

Dans le cas de parasite forestier (du sud-ouest de la Côte d'Ivoire) évoluant chez des femelles de savane soudanienne (cytotypes Nile et Sirba présumés), ces mortalités s'ajoutant à un barrage péritrophique particulièrement hermétique entraînent une intensité de transmission extrêmement réduite, quasiment nulle.

Dans le cas contraire (parasite de savane soudanienne évoluant chez des femelles du sud-ouest de la Côte d'Ivoire appartenant selon toute vraisemblance au cytotype Yah) cette mortalité se traduit en fin de cycle parasitaire par des taux de parasitisme des femelles très abaissés par rapport à ceux d'une transmission forestière normale. Mais loin de tendre vers zéro comme dans le cas précédent, ces taux sont du même ordre de grandeur que ceux qui caractérisent une transmission de savane normale ; l'origine de la réduction parasitaire est cependant bien différente dans les deux cas : en savane (parasite et vecteur de même origine) elle est essentiellement le fait du barrage péritrophique alors que dans le cas présent elle est due aux mortalités conjuguées des microfilaires dans l'hémocèle et des larves évolutives et des femelles hyper-infectées en cours de cycle intramusculaire.

Cette caractéristique du développement de la souche d'*O. volvulus* de savane soudanienne chez des vecteurs forestiers n'est cependant pas généralisable : il apparaît en effet que cette souche évolue fort bien, c'est-à-dire que les taux de parasitisme sont tout-à-fait comparables à ceux d'une transmission forestière normale, chez les femelles du secteur préforestier de Lamto, où le cytotype larvaire dominant est Soubré.

De même cette souche de savane soudanienne se développe-t-elle bien, avec une intensité de transmission intermédiaire entre celles de savane et de forêt, chez les femelles du foyer de Guéna (savane guinéenne) où le cytotype larvaire dominant est Bille.

Ces résultats de "transmissions croisées" montrent donc que, s'il existe manifestement entre les souches de vecteurs et celles de parasites des compatibilités et des incompatibilités, ces dernières ne signifient pas systématiquement absence de transmission. La réalité est beaucoup plus complexe et, là encore, il est pour l'instant impossible de faire les parts respectives de la génétique du vecteur (influence de l'identité des cytotypes de *S. damnosum* s.l.), de celle du parasite (existence éventuelle d'un "complexe" *O. volvulus*) ou de l'adaptation locale hôte-parasite, pour expliquer ces phénomènes de compatibilité et d'incompatibilité entre vecteur et parasite.

4 - INFLUENCE DES AUTRES PARASITES SUR LE DÉVELOPPEMENT D'*O. volvulus* CHEZ LE VECTEUR

4.1. CHAMPIGNONS ET PROTOZOAIRES

Ces parasites sont surtout fréquents dans les régions forestières. Ils se rencontrent principalement au niveau des ovaires des femelles nullipares, et la rareté du parasitisme chez les pares a amené plusieurs auteurs (LEWIS, 1960b, 1965 ; GARMS, comm. pers.) à penser que ces parasites tuent leur hôte avant son second cycle gonotrophique.

4.2. FILAIRES D'ORIGINE ANIMALE

L'étude de l'influence du développement de filaires animales sur celui d'*O. volvulus* et *vice versa* n'est possible que lorsque les larves des deux catégories de filaires sont morphologiquement différenciables. Nous avons observé une telle situation, également signalée par GARMS (1973b) au Libéria, dans le foyer d'Inga (cf. chapitre III, tableau 5).

Dans ce foyer, des femelles parasitées à la fois par de jeunes larves (saucisses) de la filaire de type II et par des larves âgées d'*O. volvulus* se rencontrent aussi bien que des femelles parasitées simultanément par des larves âgées de la filaire de type II et par des larves jeunes d'*O. volvulus*. Compte-tenu du point de vue qui nous intéresse ici, nous ne prendrons en considération que la seconde catégorie de femelles.

Parmi les femelles observées à Inga pendant un cycle annuel, ce type de parasitisme mixte affecte 0,20% des pares ; il représente 11,5 % des

femelles parasitées par des larves âgées de type II et 4,2% des femelles infectées par *O. volvulus*. Il n'existe cependant pas de différence significative de la charge moyenne en larves évolutives d'*O. volvulus* entre les femelles parasitées à la fois par de telles larves et par des larves âgées de type II d'une part, et les femelles seulement infectées par *O. volvulus* d'autre part. Au vu de cet exemple, on peut donc estimer que le développement chez les femelles de *S. damnosum* s.l. d'une première génération de parasites de type II est sans influence sur le développement d'une génération ultérieure de larves d'*O. volvulus*.

4.3. AUTRES NEMATODES

4.3.1. ASCARIDIDA -

La présence de Nématodes Ascaridida enroulés dans les tubes de Malpighi ou dans le proctodeum a été signalée par plusieurs auteurs en savane ouest-africaine (LEWIS et MARR, 1963 ; MARR et LEWIS, 1964 ; BALAY, 1968 ; OVAZZA *et al.*, 1965a et b ; BAIN et PHILIPPON, 1969b).

Nous avons retrouvé de tels Nématodes dans différents foyers de savane (Samandéni, Faya, Léraba, Haut-Bandama) de secteur préforestier (Lamto) et de forêt (Bia). Le parasitisme atteint de 0,10 à 10% des femelles selon les foyers, sans qu'un cycle saisonnier soit apparent ; du fait que ce parasitisme est contracté à l'état larvaire (larves, nymphes et mâles de *S. damnosum* s.l. peuvent être parasités), il affecte aussi bien les pares que les nullipares. Le nombre moyen de larves par femelle parasitée est légèrement supérieur à 1, mais des charges parasitaires supérieures (jusqu'à II larves par femelle) ne sont pas rares.

La charge parasitaire moyenne en larves d'*O. volvulus* des femelles infectées ou infectieuses n'est pas différente que ces femelles soient ou non en même temps parasitées par des Nématodes de ce type. Nous en déduisons donc que ce parasitisme est sans influence sur le développement d'*O. volvulus* chez *S. damnosum*.

4.3.2. MERMITHIDAE -

Le parasitisme des femelles de *S. damnosum* s.l. par des Mermithidae a été signalé en Afrique occidentale par de nombreux auteurs : CROSSKEY (1954), LEWIS (1958b), OVAZZA *et al.*, 1965 a ; LE BERRE (1966, 1971 b)

PHILIPPON *et al.* (1968) , GARMS (comm. pers.) , MONDET (1974) , MONDET *et al.* (à paraître).

Ce parasitisme imaginal, vraisemblablement acquis à l'état larvaire, peut affecter jusqu'à 50% et même 80% des femelles . Il semble sans effet sur l'alimentation sanguine et sur les déplacements des femelles , mais il provoque leur stérilité : la quasi-totalité des femelles nées ates parasitées ont des ovaires atrophiés et restent à l'état physiologique de nullipares même si elles atteignent un âge chronologique de pares. (LE BERRE, 1966, 1971b ; MONDET *et al.*, à paraître).

Nous avons pu observer la survie de femelles gorgées sur onchocercarien dans un foyer de savane guinéenne (extrême nord de la Côte d'Ivoire) en fin de saison des pluies, à une période où, dans les conditions naturelles, 24 % des femelles piqueuses (41 % des nullipares) étaient parasitées par des Mermithidae.

Les taux de mortalité de 50 %, 75 % et 97 % ont été atteints respectivement les 2ème , 4ème et 6ème jours après le repas sanguin chez les femelles parasitées par les Mermithidae, mais seulement les 4ème , 6ème et 10ème jours chez les femelles n'hébergeant pas ces Nématodes (qu'elles soient ou non parasitées par *O. volvulus*).

Le parasitisme par les Mermithidae entraîne donc un abaissement important de l'espérance de vie des femelles : 22,8 % des femelles parasitées atteignent un âge chronologique de pares et 2,8 % le stade infectieux (contre 36,5% et 12,8 % respectivement pour les femelles indemnes de Mermithidae). L'influence des Mermithidae sur cette mortalité n'est pas douteux puisque 50 % (au cours des premiers jours de survie) à 86 % (après 4 à 6 jours de survie) des femelles parasitées meurent à la suite de la sortie de la larve de Mermithidae par effraction entre deux sclérites abdominaux. Aucune femelle parasitée par Mermithidae n'a d'ailleurs survécu pendant plus de 7 jours , alors qu'au cours de la même expérimentation certaines femelles indemnes ont survécu pendant plus de 19 jours.

La proportion de femelles parasitées par *O. volvulus* n'est pas significativement différente chez celles qui sont parasitées par des Mermithidae (34,2 %) et chez celles qui ne le sont pas (36,0 %). Il en va de même pour la charge parasitaire moyenne en larves d'*O. volvulus* (2,0 et 2,2).

Le parasitisme des femelles de *S. darnosum* par Mermithidae n'interdit donc pas le développement d'*O. volvulus* , qui peut s'effectuer normalement jusqu'à la larve infectante. Cependant, la réduction de longévité des femelles parasitées qu'il provoque fait que le nombre de celles-ci qui atteignent l'âge infectieux (et *a fortiori* l'âge épidémiologiquement dangereux) est extrêmement faible .

5 - DEVENIR DES LARVES INFECTANTES D'*O. volvulus* À L'ISSUE DU CYCLE PARASITAIRE

Quelles que soient les valeurs admises pour la durée des cycles gonotrophiques du vecteur et celle du cycle parasitaire d'*O. volvulus* (cf. 1.4.), il apparaît que les larves de ce parasite devenues infectantes doivent attendre chez le vecteur avant d'être retransmises lors du repas sanguin suivant de celui-ci, pendant une durée comprise entre un jour au moins (paramètres de DUKE, 1968 b) et 4-5 jours au plus (paramètres de LE BERRE, 1966).

5.1. LOCALISATION DES LARVES INFECTANTES CHEZ LA FEMELLE DE *S. DAMNOSUM*

Nous avons indiqué en 1.2.3. les localisations habituelles des larves infectantes d'*O. volvulus* à l'intérieur de l'hémocèle de la femelle de *S. damnosum*.

En fin de cycle parasitaire, au fur et à mesure de l'apparition des larves infectantes, celles-ci tendent à se concentrer progressivement dans la tête de l'insecte (tableau 36), la moitié d'entre elles étant localisée dans la trompe.

Tableau 36 - Localisation des larves infectantes d'*O. volvulus* chez *S. damnosum* en fonction de la durée de survie .

Durée de survie	Proportions (%) de larves infectantes observées		
	dans la tête	dans le thorax	dans l'abdomen
5 1/2 - 6 jours	38,5	37,0	24,5
6 - 7 jours	52,4	29,2	18,4
plus de 7 jours	80,5	10,4	9,1

Tableau 37 - Localisation (en %) des larves infectantes d'*O. volvulus* chez le vecteur en fonction des zones bioclimatiques -

	Nombre de larves observées	Tête	Thorax	Abdomen
Ensemble foyers savane soudanienne	5.059	55,9	35,7	8,4
Ensemble foyers savane guinéenne	1.940	57,5	33,4	9,1
Secteur préforestier (Lamto)	171	58,5	33,9	7,6
Forêt (Bia)	185	51,9	37,8	10,3
Forêt (sud-ouest Côte d'Ivoire)	699	56,9	36,1	7,0
Forêt (Inga)	448	72,8	21,6	5,6

Le tableau 37 donne la localisation des larves infectantes chez les femelles piqueuses dans les conditions naturelles. La proportion de larves abdominales reste faible dans tous les foyers. Mais, à l'exception du foyer d'Inga, la concentration préférentielle dans la tête, par rapport au thorax, est moins nette chez les femelles piqueuses sauvages que chez les femelles maintenues en survie pendant plus de 7 jours.

5.2. PERTES DE LARVES INFECTANTES AVANT LA RETRANSMISSION

5.2.1. MORTALITE DES LARVES INFECTANTES -

Même chez les femelles infectieuses les plus lourdement parasitées, cette mortalité est vraisemblablement très réduite car, aussi bien en savane qu'en forêt, il est exceptionnel d'observer des larves infectantes mortes chez les femelles fraîchement tuées, même après un temps de survie bien supérieur à la durée du cycle parasitaire. Nous avons personnellement observé

en savane soudanienne des larves infectantes vivantes jusqu'à 14 jours après le repas sanguin.

5.2.2. MORTALITE DES FEMELLES INFECTIEUSES -

DUKE (1962 a et b) a montré en forêt camerounaise qu'il n'existe pas de relation entre la mortalité des femelles infectieuses et leur charge parasitaire.

De fait, les courbes de mortalité ne révèlent pas de fléchissement de l'espérance journalière de survie des femelles lors de l'apparition des premières larves infectantes ; de plus, durant le premier jour qui suit l'apparition des premières larves infectantes, la charge parasitaire moyenne des femelles mortes n'est pas significativement différente de celle des femelles tuées, tant en savane (2,26 contre 2,13) qu'en forêt (6,33 contre 6,04).

5.2.3. PERTE DE LARVES INFECTANTES LORS DES REPAS DE JUS SUCRE -

Plusieurs auteurs (WANSON *et al.*, 1945 ; WANSON, 1950 ; DUKE, 1962 b et 1968 ; LE BLINNE, 1966) ont souligné la possibilité pour les larves infectantes de quitter les pièces buccales de leur hôte lorsque celui-ci prend le repas de jus sucré qui précède le repas sanguin. Une telle perte, si elle existe, est évidemment de nature à abaisser le potentiel de transmission d'une population vectrice (proportion de femelles infectieuses et charge parasitaire moyenne de ces femelles).

Au cours des expériences concernant des femelles placées en survie, la tendance de celles-ci à se nourrir en permanence à partir du jus sucré qui leur est fourni est également de nature à abaisser les taux d'infectivité et peut expliquer la chute des charges parasitaires moyennes constatées au-delà du 7^{ème} jour de survie (DUKE, 1962 b).

Le meilleur moyen d'estimation du phénomène consisterait à étudier comparativement le parasitisme des femelles infectieuses gorgées de jus sucré (ou celui des femelles piqueuses) et celui des femelles infectieuses qui n'ont pas encore absorbé de jus sucré. Toutefois, le faible rendement des captures de femelles à jeun dans la végétation rend la méthode inopérante.

Les seuls sites où une telle approche put être tentée furent les abris sous roches de la région du Papara (vallée du Sénégal, zone subsaharienne, Mali), où des femelles de tous les stades physiologiques purent être observées "au repos" (cf. chapitre III, 8.2.1. et tableau 7).

Malgré les effectifs réduits de certaines catégories, le tableau 38 indique que les charges parasitaires moyennes des femelles gorgées de jus sucré (2^{ème} et 4^{ème} catégories) sont nettement moins élevées que celles

des femelles qui n'ont pas pris de jus sucré (1ère et 3ème catégories) mais sont du même ordre de grandeur que celles des femelles piqueuses.

Tableau 38 - Infectivité des femelles en fonction de leur alimentation non sanguine -

Etat physiologique des femelles	Nombre paires	Nombre paires infectieuses	Nombre moyen larves infectantes par femelle infect.
Non gorgées de sang, non gravides, non gorgées de jus sucré (1)	3	1	5
Non gorgées de sang, non gravides, gorgées de jus sucré (2)	20	9	2,22
Gravides, sang en cours de digestion, non gorgées de jus sucré (3)	82	19	4,47
Gravides, sang en cours de digestion, gorgées de jus sucré (4)	80	12	2,58
Piqueuses	1663	168	2,32

Une autre méthode consiste à comparer l'infectivité moyenne des femelles piqueuses avec celle de femelles de survie au premier jour de l'apparition des larves infectantes (c'est-à-dire avant que ces larves aient gagné la trompe et quitté leur hôte lors de son repas de jus sucré). Le tableau 39 montre que si les deux valeurs sont comparables dans les deux foyers de savane étudiés, en forêt au contraire la charge parasitaire moyenne des femelles infectieuses sauvages (femelles piqueuses gorgées de jus sucré) ne représente que les deux tiers de la même charge chez les femelles maintenues en survie et venant d'atteindre l'âge infectieux.

La perte de larves infectantes au moment du repas de jus sucré apparaît donc comme une réalité dans les cas de fortes charges parasitaires (transmission forestière ou cas de rendements parasitaires exceptionnellement élevés dans les zones plus sèches) ; elle constitue alors un facteur limitant important de la transmission, puisque un tiers au moins de larves infectantes ne seront pas transmises à l'homme. Ce rôle, s'il existe, est apparemment beaucoup plus faible dans la majorité des foyers de savane, peut-être à cause d'une "pression parasitaire" moins grande due à une charge parasitaire plus réduite au niveau de la trompe lors de la piqure.

Tableau 39 - Comparaison entre l'infectivité moyenne des femelles sauvages et celle des femelles de survie -

	Savane soudanienne (Nabéré)		Savane guinéenne (Léraba)		Secteur préforestier (Lamto)		Forêt (Wa)		Forêt (Inga)	
	femelles de survie	femelles sauvages	femelles de survie	femelles sauvages	femelles de survie	femelles sauvages	femelles de survie	femelles sauvages	femelles de survie	femelles sauvages
Nombre de larves infectantes (L_I)	59	210	380	519	377	155	126	71	636	448
Nombre de femelles infectieuses (F_I)	25	99	179	244	51	36	21	17	87	92
$\bar{M}_I = \frac{L_I}{F_I}$	2,36	2,12	2,12	2,13	7,39	4,30	6,00	4,17	7,31	4,87
\bar{M}_I femelle sauvage	0,90		1,00		0,58		0,69		0,67	
\bar{M}_I femelle de survie										

6 - INFESTATION DES POPULATIONS DE *S. damnosum* PAR *O. volvulus* DANS LES CONDITIONS NATURELLES

6.1. AGE DES PARASITES

Il est d'observation courante que, chez les femelles piqueuses capturées sur appât humain, tous les stades évolutifs d'*O. volvulus* plus âgés que les formes dites "jeunes saucisses" se rencontrent chez les femelles pares (DUKE, 1968b). Les larves plus jeunes (âgées de moins de deux jours et demi) sont rarissimes et correspondent toujours à des anomalies de développement. Une telle distribution est conforme à ce que nous connaissons de la durée du cycle gonotrophique de *S. damnosum* et de celle du développement parasitaire d'*O. volvulus* chez ce vecteur (cf. 1.4.).

A titre indicatif, nous donnons au tableau 40 la fréquence des diverses associations de larves évolutives d'*O. volvulus* rencontrées chez *S. damnosum* dans différents foyers, à partir de captures de femelles piqueuses faites sur appât humain à proximité de gîtes et de villages de méso- ou d'hyper-endémicité onchocerquienne.

6.2. MODE D'EXPRESSION DES TAUX D'INFESTATION

Comme nous l'avons déjà signalé (ch. I), nous désignons par femelles infectées celles qui renferment seulement des larves immatures d'*O. volvulus* (à l'exception des microfilaires sanguines), par femelles infectieuses celles, effectivement vectrices, qui hébergent des larves infectantes d'*O. volvulus* (dans quelque partie du corps que ce soit) et par femelles parasitées celles qui montrent des larves immatures et/ou des larves infectantes d'*O. volvulus*.

Compte tenu de la vitesse de développement du parasite et de la durée du cycle gonotrophique du vecteur (cf. 1.4.) , la première catégorie correspond à des femelles pares de tous âges (primipares et multipares) qui se sont infectées à leur précédent repas sanguin ; la seconde catégorie correspond dans l'immense majorité des cas seulement à des femelles multipares, qui se sont infectées à leur avant-dernier repas sanguin.

Certaines femelles montrent deux générations de parasites d'âges manifestement différents (LEWIS , 1953, 1960 ; BARNLEY, 1963 ; DUKE 1968 b et tableau 40). Ces cas de doubles infections indiquent que le vecteur s'est infecté successivement au cours de deux repas sanguins consécutifs, le dernier et l'avant -dernier. Nous avons considéré comme cas de doubles infections les associations suivantes : saucisses + 3ème stades , larves infectantes + saucisses , larves infectantes + 2ème stades , larves infectantes + saucisses + 2ème stades , larves infectantes + saucisses + 3ème stades, larves infectantes + saucisses + 2ème stades + 3ème stades. Comme nous l'avons déjà mentionné, le cas des larves non infectantes de 3ème stade est ambigu : elles peuvent en effet être considérées comme provenant soit du dernier repas sanguin (si le cycle gonotrophique a été relativement long) soit de l'avant-dernier (du fait d'un cycle gonotrophique relativement court ou d'un développement parasitaire relativement ralenti). Malgré cette marge d'incertitude , nous n'avons pas considéré comme cas d'infections doubles les femelles montrant des larves de 3ème stade associées à des larves de 2ème stade ou à des larves infectantes, en raison de la brièveté du 3ème stade larvaire et de la fréquence relativement élevée de ces types d'associations.

Lors de l'établissement des taux naturels de parasitisme des populations de *S. damnosum* s.l. par *O.volvulus* , il est indispensable de faire la distinction entre femelles infectieuses et femelles infectées, seules les premières étant le reflet du potentiel de transmission immédiat des populations considérées.

Dans une optique épidémiologique, il est fondamental de connaître la proportion de femelles infectieuses. Compte tenu que seules les femelles pares peuvent être infectieuses, il est plus intéressant, aux fins de comparaisons des résultats , de considérer la proportion de pares infectieuses.

La proportion de femelles infectées est moins importante d'un point de vue purement épidémiologique, mais elle est intéressante à connaître pour l'étude du pouvoir évolutif du parasite, du pouvoir vecteur de *S. damnosum* s.l. et de la longévité de cette espèce. L'expression par rapport aux quantités de femelles pares est là encore préférable à l'expression par rapport aux quantités globales de femelles.

Il est également essentiel de connaître la charge moyenne en larves

Tableau 40 - Différents types d'associations de larves d'*O. volvulus* chez les femelles de *S. damnosum* s.l. -

	Savane soud. Nile + Sirba		savane guinéenne (Bille)		Sect. pré-forestier (Bandama)		Forêt (Yah)		Forêt (Inga)	
	Femelles Nbre	% tot.	Femelles Nbre	% tot.	Femelles Nbre	% tot.	Femelles Nbre	% tot.	Femelles Nbre	% tot.
Saucisses seules (1)	1983	35,4	190	26,5	67	40,4	110	37,7	755	72,4
2 ^e stades seuls (2)	435	7,8	60	8,4	15	9,0	21	7,2	93	8,9
3 ^e stades seuls (3)	384	6,8	54	7,6	2	1,2	9	3,1	30	2,9
Saucisses + 2 ^{èmes} stades (4)	240	4,3	36	5,0	31	18,7	27	9,2	65	6,2
Saucisses + 3 ^{èmes} stades (5)	60	1,1	4	0,6	0	0	3	1,0	2	0,2
2 ^e + 3 ^e stades (6)	77	1,4	8	1,1	6	3,6	1	0,3	12	1,1
Saucisses + 2 ^e + 3 ^e stades (7)	16	0,3	3	0,4	5	3,0	12	4,1	0	0
Larves infectantes seules (8)	1791	31,9	240	33,5	32	19,3	55	18,8	41	3,9
Larves infectantes + saucisses (9)	198	3,5	25	3,5	1	0,6	17	5,8	6	0,6
Larves infectantes + 2 ^{èmes} stades (10)	78	1,4	11	1,5	1	0,6	3	1,0	0	0
Larves infectantes + 3 ^{èmes} stades (11)	241	4,3	58	8,1	5	3,0	18	6,2	27	2,6
L. infec. + saucisses + 2 ^e stades (12)	50	0,9	9	1,1	1	0,6	7	2,4	2	0,2
L. infec. + saucis. + 3 ^e stades (13)	30	0,5	7	1,0	0	0	1	0,4	3	0,3
L. inf. + 2 ^e + 3 ^e stades (14)	10	0,2	5	0,7	0	0	1	0,4	3	0,3
L. inf. + saucis. + 2 ^e + 3 ^e stades (15)	11	0,2	6	0,8	0	0	7	2,4	4	0,4
Total femelles (1 à 15) parasitées	5604	100	716	100	166	100	292	100	1043	100
Total femelles (1 à 7) infectées	3195	57,1	355	49,6	126	75,9	183	62,6	957	91,7
Total femelles (8 à 15) infectieuses	2409	42,9	361	50,4	40	24,1	109	37,4	86	8,3
Total infections doubles (5 + 9 + 10 + 12 + 13 + 15)	427	7,6	62	8,6	3	1,8	38	13,0	17	1,6

infectantes des femelles infectieuses. La charge parasitaire moyenne (en larves évolutives) des femelles infectées est surtout intéressante à connaître d'un point de vue parasitologique.

Les autres paramètres importants pour l'étude quantitative de la transmission onchocercarienne peuvent tous être déduits de ces données fondamentales. Il est donc indispensables que celles-ci soient établies à partir de captures et de dissections dûment normalisées (cf. chapitre I) couvrant la totalité des populations simuliennes anthropophiles (femelles "sédentaires" et femelles dispersives) et s'étalant sur un cycle annuel ou saisonnier complet d'activité de ces populations.

6.3. DONNEES NUMERIQUES

6.3.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES -

Les données numériques relatives à l'infestation naturelle des populations de *S. damnosum* s.l. par *O. volvulus* en Afrique occidentale sont relativement nombreuses. Les données anciennes n'ont pourtant souvent qu'une valeur indicative, car leurs modes d'expression sont très variés et elles ont été établies sur de courtes périodes, à partir de méthodes d'échantillonnage non normalisées. Nous donnons ci-dessous la liste des principaux résultats.

Dans cette liste, F_i désigne le pourcentage de femelles infectées, F_I celui de femelles infectieuses, P_i celui de pares infectées, P_I celui de pares infectieuses, \bar{M}_i le nombre moyen de larves évolutives d'*O. volvulus* par femelle infectée et \bar{M}_I le nombre moyen de larves infectantes d'*O. volvulus* par femelle infectieuse. Certaines données sont fournies directement par les auteurs, d'autres ont été calculées d'après leurs résultats.

Forêt	: Sierra Leone	$F_I = 0,09 \%$	BLACKLOCK,	1926a
	- " -	$F_I = 6,0 \%$	LEWIS ,	1958a
	- " -	$\bar{M}_I = 3,1$	LEWIS ,	1958a
	Cameroun (Kumba)	$P_i = 12,7 \%$	LEWIS,	1960b
	- " -	$P_I = 8,6 \%$	"	"
	Liberia (Lofa)	$P_i = 2,8 \%$	LEWIS ,	1960b
	- " -	$P_I = 0,9 \%$	"	"

Savane	: Nord Nigeria	$F_I = 0-18\%$	CROSSKEY, 1954
	- " -	$F_i = 3-8,7\%$	CROSSKEY, 1957a
	- " -	$F_I = 0,4-4\%$	CROSSKEY, 1957a
	- " -	$\bar{M}_I = 1,6\%$	" "
		(tête seule)	
	- "(Lokoja)	$P_i = 10\%$	LEWIS, 1958b
	- " -	$P_I = 6,7\%$	" "
	Nord Ghana	$P_i = 18\%$	LEWIS <i>et al.</i> , 1961
	- " -	$P_I = 13,7\%$	" " "
	- " -	$F_I = 1-21\%$	MARR, 1965
	- " -	$F_I = 2-22\%$	" "
	Est Haute-Volta	$F_i = 3,7\%$	LAMONTELLERIE, 1965
	- " -	$P_i = 5,4\%$	" "
	- " -	$F_I = 2,6\%$	" "
	- " -	$P_I = 3,8\%$	" "
	- " -	$\bar{M}_i = 1,5$	" "
	- " -	$\bar{M}_I = 1,4$	" "
	Nord Nigeria (Abuja)	$F_I = 0,7-0,9\%$	DAVIES, 1968
	- " -	$P_I = 2,95\%$	DAVIES, 1968

Des données plus précises ont été obtenues à partir de 1968 à l'aide de méthodes et de modes d'expression normalisés, à la suite des travaux de Duke au Cameroun.

	P_i	P_I	\bar{M}_I
Forêt : Cameroun (DUKE, 1968a)	11,63	5,74	5,3-7,0
Cameroun, saison de transmission intense (DUKE, 1968c)	14,8	7,2	6,7
Cameroun, saison de transmission minimale (Duke, 1968c)	11,1	2,5	5,5
Cameroun (DUKE <i>et al.</i> , 1972)	7-12,4	3,7-11,9	5,2-7,9
Liberia (GARMS, 1973b)	17,2	2,6	5,8
Savane : Cameroun (DUKE <i>et al.</i> , 1975)	3-4,4	1,8-4,4	1,6-2,3

Ces résultats montrent la grande variabilité des taux naturels de parasitisme des femelles de *S. damnosum* s.l. par *O. volvulus*, variabilité dont nous analyserons les causes ultérieurement (6.4.). Ils montrent aussi

que les taux de femelles infectées sont très nettement supérieurs à ceux des taux de femelles infectieuses, ce qui est conforme à ce que nous savons du rythme de retransmission du parasite, de sa vitesse de développement et de la longévité du vecteur. Les taux de parasitisme des femelles infectées sont plus élevés en forêt qu'en savane ; il peut en être de même pour les taux de femelles infectieuses, mais la règle n'est pas générale.

6.3.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES -

Le tableau 41 récapitule un certain nombre de résultats obtenus dans divers foyers et à différentes saisons, sur des sites ayant en commun la proximité de gîtes préimaginaux de *S. damosum* s.l. et celle de foyers d'onchocercose humaine méso- ou hyper-endémique

Ces résultats confirment ceux des auteurs précédemment cités :

- faiblesse relative générale des taux de femelles parasitées (surtout par rapport à l'ensemble des populations piqueuses), même dans les cas de contact homme-vecteur étroit et de prévalences onchocercariennes élevées :

- supériorité constante des taux de femelles infectées par rapport à ceux des femelles infectieuses, ce qui confirme le fait que chez la très grande majorité des femelles le développement complet du parasite ne peut s'effectuer entre deux repas sanguins consécutifs ;

- supériorité générale des charges parasitaires moyennes des femelles infectées par rapport à celles des femelles infectieuses, ce qui confirme les rôles combinés de la mortalité des parasites, de celle des femelles les plus infectées et la perte de larves infectantes au cours du repas de jus sucré.

Si les taux de parasitisme proprement dits sont éminemment variables (cf. 6.4.), les charges parasitaires moyennes laissent par contre apparaître une différence constante entre foyers de savane et foyers de forêt (tableau 42) : légèrement supérieures à 2 en savane guinéenne comme en savane soudanienne, elles sont comprises entre 4 et 9 (femelles infectées) et entre 4 et 7 (femelles infectieuses) en région forestière .

Un seul foyer fait exception à la règle : celui de Guéna (savane guinéenne), caractérisé par ailleurs par la présence du cytotype forestier Bille et un rendement parasitaire de type forestier, où la charge parasitaire moyenne des femelles se rapproche beaucoup des valeurs forestières.

Pour l'ensemble des foyers de savane classiques, les proportions de femelles infectieuses renfermant plus de 5, 10 et 20 larves infectantes sont respectivement de 4,6 , 0,3 et 0,03 % , alors qu'elles sont de 23,8 , 6,9 et 0,8 % à Guéna, de 32,5 , 10,0 et 2,5 % à Lamto, de 23,0 , 12,8 et 2,6 %

Tableau 41 - Valeurs des taux de parasitisme de *S. damnosum* s.l. par *O. volvulus* dans différentes zones bioclimatiques

Zone bioclimatique	Site et (foyer)	Période	FF	% pares	F _i	F _I	P _i	P _I	M _i	M _I
Zone subsahélienne	Papara (Kayes)	saison des pluies	2945	52,7	5,6	2,9	10,8	5,7	2,6	2,3
Savane soudanienne	Samandéni	cycle annuel	21760	53,8	3,3	1,9	6,1	3,7	2,3	2,0
- " -	Lanviéra	- " -	5908	68,3	1,7	0,7	4,4	1,8	2,6	2,4
Savane guinéenne	Guéna (Haut Bassin Volta noire)	- " -	14381	50,7	1,3	0,8	2,7	1,6	3,6	4,4
- " -	Mounougo (Léraba)	saison des pluies	2380	61,8	9,7	3,6	15,7	5,8	2,4	2,2
- " -	Léraba (Léraba)	saison sèche	9116	63,8	3,0	1,7	4,7	2,6	2,3	1,9
Secteur préforestier	Taabo (Lamto)	grande saison des pluies	7784	53,4	1,7	0,4	3,1	0,8	8,9	5,1
- " -	- " -	petite saison des pluies	1734	42,8	1,0	0,5	2,4	1,2	10,1	5,4
Forêt	Bia	saison sèche	1273	68,8	7,4	3,0	10,7	4,4	8,2	4,7
- " -	Inga	saison des pluies	9455	36,4	1,4	0,2	3,9	0,5	4,3	4,4
- " -	Inga	saison sèche	1557	53,1	2,3	0,05	4,3	0,09	2,7	3,1
- " -	Wa (Cavally)	saison sèche	804	52,0	8,5	6,0	16,6	11,6	9,3	5,8
- " -	- " -	fin saison des pluies	1448	32,4	9,3	3,4	28,8	10,5	8,3	7,2

FF = nombre de femelles observées

F_i = % de femelles infectées

F_I = % de femelles infectieuses

P_i = % de pares infectées

P_I = % de pares infectieuses

M_i = nombre moyen de larves évolutives d'*O. volvulus* par femelle infectée

M_I = " " " infectantes d'*O. volvulus* " " infectieuse

Tableau 42 - Infestation naturelle des femelles de *S. damnosum* s.l. par *O. volvulus* : charges parasitaires moyennes dans différents foyers.

Zones bio-climatiques	Foyers	cytotypes de <i>S. damnosum</i>	FF _i	l. év.	\bar{M}_i	FF _I	L. inf.	\bar{M}_I
zone sub-sahélienne	vallée Fl. Sénégal	<u>Ni</u> , <u>Si</u>	283	730	2,57	299	694	2,32
Savane soudanienne	Tansilla	<u>Ni</u> , <u>Si</u>	63	161	2,55	45	95	2,11
	Faya	id	198	433	2,49	169	360	2,13
	Kouoro	id	125	296	2,37	132	265	2,01
	Lanviéra	id	170	421	2,47	74	184	2,48
	Samandéni	id	320	694	2,17	254	504	1,98
	Nasso	id	114	219	1,92	75	133	1,77
	Nabéré	id	27	52	1,93	21	39	1,86
	ensemble foyers				2,27			2,05
Savane guinéenne	Farako	<u>Ni</u> , <u>Si</u>	55	134	2,43	40	82	2,05
	Loumana	?	21	43	2,05	7	14	2,00
	Léraba	<u>Ni</u> , <u>Si</u> (So)	1711	3701	2,16	1039	2202	2,11
	Bandama amont	<u>Ni</u> , <u>Si</u> (So)	462	1030	2,23	320	664	2,08
	Bandama moyen	id	155	366	2,36	132	275	2,08
	Nzi	id	53	125	2,36	25	47	1,88
	Guéna	<u>Bi</u>	388	1720	4,43	361	1442	3,99
	ensemble foyers (sauf Guéna)				2,26			2,03
Secteur préforestier	Lamto	<u>So</u> , Ba, Ni	134	1085	8,09	40	171	4,28
Forêt	Bia	<u>Ba</u> , <u>So</u> , (Y)	94	775	8,24	39	185	4,74
	Sud-ouest Côte d'Ivoire	<u>Y</u>	229	2076	9,15	109	699	6,41
	Inga	?	1116	4273	3,83	92	448	4,87
	ensemble foyers				7,07			5,34

FF_i = nombre de femelles infectées ;

l. év. = nombre correspondant de larves évolutives d'*O. volvulus* ;

\bar{M}_i = nombre moyen de larves évolutives par femelle infectée ;

FF_I = nombre de femelles infectieuses ;

L. inf. = nombre correspondant de larves infectantes ;

\bar{M}_I = nombre moyen de larves infectantes par femelle infectieuse .

(cytotypes : Ni = Nile ; Si = Sirba ; Bi = Bille ; So = Soubré ;

Ba = Bandama ; Y = Yah)•

sur la Bia, de 30,6 , 8,8 et 1,1 % à Inga et de 44,1 , 22,1 et 3,7% sur le Cavally.

Chez les femelles présentant une infestation double (associations de larves infectantes avec des saucisses et/ou des 2^{ème} stades seules considérées), la charge parasitaire moyenne de la plus jeune des deux générations de parasites n'est pas significativement différente de celle des femelles simplement infectées : 2,14 contre 2,17 en savane soudanienne (Samandéni), 2,17 contre 2,16 en savane guinéenne (Léraba), 9,37 contre 9,15 en forêt (Cavally). Chez ces mêmes femelles, la charge parasitaire moyenne de la génération la plus âgée (larves infectantes) n'est pas non plus significativement différente de la même charge calculée chez les femelles ne montrant que des larves infectantes : 1,95 contre 1,98 à Samandéni , 2,17 contre 2,11 sur la Léraba et 6,93 contre 6,41 sur le Cavally. Ces résultats confirment ceux de DUKE (1968b) en ce sens que le développement d'une deuxième génération de parasites est sans effet sur celui d'une génération antérieure , mais ils s'opposent à ces mêmes résultats par le fait que l'existence d'une première génération de parasites est également sans effet sur le développement ultérieur d'une seconde génération.

Les taux naturels de parasitisme les plus élevés que nous ayons rencontrés (à partir de séries de dissections de plusieurs centaines de pares) ont été en savane de 41,4 et 40,8 % pour les pares infectées (Léraba et Samandéni, saison sèche). D'après ce que nous savons du rendement parasitaire dans ces foyers, de tels taux signifient que toute la population simulidienne s'est gorgée sur onchocercien à son repas sanguin précédent, autrement dit que cette population était exclusivement anthropophile à la période considérée.

6.4. FACTEURS INFLUANT SUR LES TAUX NATURELS DE PARASITISME DES POPULATIONS DE FEMELLES DE *S. DAMNOSUM* PAR *O. VOLVULUS*

Ces facteurs peuvent jouer soit au niveau de l'ingestion des micro-filaires par le vecteur soit pendant le déroulement du cycle du parasite chez ce vecteur.

6.4.1. LE RESERVOIR HUMAIN -

DUKE *et al.* (1975) ont constaté qu'en savane l'intensité moyenne de l'infestation des onchocerciens a fort peu d'influence sur les quantités de parasites qui évoluent chez le vecteur, alors qu'en forêt une certaine

corrélation existe entre cette intensité moyenne et les proportions de femelles parasitées (DUKE *et al.*, 1972). Cette différence peut s'expliquer par le jeu d'un barrage péritrophique différent dans les deux zones bioclimatiques (cf. 2).

Le facteur essentiel est la prévalence des porteurs de parasites, qui détermine la proportion des femelles qui ingèrent des microfilaires et, partant, la proportion de celles qui montreront des larves évolutives ou infectantes d'*O. volvulus*.

Il est facile de juger de l'importance de ce facteur en comparant deux situations extrêmes déjà évoquées au chapitre II (7.2.3.) : dans le foyer de savane guinéenne de la Léraba en saison sèche et dans une zone déserte où n'existe aucun contact entre l'homme et le réservoir local de parasite, les taux de parasitisme des populations de *S. damnosum* par *O. volvulus* sont de 0,69 % pour les pares infectées et de 0,30 % pour les pares infectieuses ; dans la même vallée, à la même saison, mais quelques dizaines de kilomètres en amont, au contact d'une population humaine présentant une prévalence onchocerquienne voisine de 100 %, les mêmes taux sont respectivement de 20,8 et 10,8 %.

6.4.2. LE CONTACT HOMME-VECTEUR -

Pour s'infecter, le vecteur doit évidemment entrer en contact avec le réservoir humain de parasite, et l'exemple précédent souligne s'il en était besoin l'importance de ce contact.

Nous avons précédemment passé en revue (chapitre IV) les différents facteurs humains (habitat, activités, mode de vie, déplacements des populations), entomologiques (dynamique des populations simulidiennes, dispersion et préférences trophiques des femelles) et parasitologiques qui conditionnent la fréquence et l'étroitesse du contact entre les populations simulidiennes et les populations humaines et qui, conséquemment, déterminent les possibilités d'absorption de microfilaires par ces dernières.

6.4.3. IDENTITE ET PROVENANCE DU VECTEUR -

Il existe manifestement une discordance très nette entre les charges parasitaires moyennes des femelles infectées et infectieuses de savane (savane soudanienne et savane guinéenne) d'une part et de forêt (secteur préforestier et forêt) d'autre part ; ces charges sont en effet de 2 à 4 fois plus élevées dans la seconde zone que dans la première. Ces résultats sont en concordance parfaite avec ceux qui sont obtenus expérimentalement (cf. 3.2.) et qui sont en faveur d'un rendement parasitaire meilleur chez les femelles forestières.

Du fait de l'intrication de nombreux autres facteurs (différences de la prévalence microfilarienne chez le réservoir humain, variations saisonnières ou géographiques de la dispersion et de la longévité du vecteur, etc ...), il est souvent difficile de faire la comparaison des taux de parasitisme proprement dits des femelles en savane et en forêt. Cependant, à prévalences onchocerquiennes semblables chez le réservoir de parasite (voisines de 90% ; cf. DUKE *et al.*, 1972 et 1975, et résultats de Wa, de Samandéni et de la Léraba au tableau 41), il est certain que ces taux sont en forêt supérieurs aux taux de savane. Cela est encore conforme aux résultats expérimentaux, qui révèlent tout au long du cycle parasitaire des proportions de femelles parasitées nettement plus élevées en forêt qu'en savane.

Faute de pouvoir identifier les cytotypes de *S. damnosum* s.l. chez les imagos, il nous a été impossible d'établir avec rigueur une correspondance entre le type d'infestation naturelle des populations vectrices et l'identité génétique de ces dernières. Mais la superposition des aires de distribution des deux types de transmission et de parasitisme avec celles des cytotypes larvaires connus de *S. damnosum* s.l. (en particulier l'existence d'un type forestier d'infestation en savane guinéenne dans une zone où prédomine chez les larves du vecteur le cytotype forestier Bille) est cependant en faveur d'une telle relation.

6.4.4. BIOLOGIE ET ECOLOGIE DU VECTEUR -

6.4.4.1. Dispersion -

La dispersion du vecteur, qui affecte essentiellement les femelles les plus jeunes, entraîne un abaissement des taux de parasitisme croissant avec l'éloignement des gîtes préimaginaux, d'autant qu'à distance des gîtes les femelles entrent en contact avec des populations humaines dont la prévalence onchocerquienne est moins élevée. Compte-tenu que toutes les femelles pares peuvent théoriquement être infectées, la proportion de pares infectées n'est en principe pas affectée par cet abaissement, qui se manifeste par contre sur les proportions de femelles infectées et infectieuses, de pares infectieuses et sur le rapport entre proportion de pares infectieuses et proportion de pares infectées. Comme nous l'avons mentionné précédemment, à la suite de plusieurs auteurs (DUKE, 1968 a et b ; DUKE *et al.*, 1972 et 1975 ; GARMS, 1973 b), nous avons d'ailleurs utilisé ce rapport comme indice de l'âge moyen des populations de *S. damnosum* s.l. (proportion de femelles multipares)

La dispersion du vecteur peut aussi être à l'origine d'une intensification du contact entre l'homme et le vecteur. Comme l'ont constaté divers

auteurs (CROSSKEY, 1975 a ; LAMONTELLERIE , 1965 ; DUKE, 1968), nous avons remarqué en savane que les taux de parasitisme des populations de femelles connaissent leur maximum en début et en fin de saison des pluies. Sans exclure le rôle certain d'autres facteurs saisonniers, il faut noter que ces époques de l'année correspondent à une dispersion importante du vecteur et, simultanément , à des périodes d'intense activité de plein air des communautés humaines (travaux agricoles), qui tendent alors à se rapprocher des zones de pullulation du vecteur.

6.4.4.2. Longévité -

La longévité moyenne des femelles conditionne directement la proportion d'entre elles qui atteignent l'âge épidémiologiquement dangereux. A une longévité moyenne plus grande doit donc correspondre un taux de femelles pares (cf. tableau 8), une proportion de pares infectieuses et un rapport pares infectieuses/pares infectées plus élevés. Ces taux doivent donc théoriquement être plus élevés en savane qu'en forêt et, particulièrement en savane, en saison sèche qu'en saison des pluies. Mais ces différences sont souvent masquées par d'autres facteurs tels que le rendement parasitaire meilleur en forêt qu'en savane ou un contact homme-vecteur plus fréquent en saison des pluies qu'en saison sèche.

6.4.4.3. Préférences trophiques -

La zoophilie facultative des femelles de *S. damnosum* *s.l.* peut certainement être un facteur limitant considérable du contact homme-vecteur et, partant, des taux de parasitisme de ces femelles par *O. volvulus* , puisque toutes celles qui se nourrissent sur animal à chacun de leur repas sanguin sont ainsi privées de la possibilité de s'infecter. L'importance de ce facteur ne peut toutefois pas être estimée quantitativement, en raison de l'impossibilité de chiffrer pour chacun des repas sanguins les fractions zoophile et anthropophile des populations simulidiennes.

6.4.5. ORIGINE DU PARASITE -

Nous manquons d'observations concernant l'infestation naturelle des femelles dans des zones où les porteurs de parasite sont des immigrants provenant de régions bioclimatiques différentes et éloignées. Cependant, compte tenu des résultats expérimentaux de "transmissions croisées", il est vraisemblable qu'une telle situation entraîne un abaissement considérable des taux de parasitisme normaux dans une région donnée.

Il est d'autre part bien évident que, même lorsque souche de vecteur

et souche de parasite sont de même origine, les facteurs d'adaptation vecteur-parasite, qui sont la cause de surmortalité des vecteurs hyper-parasités et de la mortalité des microfilaires et des larves évolutives chez ces vecteurs, jouent un rôle direct sur la valeur des taux naturels d'infestation des populations de *S. damnosum* s.l.

6.4.6. FACTEURS EXTRINSEQUES -

Les facteurs botaniques et climatiques déterminent dans une large mesure le mode et l'intensité de la dispersion des femelles de *S. damnosum* s.l. (LE BERRE, 1966) ; ils peuvent ainsi influencer indirectement sur le taux de parasitisme de ces femelles par *O. volvulus* (cf. 6.4.1.1.).

Ces mêmes facteurs peuvent aussi agir sur les taux de parasitisme en influant sur la longévité des femelles, soit que l'on considère que des facteurs climatiques favorables (couvert végétal ou atmosphérique) permettent une activité de vol intense qui abrège l'espérance de vie (cas des zones forestières ou des régions de savane en saison des pluies : LE BERRE, 1966), soit que l'on admette que certains facteurs climatologiques (pluies, basses températures) entravent et retardent le cycle gonotrophique et amènent une surmortalité des femelles (saison des pluies en forêt camerounaise : DUKE, 1968a).

Nous savons que les basses températures entraînent un allongement du cycle gonotrophique du vecteur (donc des risques de mortalité plus grands) et surtout un allongement du cycle parasitaire d'*O. volvulus* et parfois une mortalité des larves évolutives de cette filaire. Au tableau 41, l'abaissement relatif des taux de parasitisme en saison sèche à Inga est vraisemblablement imputable aux basses températures nocturnes sévissant à cette période, qui est en même temps la saison froide.

Si aucun autre parasite ne semble avoir en soi une influence sur le développement d'*O. volvulus* chez le vecteur (cf. 4), les Champignons, Protozoaires et Mermithidae, qui abrègent la longévité des femelles de *S. damnosum*, influent ainsi indirectement sur les taux naturels de parasitisme de cette espèce par *O. volvulus*. C'est ainsi que nous n'avons jamais observé de femelle à la fois parasitée par des Champignons ou des Protozoaires et infectée par *O. volvulus*. Au cours de l'étude rapportée en 4.3.2., les taux de parasitisme des femelles parasitées par Mermithidae étaient de 0,2 % pour les femelles infectées et de 0 pour les femelles femelle hôtebergeant 2 saucisses d'*O. volvulus* et une larve de Mermithidae), contre 7,7% et 3,3% respectivement chez les femelles non parasitées par des Mermithidae. Ces résultats, et le fait que dans aucun autre foyer nous n'avons pu observer de femelle parasitée à la fois par *O. volvulus* et par

des Mermithidae, montrent le rôle limitant considérable que ces Nématodes peuvent exercer sur le parasitisme naturel des populations de *S. damnosum* par *O. volvulus*.

7 - INFLUENCE DU PARASITISME PAR *O. volvulus* SUR LE POUVOIR DISPERSIF DES FEMELLES DE *S. damnosum*

7.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

LEBIED (1950) est le seul auteur ayant signalé que le parasitisme par *O. volvulus* provoque chez la femelle de *S. damnosum* d'importantes destructions au niveau des muscles indirects du vol ; à partir de ses observations, il a émis l'hypothèse que la capacité de vol des femelles parasitées est considérablement affaiblie.

Cependant plusieurs auteurs rapportent la capture de femelles parasitées par des larves d'*O. volvulus* à des distances relativement considérables des gîtes préimaginaux : KIRK (1947 : 13 km), LEBRUN (1954 : 12 km) , LEWIS (1953 : 19 km) , LE BERRE (1966 : 19 km en savane et 17 km en forêt). Des femelles infectieuses ont pu être capturées en forêt à 7 km (DUKE , 1975) et 11 km (GARMS, 1973 b) et en savane guinéenne à 19 km (LE BERRE, 1966) des gîtes préimaginaux les plus proches.

A partir de leurs observations, plusieurs auteurs (LE BERRE, 1966 ; DUKE, 1975) considèrent que le pouvoir dispersif des populations de femelles de *S. damnosum* n'est pratiquement pas affecté par le parasitisme par *O. volvulus* , mais dépend beaucoup plus de la structure d'âge de ces populations.

7.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nos résultats de captures de femelles dispersives confirment les maxima enregistrés par les auteurs précédemment cités : en savane (en

saison des pluies) nous avons capturé des femelles infectées jusqu'à 20 km des gîtes en dispersion linéaire (le long du cours d'eau) et 15 km en dispersion radiaire, les points de capture de femelles infectieuses les plus distants des gîtes étant situés à 15 km (dispersion linéaire) et 5 km (dispersion radiaire) de ceux-ci : en région forestière les records correspondants ont été respectivement de 30, 25, 12 et 25 km.

Nous n'avons pas entrepris d'étude histologique des muscles alaires des femelles parasitées, mais nous n'avons noté au microscope aucune altération particulière des muscles indirects du vol des femelles capturées dans la nature, même en forêt où les charges parasitaires peuvent être relativement importantes.

Les données du tableau 43 montrent la diminution générale, maintes fois observée par les auteurs, des taux de parasitisme des femelles. Cette diminution est largement en rapport avec l'abaissement de l'âge physiologique moyen des femelles dispersives, traduit par l'abaissement des proportions de femelles paires et parmi les paires, par l'abaissement des proportions de femelles multipares.

De fait, s'il est logique de constater l'abaissement de la proportion des paires infectieuses et du rapport paires infectieuses / paires infectées, en raison d'un pouvoir dispersif plus affaibli chez les multipares que chez les primipares, il est surprenant de constater l'abaissement de la proportion de paires infectées en fonction de l'éloignement des gîtes, puisque toutes les femelles paires peuvent théoriquement être infectées quel que soit leur âge.

De plus, la charge parasitaire moyenne des femelles parasitées diminue manifestement au fur et à mesure qu'augmente la distance aux lieux de ponte. Cette diminution est particulièrement significative en forêt, tant chez les femelles infectées que chez les femelles infectieuses, surtout à grande distance des gîtes. La diminution est moins nette en savane, sans doute en raison des charges parasitaires plus faibles ; elle est moins apparente chez les femelles infectieuses que chez les femelles infectées et ne devient significative chez ces dernières qu'au-delà de 5 km de déplacement.

Il apparaît donc que le parasitisme par *O. volvulus* restreint les possibilités de déplacements des femelles de *S. damnosum*, les femelles qui se dispersent le plus étant les moins lourdement parasitées.

Toutefois, compte tenu des proportions relativement faibles de femelles parasitées, même à proximité des gîtes, chez des populations simuliennes âgées et dans des conditions de transmission intense, ce facteur joue toujours un rôle très secondaire dans la dispersion des femelles de *S. damnosum* : les taux de parasitisme à distance des gîtes sont influencés

Tableau 43 - Variations du parasitisme des femelles de *S. damnosum* s.l. par *O. volvulus* en fonction de la dispersion

	Vallée Papara (Zone sahélienne)			Kouoro (Savane soudanienne)			Koukou(affluent) Volta Noire (S. soudanienne)			Haut Bandama (S. guinéenne)		Lamto (Secteur préforestier)				Inga (Forêt)		
	Gîtes	6 km aval	8 km amont	Gîtes	2 km amont	2 km fleuve	Gîtes	3 km aval	15km aval	Gîtes	5 km aval	Gîtes	10km aval	10km fleuve	20km fleuve	Gîtes	5km fleuve	25km fleuve
% femelles pares	66,1	55,1	49,5	54,5	50,4	35,2	94,7	80,5	70,1	68,3	62,5	56,1	51,4	50,9	52,9	37,7	23,3	18,1
% pares infectées	17,5	20,2	19,1	3,7	1,7	0	11,4	14,2	6,4	10,7	6,7	3,3	4,2	2,8	0	5,1	7,0	5,5
% pares infec- tieuses	10,7	11,6	10,0	1,8	0,6	0	5,7	8,1	2,1	5,4	2,8	1,1	1,2	0,6	0	0,5	0,2	0,1
Pares infectieuses																		
Pares infectées	0,61	0,57	0,53	0,50	0,33	0	0,50	0,56	0,33	0,50	0,41	0,35	0,28	0,22	0	0,10	0,02	0,02
Nombre moyen larves évolu- tives par fe- melle infectée	3,76	2,36	2,31	2,30	2,8	0	2,33	2,00	1,75	2,20	1,67	9,02	6,09	3,96	0	3,67	3,29	2,76
Nombre moyen larves infec- tantes par fe- melle infec- tieuse	2,08	2,03	2,00	1,6	1,2	0	1,75	1,61	1,16	1,73	1,80	5,18	2,71	2,76	0	5,07	4,00	1,50

beaucoup plus par l'âge moyen des populations dispersives que par l'effet réductionnel de ce parasitisme sur le pouvoir dispersif.

8 - DÉVELOPPEMENT D'*O. volvulus* CHEZ D'AUTRES ESPÈCES SIMULIDIENNES

Parmi les autres espèces africaines de *Simulium* connues comme vecteurs naturels (*S. neavei*, *S. woodi*)(*) ou expérimentaux (*S. vorax*, *S. adersi* et *S. nyasalandicum* : WEGESA, 1967 et 1970), seules *S. vorax* et *S. adersi* sont connues d'Afrique de l'Ouest.

Outre *S. damnosum* s.l. les espèces capturées sur homme dans cette région dont *S. bovis* (CROSSKEY, 1957 b), *S. ovazzae* (GARMS, 1969), *S. griseicolle*, *S. vorax* et *S. adersi*. Dans tous les cas, ces espèces ne manifestent une certaine anthropophilie que dans des zones géographiques très circonscrites, ou à certaines saisons très délimitées, ou en petites quantités dans les cas de contact étroit entre l'homme et leur hôte habituel.

Nous avons personnellement pu observer des femelles de *S. adersi* piquant l'homme en petits nombres en savane soudanienne et en savane guinéenne, chaque année pendant une très courte période durant laquelle l'espèce pullule manifestement, en début de saison des pluies. Nous avons aussi pu capturer quelques femelles de *S. vorax* piquant l'homme à proximité de troupeaux de bovins (hôtes habituels de l'espèce) en zone subsaharienne (vallée du Sénégal), et de très rares femelles de *S. griseicolle* gorgées sur homme ont été récoltées en savane guinéenne en saison des pluies.

Dans aucun cas ces femelles ne se sont révélées parasitées naturellement par *O. volvulus* et aucun essai de transmission expérimentale de ce parasite n'a pu être tentée, soit en raison des très petites quantités de femelles piqueuses, soit en raison de la fugacité de leur apparition sur appât humain.

Nous considérerons donc que, si des vecteurs secondaires peuvent, en très petits nombres, transmettre accidentellement, épisodiquement et accessoirement *O. volvulus*, *S. damnosum* s.l. est en Afrique occidentale le seul vecteur de l'onchocercose humaine présentant un réel intérêt épidémiologique.

* *S. dukei*, espèce associée à l'état larvaire à des crevettes (Atyidae) et connue seulement de la forêt camerounaise, a été trouvée naturellement parasitée par *O. volvulus* et permet le développement complet de ce parasite (DUKE, 1962 ; DISNEY, 1971).

9 - CONCLUSIONS

Le développement d'*O. volvulus* chez la femelle de *S. damnosum* s.l. se traduit par une réduction importante de la quantité de parasites ingérés par ce vecteur, comme tous les développements de filaires chez leur hôte arthropode. Cette réduction est particulièrement marquée dans le cas présent, et a plusieurs causes :

- L'existence du barrage péritrophique, qui intervient dès l'ingestion des microfilaires, et qui est le facteur réductionnel essentiel, puisqu'il élimine d'emblée de 60 à 99% des parasites ;

- La mortalité des microfilaires dans l'hémocèle du vecteur, qui affecte une proportion notable des microfilaires ayant réussi à quitter l'estomac ;

- La mortalité des larves évolutives intramusculaires, relativement restreinte dans les conditions normales, et maximale lors de la première mue du parasite ;

- La mortalité des vecteurs les plus lourdement parasités, surtout importante au cours des deux premiers jours qui suivent le repas sanguin et au moment des mues parasitaires.

A propos de tous les aspects et à toutes les étapes du cycle parasitaire apparaît une différence considérable entre les foyers de savane (savane guinéenne, savane soudanienne et zone subshélienne) et ceux de forêt (forêt et secteur préforestier) : le cycle parasitaire comme le cycle gonotrophique du vecteur est légèrement plus court en forêt, le rendement parasitaire des femelles est meilleur en forêt et se traduit, à chaque phase et à la fin du cycle parasitaire, par des proportions de parasites ingérés parvenus à maturité, des proportions de femelles parasitées et des charges parasitaires moyennes de ces femelles largement supérieures à celles qui s'observent en savane. (tableau 43bis).

Ces faits semblent largement imputables à un barrage péritrophique beaucoup plus hermétique en savane qu'en forêt. Toutefois, les expériences de "transmissions croisées" (ingestion par des vecteurs d'une région donnée

de parasites provenant d'une autre région) montrent que des facteurs propres au parasite et à l'adaptation vecteur-parasite entrent également en jeu. Il existe en effet en général un certain degré d'incompatibilité entre souches de vecteurs et souches de parasites d'origines géographiques différentes, qui entraîne le plus souvent une intensité de transmission considérablement réduite.

Cette réduction n'est toutefois ni générale ni uniforme. Elle est extrême dans les cas de parasites forestiers du sud-ouest de la Côte d'Ivoire transmis par les vecteurs de savane soudanienne du sud-ouest de la Haute-Volta. Elle est considérable dans le cas inverse, mais aboutit cependant à un rendement parasitaire semblable à celui d'une transmission classique de savane. Elle n'existe pas dans le cas de parasites de savane soudanienne du sud-ouest de la Haute-Volta transmis par les vecteurs de secteur préforestier du centre de la Côte d'Ivoire et aboutit à des rendements parasitaires typiquement forestiers (tableau 43 ter). Ces deux dernières constatations ne sont pas sans intérêt dans le contexte ouest-africain actuel, d'une part en raison des migrations intenses de travailleurs de savane soudanienne vers les régions forestières et préforestières, d'autre part du fait des risques de réinvasions simuliennes par le sud qui pèsent sur le vaste programme de lutte insecticide contre *S. damnosum* actuellement en cours dans les savanes ouest-africaines.

Nous savons d'autre part que les vecteurs de savane soudanienne ou de savane guinéenne transmettent bien le parasite provenant d'autres foyers voisins des mêmes zones bioclimatiques. Toutefois nos résultats sont incomplets (absence d'expérimentations à l'intérieur des différentes zones avec des vecteurs et des parasites provenant de foyers éloignés les uns des autres) et nos connaissances de la génétique des vecteurs insuffisantes pour que nous puissions apprécier les parts respectives que jouent les facteurs génétiques (identité cytotaxonomique du vecteur, identité génétique du parasite) et les facteurs de contact vecteur-parasite dans ces phénomènes de compatibilité et d'incompatibilité.

Les caractéristiques du cycle parasitaire se répercutent sur les taux naturels de parasitisme des populations de femelles de *S. damnosum* s.l. par *O. volvulus*. Ces taux sont faibles, en raison de l'intense réduction parasitaire. Le fait que dans la majorité des cas le développement complet du parasite ne peut s'accomplir entre deux repas consécutifs du vecteur (des exceptions sont cependant possibles) fait apparaître deux catégories de femelles : les femelles infectées, renfermant des larves évolutives jeunes (mais toujours âgées de deux jours et demi au moins) et des femelles infectieuses, seules réellement vectrices, renfermant des larves infectantes. En raison des facteurs limitants du développement parasitaire, les quantités de femelles et leur charge parasitaire moyenne sont toujours moins importantes

dans la deuxième catégorie que dans la première. Ces taux sont sous la dépendance de nombreux facteurs agissant au niveau de l'ingestion du parasite (prévalence de ce dernier, contact homme-vecteur, préférences trophiques et longévité des femelles, origine des membres du couple vecteur-parasite, facteurs extrinsèques, parasitisme par *O. volvulus* et Mermithidae). Toutefois, au niveau de ces taux apparaît encore la même différence entre forêt et savane: les proportions de pares infectées et infectieuses sont généralement plus élevées en forêt, et surtout, paramètre plus aisément contrôlable, les charges parasitaires moyennes des femelles infectées et infectieuses sont deux à trois plus élevées en forêt qu'en savane.

Il existe donc du point de vue quantitatif deux types principaux de transmission et d'infestation naturelle des femelles de *S. dammosum* s.l. par *O. volvulus*, un type forestier et un type de savane. Le premier couvre les zones de savanes guinéenne et soudanienne (y compris les zones subsahéliennes) au nord du huitième degré nord approximativement; le second type s'étend aux zones de forêt proprement dite et au secteur préforestier au sud de cette latitude; la limite approximative a été établie dans le centre de la Côte d'Ivoire, mais elle peut subir des variations géographiques et saisonnières (remontée vraisemblable vers le nord à l'est et en saison des pluies). Il est tentant de faire un rapprochement entre cette distribution et la répartition des cytotypes larvaires de *S. dammosum* s.l.: Nile et Sirba sont largement dominants, sinon exclusivement représentés au nord du huitième parallèle (Nile dépassant largement cette limite vers le sud), tandis que Yah, Bandama et Soubré sont de loin les cytotypes les plus abondants au sud de cette ligne (Soubré pouvant remonter localement vers le nord). De plus, le seul foyer de cytotype Bille (cytotype à affinités forestières) connu en Afrique occidentale (foyer de Guéna) correspond à une transmission de parasite et une infestation du vecteur de type forestier, et la période de remontée en savane guinéenne du cytotype Soubré semble coïncider avec une augmentation de la proportion de femelles montrant un type forestier d'infestation naturelle par *O. volvulus*.

Toutefois, l'absence de moyens d'identification cytotaxonomique des femelles infectées ou infectieuses ne nous permet pas d'établir en toute certitude ce rapprochement entre types de développement parasitaire et d'infestation naturelle des femelles (largement dépendants du type de barrage péritrophique) d'une part et identité des cytotypes du vecteur d'autre part.

	SAVANES GUINÉENNE ET SOUDANIENNE	FORÊT ET SECTEUR PRÉFORESTIER
Nombres moyens de microfilaries ingérées par femelles gorgées	25 - 350	20 - 65
Proportions de femelles gorgées prenant des microfilaries	90 - 100 %	90 - 100 %
Proportions de microfilaries passées dans l'hémocèle	< 5 %	≠ 50 %
Proportions de femelles parasitées	≤ 60 %	90 - 100 %
Nombres moyens de microfilaries passées dans l'hémocèle par femelle parasitée	2 - 3	5 - 30
Rendements parasitaires (proportions de microfilaries ingérées parvenues en fin de cycle)	< 7 %	15 - 30 %
Proportions de femelles infectieuses	< 50 %	80 - 90 %
Nombres moyens de larves infectantes par femelle infectieuse	2 - 3	7 - 10

Tableau 43 bis : transmission d'O. *Volvulus* par *S. damnosum s.l.*, différences quantitatives entre Forêt et Savane

		ORIGINE DU PARASITE			
		Savanes guinéen. et soudanienne Sud-Ouest Hte Volta	Savane guinéenne Forêt de Guéna Sud-Ouest Hte Volta	Secteur préforestier Centre Côte d'Ivoire	Forêt Sud-Ouest Côte d'Ivoire
Origine et cytotonomie du vecteur	SAVANES GUINÉENNE ET SOUDAN. S.W. Haute Volta <i>NILE & SIRBA</i>	S	/	/	S++
	SAVANE GUINÉENNE Foyer de Guéna <i>BILLE</i>	F	F	/	/
	SECTEUR PRÉFORESTIER Centre Côte d'Ivoire <i>SOUBRÉ, BANDAMA NILE</i>	F	/	F	/
	FORÊT S.W. Côte d'Ivoire <i>YAH</i>	(S)		/	F

Tableau 43 ter : Résultats de «transmissions croisées»

S : intensité de transmission de type Savane

F : intensité de transmission de type Forêt

CHAPITRE VI

***Relations vecteur | parasite-récepteur
Rapports
entre l'intensité de la transmission
et l'épidémiologie de la maladie***

1 - LA RETRANSMISSION DU PARASITE

1.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

Peu de travaux (WANSON, 1950) concernent les déplacements des larves infectantes d'*O. volvulus* à l'intérieur de la femelle de *S. damnosum* s.l. . Mais à propos d'autres filaires (*Wuchereria*, *Brugia*, *Dipetalonema*, *Loa*), de nombreux auteurs (cf. revue bibliographique in LAVOIEPIERRE, 1958 a) signalent la possibilité pour les larves infectantes ayant gagné la tête de leur vecteur, de migrer ensuite dans tout le corps de celui-ci ; tous insistent sur la grande rapidité de ces déplacements et sur la faculté des larves de s'insinuer dans des espaces restreints.

BLACKLOCK (1926 b) puis GIBBINS (1938) ont conclu que les larves infectantes d'*O. volvulus* quittent leur hôte au niveau des labelles ; un tel mode de sortie suppose que les larves soient déposées sur la peau de l'hôte récepteur et pénètrent activement dans celle-ci, sans doute par la plaie causée par les pièces buccales vulnérantes . BLACKLOCK (1926 b) et WANSON (1950) ont également noté la sortie active des larves infectantes hors de la trompe de l'insecte si celle-ci est trempée dans du sérum physiologique.

DUKE (1973) a montré en forêt camerounaise que 79 % (dont 90 % dans la tête, 60 % dans le thorax et 43 % dans l'abdomen) des larves infectantes parasitent une population de *S. damnosum* s.l. quittent leur hôte lors de la piqûre, mais que 60% des femelles infectieuses renferment encore des larves après le repas sanguin. Les femelles les plus lourdement parasitées sont celles qui perdent le plus de larves infectantes et la sortie de ces larves ne semble pas avoir d'effet notable sur la survie du vecteur.

1.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES

1.2.1. MIGRATION DES LARVES INFECTANTES VERS LES PIÈCES BUCCALES -

Nous avons déjà noté que, à la fin du cycle parasitaire, les larves infectantes sont plus concentrées dans la tête qu'au moment du repas sanguin du vecteur. Il semble donc qu'après un mouvement initial en direction de la tête les larves se dispersent ensuite dans tout le corps de l'insecte.

Les facteurs qui poussent les larves infectantes à gagner la trompe puis à quitter leur hôte lors de la piqûre restent inconnus : tropisme intrinsèque, thermo- ou chimio-tactisme induit par la présence de l'hôte récepteur ou par la sécrétion de salive du vecteur, distension de l'estomac qui refoule les larves vers l'avant du corps, etc ...

1.2.2. MODE DE SORTIE DES LARVES INFECTANTES -

Au moment de la piqûre, les larves de la trompe sont logées entre le labre et l'épipharynx ou entre l'épipharynx et les mandibules. La localisation labiale est très rare et exceptionnelle. Les larves de la tête peuvent se rencontrer dans tout l'hémocèle céphalique, mais la majorité se trouve à la base des pièces buccales, dans l'espace post-cibarial.

La sortie par le labium ou les labelles, généralement admise, semble donc peu vraisemblable. Il paraît plus logique d'admettre un site de sortie semblable à ceux que LAVOPIERRE (1958 a) a envisagés à propos des larves infectantes de *Loa loa* quittant *Chrysops silacea* : perforation des membranes latérales unissant labre et épipharynx ou perforation de la membrane labio-hypopharyngienne qui unit la base de ces deux appendices et limite l'espace post-cibarial. Par analogie avec *C. silacea* cette membrane serait distendue lors du repas sanguin par le repli vers l'arrière du labium, ce qui pourrait faciliter sa rupture, surtout compte tenu de la pression engendrée dans l'hémocèle par l'extrême dilatation de l'estomac distendu par le repas sanguin (LEWIS, 1957). Aucune observation directe n'a toutefois été réalisée sur la femelle de *S. damnosum* s.l. .

1.2.3. ASPECT QUANTITATIF DE LA RETRANSMISSION -

Le tableau 44 expose les résultats de dissections comparées de deux séries de femelles récoltées dans les mêmes conditions (périodes de capture

et appâts identiques), les unes avant qu'elles aient piqué , les autres après s'être complètement gorgées de sang. L'expérience a été menée en savane guinéenne et en forêt.

La sortie des larves infectantes se traduit d'une part par la diminution de la proportion des pares infectieuses, d'autre part par la réduction de la charge parasitaire moyenne de ces femelles. La chute du premier paramètre , qui indique la proportion des femelles ayant perdu toutes leurs larves infectantes au cours du repas sanguin, atteint 68 % en savane et 49% en forêt, tandis que 80 % environ des larves infectantes que renferme une population piqueuse de *S. damnosum s.l.* quittent leur hôte lors de la piqûre, en savane comme en forêt.

Nos résultats de la région forestière confirment parfaitement ceux de DUKE (1973) quant à la proportion des larves infectantes qui quittent le vecteur ; ils sont un peu plus élevés pour ce qui est de la proportion des femelles infectieuses "négativées". En savane, cette dernière proportion est beaucoup plus élevée, alors que la proportion de larves sortantes reste identique. Cette différence est vraisemblablement attribuable aux différences de la densité moyenne des larves infectantes (plus faible en savane) et de la concentration relative de ces larves dans la tête de l'insecte (plus faible en forêt) ; en forêt comme en savane, la perte de larves infectantes est en effet beaucoup plus sensible au niveau de la tête et du thorax.

Compte tenu de la longévité des larves infectantes (cf. chapitre V), il est probable que celles qui ne sont pas transmises sont en mesure de survivre chez le vecteur jusqu'à son prochain repas de sang ou de jus sucré.

Nous ne disposons pas d'effectifs suffisants pour conclure quant à l'influence de la sortie des larves infectantes d'*O. volvulus* sur la survie des femelles infectieuses de *S. damnosum s.l.* .

2 - ÉVALUATION DE L'INTENSITÉ DE LA TRANSMISSION ONCHOCERQUIENNE

2.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

La première tentative de quantification de la transmission onchocerquienne fut celle de DUKE (1968 a) : par des séries de captures journalières sur appât humain normalisées et régulièrement espacées durant un cycle annuel,

Tableau 44 - Intensité de la sortie des larves infectantes d'*O. volvulus* au cours du repas sanguin de la femelle de *S. damnosum* s.l. .

	Savane guinéenne (LERABA)		Forêt (OUA)	
	Femelles piqueuses	Femelles gorgées	Femelles piqueuses	Femelles gorgées
Nombre de femelles	352	428	1432	1936
Nombre de pares (P.)	341	387	236	360
Nombre de pares infectées	55	63	109	160
Nombre de pares infectieuses (P_I)	66	24	39	30
Nombre de larves évolutives	134	151	903	1152
Nombre de larves infectantes (L)	152	36	289	86
id. : Tête - Thorax - Abdomen -	127 - 17 - 18	27-6 -3	140 - 116 -33	32-26-28
% pares	96,9	90,4	16,5	18,5
% pares infectées	16,1	16,3	46,2	44,4
% pares infectieuses (% P_I)	19,3	6,2	16,5	8,3
Nombre moyen de larves évolutives par femelle infectée	2,44	2,39	8,28	7,20
Nombre moyen de larves infectantes par femelle infectieuse (\bar{M}_I)	2,30	1,50	7,41	2,86
Nombre théorique de pares infectieuses (P_I')	/	75	/	59
id. : larves infectantes (L')	/	172	/	437
id. : Tête - Thorax - Abdomen -	/	143 - 19 -10	/	212 - 175-50
% Négatation des pares infectieuses(1)	/	68,0	/	49,2
% Perte larves infectantes (2)	/	79,1	/	80,3
id. : Tête - Thorax - Abdomen -	/	81,1-68,4 70,0	/	89,6- 85,1-49,0

P_I' = P (femelles gorgées) x % P_I (femelles piqueuses)

L' = P_I' x \bar{M}_I (femelles piqueuses)

(1) = $100 - \frac{P_I'}{P_I} \text{ (femelles gorgées)} \times 100$

(2) = $100 - \frac{L'}{L} \text{ (femelles gorgées)} \times 100$

cet auteur a calculé en forêt camerounaise la quantité de larves infectantes d'*O. volvulus* qui peuvent théoriquement être transmises à l'homme en un lieu donné.

La méthode fut ensuite reprise pour l'étude des variations saisonnière de l'intensité de transmission (DUKE, 1968 c), l'étude de ses variations géographiques dans une même zone bioclimatique (GARMS, 1973 b) et l'étude comparative de ses variations en savane et en forêt en relation avec les tableaux cliniques locaux (PHILIPPON *et al.*, 1969 ; DUKE *et al.*, 1972, 1975).

Par une approche un peu différente (utilisation des quantités de piqûres annuelles, de la prévalence des porteurs de microfilaires chez la population humaine, de la proportion des femelles ingérant des microfilaires, de l'espérance de vie des femelles et de la charge parasitaire moyenne des femelles infectieuses), MILLS (1969) a jeté les bases d'un modèle mathématique de la transmission onchocercienne et a calculé l'intensité théorique de transmission dans les principales régions bioclimatiques d'Afrique de l'ouest (savane soudanienne, savane guinéenne et forêt).

2.2. MODES D'EXPRESSION

A la suite de DUKE (1968 a) nous définissons la quantité théorique de transmission ("transmission potential" des auteurs anglo-saxons) par la quantité de larves infectantes d'*O. volvulus* que renferment les populations de femelles de *S. daimosum* s.l. venant piquer un homme pendant une unité de temps. Cette dernière est généralement l'année, aux fins de comparaisons entre des foyers montrant des variations saisonnières différentes ; mais pour tenir compte de ces variations, l'unité de temps peut être la saison, le mois, voire la journée.

2.3. METHODES DE CALCUL

La quantité théorique de transmission est simplement la somme des quantités de larves infectantes d'*O. volvulus* observées lors des dissections de femelles de *S. daimosum* s.l. capturées sur appât humain. Il convient donc

que les séries de captures soient parfaitement normalisées, c'est-à-dire qu'elles soient réalisées au même point pendant toute la durée de l'expérimentation, qu'elles soient exécutées pendant toute la période d'activité des femelles, et qu'un nombre suffisant de captures journalières complètes soient effectué pendant la période d'observation choisie (cf. chapitre I).

L'estimation est évidemment d'autant plus précise que les séries de captures sont plus rapprochées pendant cette période. Nous avons effectué au moins une série (de deux à quatre chaque fois que cela fut possible) de trois journées consécutives de captures par mois et par point. Les dissections ont été normalisées selon les techniques exposées précédemment. Les quantités de larves infectantes et les autres paramètres ont été rapportés au mois puis les valeurs annuelles ont été totalisées par année. Lorsque cela fut possible plusieurs cycles annuels d'observation ont été réalisés.

Outre les quantités de larves infectantes, les valeurs suivantes ont été relevées et totalisées : quantités de femelles piqueuses ("biting densities" des auteurs anglo-saxons), de femelles pares, de femelles infectées, de femelles infectieuses (y compris les infections doubles). A partir de ces quantités, les paramètres suivants peuvent être établis : proportion de femelles pares (indice de l'âge moyen), de pares infectées (indice de la probabilité d'ingestion de microfilaires au repas précédent), de pares et de femelles infectieuses, rapport pares infectieuses / pares infectées (indice du rapport multipares / pares) et quantité moyenne de larves infectantes par femelle infectieuse.

Il importe également de noter la durée de la période de transmission lorsque celle-ci est uniquement saisonnière.

2.4. DISCUSSION

Il faut souligner que la quantité de transmission ainsi calculée est éminemment théorique. Elle ne représente en effet que la quantité de larves infectantes d'*O. volvulus* présente chez les femelles venant piquer, et non la quantité de celles qui sont effectivement transmises à l'homme.

Nous avons déjà noté que les variations inhérentes à l'emploi d'un appât humain (différences d'attractivité et de rendement des captureurs) et aux méthodes de capture et de dissection peuvent être largement atténuées (surtout sur un cycle annuel d'étude) par la rotation des captureurs, et la normalisation des techniques de capture, de dissection et d'enregistrement des résultats.

Mais l'exposition du captureur n'est pas représentative de celle des membres des communautés rurales locales : personne ne s'expose en effet en permanence chaque jour du matin au soir pendant une année aux piqûres de *S. damnosum*. La discordance est d'autant plus grande que les populations piqueuses sont plus abondantes : si des densités de quelques centaines de piqûres par captureur et par jour ne sont guère ressenties par les populations locales, des densités supérieures à un millier incitent par contre les villageois à éviter les lieux fréquentés par les femelles piqueuses (surtout aux heures de plus grandes pullulations) et à se protéger des piqûres avec des moyens de fortune.

Nous savons d'autre part que toutes les larves infectantes (*) ne quittent pas leur hôte arthropode lors de la piqûre. Si ce phénomène peut être estimé quantitativement (cf. 1.2.3.), on ignore par contre quelle est, parmi les larves infectantes qui quittent le vecteur, la proportion de celles qui réussissent à pénétrer dans le derme de l'homme.

La quantité théorique de transmission est donc surestimée par rapport à l'intensité réelle de la transmission, mais il est difficile de préciser dans quelle proportion, d'autant que celle-ci est manifestement variable.

2.5. RÉSULTATS NUMÉRIQUES

Le tableau 45 expose quelques valeurs de la quantité théorique de transmission, établies dans différents foyers et diverses régions bioclimatiques.

Le point A correspond au village de Saint-Pierre, dans le foyer de Tansilla (savane nord-soudanienne) ; il est situé, comme le village lui-même, sur les rapides d'une rivière temporaire ; la transmission dure de juillet à décembre (période principale d'écoulement du cours d'eau) et son intensité est maximale en septembre.

Le point B correspond au village de la Faya, artificiellement implanté (campement forestier en bordure d'un axe routier) à proximité des rapides de la rivière Faya ; la transmission est pratiquement interrompue à l'étiage (de mars à mai) et est maximale en septembre.

(*) Rappelons que la séparation entre larves du troisième stade intramusculaires et larves du troisième stade libres est souvent très délicate, et qu'il n'est pas prouvé que toutes les larves libres sont effectivement infectantes.

Tableau 45 - Quantité théorique de transmission et paramètres associés dans quelques foyers d'Afrique de l'ouest -

	A	B	C	D	D'	E	F	F'	G	H	I	J	K	L	M	N
FF	16.200	55.500	66.800	40.750	2.430	1.470	158.800	11.300	25.600	19.800	6.200	9.400	92.400	66.980	17.610	3.900
% P	59,2	59,8	73,2	53,8	61,0	72,5	68,4	62,8	62,5	60,2	60,1	58,7	45,5	32,2	45,7	38,5
% P _I	6,9	7,6	3,7	4,1	5,1	5,5	6,5	3,5	4,9	7,5	3,7	4,7	1,5	1,6	11,1	8,8
% F _I	4,1	4,5	2,7	2,2	3,1	4,0	4,4	2,2	3,1	4,5	2,2	2,8	0,5	0,5	5,1	3,4
\bar{M}_I	2,1	2,1	2,0	1,9	2,0	1,8	2,2	1,9	2,3	2,6	3,0	3,9	5,9	3,4	5,5	5,4
Q.T.T.	1.400	5.300	3.600	1.710	150	103	15.800	480	1.800	2.300	420	1.040	2.600	1.190	4.920	720

216

FF = quantité annuelle de femelles piqueuses -

% P = proportion de femelles pares (moyennes annuelles) -

% P_I = proportion de pares infectieuses (moyennes annuelles) -

% F_I = proportion de femelles infectieuses (moyennes annuelles) -

\bar{M}_I = nombre moyen de larves infectantes par femelle infectieuse -

Q.T.T. = quantité théorique de transmission (en larves / homme / an) -

Les points C et D sont situés dans le petit foyer de Samandéni , le premier sur le gîte principal et le second près d'un pont quelques centaines de mètres en aval. D et D' correspondent à deux années d'étude du même point. La transmission est maximale en saison sèche chaude (de février à juin) et minimale en saison des pluies et en saison sèche froide.

Le point E (radier de Nasso) est situé sur un affluent de la Volta Noire près de Bobo-Dioulasso. Bien que ce cours d'eau soit permanent il n' héberge de petites populations de *S. damnosum s.l.* que de septembre à décembre. La transmission est continue pendant cette période.

Le point F est le pont routier de la Léraba (pont frontière entre la Haute-Volta et la Côte d'Ivoire, savane guinéenne), situé en zone déserte à 7 km du premier village. la transmission est continue, mais présente deux maximums, l'un en fin de saison sèche (de mars à juin) et l'autre en fin de saison des pluies (septembre-octobre). F' correspond à l'étude du point F après que le foyer de la Comoé-Léraba ait été placé sous traitement larvicide.

Les points G , H et I correspondent à trois villages de la vallée de la Léraba, situés en bordure de la bande riveraine désertée, les deux premiers à une dizaine de km du fleuve et le troisième à une quinzaine. La transmission est uniquement saisonnière (de juillet à décembre , avec un maximum en septembre) et ne sévit que lorsque sont productifs les gîtes des affluents temporaires sur lesquels sont implantés les villages.

Le point J correspond au pont de Guéna , sur la Haute Volta Noire (savane guinéenne) ; le village est situé à quelques centaines de mètres. La transmission montre deux maximums annuels (juillet et décembre) séparés par des minimums accentués.

Les points K et L sont deux villages situés près du Bandama moyen en secteur préforestier de Côte d'Ivoire ; le premier (Taabo) est installé à proximité immédiate de très importants champs de gîtes et le second (station écologique de Lamto) est implanté une dizaine de kilomètres en aval. La transmission est pérenne mais est maximale en saison des pluies et culmine avec la crue du fleuve (septembre-octobre). Seules les périodes de grande saison des pluies, de petite saison sèche et de petite saison des pluies (avril à novembre) sont considérées ici.

Les points M et N sont situés dans la région de Danané (forêt du sud-ouest de la Côte d'Ivoire), le premier à l'orée d'un village installé sur les gîtes permanents d'un affluent, le second au niveau d'un bac distant de quelques centaines de mètres du village voisin. Seules la petite saison des pluies (octobre à décembre) et la grande saison sèche (janvier -février) sont considérées ici, mais les sondages indiquent que la transmission est maximale durant la grande saison des pluies (de mars à juillet).

Il faudrait ajouter à ce tableau les résultats d'Inga (Zaïre), où la transmission est maximale durant la crue principale du fleuve (décembre et janvier) et décroît ensuite jusqu'à s'annuler presque complètement en saison sèche froide (juillet-août). Les données sont malheureusement incomplètes pour la période de février à mars et pour octobre. Les données existantes permettent d'établir une quantité théorique de transmission de 3.600 larves par homme et par an sur les bords du fleuve et de 260 à 5 km de celui-ci (ville d'Inga). Des estimations à partir de sondages indiquent cependant que cette quantité annuelle doit être voisine de 12.000 au bord du fleuve et de 1.000 en ville d'Inga (pour des quantités annuelles correspondantes de piqûres de plus de 1.500.000 et de près de 600.000),

Par ailleurs, des sondages effectués au Sénégal oriental (PENDRIEZ et SECHAN, 1971), en des sites où la transmission est maximale en saison des pluies, indiquent pour le mois d'août des quantités théoriques de transmission de plus de 3.400 sur le Niokolo-Koba et de près de 1.700 à Mako sur la Haute-Gambie à proximité des gîtes préimaginaux. Dans la vallée du Papara (région de Kayes), ces quantités variaient de 250 à 1.500 pour la période d'août-septembre, saison d'intensité maximale d'une transmission qui dure de juillet à décembre.

Les importantes variations des quantités théoriques de transmission qui apparaissent au tableau 45 se placent dans la gamme de celles enregistrées par d'autres auteurs : de 500 à 19.000 en savane soudanienne camerounaise (DUKE *et al.*, 1975), de 900 à 92.000 en forêt camerounaise (DUKE, 1968 a ; DUKE *et al.*, 1972), de 50 à 3.500 en forêt du Libéria (GARMS, 1973b).

Les causes possibles de ces variations sont passées en revue au paragraphe suivant.

2.6. FACTEURS INFLUENÇANT L'INTENSITÉ THÉORIQUE DE LA TRANSMISSION

L'établissement de la quantité théorique de transmission ne fait par lui-même intervenir aucun paramètre autre que les quantités de larves infectantes d'*O. volvulus* observées. Toutefois, les valeurs de cet indice dépendent largement de paramètres dont les valeurs et les variations sont sous la dépendance de nombreux facteurs qui influent sur l'ingestion des microfilaries par le vecteur et leur développement chez ce dernier.

2.6.1. LE RESERVOIR DE PARASITE -

DUKE *et al.* (1975) ont constaté que, en savane, la charge parasitaire moyenne des femelles d'âge épidémiologiquement dangereux est indépendante du taux individuel d'infestation microfilarienne du réservoir humain ; en forêt par contre, DUKE *et al.* (1972) ont noté une certaine corrélation entre les deux paramètres. Nos résultats expérimentaux (cf. chapitre V.3.) confirment ces observations, qui s'expliquent fort bien par le jeu d'un barrage péritrophique plus efficace chez les femelles de savane que chez celles de forêt.

Comme le montre la corrélation entre les proportions de pares infectées et la prévalence des porteurs de microfilaries, ce facteur détermine les chances d'ingestion des microfilaries par les femelles et, partant, influe sur les proportions de femelles infectieuses au sein des populations (*). Au tableau 45, ce facteur peut contribuer à expliquer les différences entre les points G, H et I d'une part (prévalences respectives de 80, 95 et 60% environ) et M et N d'autre part (prévalences de 70 et 45 %).

Par ailleurs, DUKE et MOORE (1968) ont établi que, dans un village de la forêt camerounaise, les personnes âgées de 11 à 30 ans contribuent pour les deux tiers à la transmission onchocerquienne, en raison de leur nombre relatif, de l'absence de lésions cutanées et des charges microfilariennes moyennes élevées et constamment entretenues dans cette tranche d'âge.

2.6.2. LE CONTACT HOMME-VECTEUR -

Ce contact, essentiel pour l'ingestion des microfilaries par le vecteur, a été analysé en détail aux chapitres IV et V, ainsi que les nombreux facteurs qui déterminent son intensité. Les variations de cette dernière (fonction des densités respectives et des déplacements relatifs des populations humaines et simuliennes) sont certainement en partie responsables des fluctuations saisonnières de la quantité théorique de transmission, en particulier des maximums enregistrés en de nombreux points au début et à la fin de la saison des pluies. Il convient en effet de souligner que le rythme annuel des activités rurales est dans la plupart des cas superposable aux variations saisonnières de la quantité théorique de transmission.

(*) Signalons cependant que la relation entre prévalence apparente (établie par les biopsies cutanées) et proportion de pares infectées ou infectieuses est peut-être compliquée par le fait que, dans certaines régions du moins, les femelles peuvent s'infecter à partir de sujets considérés comme parasitologiquement indemnes (GARMS, 1973b).

Le fait que la fraction de la population humaine qui a les plus grandes potentialités en qualité de réservoir de parasite (personnes âgées de 11 à 30 ans) est en même temps la plus active renforce le rôle prépondérant que joue cette couche d'âge dans la dynamique de la transmission onchocercarienne.

La zoophilie des femelles de *S. damnosum* peut être un facteur important de réduction du contact homme-vecteur, d'abaissement des taux d'infectivité des populations simuliennes et de diminution de la quantité théorique de transmission. C'est ainsi que dans la vallée du Sénégal (cf. chapitre III), on peut estimer que cette quantité serait 7 fois plus élevée si toutes les femelles avaient pris tous leurs repas sanguins précédents sur homme. Ce facteur intervient également au moment de la retransmission du parasite, et dans les mêmes proportions, mais il n'influe pas sur la quantité théorique de transmission elle-même puisque celle-ci est établie à partir des seules femelles anthropophiles.

2.6.3. DENSITES DES FEMELLES PIQUEUSES -

DUKE *et al.* (1972) ont établi qu'en forêt camerounaise la quantité théorique de transmission dépend directement et essentiellement de la densité des femelles piqueuses ; cette proportionnalité n'a pas été retrouvée en savane (DUKE *et al.*, 1975).

Pourtant nos résultats montrent qu'en un même lieu, en savane comme en forêt, la densité des femelles piqueuses influe largement sur les variations saisonnières de la quantité théorique de transmission ; dans la majorité des cas, celles-ci se produisent en effet en même temps que les fluctuations saisonnières du niveau des cours d'eau, qui déterminent le rythme annuel de productivité des gîtes préimaginaux (cf. chapitre II et III). De ce fait, les valeurs de la quantité théorique de transmission peuvent connaître des variations considérables d'une année à l'autre, comme l'indique la comparaison des cas D et D' du tableau 45 ; il est donc souhaitable de faire porter l'estimation des quantités théoriques de transmission sur plusieurs années consécutives, particulièrement sur les petits cours d'eau et dans les régions de savane où la pluviométrie annuelle est irrégulière.

La proportionnalité n'apparaît plus lorsque sont comparées les quantités annuelles de transmission entre plusieurs points d'un même foyer ou entre des points situés dans des foyers différents, en particulier lorsque ceux-ci appartiennent à des zones bioclimatiques différentes.

Il faut rappeler que, en raison de la configuration géographique et hydrographique africaine, les plus grandes densités absolues de femelles piqueuses de *S. damnosum* s.l. se rencontrent sur les cours inférieurs des

fleuves forestiers : dans ces régions des quantités de plusieurs milliers de piqûres par homme et par jour ne sont pas exceptionnelles (maximum de 13.000 enregistré à Inga), alors que des quantités de 1.000 à 1.500 sont très rarement dépassées dans les régions de savane.

2.6.4. AGE MOYEN ET DISPERSION DES POPULATIONS PIQUEUSES -

La proportion de femelles d'âge épidémiologiquement dangereux est directement proportionnelle à l'âge moyen des populations piqueuses, à potentiel vecteur intrinsèque égal.

Cet âge moyen varie dans le temps et dans l'espace et ses fluctuations influencent directement la quantité théorique de transmission. A distance des gîtes, l'abaissement de l'âge moyen résultant de la dispersion sélective des femelles les plus jeunes s'ajoute à la diminution des femelles piqueuses. A proximité des gîtes, cet abaissement est saisonnier et correspond généralement à leur période de productivité maximale. Ces fluctuations saisonnières locales (en fonction de la distance aux gîtes préimaginaux productifs) sont toutefois beaucoup plus marquées en savane qu'en forêt ; cela explique qu'en savane les variations locales de la quantité théorique de transmission dépendent beaucoup plus des quantités de femelles paires que des quantités globales de femelles piqueuses, tandis que la relation inverse prévaut dans les foyers forestiers (DUKE *et al.*, 1972, 1975).

A densités de femelles piqueuses égales, tous les résultats indiquent que les quantités de femelles paires sont plus importantes en savane qu'en forêt. Toutefois, les foyers forestiers paraissent se scinder en deux catégories pour ce qui concerne l'âge moyen des populations piqueuses. Dans la première catégorie se rangent les foyers du sud de la Côte d'Ivoire (LE BERRE, 1966) du sud du Libéria (GARMS, 1973) et d'Inga, où les taux de femelles paires ne dépassent guère 10% ; à la seconde catégorie appartiennent les foyers de la forêt camerounaise (DUKE, 1968 a et c ; DUKE *et al.*, 1975), ceux de la forêt du sud-ouest et du secteur préforestier du centre de la Côte d'Ivoire, où les taux de femelles paires sont environ 4 fois plus élevés.

2.6.5. POUVOIR VECTEUR INTRINSEQUE DES FEMELLES -

Si on fait abstraction de leur espérance de vie, les femelles ayant atteint l'âge épidémiologiquement dangereux sont en moyenne deux fois plus nombreuses en forêt qu'en savane, et leur charge parasitaire est environ deux fois plus grande. Le pouvoir vecteur intrinsèque est donc six fois plus élevé en forêt qu'en savane.

La réduction de la charge parasitaire moyenne des femelles infectieuses dispersives contribue également à expliquer les différences de la quantité théorique de transmission constatées à diverses distances des gîtes (exemples des points K et L). Ce facteur ne joue cependant un rôle notable que dans certains foyers forestiers ; en savane il est toujours largement compensé par la diminution des quantités de femelles piqueuses et l'abaissement de leur âge moyen à distance des gîtes.

2.6.6. CONCLUSIONS -

Le tableau 46 récapitule les valeurs respectives et relatives de différents paramètres entomologiques qui, à réservoir de parasite semblables, à contacts homme-vecteur comparables et à densités égales de piqûres, influencent les quantités théoriques de transmissions.

Le paramètre A (proportion de femelles potentiellement infectieuses) intègre les facteurs de longévité et de dispersion ; il a été établi soit d'après les tables de vie existantes (2 et 3) soit par le produit des quantités moyennes de femelles paires par le rapport "proportion de paires infectieuses/proportion de paires infectées" (1, 1', 4 et 5) ; les paramètres B et C traduisent le pouvoir vecteur intrinsèque des femelles ; B est obtenu expérimentalement et représente la proportion des femelles gorgées sur onchocerquien qui sont infectieuses à l'issue du cycle parasitaire.

En forêt, et par rapport à la savane, le plus grand potentiel vecteur intrinsèque des femelles apparaît comme un important facteur limitant du rôle réducteur joué par l'âge moyen plus bas des populations piqueuses.

A densités de piqûres égales, ce premier facteur suffit à compenser l'influence du second et à assurer des quantités théoriques de transmission plus fortes qu'en savane dans les foyers forestiers où l'âge moyen des populations piqueuses est relativement élevé (sud-ouest et centre de Côte d'Ivoire, forêt camerounaise). Dans les foyers forestiers où l'âge moyen des populations piqueuses est très bas (sud de la Côte d'Ivoire et sud du Libéria), le rôle compensateur du pouvoir vecteur intrinsèque est insuffisant à lui seul, et des densités de piqûres de 1,5 à 13 fois supérieures à celles de savane sont nécessaires (l'âge moyen restant identique) pour obtenir des quantités de transmission supérieures à celles de savane.

Tableau 46 - Comparaison entre savane et forêt des principaux paramètres entomologiques influant sur la quantité théorique de transmission.

	Origine des données	Savane	Forêt	Rapport Forêt savane
Proportions de femelles d'âge épidémiologiquement dangereux : (A)	(I)	30,0 %	4,5 %	1/6,7
	(I')	- "-	12,0 %	1/2,5
	(2)	30,6 %	0,6 %	1/51
	(3)	41,3 %	7,1 %	1/5,8
	(4)	38,4 %	16,0 %	1/2,4
	(5)	/	3,7 %	1/8 à 1/11,2
Proportions de (A) pouvant être réellement infectieuses : (B)	(2)	40 %	80 %	x 2
\bar{M} larves infectantes par femelle infectieuse : (C)	(1)	2,0	4,0	x 2
	(1')	2,0	5,9	x 3
	(4)	2,9	5,8	x 2
	(5)	/	5,9	x 2 ou x 3

(1) : résultats personnels (Inga, Zaïre).

(1') : résultats personnels (savanes et forêt, Afrique occidentale).

(2) : d'après LE BERRE (1966 : sud Côte d'Ivoire).

(3) : d'après DUKE (1968 c, p. 168 : sud Côte d'Ivoire).

(4) : d'après DUKE *et al.* (1972 et 1975 : Cameroun).

(5) : d'après GARMS (1973).

3 - FACTEURS CONDITIONNANT LA RETRANSMISSION DU PARASITE A L'HOMME

Les quantités de larves infectantes effectivement reçues par individu peuvent difficilement être estimées quantitativement. Outre les facteurs analysés précédemment, elles dépendent largement du contact entre l'homme et les populations vectrices. D'une façon générale, les facteurs qui influent

sur ce contact sont ceux qui interviennent lorsque l'homme est considéré comme réservoir de parasite (cf. chapitre IV). Toutefois, si la dispersion des femelles permet aux communautés humaines distantes des gîtes de jouer un rôle non négligeable en tant que réservoirs de parasites, les risques d'exposition de ces communautés à une transmission onchocerquienne intense sont limités par rapport à ceux qu'encourent les communautés riveraines, en raison de la dispersion sélective des femelles les plus jeunes et les moins parasitées. Il est d'ailleurs d'observation courante que les personnes les plus durement touchées par la maladie sont celles dont les occupations nécessitent un contact permanent avec les cours d'eau : pêcheurs et passeurs, agriculteurs travaillant en bordure des rivières ; dans les villages riverains le contact moins prolongé mais journalier des habitants avec le point d'eau (lorsque celui-ci est constitué par la rivière) est également très important.

Du fait de la dispersion radiaire réduite des femelles d'âge épidémiologiquement dangereux, la dissémination du parasite à distance des gîtes n'est le fait des femelles que lorsque celles-ci ont la possibilité de se déplacer le long des cours d'eau (*) et de trouver à proximité des villages des lieux de pontes favorables. Dans les villages de "l'intérieur des terres" l'importation du parasite au sein des communautés est beaucoup plus le fait de personnes séjournant temporairement (installation saisonnière près de champs riverains à la période des cultures) à proximité des gîtes préimaginaux productifs de *S. damnosum* s.l. .

L'intensité de la transmission onchocerquienne réellement reçue par chaque individu dépend également largement de la densité de la population humaine exposée. En présence d'une même population simulidienne et à exposition équivalente pour tous les sujets, il est bien évident que chacun d'eux recevra d'autant moins de larves infectantes que la population humaine sera plus nombreuse. Le captureur étant le plus souvent isolé au moins pendant une partie de son temps d'exposition, il est certain que la quantité théorique de transmission établie à partir de ses récoltes est en réalité d'autant plus diluée que les individus exposés sont plus nombreux et d'autant moins que les femelles piqueuses sont plus abondantes.

(*) Signalons à ce propos l'intense dispersion vers l'amont des femelles pares observée sur la rivière Bénoué au Cameroun (DUKE, 1975).

4 - RELATIONS ENTRE L'INTENSITÉ DE LA TRANSMISSION ET L'ÉPIDÉMIOLOGIE DE LA MALADIE

4.1. RAPPELS PARASITOLOGIQUES, CLINIQUES ET ÉPIDÉMIOLOGIQUES

4.1.1. PARASITOLOGIE -

Chez l'homme, les adultes comme les microfilaires d'*O. volvulus* sont dermiques. Les adultes vivent pelotonnés dans des nodules, ou onchocercomes, entourés d'une capsule fibreuse produite par les tissus de l'hôte. Ces nodules ont des localisations préférentielles (cf. chapitre IV), mais on ignore par quelles voies les larves infectantes gagnant ces sites privilégiés, bien différents des lieux d'inoculation.

Les microfilaires issues des vers femelles quittent les nodules, envahissent tout le derme (cf. chapitre IV) et après un laps de temps plus ou moins long (plusieurs années) pénètrent dans le globe oculaire. Tous les tissus oculaires peuvent être envahis ; La pénétration dans la cornée se fait vraisemblablement à partir des tissus voisins (conjonctive : RODGER, 1959), tandis que la chambre antérieure et la chambre postérieure pourraient être envahies à partir des circuits sanguin et lymphatique (ANDERSON *et al.*, 1974 b). Des microfilaires ont en effet été observées dans le sang, la lymphe, l'urine, le liquide céphalo-rachidien et de nombreux organes, reins, poumons, etc ... (BUCK, 1974).

La période de fécondité des femelles d'*O. volvulus* a été estimée à 16 ans environ (ROBERTS *et al.*, 1967) et la longévité maximale des microfilaires à 30 mois (DUKE, 1968 d). la période de prépatence (période séparant l'inoculation des larves infectantes de l'apparition des premières microfilaires dermiques) semble comprise entre 10 et 20 mois.

4.1.2. CLINIQUE -

Seules les microfilaires sont pathogènes. Leur présence dans le derme cause des lésions cutanées et un prurit intense parfois sérieusement débilitant. Les atteintes oculaires constituent toutefois les manifestations

cliniques les plus graves de la maladie, et les lésions de la cornée, de l'iris, du chorion et de la rétine peuvent entraîner la cécité; ces lésions sont associées à la mort des microfilaries *in situ* et, à l'exception des kératites ponctuées, elles sont irréversibles.

Les effets systémiques de la parasitose sont encore mal connus, mais sans doute réels ; considérant la présence de microfilaries d'*O. volvulus* dans l'urine et les crachats d'onchocerquiens, il est probable que plusieurs organes essentiels peuvent être lésés. Dans les foyers les plus graves, les fortes infestations entraînent une perte significative de poids (BUCK *et al.*, 1971), et la mortalité semble plus élevée chez les sujets les plus fortement atteints (ROLLAND et BALAY, 1969).

ANDERSON *et al.* (1974 a) ont relevé les signes cliniques suivants comme étant significativement associés à l'onchocercose au Cameroun : atrophies dermiques, pachydermies, dépigmentations tibiales, oedèmes lymphatiques des genitalia externes, lymphadénites inguinales et fémorales, aines pendantes et lésions oculaires : kératites ponctuées, kératites sclérosantes, iritis, atrophies optiques et chorioretinites.

4. 1. 3. EPIDEMIOLOGIE -

L'onchocercose est une endémie exclusivement rurale. Elle est toujours plus ou moins focalisée, les foyers étant axés sur les zones de rapides du réseau hydrographique. L'étude comparative des prévalences des différents signes cliniques et parasitologiques montre une stratification des degrés d'endémicité et de gravité de part et d'autre des cours d'eau (*); c'est ainsi que les charges microfilarieuses moyennes, les prévalences des porteurs de microfilaries, de nodules, de lésions oculaires et de cécités onchocerquiennes diminuent lorsque l'éloignement des gîtes du vecteur augmente ; cette diminution affecte d'abord les lésions oculaires les plus graves (**), puis les autres progressivement. Simultanément, l'âge moyen auquel apparaissent les différents signes oculaires augmente, cet âge étant d'autant plus élevé que le type de lésion oculaire est plus grave.

(*) De ce fait certains auteurs (ROLLAND et BALAY, 1969) ont pu classer les villages onchocerquiens bordant les cours d'eau en villages de 1ère ligne (zone d'hyper-endémicité), de 2ème ligne (zone de mésio-endémicité) et de 3ème ligne (zone d'hypo-endémicité).

(**) L'ordre croissant de gravité des signes oculaires généralement retenu est : kératites ponctuées, présence de microfilaries dans la chambre antérieure, kératites sclérosantes et iritis, lésions du segment postérieur, cécités onchocerquiennes.

L'aspect cumulatif est en effet un caractère fondamental de l'onchocercose, dû en particulier à la longévité des vers adultes et des microfilariaires, aux surinfections et à la faible réaction immunitaire : le degré de gravité des manifestations oculaires est proportionnel aux charges microfilariennes (BUDDEN, 1958), elles-mêmes fonction de l'âge de l'infestation. Il en résulte que la fréquence des différents signes augmente en fonction de l'âge moyen des populations, d'autant plus rapidement que la gravité de la maladie est plus grande. Chez les femmes, l'apparition des différents signes est plus tardive, leur augmentation en fonction de l'âge moins rapide et leurs fréquences maximales moins élevées, les différences par rapport aux hommes tendant à s'atténuer d'autant plus que la gravité du foyer est plus grande ; ces caractéristiques sont en relation avec des charges microfilariennes moyennes moins élevées chez les femmes que chez les hommes.

Malgré ces nombreux facteurs de variabilité, l'évolution des signes oculaires est toujours lente : même en zone de transmission intense les lésions oculaires graves (kératites sclérosantes, iritis et lésions du fond de l'oeil) et surtout les cécités n'apparaissent qu'après plusieurs années d'exposition. La fréquence et la gravité des signes oculaires est enfin inversement proportionnelle à la taille des communautés humaines infestées (O.M.S., 1973) : l'onchocercose grave est une maladie des petites communautés rurales (de 50 à 200 habitants).

4.1.4. ONCHOCERCOSE DE FORET ET ONCHOCERCOSE DE SAVANE -

A la suite de BUDDEN (1963) de nombreux auteurs ont insisté sur les différences cliniques et épidémiologiques qui existent en Afrique entre onchocercose de savane et onchocercose de forêt.

En savane soudanienne, les foyers sont très circonscrits, séparés les uns des autres par de vastes zones indemnes, et centrés sur les gîtes préimaginaux du vecteur. L'aire d'endémicité ne dépasse pas quelques kilomètres de part et d'autre du cours d'eau et les différentes strates de gravité sont très resserrées. Mais à l'intérieur de ces foyers la fréquence des signes oculaires graves est particulièrement élevée dans les villages de première et de deuxième lignes (taux de cécités respectifs de l'ordre de 10 et 5 %) ; elle va de pair avec une prévalence élevée des porteurs de parasite et, surtout, avec des charges microfilariennes individuelles importantes. Cette focalisation s'accroît vers le nord en savane nord-soudanienne pour atteindre son apogée en zone subsaharienne, en même temps que régressent les signes graves. Par contre, vers le sud, en savane guinéenne, les aires d'endémicité tendent à s'étaler plus ou moins considérablement en dehors des vallées, les degrés de gravité restant très importants en deuxième et première lignes.

En forêt au contraire les foyers d'onchocercose sont beaucoup plus étendus. Les prévalences de porteurs de microfilaries peuvent être aussi élevées qu'en savane, mais elles diminuent lentement au fur et à mesure qu'augmente l'éloignement des gîtes préimaginaux. Les charges parasitaires moyennes sont généralement moins élevées qu'en savane, mais des exceptions sont possibles localement (PICQ *et al.*, 1971 b, 1973 b). Les densités microfilariennes des parties hautes du corps sont significativement plus faibles en forêt qu'en savane. Des différences existent aussi au niveau des lésions cutanées (dépigmentations tibiales et aines pendantes plus courantes, mais atrophies dermiques moins fréquentes en forêt qu'en savane), mais les principales différences concernent les signes oculaires. Une comparaison systématique entre deux séries de villages d'hyper-endémie a été réalisée au Cameroun par ANDERSON *et al.* (1974 b):

Les invasions microfilariennes de la cornée et de l'humeur vitrée sont plus fréquentes en savane (respectivement 44,8 et 8,8 % des cas contre 23,9 et 3,1 en forêt) et les quantités moyennes de microfilaries présentes dans ces parties de l'oeil sont également plus élevées en savane; la fréquence des invasions de la chambre antérieure de l'oeil est par contre identique en savane et en forêt, de même que celle des lésions du segment postérieur. Les kératites ponctuées (lésions bénignes) sont plus nombreuses en forêt (17,9% des cas contre 10,4 en savane) tandis que les lésions graves du segment antérieur (kératites sclérosantes et iritis) sont plus fréquentes en savane (6,6 % des cas contre 1,6% en forêt). Enfin et surtout, les cécités onchocerquiennes se rencontrent beaucoup plus fréquemment en savane (5,1%) qu'en forêt (2,0 %), et la différence est encore accentuée chez les hommes adultes (30,7 % contre 10,6 %). Les lésions du segment antérieur sont responsables de 64% des cécités en savane mais de la moitié seulement en forêt. Les femmes sont moins souvent affectées que les hommes par les différents signes oculaires, et aucune différence entre forêt et savane n'apparaît dans la précocité de l'apparition de chacun de ces signes.

Pour ce qui est des atteintes oculaires, qui constituent de loin les manifestations les plus importantes des points de vue sanitaire et social, les différences entre savane et forêt portent donc non seulement sur la prévalence des différents signes, mais aussi sur la nature des lésions: en savane bien plus qu'en forêt les troubles oculaires graves semblent liés à des lésions aveuglantes du segment antérieur consécutives à des invasions massives de la cornée qui peuvent être rapprochées des concentrations relatives en position haute des microfilaries de savane.

4.1.5. DESERTION DES VALLEES DU FAIT DE L'ONCHOCERCOSE -

Ce phénomène propre aux régions de savane est inconnu en forêt (*). En Afrique occidentale entre les 8ème et 12ème parallèles, il est d'observation courante que, à l'intérieur des foyers d'onchocercose, les vallées de bon nombre de grands cours d'eau qui hébergent d'importants gîtes de *S. damnosum s.l.* sont inhabitées (Volta Noire, Blanche et Rouge, Comoé, Léraba, Bandama, Maraoué, Bagoé, Baoulé, Banifing, Gambie, etc...); La largeur de la bande de terres désertées varie de quelques kilomètres à 10 ou 20; cette bande est bordée par les villages de première ligne où sévit souvent une onchocercose grave (parfois catastrophique) de type hyper-endémique; la transmission est uniquement saisonnière et assurée par des populations vectrices s'établissant en saison des pluies sur des affluents temporaires (cf. chapitre III, 7.2.3.).

Le rôle de l'onchocercose dans le dépeuplement des vallées de savane a parfois été contesté (REMY, 1970), et il est certain que d'autres facteurs ont été à l'origine du déclenchement du phénomène, au siècle dernier semblait-il (guerres, épidémies, recrutements forcés de main d'oeuvre ayant entraîné une diminution brutale de la population active); actuellement, l'émigration à partir des foyers d'onchocercose est incontestablement influencée par l'isolement des villages dans un environnement hostile, leur éloignement des axes de circulation, leur sous-équipement sanitaire et économique et l'attraction des centres urbains. Mais plusieurs études (HILTON, 1956; HUNTER, 1966; BALAY *et al.*, 1968; ROLLAND et BALAY, 1969; BRADLEY, 1972) ont montré que l'onchocercose est à l'origine de sérieux déséquilibres socio-économiques, qu'elle accentue et accélère lorsqu'elle ne les crée pas directement; à ce titre elle fut et reste, parmi un complexe dynamique d'autres facteurs interdépendants, un facteur essentiel du dépeuplement des vallées infectées.

Nous avons pu suivre le phénomène d'abandon des villages dans la vallée de la Léraba, où la largeur de la bande inhabitée varie de 15 à 20 km; il existe dans cette région une pression démographique importante dans l'arrière-pays et des preuves concrètes de l'existence ancienne, à l'intérieur des terres maintenant désertes, de villages abandonnés depuis plusieurs décennies (deux ou trois générations). On observe dans ces conditions un mouvement continu d'avancées et de retraits dans la zone déserte; ces mouvements sont le fait de petites communautés venues des zones de méso-endémicité de

(*) En forêt certaines vallées de grands fleuves où l'onchocercose ne pose aucun problème peuvent être inhabitées en raison de la pullulation des femelles de *S. damnosum s.l.* dont les innombrables piqûres interdisent toute activité de plein air (exemple d'Inga au Zaïre).

l'arrière-pays et attirées par les terres libres et fertiles ; elles s'installent définitivement après un ou deux séjours saisonniers (cultures de saison des pluies), rarement à moins de 10 km des gîtes permanents de la Léraba. Ces squatters doivent abandonner leurs villages au bout de quelques années, essentiellement du fait des troubles oculaires graves qui affectent la population active. Ainsi dans deux villages de 40 à 60 habitants (cas G et H du tableau 45) installés une dizaine d'années auparavant à une quinzaine de kilomètres de la Léraba sur des affluents temporaires, en 1968 un adulte sur deux était affligé de troubles oculaires graves et invalidants. L'un de ces villages a été complètement abandonné un an plus tard et l'autre au cours des deux années suivantes. Par contre un autre village a dans le même temps commencé de s'installer un peu en retrait.

Cette observation montre que l'onchocercose est actuellement un obstacle primordial au repeuplement des terres riveraines désertes des zones d'hyper-endémie. Elle confirme aussi l'hypothèse avancée par HUNTER (1966) et DUKE (1971) selon laquelle les mouvements seraient cycliques. Dans une telle situation, la durée d'un cycle, entre la création d'un village et son abandon, est d'environ 10 à 12 ans.

4.2. INTERPRÉTATION DES VARIATIONS ÉPIDÉMIOLOGIQUES DE L'ONCHOCERCOSE

Nous ne détaillerons pas ici les hypothèses qui, dans le passé, ont été échafaudées pour expliquer les différences épidémiologiques entre l'onchocercose de savane et celle de forêt, et qui font appel à des facteurs environnementaux (rôle des poussières et de la luminosité en savane: WOODRUFF *et al.*, 1963) ou génétiques (CHOYCE, 1958) à des carences alimentaires (RODGER, 1962) ou à une périodicité différente de la transmission (BERTRAM, 1964) pour expliquer les variations géographiques de la fréquence et de la gravité des lésions oculaires onchocerciennes. Nous nous attarderons plus sur les interprétations fondées sur des critères entomologiques et parasitologiques.

L'interprétation de LE BERRE (1966) postule que la gravité des signes oculaires de l'onchocercose est proportionnelle à la charge parasitaire moyenne des individus, qui dépend elle-même directement de l'intensité de la transmission. Les variations géographiques et saisonnières de la longévité et de la dispersion des populations vectrices détermineraient alors les différences épidémiologiques locales.

Ainsi, en savane il existerait au voisinage des gîtes un contact étroit entre des populations humaines concentrées dans les vallées, et des populations simulidiennes elles-mêmes confinées dans les galeries forestières du fait de leurs possibilités réduites de dispersion mais possédant des capacités vectrices très importantes du fait de leur âge moyen très élevé. En région forestière par contre les populations simulidiennes se diluent sur de grandes surfaces en raison de leur dispersion et leurs capacités vectrices sont très faibles à cause de leur faible longévité moyenne. De ce fait, le seuil individuel d'infestation au-delà duquel apparaissent les signes oculaires serait fréquemment atteint dans les communautés riveraines de savane alors qu'il ne le serait qu'exceptionnellement dans les régions forestières. Les variations régionales du potentiel dispersif du vecteur expliquent également très bien la focalisation beaucoup plus marquée des foyers de savane.

DUKE *et al.* (1966) ont cependant mis en évidence deux couples *O. volvulus* - *S. damnosum* différents, l'un présent dans les zones de savane et l'autre dans les régions forestières. La démonstration de l'existence d'un complexe *S. damnosum* est venue étayer cette observation (cf. chapitre III). Considérant que le parasite diffère selon les régions dans son adaptation aux différentes souches de vecteur, ces auteurs ont admis qu'il puisse aussi différer dans sa pathogénicité vis-à-vis de l'homme. De fait DUKE et ANDERSON (1972) et GARNER *et al.* (1973) ont prouvé expérimentalement qu'une souche de microfilaries d'*O. volvulus* de savane soudanienne montre une aptitude beaucoup plus grande que celle d'une souche correspondante de forêt à envahir la cornée du lapin, et que les lésions qu'elle cause au niveau du segment antérieur de l'oeil de cet animal sont plus nombreuses et plus graves. DUKE (1968 a et c) et DUKE *et al.* (1972, 1975) ont d'autre part établi que, malgré la gravité habituellement plus grande de la maladie en savane, les quantités théoriques de transmission peuvent atteindre des valeurs extrêmement élevées en forêt.

4.3. RELATIONS ENTRE L'INTENSITÉ THÉORIQUE DE LA TRANSMISSION ET LES MANIFESTATIONS CLINIQUES DE LA MALADIE

DUKE *et al.* ont étudié en forêt (1972) puis en savane (1975) les relations qui existent au Cameroun entre quantité théorique de transmission et signes cliniques.

En forêt, les quantités théoriques de transmission augmentent en même temps que les charges microfilarieuses moyennes, mais alors que cette

augmentation est à peu près proportionnelle jusqu'à des valeurs d'environ 3.000 larves par homme et par an, au-delà de ce seuil une augmentation de 3.000 à 90.000 de la quantité théorique de transmission ne correspond qu'à un doublement de la charge parasitaire moyenne. De même les prévalences des différents signes oculaires (y compris les cécités) augmentent-elles régulièrement jusqu'à 3.000 larves/homme/an ; mais elles ne progressent plus au-delà, les diverses lésions apparaissant alors seulement dans des couches d'âges de plus en plus jeunes. Les auteurs considèrent que les quantités de transmission supérieures à 3.000 sont associées à un haut degré de prévalence des lésions oculaires graves et de cécités onchocerquiennes (4 à 5% des sujets) ; mais il faut remarquer une prévalence de 1,2 % et de 2,9 % des porteurs de cécités pour des quantités de transmission de 900 et 2.800 larves/homme et par an (*).

En savane soudanienne la proportionnalité entre les charges microfilariennes moyennes et la quantité théorique de transmission est plus nette. Les valeurs des prévalences des différents signes oculaires égalent les valeurs forestières correspondantes pour des quantités théoriques de transmission beaucoup plus basses : 1.750 en savane et 2.800 en forêt pour les lésions du segment antérieur, 19.000 et 88.000 pour celles du segment postérieur, 1.800 et 4.400 à 10.000 pour les cécités onchocerquiennes. Enfin, les phénomènes de désertion apparaissent en présence de quantités théoriques de transmission supérieures à 4.400 alors qu'elles sont inconnues en forêt même lorsque cette quantité atteint près de 90.000.

Les tableaux cliniques des différents sites étudiés en 2.5 sont les suivants :

- Le point A est un village de 50 habitants implanté artificiellement en 1959. En 1968 il montrait 90 % d'onchocerquiens et 68% de porteurs de lésions oculaires (prévalences égales dans toutes les couches d'âges supérieures à 5 ans : ROLLAND, 1972). L'abandon du village a débuté en 1970 et il était total en 1972. (**).

- Le point B est également un village artificiellement maintenu par la présence d'une exploitation forestière procurant des emplois rémunérés et un pont routier constituant une halte propice à de menus commerces. In bordure

(*) Les taux de cécités de DUKE *et al.* (1972) sont exprimés en "yeux aveugles" et non en sujets non voyants. Les valeurs que nous citons correspondent à l'hypothèse minimale de cécités toutes bilatérales.

(**) Notons que la "durée de vie" du village (11 à 13 ans) est comparable à celle observée dans les villages naturellement implantés dans les terres désertes de la vallée de Léraba.

de la forêt classée de la Faya (inhabitée), l'onchocercose est hyper-endémique et les taux de cécités sont supérieurs à 4% (FALIGANT, 1965).

- A Samandéni (points C, D et D'), 82% des 98 habitants sont onchocerquiens, 28% sont atteints de lésions oculaires graves et 6% sont aveugles (DEGABRIEL, 1969). La survie du village est en rapport avec la présence d'un pont constituant une halte de voyageurs, d'un grand axe routier et d'une communauté de pêcheurs ravitaillant la ville de Bobo-Dioulasso.

- A Nasso (point E), la maladie n'est pas ressentie par les habitants, encore que les onchocerquiens (des hommes presque exclusivement) représentent 20% de la population (JEHL, non publié).

- Le pont de la Léraba (points F et F') est situé dans la bande de terres désertes qui borde la Léraba et qui montre à ce niveau un net étranglement le long du grand axe routier Haute-Volta - Côte d'Ivoire. Le premier village est situé à 7 km; il compte 287 habitants, dont 73% d'onchocerquiens, 11% de porteurs de lésions oculaires graves et 4% d'aveugles (DEGABRIEL, 1969).

- Les cas G, H et I ont été décrits précédemment; seul le village I, d'implantation ancienne, subsiste encore actuellement.

- Le village de Guéna (cas J) présente des charges microfilariennes moyennes élevées mais les lésions oculaires graves y sont très peu abondantes (PROST, comm. pers.).

- La prévalence onchocerquienne est supérieure à 60% au point K alors qu'elle n'atteint pas 44% au point L. Les cécités semblent inconnues, au moins au point L; mais aucune étude ophtamologique n'a été réalisée.

- Aux points M et N, les prévalences onchocerquiennes sont respectivement de 70 et 45%. Dans ce foyer les lésions oculaires graves sont très peu fréquentes et les cécités onchocerquiennes très rares, bien que les charges microfilariennes individuelles soient relativement élevées. (PICQ *et al.*, 1973).

A Inga, à 5 km du fleuve, la prévalence onchocerquienne atteignait 44,5% avant les aménagements et les cécités semblaient totalement inconnues (MAERTENS *et al.*, 1971). Les travaux du barrage ont nécessité l'immigration de plusieurs milliers de personnes dans la vallée du fleuve Zaïre, auparavant inhabitée.

Dans le foyer du Sénégal oriental, le pont de Niokolo-Koba est situé dans le parc zoologique inhabité du même nom. Le village de Mako (200 habitants) compte 85% d'onchocerquiens, 30% de porteurs de lésions oculaires graves et 12% d'aveugles (PICQ *et al.*, 1972). Dans le foyer de Kayes (vallée du Papara) les prévalences dans les villages les plus touchés n'atteignent que la limite inférieure de l'hyper-endémie, la strate d'hyper-endémicité

étant extrêmement réduite et les différences entre sexes étant importantes (2,3 % de cécités chez les hommes contre 0,1% chez les femmes ; PICQ *et al.*, 1973).

Les déductions suivantes peuvent être tirées de ces constatations :

- En savane, des quantités de transmission de l'ordre de 100 larves par homme et par an suffisent à assurer un tableau hypo-endémique sans manifestations oculaires. Des quantités de 400 environ correspondent à un niveau de méso-endémicité. Des quantités égales ou supérieures à 1.400 sont associées à des faciès hyper-endémiques avec prévalences élevées des lésions oculaires graves et des cécités . Les mouvements d'abandon des villages de première ligne s'amorcent entre 2.000 et 3.000 larves/homme/an, mais ils peuvent être freinés par certaines situations particulièrement favorables qui permettent la survie du village malgré de terribles déséquilibres socio-économiques (la Faya , Samandéni). Par contre, la désertion peut également intervenir en présence de quantités de transmission nettement plus basses (Saint-Pierre).

- En forêt le tableau clinique est beaucoup moins dépendant de l'intensité de la transmission, du moins en ce qui concerne la prévalence des cécités onchocerciennes, qui reste toujours très basse même pour des quantités de transmission de plusieurs milliers de larves /homme / an. Enfin le phénomène de désertion ne se manifeste nulle part, bien que les quantités de transmission maximales soient très supérieures au seuil présumé au-delà duquel le maintien des villages de savane paraît impossible.

Ces résultats concordent avec ceux que DUKE *et al.* (1975) ont obtenu en savane camerounaise . En forêt, bien que nos résultats soient moins complets et plus imprécis que ceux de DUKE (1968 a) et de Duke *et al.* (1972), nous n'avons pas observé de quantités théoriques de transmission aussi élevées que celles rapportées par ces auteurs (88.000 et 92.000 larves/homme/an). Pourtant, pour des quantités théoriques de transmission importantes et comparables (de l'ordre de 10.000 au moins), la fréquence des cécités onchocerciennes semble nettement plus grande dans la forêt camerounaise que dans les foyers considérés ici (Inga et Cavally en particulier). Cette discordance apparente demanderait toutefois à être vérifiée par des enquêtes ophtalmologiques approfondies plus nombreuses.

4.4. DISCUSSION

Une nette concordance apparaît entre la quantité théorique de transmission et les manifestations oculaires de la maladie ; les comparaisons entre

villages montrent, en forêt comme en savane, qu'à des valeurs croissantes de la quantité théorique de transmission correspondent des charges microfilarieuses individuelles de plus en plus fortes et des fréquences de plus en plus élevées de signes oculaires de plus en plus graves.

Toutes les données numériques actuellement disponibles montrent que la quantité théorique de transmission peut atteindre en forêt des valeurs maximales élevées, souvent très supérieures aux maximums qui sont établis en savane. Cela s'explique aisément par le pouvoir vecteur intrinsèque supérieur des femelles de *S. damnosum* s.l. des régions forestières et par les densités souvent extrêmement importantes des populations vectrices de cette même zone (cf. tableau 46).

Il est également manifeste que, à intensités théoriques de transmission égales, la fréquence des signes oculaires graves est nettement plus grande en savane qu'en forêt ou, autrement dit, que des taux semblables de prévalence d'une lésion oculaire d'un degré de gravité donné sont atteints en présence de quantités théoriques de transmissions beaucoup plus faibles en savane qu'en forêt. Le départ des malades, conséquence ultime de l'onchocercose que l'on peut considérer comme correspondant paradoxalement à un degré extrême de gravité de la maladie, n'apparaît jamais en région forestière, même dans les foyers où ont été enregistrés les maximums absolus de la quantité théorique de transmission, alors qu'il se manifeste en savane en présence de quantités théoriques de transmission comparativement faibles.

On peut envisager plusieurs causes susceptibles d'intervenir dans cette variabilité géographique de la concordance entre la quantité théorique de transmission et le degré de gravité de la maladie.

Il est d'abord nécessaire de prendre en considération la durée de la période annuelle de transmission. On ignore tout du comportement des larves infectantes d'*O. volvulus* après qu'elles aient pénétré dans le derme de l'homme, ainsi que de la sex-ratio de ces larves (*). On peut cependant raisonnablement penser que les chances de rencontre entre larves de sexes opposés sont à quantités égales d'autant plus grandes que la période de transmission est plus brève. Selon cette hypothèse, pour une même quantité théorique de transmission les risques de constitution de charges microfilarieuses importantes

(*) Les larves infectantes de filaires sont potentiellement sexuées et les mâles peuvent être séparés des femelles par la migration des ébauches génitales vers l'avant du corps (CHABAUD, 1954) ; mais l'observation de ce caractère est malaisée chez *O. volvulus* et n'a pas donné de résultats suffisamment abondants.

(et d'apparition subséquente de lésions oculaires graves) seraient plus élevés dans les foyers où la transmission est temporaire (*).

DUKE et al. (1975) ont toutefois considéré que les foyers temporaires sont le plus souvent caractérisés par des quantités théoriques de transmission faibles. Mais l'exemple cité par ces auteurs est celui d'un village où la transmission est maintenue pendant la seule saison des pluies par des femelles dispersives d'âge moyen très bas (situation analogue à celle que LE BERRE a décrite en 1966 dans les villages de savane guinéenne d'Afrique de l'ouest). Il existe cependant en savane ouest-africaine de très nombreux villages riverains où la transmission n'est assurée que pendant une saison (saison sèche en cas de variations inverses ou saison des pluies sur les affluents temporaires) par d'abondantes populations autochtones de femelles de *S. lammosum* s.l. dont l'âge moyen est relativement élevé. Dans ces conditions la quantité théorique de transmission peut être aussi importante que dans des foyers permanents de gravité élevée. La concentration de la transmission dans le temps pourrait contribuer à expliquer la désertion de villages où la quantité théorique de transmission était inférieure au seuil auquel se produit généralement le phénomène (cas A et G du tableau 45).

Il se peut aussi que l'alternance de brèves périodes de transmission intense et de périodes plus longues pendant lesquelles le contact homme-parasite est inexistant ne permette pas le développement d'une réaction de défense suffisante de l'organisme humain, favorisant ainsi une infestation individuelle plus intense et plus précoce (BERTRAM, 1964). Dans le même ordre d'idées, ROLLAND (1972) a émis l'hypothèse que les taux catastrophiques de lésions oculaires qui apparaissent très rapidement dans toutes les couches d'âge des communautés migrant à l'intérieur des zones de transmission intense pourraient s'expliquer par une susceptibilité plus grande de populations n'ayant pas eu de contact préalable intense et prolongé avec le parasite.

Outre ces cas extrêmes de transmission limitée à quelques mois par an, il faut noter que, sur les cours d'eau permanents, la transmission dans les régions forestières est en règle générale (en particulier sur les grands cours d'eau) plus étalée dans le temps que dans les régions de savane et la quantité théorique de transmission montre habituellement un ou deux maxima annuels très accentués.

(*) Il faut remarquer qu'en forêt, et par rapport à la savane, les charges parasitaires plus importantes des femelles infectieuses augmentent notablement les chances de rencontre entre larves de sexes opposés. Les chances d'établissement d'une infection chez l'homme à partir de faibles quantités de piqûres sont donc accrues. Cela pourrait contribuer à expliquer l'accroissement très rapide des prévalences chez les jeunes enfants en forêt, ou la contraction de la parasitose par des personnes très peu exposées, observation fréquente en zone forestière.

D'autre part, il faut aussi considérer une fois de plus que la quantité théorique de transmission est d'autant plus théorique que les quantités de femelles piqueuses enregistrées par captures sur appât humain sont plus grandes. Le fait qu'en forêt camerounaise les charges microfilariennes moyennes et les prévalences des cécités onchocerquiennes augmentent de moins d'une fois et demie tandis que les quantités théoriques de transmission s'accroissent de 30 fois, peut s'interpréter par une régulation de la parasitose et de ses conséquences par les sujets infectés ; mais on peut aussi mettre en cause le comportement d'évitement de l'homme vis-à-vis des piqûres du vecteur qui apparaît lorsque les densités de ce dernier dépassent un certain seuil : la quantité de larves infectantes réellement reçue par individu serait alors beaucoup plus faible que celle observée par l'emploi d'un capteur. La discordance est certainement particulièrement marquée dans les foyers forestiers où pullulent les femelles anthropophiles de *S. damnosum* s.l. (exemples d'Inga au Zaïre, de la forêt camerounaise et du bas Bandama en Côte d'Ivoire).

Par ailleurs, nous avons noté que certains facteurs économiques permettent localement en savane le maintien de communautés humaines malgré des tableaux cliniques d'onchocercose oculaire catastrophique et des déséquilibres socio-économiques flagrants. On peut penser que des facteurs tels que le niveau de vie plus élevé, des cultures plus rémunératrices, des régimes alimentaires mieux équilibrés permettent en forêt plus qu'en savane la subsistance de populations durement touchées par l'onchocercose. Cela pourrait contribuer à expliquer l'absence de mouvements de désertion en forêt où, dans certaines situations sans doute exceptionnelles, les lésions oculaires graves et les cécités onchocerquiennes affectent respectivement plus de 20% et de 4 à 5 % de la population (données de DUKE *et al.*, 1972).

Mais il faut aussi considérer que la quantité théorique de transmission est une estimation de l'intensité de la transmission actuelle, qui n'aura de conséquences cliniques éventuelles que dans un avenir plus ou moins proche. Le tableau d'onchocercose clinique d'une population est au contraire la résultante d'un équilibre dynamique entre les surinfections subies pendant plusieurs années et les phénomènes de régulation par l'hôte de sa parasitose.

Il est donc nécessaire de tenir compte également des inter-actions entre l'homme et le parasite.

Certains auteurs ont pensé que l'homme pourrait réagir différemment à l'agression parasitaire en savane et en forêt, particulièrement au niveau du globe oculaire, et en raison de facteurs génétiques (CHOYCE, 1958) ou de carences alimentaires (avitaminose A : RODGER, 1962).

Mais il apparaît que dans une même zone bioclimatique l'endémie affecte avec la même intensité et la même gravité des populations appartenant à des ethnies très diverses. D'autre part, les lésions oculaires caractéristiques de carences en vitamines ou en acides aminés sont différentes des lésions onchocerquiennes et sont rares dans les foyers d'endémie de savane (ANDERSON *et al.*, 1974 b).

Par contre, la mise en évidence expérimentale de la différence de pathogénicité entre les microfilaires d'*O. volvulus* de savane et celles de forêt vis-à-vis de la cornée du lapin, jointe à l'existence de couples *S. damosum* s.l.-*O. volvulus*, est en faveur de la présence dans chacune des deux zones bioclimatiques de souches parasitaires qui différeraient par leur distribution chez l'homme (distribution plus haute des microfilaires de savane, et aptitude plus grande à envahir massivement la cornée) et leur pathogénicité (propension plus grande des microfilaires de savane à causer des lésions du segment antérieur de l'oeil) ; le métabolisme des différentes souches de parasites pourrait également être différent (possibilités de création de carences vitaminiques ou protéiniques secondaires d'intensités différentes), aussi bien que la nature des réactions immunologiques suscitées chez l'hôte. On aboutit ainsi à une notion de couples homme-parasite qui différeraient par le degré d'adaptation des deux protagonistes l'un à l'autre, l'aptitude apparemment plus grande des populations forestières à supporter le parasitisme avec un nombre relativement restreint de manifestations cliniques graves pouvant peut-être être considéré comme un indice d'adaptation plus ancienne.

4.5. CONCLUSIONS

La biologie et l'écologie de *S. damosum* s.l. expliquent parfaitement la distribution géographique de la maladie, axée sur les vallées des cours d'eau. Le jeu combiné des variations régionales et saisonnières de la dynamique des populations, de la dispersion et de la longévité des femelles permet aussi d'interpréter les variations locales de l'intensité de la transmission et la stratification des degrés d'endémicité autour de l'épicentre des foyers, ainsi que les variations régionales (entre savane et forêt) de la focalisation des zones d'endémicité.

Mais l'étude comparée de la bio-écologie et du pouvoir vecteur des femelles de *S. damosum* s.l. montre par contre que les facteurs entomologiques

sont insuffisants à eux seuls pour l'interprétation des différences de gravité de l'onchocercose constatées entre forêt et savane. Bien que la concordance entre la valeur de la quantité théorique de transmission et la gravité de la maladie soit réelle dans chacune des deux zones, à valeurs égales de cette quantité les signes cliniques avancés sont plus fréquents et plus graves en savane qu'en forêt. En raison du caractère cumulatif de la parasitose, les différences sont d'autant plus accentuées que la transmission est plus intense et que la maladie est plus grave, c'est-à-dire qu'elles apparaissent essentiellement dans les foyers d'hyper-endémie, chez les hommes adultes, au niveau des lésions oculaires graves, des cécités et des phénomènes de désertion.

Toute tentative d'explication de la différence régionale de gravité de l'onchocercose doit donc faire appel non seulement aux facteurs entomologiques, mais aussi aux relations entre l'homme et *O. volvulus*, aux phénomènes d'adaptation entre cet hôte et ce parasite, à l'existence de plusieurs souches d'*O. volvulus* dont la biologie et la physiologie pourraient être différentes chez l'hôte, entraînant divers types de réaction de celui-ci au parasitisme.

Conclusions générales

L'existence et la répartition dans l'espace de l'endémie onchocercienne sont évidemment conditionnées par celles du vecteur. Il faut noter à ce propos que, dans les foyers ouest-africains considérés ici, la distribution de l'onchocercose-infestation coïncide partout avec celle du complexe *S. damnosum s.l.*, quelle que soit localement l'identité des membres de celui-ci. Il semble donc que tous les membres de ce complexe sont, vraisemblablement à des degrés divers, des vecteurs effectifs d'*O. volvulus*.

L'intensité de la transmission entomologique est essentiellement sous la dépendance de facteurs entomologiques :

- la longévité du vecteur qui détermine, compte tenu de la durée du développement parasitaire, la proportion des femelles de *S. damnosum s.l.* qui atteignent l'âge épidémiologiquement dangereux ;
- le pouvoir vecteur intrinsèque de ces femelles, traduit par les taux moyens d'infectivité des femelles d'âge épidémiologiquement dangereux, et qui dépend du rendement parasitaire de ces femelles (rapport entre les quantités de larves infectantes retransmises et les quantités de microfilaires ingérées) ;
- la dispersion du vecteur, qui détermine les chances de rencontres entre le réservoir de parasite et le vecteur d'une part et entre le vecteur infectieux et l'homme récepteur d'autre part ; cette dispersion influe notablement sur les densités et l'âge moyen apparent des populations piqueuses ;
- la densité des femelles piqueuses, directement liée à l'importance et à la productivité des gîtes préimaginaux ;
- les préférences trophiques des femelles de *S. damnosum s.l.* : la zoophilie limite l'intensité de la transmission d'une part lors du prélèvement des microfilaires par le vecteur, d'autre part lors de la retransmission du parasite.

Il ne faut toutefois pas minimiser le rôle des autres protagonistes de la transmission. Le comportement et le mode de vie de l'homme (à la fois réservoir de parasite et récepteur) influant considérablement sur le contact femelles piqueuses/réservoir de parasite et sur le contact femelles infectieuses/hôte récepteur. Si le parasite n'influe pas notablement sur la longévité et la dispersion du vecteur, il y a lieu de considérer que le pouvoir vecteur intrinsèque de celui-ci est en fait la résultante de l'adaptation entre souches d'*O. volvulus* et souches de *S. damnosum s.l.* ; les taux de prévalences microfilariennes chez le réservoir humain influencent enfin les chances de développement des infections chez le vecteur, mais ces taux sont eux-mêmes dépendants de l'intensité de la transmission.

Les facteurs entomologiques, en particulier le jeu combiné de l'âge moyen et de la dispersion, expliquent plusieurs caractéristiques de l'onchocercose : la focalisation des zones d'endémie et la stratification des foyers autour des gîtes préimaginaux du vecteur. L'action conjuguée des facteurs limitants (rendements parasitaires faibles, âge épidémiologiquement dangereux atteint relativement tardivement, dilution des populations par la dispersion, zoophilie) détermine chez les femelles piqueuses des taux naturels d'infectivité très bas, qui expliquent en partie la nécessité de sommation et de cumul de nombreuses infestations pour que se développe un intense parasitisme chez l'homme.

Les foyers d'onchocercose de savane diffèrent toutefois de ceux de forêt non seulement par leurs caractéristiques épidémiologiques et cliniques, mais aussi par leurs associations vecteur/parasite. La différence marquée du pouvoir vecteur intrinsèque des femelles de *S. damnosum* s.l. (trois fois plus élevé en forêt qu'en savane) semble coïncider étroitement avec la distribution sélective des divers membres du complexe *S. damnosum*, dont certains sont essentiellement savaniques (Nile, Sirba) tandis que d'autres sont principalement forestiers (Bille, Yah, Bandama, Soubré). Il est toutefois nécessaire de mettre au point des méthodes d'identification des cytotypes chez les femelles piqueuses pour déterminer les relations entre l'identité cytotaxonomique des différentes populations de *S. damnosum* s.l. d'une part et leur pouvoir vecteur intrinsèque, leur pouvoir dispersif et leur âge moyen d'autre part.

L'existence des complexes *S. damnosum* - *O. volvulus* est prouvée par les phénomènes d'incompatibilité existant entre souches vectrices de savane et souches parasitaires de forêt et *vice-versa*. Mais l'incompatibilité n'est pas la règle absolue et il faut souligner qu'en Côte d'Ivoire par exemple au moins deux populations forestières (sans doute constituées en majorité par deux cytotypes différents) sont capables de transmettre la souche parasitaire de savane soudanaïenne, l'une (cytotype Yah) avec une intensité égale à celle qui sévit en savane et l'autre (cytotype Soubré présumé) avec un rendement parasitaire de type forestier caractérisé. Par ailleurs, le cytotype Bille, suspecté en forêt camerounaise d'être un vecteur majeur de la souche forestière d'*O. volvulus* est par contre associé en Haute-Volta à la transmission des souches de savane soudanaïenne et de savane guinéenne de ce parasite. Des études plus approfondies sont nécessaires pour déterminer si la compatibilité est liée à des facteurs génétiques ou taxonomiques ou si elle résulte localement du simple contact entre vecteur et parasite ; les possibilités de modification du degré d'adaptation pourraient être différentes dans l'un ou l'autre cas, et le problème n'est pas sans intérêt en Afrique occidentale où s'enregistrent de très importantes migrations de populations de savane vers les régions forestières.

La quantité théorique de transmission apparaît comme un indice suffisamment fiable pour l'estimation du degré de gravité de la maladie dans chacune des deux zones bioclimatiques principales, bien qu'elle soit fondée uniquement sur des paramètres entomologiques (taux de parasitisme des populations piqueuses et anthropophiles de *S. damnosum* s.l. par *O. voltrulus*) et qu'elle ne prenne pas en considération les inter-actions homme-parasite qui sont à l'origine des manifestations graves de la maladie. Toutefois, l'absence de concordance entre forêt et savane des relations quantités théoriques de transmission-gravité clinique, jointe à l'observation récente des différences régionales de la pathogénicité et de la localisation des microfilaires, montre que pour interpréter la gravité plus grande de l'onchocercose en savane, il est nécessaire de faire appel non seulement aux facteurs entomologiques et aux complexes parasite-vecteur, mais aussi à des couples homme-parasite qui peuvent différer tant par la biologie et la pathogénicité des microfilaires que par la nature et l'intensité des réactions de l'organisme humain, ces dernières pouvant être influencées par des facteurs immunitaires, alimentaires, environnementaux ou autres.

Si la notion d'intensité de transmission est insuffisante à elle seule pour élucider le vieux problème des variations régionales de la gravité de l'onchocercose, l'indice "quantité théorique de transmission" se révèle néanmoins comme un outil extrêmement utile pour les études transversales ou longitudinales des foyers d'onchocercose d'une même zone bioclimatique : il est seulement nécessaire de l'étalonner différemment par rapport aux critères de gravité clinique dans chacune des zones de forêt et de savane. Au cours des dernières années nous avons utilisé systématiquement cet indice pour l'étude longitudinale de la transmission dans les foyers de savane de l'Afrique occidentale francophone, où les correspondances suivantes sont pour l'instant admises : onchocercose hypo-endémique au-dessous de 500 larves infectantes par homme et par an, onchocercose méso-endémique entre 500 et 1.000, onchocercose hyper-endémique (avec risques de prévalences élevées des cécités) au-dessus de 1.000, risques de désertion à plus ou moins long terme (selon l'importance des facteurs socio-économiques) à partir de 2.000.

Dans tous les cas d'études longitudinales la quantité théorique de transmission a valeur prédictive, puisqu'elle donne une idée du tableau clinique qui prévaudra au bout de plusieurs années si l'intensité de la transmission est maintenue au niveau observé. Plusieurs applications sont possibles :

- Estimation de l'efficacité des campagnes thérapeutiques en l'absence de lutte antivectorielle. L'étude doit être suivie car la neutralisation du réservoir de virus (suivie par sa recontamination) est progressive. L'abaissement de l'intensité de transmission n'est pas représentatif de l'amélioration concomitante éventuelle de l'état clinique des patients.

- Détermination du risque nouveau auquel sont exposées des populations humaines immigrantes ou des populations à proximité desquelles le vecteur a été artificiellement implanté.

Ces situations sont fréquentes à l'heure actuelle en Afrique occidentale, soit que l'existence de terres fertiles et inoccupées (vallées désertes des foyers d'onchocercose en particulier) attire spontanément les habitants des régions surpeuplées de l'arrière-pays, soit que des aménagements de grande envergure (ranches, plantations, chantiers de barrages) suscitent des afflux plus ou moins spontanés de main-d'oeuvre dans ces mêmes vallées, soit que des petits aménagements hydrauliques (déversoirs de barrages, réseaux d'irrigation) créent des gîtes nouveaux pour le vecteur à proximité de villages existants. La valeur prédictive de la quantité théorique de transmission est alors très importante, car la mise en évidence de risques importants permet de prendre des mesures préventives (traitements antivectoriels, modifications des sites d'implantation, choix de types de cours d'eau artificiels défavorables au vecteur) qui éviteront des conséquences sanitaires et socio-économiques pouvant être catastrophiques.

- Evaluation de l'efficacité des campagnes larvicides de lutte contre le vecteur. C'est là que l'établissement de la quantité théorique de transmission trouve sa principale application : il est maintenant devenu la principale méthode d'évaluation de toutes les campagnes larvicides de lutte contre *S. damnosum*, y compris le vaste Programme de Lutte contre l'Onchocercose dans le Bassin de la Volta qui, actuellement en cours d'exécution sous l'égide de l'Organisation Mondiale de la Santé, couvre 700.000 km² en Afrique de l'Ouest.

Par comparaison des intensités de transmission avant et après traitement, il est possible d'estimer très rapidement le degré d'efficacité atteint, alors que l'évaluation parasitologique et clinique demanderait plusieurs années, en raison de la lenteur d'évolution des lésions onchocerciques. De plus, suivies en permanence, les fluctuations de la quantité de transmission permettent de déceler presque instantanément des survivances ou des introductions de populations de *S. damnosum* s.l., d'évaluer du même coup les risques de transmission qu'elles apportent et de décider rapidement en fonction de ceux-ci des mesures complémentaires à prendre.

Notons toutefois que la méthode est en défaut lorsque soit le couple vecteur-parasite soit le couple homme-parasite sont importés et proviennent d'une zone bioclimatique différente de la région considérée. En effet, la quantité de transmission observée n'est alors plus représentative des risques cliniques encourus.

Des études complémentaires sont donc nécessaires pour déterminer les risques d'apparition de manifestations onchocerciques graves de telles

situations ; il est également nécessaire de définir avec précision, dans les diverses situations , le seuil minimum d'intensité de transmission au-dessous duquel l'infestation ne constitue plus un danger clinique, en particulier au plan oculaire.

Mais dès à présent l'utilisation de la quantité théorique de transmission est une méthode particulièrement utile dans le contexte ouest-africain actuel, où le développement démographique et économique entraîne de nombreux mouvements de populations et des transformations considérables du milieu naturel qui apportent des modifications importantes de l'épidémiologie de l'onchocercose humaine.

Résumé

L'onchocercose humaine, redoutable filariose aveuglante, est depuis plusieurs années l'objet d'un regain d'attention en Afrique, d'une part en raison des désastreuses conséquences socio-économiques qu'elle entraîne dans les régions de savane, d'autre part parce que les études entomologiques ont prouvé la possibilité de lutter efficacement contre ce fléau.

Les travaux cliniques, parasitologiques et entomologiques antérieurs ont depuis longtemps souligné les différences épidémiologiques considérables qui existent entre les foyers d'onchocercose de savane (très nettement circonscrits, mais montrant des taux élevés de lésions oculaires) et ceux des régions forestières (foyers extrêmement étendus où les cécités onchocerciennes sont exceptionnelles).

Le présent travail concerne la transmission de l'agent pathogène de l'onchocercose (*Onchocerca volvulus*) par son unique vecteur ouest-africain (*Simulium damnosum* s. l.) en relation avec l'épidémiologie générale et comparée de la maladie.

CHAPITRE PREMIER -

Ce chapitre est consacré aux techniques utilisées : captures de femelles de *S. damnosum*, piégeage, maintien de ces femelles en survie au laboratoire, dissections. L'accent est particulièrement porté sur la technique de capture sur appât humain, seule méthode qui soit actuellement couramment employée pour l'échantillonnage des populations d'insectes hématophages et anthropophiles, et pour les études quantitatives de transmission d'agents pathogènes.

CHAPITRE DEUX -

Dans ce chapitre sont présentés les divers foyers d'onchocercose humaine d'Afrique intertropicale (Côte d'Ivoire, Haute-Volta, Mali, Sénégal, Zaïre) où des travaux ont été réalisés. Après qu'aient été décrites dans leurs grandes lignes les principales zones bioclimatiques (du sud au nord : forêt intertropicale, secteur préforestier, savane guinéenne, savane soudanienne et zone subsahélienne) dans lesquels ils se situent, les différents foyers sont décrits individuellement des points de vue géographique, climatique, hydrologique, botanique, entomologique et clinique.

CHAPITRE TROIS –

Ce chapitre, qui n'est pas exhaustif, est seulement consacré à un certain nombre de rappels d'intérêt épidémiologique concernant l'identité, la biologie et l'écologie du vecteur. Les points suivants sont plus particulièrement approfondis :

- L'identité de *S. damnosum* : à la suite des études cytotaxonomiques entreprises au cours des dernières années, *S. damnosum* apparaît maintenant comme un complexe d'espèces jumelles qui ne sont encore différenciables qu'à partir de la structure chromosomique des larves. Les connaissances (très fragmentaires) relatives aux sept membres du complexe présents dans les zones d'étude sont passées en revue ; l'étude de leur répartition géographique montre que certains cytotypes sont caractéristiques des zones de savane alors que d'autres ne se rencontrent presque exclusivement qu'en forêt. Toutes les observations rapportées par la suite concernent l'ensemble du complexe (*S. damnosum* s.l.), compte tenu que l'absence de critères cytologiques ou macromorphologiques interdit la distinction entre les imagos des espèces (ou formes) constituant le complexe.
- Les préférences trophiques du vecteur : l'étude en est abordée par le calcul, l'observation directe et le parasitisme par des filaires d'origine animale. Il est conclu qu'en Afrique occidentale les femelles de *S. damnosum* s.l. sont essentiellement anthropophiles, en particulier dans les foyers étudiés, où aucune population exclusivement zoophile n'a été rencontrée. Toutefois, la zoophilie existe dans toutes les zones bioclimatiques, mais semble surtout marquée dans la zone subsaharienne et les régions forestières, où elle peut être dominante. En région de savane des populations normalement anthropophiles peuvent se montrer exclusivement zoophages en l'absence d'hôtes humains. Dans tous les cas d'observations directes de piqûres d'animaux, la zoophilie est facultative en ce sens qu'une même femelle peut se nourrir indifféremment sur homme ou sur animal à chacun de ses repas sanguins, comme le montrent les taux de parasitisme par *O. volvulus* des femelles capturées sur appât animal. L'existence de préférences trophiques différentes chez les divers membres du complexe n'est pas à exclure.
- Les lieux de repos des femelles de *S. damnosum* s.l. : ils restent très mal connus, bien qu'une observation détaillée de femelles à divers états physiologiques (à jeun, gorgées ou non de jus sucré, gravides et récemment gorgées) au repos dans des anfractuosités de rochers puisse laisser penser que de tels sites sont semblables à ceux où se produit la maturation des pontes, et qu'ils peuvent servir de lieux de repos transitoires.

-Les études de dispersion des femelles confirment les observations antérieures; les distances parcourues peuvent être considérables, mais les déplacements ne se produisent que lorsqu'existe un couvert végétal ou nuageux (savanes en saison des pluies, galeries forestières et régions forestières en toutes saisons). La dispersion affecte dans une plus large mesure les femelles les plus jeunes, en particulier les nullipares, dans toutes les régions bioclimatiques.

- L'établissement de l'âge physiologique moyen des populations de femelles piqueuses (exprimé en proportion de femelles pares) confirme que la longévité moyenne des femelles de *S. damnosum s.l.* est plus grande en région de savane qu'en région forestière; mais dans cette dernière zone des différences de l'âge moyen du simple au quadruple existent entre différents foyers caractérisés par ailleurs par des compositions cytotoxonomiques différentes des populations larvaires du complexe vecteur.

CHAPITRE QUATRE -

Ce chapitre se rapporte au réservoir de virus et à ses rapports avec le vecteur.

L'absence de réservoir animal ne peut être prouvée; mais si celui-ci existe, son rôle est certainement géographiquement très circonscrit et son importance numérique vraisemblablement très réduite par rapport à celle du réservoir humain; dans les foyers d'onchocercose humaine considérés ici, la transmission du parasite est donc essentiellement, sinon exclusivement, inter-humaine. Toutefois, à l'intérieur de ces foyers, plusieurs espèces d'*Onchocerca* parasites d'animaux domestiques ou sauvages sont largement représentées; il n'est pas exclu que les larves de ces filaires (morphologiquement très proches ou indifférenciables de celles d'*O. volvulus*) puissent connaître un développement complet ou abortif chez des populations de *S. damnosum s.l.* anthrop-zoophiles, faussant ainsi l'estimation des taux d'infestation du vecteur par *O. volvulus*.

Le mode (telmophagie) et le rythme journalier de piqûre des femelles (essentiellement influencé par les variations de température et par l'âge physiologique) sont décrits.

Les quantités moyennes de microfilaires d'*O. volvulus* ingérées par repas sanguin sont extrêmement variables d'une femelle à l'autre. Elles dépendent directement de la densité de ces parasites dans le derme de l'homme, densité elle-même fonction de l'âge de l'infestation et du degré d'exposition à la transmission onchocerquienne. Ces quantités sont proportionnelles à la durée du repas sanguin et varient avec la localisation des piqûres sur le

corps de l'hôte ; elles sont indépendantes de l'âge physiologique des femelles et ne montrent pas de variations horaires significatives.

Au niveau des populations, les chances d'ingestion des parasites dépendent évidemment de la prévalence des porteurs de microfilaires au sein de la population humaine. Le contact entre homme et vecteur est naturellement essentiel ; son étroitesse et ses variations dépendent de facteurs entomologiques (dynamique des populations vectrices, déplacements des femelles, zoophilie) et de facteurs humains (localisation des villages, densités de peuplement, nature et rythme des activités de plein air, etc ...)

CHAPITRE CINQ -

Ce chapitre traite essentiellement du développement d'*O. volvulus* chez la femelle de *S. damnosum* s.l. .

Ce développement se déroule dans les muscles indirects du vol. Il comporte trois stades larvaires ; seule la larve infectante (larve du troisième stade parvenue en fin de cycle et ayant quitté les muscles thoraciques) se rencontre dans l'hémocèle de toutes les parties du corps de l'insecte. Dans les conditions normales de température, la durée de ce développement est de 6 à 8 jours ; elle semble légèrement plus courte en forêt qu'en savane ; les basses températures (inférieures à 18°C) l'allongent considérablement et peuvent augmenter la mortalité des larves évolutives, mais le blocage complet n'a été observé dans les conditions naturelles qu'à Inga au Zaïre.

L'étude biométrique comparée de parasites d'âges connus et de parasites obtenus à partir de femelles "sauvages" montre qu'en savane le cycle gonotrophique de la femelle de *S. damnosum* s.l. dure de 3,5 à 4 jours ; cela confirme que la femelle n'atteint l'âge épidémiologiquement dangereux que lors de son troisième repas sanguin : sauf exception, le développement complet d'*O. volvulus* ne peut s'effectuer entre deux repas sanguins consécutifs du vecteur.

La majorité des microfilaires ingérées sont digérées du fait de la formation d'une membrane péritrophique que ces parasites sont incapables de traverser. Seule une faible fraction d'entre elles poursuivent leur développement après avoir traversé l'épithélium stomacal et gagné les muscles thoraciques. Les quantités de microfilaires qui échappent à la digestion montrent un seuil supérieur au-delà duquel elles n'augmentent pas quelles que soient les quantités de microfilaires ingérées. Cette limitation est beaucoup plus intense en savane (où seules quelques microfilaires, soit en moyenne 1 à 2% des quantités ingérées, passent dans l'hémocèle) qu'en forêt, où plusieurs

dizaines de microfilaires , soit 35 à 50% des quantités ingérées, peuvent quitter l'estomac pour poursuivre leur développement. Cette disparité est associée à des différences de structure et de rapidité de mise en place de la membrane péritrophique, différences qui sont peut-être en rapport avec l'identité cytotaxonomique des membres du complexe *S. dainosum*.

Par la suite, les quantités moyennes de larves évolutives restent du même ordre de grandeur que lors de leur sortie de l'estomac : bien qu'il existe une surmortalité des femelles les plus lourdement parasitées (surtout au début du cycle parasitaire) et une mortalité des larves évolutives (en particulier lors de leur première mue), ces facteurs limitants jouent un rôle restreint par rapport à celui de la membrane péritrophique , qui apparaît comme le facteur essentiel de la réduction parasitaire. De ce fait, la différence de rendement parasitaire entre femelles de savane et femelles de forêt reste considérable jusqu'à la fin du cycle parasitaire, ce qui confère aux populations forestières un potentiel vecteur intrinsèque nettement supérieur à celui des populations de savane : en savane la proportion de microfilaires ingérées qui se développent jusqu'à la larve infectante varie de 0,3 à 7%, les proportions de femelles parasitées à l'issue du cycle parasitaire sont comprises entre 40 et 50% et les charges parasitaires moyennes des femelles infectieuses oscillent entre 2 et 3 larves infectantes; en région forestière, les paramètres correspondants sont respectivement de 15 à 30%, 70 à 90% et 4 à 8.

Les phénomènes d'incompatibilité entre vecteur et parasite, déjà observés dans d'autres zones, se retrouvent dans les foyers étudiés ici ; ils apparaissent lorsque les deux protagonistes sont d'origines géographiques différentes. Dans ces cas de "transmissions croisées", l'intensité de la sortie des microfilaires hors de l'estomac est toujours du type correspondant à l'origine du vecteur, mais une mortalité intense des microfilaires dans l'hémocèle et des larves évolutives dans les muscles thoraciques , accompagnée d'une surmortalité des femelles les plus lourdement parasitées, réduit ensuite plus ou moins considérablement le rendement parasitaire .

C'est ainsi que la souche parasitaire du sud-ouest de la Côte d'Ivoire (forêt) n'est pratiquement pas transmise (rendement parasitaire très inférieur au plus faible rendement de savane) par les populations vectrices du sud-ouest de la Haute-Volta (savane soudanienne). Inversement le rendement parasitaire de la transmission de la souche de savane soudanienne du sud-ouest de la Haute-Volta par la souche vectrice du sud-ouest de la Côte d'Ivoire est de type savane., donc médiocre par rapport à un rendement forestier classique ; mais ce faible rendement est dû à une mortalité intense des microfilaires dans l'hémocèle et des larves évolutives dans le thorax,

alors que dans les cas de transmission de type savane normal il est le fait du "barrage" péritrophique.

L'incompatibilité n'est cependant pas la loi générale, et la même souche parasitaire de savane soudanienne est fort bien transmise (rendement parasitaire de type forestier) par les populations vectrices du secteur préforestier du centre de la Côte d'Ivoire, ainsi que par les populations vectrices d'un foyer isolé de savane guinéenne ; dans ce foyer, une transmission de type forestier est par ailleurs associée à la présence d'un cyto-type de *S. damnosum* s.l. à affinités forestières.

L'étude suivie du développement parasitaire dans les cas de transmissions croisées montre les influences de facteurs entomologiques (modalités de mise en place de la membrane péritrophique, aptitude à supporter le développement du parasite) et de facteurs parasitologiques (aptitude des microfilaires à passer dans l'hémocèle puis à se développer chez le vecteur) sur le rendement parasitaire. Ces facteurs sont peut-être d'origine génétique, mais peuvent aussi résulter d'adaptations locales entre souches de vecteurs et souches de parasites.

A l'issue du cycle parasitaire, les taux de parasitisme des femelles de *S. damnosum* s.l. par *O. volvulus* sont abaissés par la perte de larves infectantes lors des repas du jus sucré pris avant le repas sanguin ; le phénomène est surtout marqué quand les charges parasitaires moyennes sont importantes, en particulier dans les régions forestières, où la perte affecte un tiers des larves infectantes d'*O. volvulus*.

Le parasitisme naturel des populations de *S. damnosum* par *O. volvulus* montre une distribution bimodale des larves du parasite classées en fonction de leur âge : les femelles infectées (renfermant des larves évolutives des premier et deuxième stades) correspondent à des femelles qui ont ingéré des microfilaires à leur précédent repas sanguin ; toutes les femelles paires sont donc potentiellement infectées ; les femelles infectieuses (renfermant des larves infectantes) ont ingéré des microfilaires à leur avant-dernier repas sanguin ; seules les femelles multipares peuvent donc être potentiellement infectieuses. Du fait des facteurs qui limitent la longévité du vecteur et le développement du parasite, les taux naturels de parasitisme sont toujours faibles (rarement supérieurs à 5% des femelles piqueuses en ce qui concerne les femelles infectieuses), et les proportions de femelles infectées sont toujours supérieures à celles des femelles infectieuses chez des populations en équilibre. Ces taux dépendent de la prévalence du parasite au sein de la population humaine, du contact entre homme et vecteur, de la zone bioclimatique considérée, de la longévité, de la dispersion et des préférences trophiques du vecteur, et de tous les facteurs extrinsèques influant sur le

comportement de ce dernier. Les charges parasitaires moyennes des femelles infectieuses sont environ 3 fois plus élevées en forêt qu'en savane, mais des exceptions existent en savane, associées à une composition génétique probable inhabituelle (présence de cytotypes forestiers chez les populations larvaires) des populations vectrices locales.

Le calcul montre que le parasitisme par *O. volvulus* est susceptible de réduire la capacité de vol des femelles les plus lourdement parasitées, surtout en région forestière ; mais ce facteur joue un rôle minime du fait que les femelles dispersives sont essentiellement des femelles nullipares non parasitées.

CHAPITRE SIX -

Le mode de retransmission des larves infectantes à l'hôte définitif reste très mal connu. La sortie par le labium généralement admise semble peu vraisemblable : la sortie par perforation des membranes labro-épipharyngienne et labio-hypopharyngienne au moment de la piqûre de l'insecte apparaît beaucoup plus plausible. Environ 80% des larves infectantes quittent le vecteur lors d'un repas sanguin, aussi bien en savane qu'en forêt, mais la proportion des femelles qui perdent toutes leurs larves infectantes lors d'une piqûre est supérieure en savane (70% environ, contre 50% en forêt).

L'intensité de la transmission onchocerquienne est évaluée en quantité de larves infectantes d'*O. volvulus* que renferment les femelles de *S. damnosum* s.l. venant piquer un homme pendant une période donnée (habituellement une année, mais éventuellement un mois ou un jour). Cette quantité est établie par des dissections systématiques des femelles obtenues par des séries de captures normalisées sur appât humain. Cet indice ("transmission potential" des auteurs anglo-saxons) est théorique et surestime l'intensité réelle de la transmission : appât beaucoup plus exposé qu'un individu normal, existence de larves infectantes non transmises à l'hôte.

Les résultats obtenus par cette méthode varient considérablement, même au voisinage des gîtes préimaginaux : en savane, ils sont compris entre 100 (à proximité d'un village de méso-endémicité) et 16.000 larves par homme et par an (dans une zone désertée du fait de l'onchocercose) ; en forêt, où des quantités théoriques de transmission atteignant plus de 90.000 ont été calculées par d'autres auteurs dans d'autres régions, les évaluations allaient de 700 à 5.000 (saison des pluies non comprise) dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire à proximité de villages de méso et hyper-endémicité ; en secteur préforestier du centre de la Côte d'Ivoire et à proximité de villages de

méso-endémicité la quantité théorique de transmission était comprise entre 1.200 et 2.600 larves par homme et par an (saison sèche non comprise).

La méthode d'établissement elle-même ne fait intervenir aucun paramètre. Toutefois, la quantité théorique de transmission dépend de la prévalence du parasite chez l'homme (plus que de l'intensité moyenne de l'infestation individuelle), du contact entre l'homme et le vecteur, du pouvoir vecteur intrinsèque des populations de *S. damnosum s.l.*, des densités de femelles piqueuses, (mais surtout de leur âge moyen), et de la localisation du site de capture (variations spacio-temporelles considérables en fonction des déplacements relatifs des populations humaines et simuliennes).

La retransmission effective du parasite à l'homme dépend des facteurs qui influent sur le contact homme-vecteur : nature et rythme des activités humaines, densités de peuplement humain, déplacements et préférences trophiques des femelles vectrices.

Il est rappelé que la quantité théorique de transmission donne une idée du risque auquel est soumis l'individu pendant une période relativement courte, tandis qu'au même moment les manifestations cliniques de la maladie résultent d'une part d'une sommation due à une exposition prolongée (plusieurs années) à la transmission, et d'autre part de phénomènes de régulation et de réaction de l'hôte vis-à-vis du parasite.

A l'intérieur d'une même zone bioclimatique, il existe une correspondance entre la quantité théorique de transmission et le faciès épidémiologique local de la maladie : en savane des quantités de 100 à 1000 sont associées à des tableaux cliniques d'hypo- ou de méso-endémicité, et des quantités de 1.500 à 2.500 correspondent à des faciès hyper-endémiques avec fréquence élevée des lésions oculaires graves ; lorsque ces quantités dépassent 2.500 à 3.000 apparaissent des phénomènes de désertion par l'homme des terroirs riverains, à moins que des conditions économiques locales exceptionnellement favorables permettent aux communautés de subsister malgré des taux très élevés de cécités. En forêt par contre, des quantités théoriques de transmission égales ou supérieures à celles qui correspondent au seuil de désertion ne sont associées ni à des prévalences élevées de cécités onchocerciennes ni à des mouvements d'abandon des terres riveraines.

Même en considérant que les quantités théoriques de transmission sont plus fortement surestimées en forêt, par rapport à l'intensité réelle de transmission, il est clair que les variations régionales de cet indice sont insuffisantes pour expliquer la différence de gravité entre l'onchocercose de savane et celle de forêt.

Si la notion de quantité théorique de transmission n'est pas utilisable pour la comparaison de foyers appartenant à des zones bioclimatiques

différentes, elle donne néanmoins de bonnes indications pour des études transversales à l'intérieur d'une même zone, ou pour l'étude longitudinale de l'intensité de transmission dans un même foyer : étude quantitative suivie dans le temps à la suite de campagnes thérapeutiques ou antivectérielles, évaluation du risque clinique encouru par des populations humaines nouvellement mises en contact avec le vecteur (déplacements de populations vers les zones infectées par *S. damnosum s.l.* ou installation artificielle de populations vectrices à proximité des communautés humaines). A condition d'être dûment étalonnée, la méthode présente l'avantage de fournir des renseignements immédiats, tandis que l'étude longitudinale de l'évolution des signes cliniques chez l'homme doit nécessairement s'étaler sur plusieurs années.

CONCLUSIONS GENERALES -

La présente étude souligne le rôle fondamental que joue le vecteur dans l'épidémiologie complexe de l'onchocercose humaine.

L'implantation des populations de *S. damnosum s.l.* et les possibilités de déplacements des femelles déterminent d'abord la répartition de la maladie, encore que la dissémination du parasite dépend largement des déplacements de l'homme.

Le passage d'*O. volvulus* chez le vecteur a ensuite un effet réductionnel essentiel, qui limite considérablement l'intensité de la transmission et de la dissémination du parasite. Cet effet limitant est principalement dû à des facteurs physiologiques intrinsèques de l'insecte et à des facteurs d'adaptation entre vecteur et parasite mais la longévité du vecteur et son comportement vis-à-vis de l'homme jouent aussi un rôle prépondérant.

L'étude comparée du passage d'*O. volvulus* chez *S. damnosum s.l.* dans différentes régions bioclimatiques confirme que la dualité de l'onchocercose bien connue aux plans clinique et épidémiologique se retrouve au niveau du vecteur et de ses relations avec le parasite : les populations forestières de *S. damnosum s.l.* ont un âge physiologique moyen plus bas et des possibilités de dispersion plus grandes, par rapport à celles de savane ; mais surtout, les populations forestières apparaissent paradoxalement comme de meilleurs vecteurs que celles de savane, puisque leur potentiel vectoriel intrinsèque est environ six fois supérieur. Les populations vectrices des régions forestières se révèlent beaucoup plus hétérogènes que celles de savane du point de vue de l'âge moyen, quatre fois plus élevé dans certains foyers que dans d'autres.

Cette disparité entre forêt et savane et l'hétérogénéité à l'intérieur des zones forestières semblent coïncider étroitement avec la distribution géographique différentielle des divers membres du complexe *S. damnosum*. Mais il est présentement impossible de démontrer effectivement que le potentiel vecteur intrinsèque, la longévité et le pouvoir dispersif dépendent de facteurs génétiques, et l'influence des facteurs environnementaux sur la longévité et la dispersion des femelles est par ailleurs connue.

L'existence de phénomènes d'incompatibilité et de compatibilité entre souches de vecteurs et souches de parasites montre aussi que les rôles du parasite et de l'adaptation entre parasite et vecteur interviennent également dans le déterminisme du potentiel vecteur intrinsèque des femelles de *S. damnosum* s.l. .

L'estimation de la quantité théorique de transmission apparaît actuellement comme le seul moyen d'évaluation de l'intensité de la transmission onchocercienne. Bien qu'elle soit établie uniquement à partir de paramètres entomologiques, ses variations locales sont en concordance avec la stratification des degrés de gravité de la maladie dans un même foyer, ou avec les différences de degrés de gravité qui s'observent entre foyers dans une même zone bioclimatique.

Toutefois, les valeurs que procure cette méthode estimative ne concordent pas toujours avec les différences locales des faciès épidémiologiques lorsque les foyers comparés appartiennent à des zones bioclimatiques différentes. En présence de réservoirs humains comparables et de contacts homme-vecteur semblables, la quantité théorique de transmission peut en effet être beaucoup plus élevée en forêt qu'en savane, soit que l'âge physiologique moyen des populations vectrices soit relativement élevé (le potentiel vecteur intrinsèque des femelles est alors le facteur déterminant), soit que l'âge physiologique moyen reste très bas mais que les densités de femelles piqueuses soient très importantes (ce facteur devient alors dominant, cas fréquent en forêt). Pourtant, les tableaux cliniques les plus graves et la désertion des sites les plus exposés apparaissent en savane en présence de quantités théoriques de transmission relativement basses par rapport à celles de forêt.

Les facteurs entomologiques sont donc insuffisants à eux seuls pour expliquer les différences épidémiologiques qui existent entre onchocercose de savane et onchocercose de forêt. Pour l'interprétation de ces différences, il est nécessaire de faire appel à des facteurs liés aux relations entre l'homme et le parasite : pathogénicité différentielle de souches différentes d'*O. volvulus* ou degrés d'adaptation différents de l'homme au parasitisme par *O. volvulus*.

La notion de quantité théorique de transmission reste cependant un outil efficace pour les études de la dynamique de la transmission dans des

foyers onchocerquiens appartenant à une même zone bioclimatique. Pour les études longitudinales, elle présente l'avantage de fournir des résultats qui permettent d'apprécier immédiatement les risques d'onchocercose. Son utilisation est particulièrement utile dans le contexte ouest-africain actuel à cause des modifications importantes de l'épidémiologie de l'onchocercose (fastes ou néfastes pour l'homme) qu'entraînent les mouvements de populations et les transformations du milieu naturel qu'impliquent les mouvements de mise en valeur économique.

Abstract

Human onchocerciasis, dangerous blinding filariasis, has been, for the past few years, subject to a renewed attention in Africa where disastrous social and economic consequences are entailed by the disease in the savanna areas and where the entomological studies have now demonstrated the feasibility of an efficient control of this calamity.

The works of clinicians, parasitologists and entomologists have, for a long time, emphasized the prominent epidemiological differences existing between savanna and forest foci of onchocerciasis - the former being strongly restricted but at the same time showing high rates of ocular lesions - the latter being extremely widespread and characterised by the scarcity of onchocercal blindness.

The present work deals with the transmission of the pathogenic agent of onchocerciasis (*Onchoerca volvulus*) by its only West-African vector (*Simulium damnosum s.l.*), together with the general and compared epidemiology of the disease.

CHAPTER FIRST -

This chapter is a review of the techniques actually used : capture of the females *S. damnosum*, trapping, maintaining these flies alive the laboratory, dissections. The technique of capture on human bait is particularly emphasized, this method being at present the only one generally used for the sampling of the populations of blood-sucking and man-biting insects and also for the quantitative studies of pathogenic agents.

CHAPTER SECOND -

This is a presentation of the various foci of human onchocerciasis where our studies have been carried out in tropical Africa (Ivory Coast, Upper Volta, Mali, Senegal, Zaïre). First are recalled the general outlines of the

La traduction anglaise de ce résumé est due à l'obligeance de Madame M. RONDEL, Secrétaire de l'Institut de Recherches sur l'Onchocercose de Bouaké, que nous tenons à remercier ici.

main bioclimatic zones (from the South to the North : rain-forest, forest-savanna mosaic, Guinea savanna, Sudan savanna and subsahelic zone) ; then the various foci are detailed individually in each zone, with reference to geography, climatology, hydrology, botanics, entomology and onchocercal endemy.

CHAPTER THIRD -

This chapter, not being exhaustive, consists only of a few recalls of epidemiological interest related to the identity, biology and ecology of the vector ; the following topics are more particularly emphasized :

- The identity of *S. damnosum* : following to the cytotaxonomic studies carried out during the past years, *S. damnosum* seems now to appear as a complex of sibling species which were differentiable only by the chromosomal arrangements in the larval stage ; the study of the geographic distribution of the cytotypes shows that some of them breed typically in savanna whilst others occur almost exclusively in forest. All the following data concern the whole complex (*S. damnosum s.l.*), considering that the lack of cytological and macromorphological characters does not allow the identification of the species (or forms) of the complex in the adult stage.
- The host preferences of the vector : the methods of study are : calculation, direct observation and study of the infection of the flies by animal filariae. It is concluded that in West Africa, the females *S. damnosum s.l.* are essentially anthropophilic, especially in the foci considered here, where no population exclusively zoophilic were found. However, the zoophily has been observed in every bioclimatic zone, but seems more important in subsahelic and forest areas, where it can sometimes be dominant. In savanna zones, populations, usually anthropophilic, may become exclusively zoophagous when human hosts are non-existent. In all the cases where animal biting females have been observed directly, zoophily is facultative, i.e. one female can bite either a man or an animal at each blood meal ; this is assessed by the rates of infections with *O. volvulus* of flies caught on animal baits. The existence of different host-preferences amongst members of the complex must not be excluded.
- The resting places of the females *S. damnosum s.l.* : they are still almost unknown. We could only observe once in detail a population of females at various physiological ages (unfed, fed or not with sugar meal, gravid and recently blood-fed females) resting in rocky caves in subsahelic zone ;

it may be thought that such places are similar to those where the maturation of eggs is carried out and that they may be used as transitory resting places.

- The studies of the dispersal of the females : confirms the previous data. The distance can be quite important, but the dispersal occurs only when a forest or a cloudy cover exists ; this condition is fulfilled in open savanna only during the rainy season ; in savanna forest galleries and in the rain-forest during the whole year. Dispersal concerns mainly the younger females, especially the nulliparous, in every bioclimatic zone.

- The determination of the mean physiological age of the biting population (% parous females) confirms that the mean longevity of the females *S. damnosum s.l.* is higher in savanna than in forest areas ; but in the latter zone, high variations are noticed in this average (from 1 to 4) between different foci that are also distinguishable by different cytotype associations in the larval populations of the vector complex.

CHAPTER FORTH -

This chapter refers to the reservoir of parasite and its relations with the vector.

The absence of animal reservoir cannot be proved ; but if it does exists, its role is certainly geographically very limited and its numeric importance is likely very reduced compared to the human reservoir ; therefore, in the human onchocerciasis foci considered here, the transmission of the parasite is mainly, if not exclusively, inter-human. However, inside the foci, several other species of *Onchocerca* are infecting domestic or wild animals with high prevalences. The larvae of these species being morphologically very closed to, or undifferentiable from those of *O. volvulus*, it must not be overlooked that they could have a complete or abortive development in anthropophilic females *S. damnosum s.l.* and that they might interfere with the estimate of the rates of infection of this vector by *O. volvulus*.

The process of blood-feeding (pool-feeding) of the flies is described, as well as their daily biting rhythm, which depends mainly on the variations of temperature and on the physiologic age of the insects.

The average numbers of ingested *O. volvulus* microfilariae are extremely variable from one fly to another. They depend directly on the densities of the parasite in the dermal layers of man, which itself depends on the age

of the infection and the intensity of exposure to the onchocercal transmission. Those numbers of ingested microfilariae are proportionnal to the duration of the blood meal and they vary with the locations of the bites on the human body; they are not influenced by the physiologic age of the flies and do not show significant hourly variations.

In the populations, the chances of ingestion of the parasites are obviously related to the prevalence of hosts infected with microfilariae within the human communities. Man-flies contact is naturally of utmost importance : its tightness and variations depend on entomological factors (dynamics of vector populations, dispersal and zoophily of the flies) and human ones : location of the villages, population densities, kind and rhythm of open air activities etc ...

CHAPTER FIFTH—

This chapter deals mainly with the development of *O. volvulus* in the female *S. damnosum s.l.* .

This development takes place in the indirect flight muscles. It includes three larval stages ; the infective larva (third stage which has escaped from the thoracic muscles) is the only which can be found in the haemocoelic space of all the parts of the body of the insect. In normal conditions of temperature, the development takes six to eight days ; this duration seems slightly shorter in forest than in savanna ; it is strongly elongated by low temperature (less than 18°C) which may also increase the mortality of developing larvae ; but, under natural conditions, the complete stop of this development has been observed only at Inga (Zaire).

The compared biometric study of parasites of known age and of parasites obtained from "wild" biting flies shows that in savanna the gonotrophic cycle of the female *S. damnosum s.l.* lasts from three and a half to four days ; this does confirm that the epidemiologically dangerous age is reached only at the third blood meal ; with some very rare exceptions *O. volvulus* cannot achieve a complete development between two consecutive blood meals of the vector.

Most of the infested microfilariae are digested from the fact that a peritrophic membrane is formed through which the parasites are unable to pass. Only a small proportion of them get through the stomach epithelium and reach the thoracic muscles where the further development will take place. The numbers of escaped microfilariae show an upper threshold above which they do not

increase whatever the numbers of ingested microfilariae may be. This limitation is much stronger in savanna (where some individuals only, i.e. about one to two per cent of the ingested microfilariae, pass into the haemocoelic space) than in forest, where several scores of microfilariae (i.e. 35 to 40% of the ingested microfilariae) can leave the stomach to begin their development. This disparity is related to differences in the structure and speed of completion of the peritrophic membrane, which differences may be, themselves, related to the identity of the cytotypes of the *S. damboswa* complex.

Later on, the mean numbers of developing larvae remain virtually unchanged ; although there is an increased mortality of the more heavily infected females (especially at the beginning of the parasitic cycle) and a mortality of the developing larvae (especially during their first moulting) ; but those factors have a limited effect compared to the peritrophic membrane, which appears as the main factor of the parasitic reduction. Therefore, the difference in the "parasitic efficiency" between savanna and forest flies remains important until the end of the parasitic cycle, which gives to the forest flies populations an intrinsic vector potential definitely higher than that of savanna flies : in savanna zones the proportion of ingested microfilariae reaching the infective stage vary from 0,3 to 7%, the proportions of flies infected with *O. volvulus* at the end of the parasitic cycle are between 40 to 50% and the mean parasitic loads are between 2 to 3 infective larvae per infective fly ; in the forest zone, the corresponding values of the same parameters are respectively from 15 to 30%, 70 to 90% and 4 to 8.

The existence of compatibilities and incompatibilities between strains of vectors and strains of parasite, already observed in other African areas, appears also in the foci studied here, when both partners originate from different geographic areas. In these cases of "crossed transmissions", the escape of the microfilariae out of the stomach is quantitatively always the same than the one occurring naturally in the areas where the vector is autochthonous ; but, thereafter a high mortality occurs, affecting microfilariae in the haemocoelic space and developing larvae in the thoracic muscles, together with an increased mortality of the more heavily infected flies : the efficiency is therefore more or less intensively reduced.

For instance, the *O. volvulus* strain from South-West Ivory Coast forest is almost not transmitted at all (the efficiency being a lot inferior to the lowest savanna one) by the vector populations of South-West Upper Volta (Sudan savanna zone, cytotypes Nile and Sirba) ; inversely, when the parasitic strain of the same South-West Upper Volta focus develops in flies from the same South-West Ivory Coast area (cytotype Yah) , the parasitic efficiency is of savanna type, i.e. low if compared to the usual forest efficiencies ; but in

that case, the low efficiency is the result of an intense mortality of haemocoelic microfilariae and developing thoracic larvae, whilst in the usual savanna transmissions it is due to the barrier of the peritrophic membrane,

However, the incompatibility is not an absolute rule : this same strain of *O. volvulus* from Sudan savanna is well transmitted (parasitic efficiencies of the forest type) by the vector populations from the mosaic forest-savanna zone of central Ivory Coast (cytotype Soubré dominant) ; it occurs also with the biting flies of an isolated focus in Guinean savanna where a forest type of transmission is locally associated with a cytotype (Bille) showing forest affinities.

The study of the parasitic development in the case of crossed transmissions shows the influence of the entomological factors (process of formation of the peritrophic membrane, ability of flies to tolerate the development of the parasites) and of the parasitological factors (ability of microfilariae to get to the haemocoelic space and to develop in the vector) on the efficiency. Those factors may have a genetic origin but they may also be the result of local adaptations between vector and parasite strains.

Once the development of the parasite has been completed in the vector, the rates of infection of the females *S. damnosum* s.l. by *O. volvulus* are reduced by the loss of infective larvae during the sugar meal taken just before the blood meal. This phenomenon is particularly prominent when the average parasitic loads are important, especially in forest zones : there, one third of the infective *O. volvulus* larvae are lost during the sugar meal.

If the larvae of *O. volvulus* found in wild caught flies are classified by age, their distribution appears to be bimodal : infected flies (i.e. showing developing larvae of first and second stages) are flies which have ingested microfilariae at their last blood meal ; all the parous flies are therefore potentially infected. Infective females (i.e. harbouring infective larvae) have ingested microfilariae at their penultimate blood meal ; multiparous flies are therefore the only ones that may be infective,

Owing to factors limiting the longevity of the flies and the development of the parasites, the natural infection rates are always low (rarely above 5% of infective flies among the whole biting population) and the proportions of infected flies are always higher than those of infective flies in balanced populations. These rates depend upon the prevalence of the parasite among the human population, the man-fly contact, the bioclimatic zone, the longevity, dispersal and host preferences of the vector, and all the intrinsic factors that influence its behaviour. The mean parasitic loads of infective flies are about three times higher in forest than in savanna, but

there are some exceptions in savanna, associated with a genetical structure which is probably unusual among the local vector populations (presence of a forest cytotype in larval populations).

The calculation shows that the infection by *O. volvulus* may possibly reduce the flight potential of the most heavily infected flies, especially in the forest zone ; but this factor plays a secondary role due to the fact that most of the dispersive females are nulliparous.

CHAPTER SIXTH -

The way by which infective larvae are transmitted to the definite host is still almost unknown. It is generally admitted that they escape through the labium but this seems most unlikely : it seems more probable that they escape by perforating the labro-epipharyngeal and labio-hypopharyngeal membranes at the time of the biting. About 80% of the infective larvae leave the vector whilst having a blood meal, in savanna as well as in forest, but the proportion of females which lose all the infective larvae during the bite is higher in savanna (about 70% against 50% in forest).

The intensity of the onchocercal transmission is estimated by the numbers of infective *O. volvulus* larvae harboured by the females *S. damnosum s.l.* biting one man during a given period (usually one year, but eventually one month or one day). This amount is evaluated by systematic dissections of females obtained by series of standardized catches on human bait. This index ("transmission potential" of English speaking authors) is theoretical and it overestimates the true intensity of transmission : the bait exposure is much greater than that of a normal individual , and some infective larvae are not transmitted to the host.

The results obtained with this method vary greatly, even in the neighbourhood of the breeding sites : in savanna they range from 100 (near a meso-endemic village) to 16,000 (in an area deserted by man because of onchocerciasis) larvae per man per year ; in forest zones, where transmissions potentials have been found by other authors to climb up to 90,000 in other areas, our estimates range from 700 to 5,000 (rainy season not included) in the South-West of the Ivory Coast, near meso and hyper-endemic villages ; in forest-savanna mosaic (central Ivory Coast) and near meso-endemic villages, the transmission potential ranged between 1,200 and 2,600 larvae per man per year (dry season not included).

No parameter intervenes in the calculation itself-Nevertheless, the transmission potential depends on the prevalence of the parasite in the human population (rather than the mean individual load of microfilariae), the man-fly contact, the densities of biting females (but especially their mean age), the location of the catching site (there are immense variations in space and time associated to the relative movements of the human and blackfly population .

The true retransmission of the parasite to man depends upon the factors which influence the man-fly contact , i. e. nature and rhythm of human activities, densities of human population, dispersal and host preferences of the vector.

It must be reminded that the transmission potential is an estimate of the risks to which one individual is exposed during a comparatively short time, while at the same time the clinical manifestations of the disease are the consequences of the summing up of a lengthy (several years) and repeated exposure to transmission on the one hand, and on the other hand of regulating phenomena and host-parasite interreactions.

Inside the same bioclimatic zone, a direct correlation exists between the transmission potential and the local epidemiological facies of the diseases: in savanna, transmission potentials ranging between 100 to 1,000 are associated to clinical aspects of hypo and meso-endemicity , and amounts of 1,500 to 2,500 with hyper-endemicity showing high prevalence of severe ocular lesions ; when the numbers increase over 2,500 or 3,000, the riverine areas are deserted by man, except if local economic conditions are exceptionally favourable and allow the human communities to stay despite of very high rates of blindness. On the contrary, in forest areas, transmission potentials which are similar to, or higher than those corresponding with desertion in savanna, are associated neither with high prevalences of onchocercal blindness nor with movements of desertion of riverine areas.

Even considering that the transmission potentials are a lot more overestimated in forest, if compared with the true intensity of transmission, it is obvious that the regional variations of this index are not sufficient to explain the difference in severeness between forest and savanna onchocerciasis.

If the notion of transmission potential cannot be used to compare foci from different bioclimatic zones, it gives, nevertheless, useful indications for transversal studies inside a same zone, or for longitudinal studies of the intensity of transmission in the same focus ; for example, periodically repeated quantitative studies following therapeutical or vector-control operations and estimates of clinical risks in human populations recently put in contact with the vector (movements of human populations towards the areas

infected with *S. damnosum s.l.*, or artificial introduction of vector populations close to human communities). With a good standardization, the method has the advantage of giving immediate informations, while the longitudinal study of the evolution of the clinical manifestations in man must necessarily be spread over several years.

GENERAL CONCLUSIONS—

The present study emphasizes the basic role played by the vector in the complex epidemiology of human onchocerciasis.

The location of *S. damnosum s.l.* populations and the possibilities of dispersal of the females determine first the distribution of the disease, although the spreading of the parasite depends also largely on the movements of the human populations.

The development of *A. volvulus* in its vector has also an essential reductional effect, which limits considerably the intensity of the transmission and the spreading of the parasite. This effect is mainly the consequence of intrinsic physiological factors of the insect and of factors of vector-parasite adaptation; but the longevity of the vector and its behaviour towards man play also prominent roles.

The comparative study of the development of *O. volvulus* in *S. damnosum s.l.* in various bioclimatic zones confirms that the well-known clinical and epidemiological duality of onchocerciasis concerns also the vector and its relation with the parasite: the forest *S. damnosum s.l.* populations have lower mean physiological ages and greater dispersal potentialities than the savanna populations; but, especially, forest populations seem paradoxally to be better vectors than savanna populations, as their intrinsic vectorial potential is about six times greater. Considering that the mean physiological age is four times higher in some forest foci than in others, forest populations appear, in this regard, a lot more heterogeneous than the savanna ones.

The disparity between savanna and forest and the heterogeneity amongst forest areas seem intimately correlated with the geographic distribution of the different members of *S. damnosum* complex. But it is presently impossible to demonstrate practically that intrinsic potential, longevity and dispersal potentialities depend on genetic factors: the influence of environmental factors on the longevity and dispersal of the females has been demonstrated in others respects.

The existences of incompatibilities and of compatibilities between strains of vectors and strains of parasites show also that the parasite and the parasite-vector adaptation play as well a role in the determinism of the intrinsic vector potential of females *S. damnosum* s.l. .

The determination of the transmission potential appears presently as the only means of estimating the intensity of the onchocercal transmission. Although this estimate is made only from entomological parameters, its local variations are concordant with the stratification of the stages of endemicity of the disease in a same focus, or with the variations of the stages of seriousness which occur between various foci in the same bioclimatic area.

However, estimates given by this method are not always in agreement with local differences in the epidemiology when the compared foci belong to different bioclimatic zones. With similar human reservoirs and man-fly contact, the transmission potentials may be much higher in forest than in savanna, either because the mean physiologic age of the vector populations is relatively high (the intrinsic vector potential of the females is then the main factor), or because the densities of biting females are very important (the mean physiological age remaining very low, the factor abundance, then, becomes dominant, which is not unusual in forest). However, the more severe clinical manifestations and the desertion of the more exposed sites appear in savanna in presence of transmission potentials comparatively lower than the ones occurring in forest.

Entomological factors are therefore unable to explain, alone, the epidemiological differences existing between forest and savanna onchocerciasis. To explain those differences, it is necessary to bring in factors of relations between man and parasite : differential pathogenicity of different strains of *O. volvulus* or different stages in the adaptation of man to the infection by *O. volvulus*.

The notion of transmission potential is nevertheless an efficient tool for the study of the dynamics of transmission in onchocercal foci situated in a similar bioclimatic zone. For longitudinal studies its main advantage is to give results allowing an immediate estimate of the risks of onchocerciasis. It is particularly useful in the present West-African situation, as tremendous changes (fortunate or not for man) in the epidemiology of onchocerciasis are the consequences of the movements of populations and of the transformations of the environment involved in operations of economic development.

Bibliographie

- ANONYME - 1966 - Comité O.M.S. d'experts de l'onchocercose. 2e rapport.
Org. Mond. Santé, Série Rapp. techn., 335, 101 pp.
- ADJANOHOON (E.) - 1964 - Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale.
Mém. ORSTOM, 7, 178 pp.
- ANDERSON (J.), FUGLSANG (H.), HAMILTON (P.J.S.) et MARSHALL (T.F. de C.) - 1974a- Studies on onchocerciasis in the United Cameroon Republic.
 I. Comparison of populations with and without *Onchocerca volvulus*.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 68 (3), 190-208.
- ANDERSON (J.), FUGLSANG (H.), HAMILTON (P.J.S.) et MARSHALL (T.F. de C.) - 1974b - Studies on onchocerciasis in the United Cameroon Republic.
 II. Comparison of onchocerciasis in rain-forest and Sudan-savanna.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 68 (3), 209-222.
- AUBREVILLE (A.), DUVIGNEAUD (P.), HOYLE (A.C.), KEAY (R.W.J.), MENDONÇA (F.A.) et PICHI-SERMOLLI (R.E.G.) - 1958 - Carte de végétation de l'Afrique au sud du Tropique du Cancer.
Cook, Hammond et Kell, London, ed., Association pour l'Etude Taxonomique de la Flore d'Afrique Tropicale & U.N.E.S.C.O..
- AVENARD (J.M.) - 1971 - Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Aspects de la géomorphologie.
Mém. ORSTOM, 50, 11-72.
- BAIN (O.) - 1969 - Morphologie des stades larvaires d'*Onchocerca volvulus* chez *Simulium damnosum* et redescription de la microfilaire.
Ann. Parasit. hum. comp., 44 (I), 69-81.
- BAIN (O.) - 1971 - Transmission des filarioses. Limitation des passages des microfilaires ingérées vers l'hémocèle du vecteur. Interprétation.
Ann. Parasit. hum. comp., 46 (5), 613-631.
- BAIN (O.) et PHILIPPON (B.) - 1969a - Mécanisme du passage des microfilaires à travers la paroi stomacale du vecteur ; son importance dans la transmission de l'onchocercose.
C. R. Acad. Sciences Paris, sér. D, 269 (12), 1081-1083.
- BAIN (O.) et PHILIPPON (B.) - 1969b - Recherche sur les larves de Nématodes Ascaridida trouvés chez *Simulium damnosum*.
Ann. Parasit. hum. comp. Paris, 44 (2), 147-156.
- BAIN (O.) et PHILIPPON (B.) - 1970 - Mécanisme de la traversée de la paroi stomacale par les microfilaires chez *Anopheles stephensi* et *Simulium damnosum*. Mise en évidence d'un séjour des microfilaires dans l'épithélium digestif.
Ann. Parasit. hum. & comp., 45 (3), 295-320.
- BAIN (O.) et SCHULZ-KEY (H.) - 1974 - Les onchocercques du cerf européen : redescription d'*O. flexuosa* (Wedl, 1856) et description d'*O. tuingensis* n. sp. et *O. tarsicola* n. sp.
Tropenmed. Parasit., 25 (4), 437-449.
- BAIN (O.), DURETTE-DESSET (M.C.) et DE LEON (R.) - 1974 - Onchocercose au Guatemala : l'ingestion des microfilaires par *Simulium ochroceum* et leur passage dans l'hémocèle de ce vecteur.
Ann. Parasit. hum. comp., 49 (4), 467-487.

- BALAY (G.) - 1964 - Observations sur l'oviposition de *Simulium damnosum* Theobald et *Simulium adersi* Pomeroy (Diptera, Simuliidae) dans l'est de la Haute-Volta.
Bull. Soc. Path. exot., 57 (3), 588-611.
- BALAY (G.) - 1968 - Rapport d'enquête entomologique dans les foyers d'onchocercose de l'ouest de la République du Niger.
Rapport final 8e Conf. techn. O.C.C.G.E.
- BALAY (G.), ROLLAND (A.), REMY (G.) et LE BERRE (R.) - 1968 - Transmission et épidémiologie de l'onchocercose humaine dans un terroir riverain de la Volta Rouge, en Haute-Volta.
Rap. final 8e Conf. techn. O.C.C.G.E., 214-215.
- BARNLEY (G.R.) - 1963 - Observations on the development of *Onchocerca volvulus* Leuckart in *Simulium damnosum* Theo. and *Simulium neavei* Roub..
Biochem. J., 89 (2), 70-71.
- BASSET (A.) et LACAN (A.) - 1967 - Etude clinique et traitement de l'onchocercose.
Méd. Afr. Noire, 14 (10), 497-500.
- BECKER (C.K.) - 1950 - Filaires adultes (*Onchocerca volvulus*) libres dans les tissus.
Ann. Soc. belge Méd. trop., 30 (1), 9-10.
- BELLEC (C.) - 1972 - Utilisation de pièges "silhouettes" associées à un dégagement de gaz carbonique pour la capture de *Simulium damnosum*.
Doc. ronéo. O.C.C.G.E., n° 170/Oncho/72.
- BELLEC (C.) - 1974 - Les méthodes d'échantillonnage des populations adultes de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae) en Afrique de l'Ouest.
Thèse Doctorat 3e cycle, ORSTOM/Paris, 237 p.
- BEQUAERT (J.C.) - 1938 - The blackflies or Simuliidae of the Belgian Congo.
Amer. Journ. trop. Med., 18 (1 suppl.), 116-136.
- BERTRAM (D.S.) - 1964 - Discussion.
Trans. R. Soc. trop. med. Hyg., 58, 44.
- BLACKLOCK (D.B.) - 1926a- The development of *O. volvulus* in *S. damnosum* Theo..
Ann. trop. Med. Parasit., 20 (1), 1-48.
- BLACKLOCK (D.B.) - 1926b - The further development of *O. volvulus* Leuckart in *S. damnosum*.
Ann. trop. Med. Parasit., 20 (2), 203-218.
- BLANC (M.), D'AUBENTON (F.), OVAZZA (M.) et VALADE (M.) - 1958 - Recherches sur la prophylaxie de l'onchocercose en A.O.F.. I. Etude hydro-biologique de la Bougouri-Ba et essais de désinsectisation.
Bull. IFAN sér. A, 20 (2), 634-673.
- BLANCHARD (M.) et LAIGRET (J.) - 1924 - Recherches sur la transmission d'*Onchocerca volvulus* par divers parasites hématophages.
Bull. Soc. Path. exot., 17 (5), 409-417.
- BRENCUES (J.) - 1975 - La Filariose de Bancroft en Afrique de l'Ouest.
Mém. ORSTOM, 79, 300 p.

- BRUMPT (L.C.) et CHABAUD (A.G.) - 1949 - Le phototropisme positif des microfilaires d'onchocercques.
C.R. Soc. biol. Paris, 144 (9-10), 646-48.
- BRUNHES (J.) - 1975 - La Filariose de Bancroft dans la sous-région malgache (Comores, Madagascar, Réunion).
Mém. ORSTOM, 81, 212 p.
- BUDDEN (F.H.) - 1963 - Comparative study of ocular onchocerciasis in savannah and rain forest.
Trans. R. soc. trop. Med. Hyg., 57 (1), 64-70.
- BULL (C.) et COCKETT (S.A.) - 1972 - Factors influencing the distribution and movement of microfilariae of *Onchocerca volvulus*.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 66 (6), 916-920.
- BUSSIERAS (J.), AMEGEE (E.) et BAIN (O.) - 1974 - Les onchocercoses des bovins togolais à *O. dukei* et *O. dermati*.
Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 27 (2), 189-194.
- BWANGAMOI (O.) - 1969 - Dermatitis in cattle caused by *Onchocerca ochengi*: Bwangamoi; 1969 and the effect of the adult *Filaria* on the finished leather.
Bull. epizoot. Dis. Afr., 17, 435-445.
- CABALLERO y C. (E.) et BARRERA (A.) - 1958 - Estudios helmintologicas de la region oncocercosa de Mexico y de la republica de Guatemala. Nematoda, 11a parte Filarioidea. V. Hallazgo de un nódulo oncocercoso en un mono arana *Ateles geoffroyi vellerosus* Gray del estado de Chiapas.
Rev. Latinoamericana Microbiol., 1 (1) 79-94.
- CAMERON (T.W.M.) - 1928 - On a species of *Onchocerca* from an ox in West Africa.
J. Helminth, 6, 161-164.
- CHODNIK (K.S.) - 1957 - Aortic Onchocerciasis due to *Onchocerca armillata* in cattle in Ghana with special reference to the morphology of the parasite.
Ann. trop. Med. Parasit., 51 (2), 216-224.
- CRISP (G.) - 1956 - *Simulium* and onchocerciasis in the northern territories of the Gold Coast.
London, H.K. Lewis & Co Ltd, 171 p.
- CRISTOPHERS (S.R.) - 1911 - The development of the egg follicle in *Anopheles*.
Paludism, 2, 73 p.
- CROSSKEY (R.W.) - 1954 - Infection of *Simulium damnosum* with *Onchocerca volvulus* during the wet season in Northern Nigeria.
Ann. trop. Med. Parasit., 48, 152-159.
- CROSSKEY (R.W.) - 1955 - Observations on the bionomics of *Simulium damnosum* Theo. (Diptera, Simuliidae) in Northern Nigeria.
Ann. trop. Med. Parasit. 49 (2), 142-153.
- CROSSKEY (R.W.) - 1957a - Further observations on infections of *Simulium damnosum* with *Onchocerca volvulus* in Northern Nigeria.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 51 (6), 541-548.
- CROSSKEY (R.W.) - 1957b - Man-biting behaviour in *Simulium bovis* de Meillon, in Northern Nigeria, and infection with developing filariae.
Ann. trop. Med. Parasit., 51 (1), 80-86.
- CROSSKEY (R.W.) - 1962 - Observations on the uptake of human blood by *Simulium damnosum*: The engorgement time and size of the blood-meal.
Ann. trop. Med. Parasit., 56 (2), 141-148.

- CRUICKSHANK (A.) - 1936 - Tropical disease in the southern Sudan : their distribution and significance.
East African Med. J., 13 (6), 172-177.
- DALMAT (H.T.) - 1955 - The black-flies (Diptera, Simuliidae) of Guatemala, their role as vectors of onchocerciasis.
Smith. miscel. Col., 125 (1) 425 p. (publ. 4173).
- DAVIES (J.B.) - 1962 - Egg-laying habits of *Simulium damnosum* Theobald and *Simulium medusaeforme* form *hargreavesi* Gibbins in Northern Nigeria.
Nature, 196 (4850), 149-150.
- DAVIES (J.B.) - 1968 - The *Simulium* control scheme at Abuja, Northern Nigeria and its effect on the prevalence of onchocerciasis in the area.
Bull. Org. mond. Santé, 39 (2), 187-207.
- DEGABRIEL (J.) - 1969 - Note préliminaire sur un essai thérapeutique de l'onchocercose par le moranyl dans le cercle de Banfora.
Rapport final 9e Conf. techn. O.C.C.G.E., 1, 256-261.
- DE MEILLON (B.), SEBASTIAN (A.) et KHAN (Z.) - 1967 - Cane-sugar feeding in *Culex pipiens fatigans*.
Bull. Org. Mond. Santé, 36 (1), 53-65.
- DEM'YANCHENKO (G.F.) - 1960 - An experimental study of the toxicity of the saliva of blackflies (Simuliidae) to fowls and lambs (en russe).
Trud. nauchno-issled., vet. Inst., 1, 116-131.
- DICKERSON (G.) et LAVOPIERRE (M.M.J.) - 1959 - Studies on the methods of feeding of blood-sucking arthropods. III. The methods by which *Haematopota pluvialis* (Diptera, Tabanidae) obtains its blood-meal from the Mammalian host.
Ann. trop. Med. Parasit., 53 (4), 465-472.
- DISNEY (R.H.L.) - 1970 - A note on the uptake of sugar by some blood-sucking flies.
Proc. R. ent. Soc. London (A), 45, 51-54.
- DISNEY (R.H.L.) - 1972 - Observations on chicken-biting blackflies in Cameroon with a discussion of parous rates of *Simulium damnosum*.
Ann. trop. Med. Parasit., 66 (1), 149-158.
- DISNEY (R.H.L.) et BOREHAM (P.F.L.) - 1969 - Blood gorged resting blackflies in Cameroon and evidence of zoophily in *Simulium damnosum*.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 63 (2), 286-287.
- DUKE (B.O.L.) - 1957 - The reappearance, rate of increase and distribution of the microfilariae of *Onchocerca volvulus* following treatment with diethylcarbamazine.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 51 (1), 37-44.
- DUKE (B.O.L.) - 1962a - Studies on factors influencing the transmission of Onchocerciasis. I The survival rate of *Simulium damnosum* under laboratory conditions and the effect upon it of *Onchocerca volvulus*.
Ann. trop. Med. Parasit., 56 (2), 130-135.
- DUKE (B.O.L.) - 1962b - Studies on factors influencing the transmission of Onchocerciasis. II. The intake of *Onchocerca volvulus* microfilariae by *Simulium damnosum* and the survival of the parasites in the fly under laboratory conditions.
Ann. trop. Med. Parasit., 56 (3), 255-263.

- DUKE (B.O.L.) - 1962c - A standard method of assessing microfilarial densities on Onchocerciasis surveys.
Bull. Org. Mond. Santé, 27, 629-632.
- DUKE (B.O.L.) - 1962d - Experimental transmission of *Onchocerca volvulus* from man to a chimpanzee.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 56, (4), 271.
- DUKE (B.O.L.) - 1966 - *Onchocerca-Simulium* complexes. III. The survival of *Simulium damnosum* after high intakes of microfilariae of incompatible strains of *Onchocerca volvulus* and the survival of the parasites in the fly.
Ann. trop. Med. Parasit., 60 (4), 495-500.
- DUKE (B.O.L.) - 1967a - *Onchocerca-Simulium* complexes. IV. Transmission of a variant of the forest strain of *Onchocerca volvulus*.
Ann. trop. Med. Parasit., 61 (3), 326-331.
- DUKE (B.O.L.) - 1967b - Infective filaria larvae other than *Onchocerca volvulus*, in *Simulium damnosum*.
Ann. trop. Med. Parasit., 61 (2), 200-205.
- DUKE (B.O.L.) - 1968a - Studies of factors influencing the transmission of onchocerciasis. IV. The biting cycles, infective biting density and transmission potential of "forest" *Simulium damnosum*.
Ann. trop. Med. Parasit., 62 (1), 95-106.
- DUKE (B.O.L.) - 1968b - Studies of factors influencing the transmission of onchocerciasis. V. The stages of *Onchocerca volvulus* in wild "forest" *Simulium damnosum*, the fate of the parasites in the fly, and the age-distribution of the biting population.
Ann. trop. Med. Parasit., 62 (1), 107-116.
- DUKE (B.O.L.) - 1968c - Studies of factors influencing the transmission of onchocerciasis. VI. The infective biting potential of *Simulium damnosum* in different bioclimatic zones and its influence on the transmission potential.
Ann. trop. Med. Parasit., 62 (2), 164-170.
- DUKE (B.O.L.) - 1968d - The effects of drugs on *Onchocerca volvulus*. I. Methods of assessment, population dynamics of the parasite and the effects of diethylcarbamazine.
Bull. Org. Mond. Santé, 39 (2), 137-146.
- DUKE (B.O.L.) - 1968e - The effects of drugs on *Onchocerca volvulus*. 2. The antimonial preparations TWSb and MSbE.
Bull. Org. Mond. Santé, 39 (2), 147-155.
- DUKE (B.O.L.) - 1968f - The effects of drugs on *Onchocerca volvulus*. 3. Trials of Suramin at different dosages and a comparison of the brands Antrypol, Moranyl and Naganol.
Bull. Org. Mond. Santé, 39 (2), 157-167.
- DUKE (B.O.L.) - 1968g - The intake and transmissibility of *Onchocerca volvulus* microfilariae by *Simulium damnosum* fed on patients treated with diethylcarbamazine, Suramin or Mel-W.
Bull. Org. Mond. Santé, 39 (2), 169-178.
- DUKE (B.O.L.) - 1968h - Experiments on the chemoprophylaxis of *Onchocerca volvulus* infection.
Bull. Org. Mond. Santé, 39 (2), 179-186.

- DUKE (B.O.L.) - 1968i - Reinfection with *Onchocerca volvulus* in cured patients exposed to continuing transmission.
Bull. Org. Mond. Santé, 39 (2), 307-309.
- DUKE (B.O.L.) - 1969 - Recherches sur l'onchocercose.
Rapport annuel Helminthiasis Research Unit, Kumba, Cameroun, 20/01/68-30/06/69, 4-7.
- DUKE (B.O.L.) - 1970a - The effects of drugs on *Onchocerca volvulus*. 4. Trials of Melarsonyl Potassium.
Bull. Org. mond. Santé, 42, 115-127.
- DUKE (B.O.L.) - 1970b - Onchocerciasis : depp worm bundles close to the hip joints.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 64 (5), 791-792.
- DUKE (B.O.L.) - 1975 - The differential dispersion of nulliparous and parous *Simulium damnosum*.
Tropenmed. Parasit., 26 (1), 88-97.
- DUKE (B.O.L.) et BEESLEY (W.N.) - 1958 - The vertical distribution of *Simulium damnosum* bites on the human body.
Ann. trop. Med. Parist., 52 (3), 274-281.
- DUKE (B.O.L.) et LARTIGUE (J.J.) - 1966 - (Chimiothérapie et autres méthodes cliniques employées en traitement individuel et en campagne de masse dans la lutte contre l'onchocercose).
WHO/Oncho/66.46, 42 p.
- 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 (1), 83-88.
- DUKE (B.O.L.) et MOORE (P.J.) - 1968 - The contributions of different age groups to the transmission of onchocerciasis in a Cameroon forest village.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 62 (1), 22-28.
- DUKE (B.O.L.), ANDERSON (J.) et FUGLSANG (H.) - 1975 - The *Onchocerca volvulus* transmission potentials and associated patterns of onchocerciasis at four Cameroon Sudan-savanna villages.
Tropenmed. Parasit., 26 (2), 143-154.
- DUKE (B.O.L.), LEWIS (D.J.) et MOORE (J.P.) - 1966 - *Onchocerca-Simulium* complexes. I. Transmission of forest and Sudan-savanna strains of *Onchocerca volvulus*, from Cameroon, by *Simulium damnosum* from various West African bioclimatic zones.
Ann. trop. Med. Parasit., 60 (3), 318-336.
- DUKE (B.O.L.), MOORE (P.J.) et ANDERSON (J.) - 1972 - Studies on factors influencing the transmission of onchocerciasis. VII. A comparison of the *Onchocerca volvulus* transmission potentials of *Simulium damnosum* populations in four Cameroon rain-forest villages and the pattern of onchocerciasis associated therewith.
Ann. trop. Med. Parasit., 66 (2), 219-234.
- DUKE (B.O.L.), SCHEFFEL (P.D.), GUYON (J.) et MOORE (P.J.) - 1967 - The concentration of *Onchocerca volvulus* microfilariae in skin-snips taken over twenty-four hours.
Ann. trop. Med. Parasit., 61 (2), 206-219.

- DUNBAR (R.W.) - 1966 - Four sibling species included in *Simulium damnosum* Theobald (Diptera : Simuliidae) from Uganda.
Nature Lond., 209 (5023), 597-599.
- DUNBAR (R.W.) - 1969 - Nine cytological segregates in the *Simulium damnosum* complex (Diptera : Simuliidae).
Bull. Org. mond. Santé, 40. (6), 974-979.
- DUNBAR (R.W.) - 1973 - Correlation of breeding sites and anthrophilia in East Africa to infer with species of the *S. damnosum* complex may be vectors of onchocerciasis.
9th int. Congr. trop. Med. Malar., Athens, 1973, 2, 117.
- DUNBAR (R.W.) - 1974 - The Sanje subgroup of the *Simulium damnosum* complex
Proc. 3rd int. Congr. Parasitology, Munich, 2, 863- 864.
- DUNBAR (R.W.) et GRUNEWALD (J.) - 1974 - Distribution of four species near *Simulium damnosum* along a mountain river.
Proc. 3rd int. Congr. Parasitology, Munich, 2, 922-923.
- DUNBAR (R.W.) et VAJIME (C.G.) - 1971 - Cytotaxonomic analysis in the *Simulium damnosum* Complex.
WHO/Oncho/71.87, 14 p.
- DUNBAR (R.W.) et VAJIME (C.G.) - 1972 - (Le complexe *Simulium (Edwardsellum) damnosum* : rapport sur les études cytotaxonomiques effectuées jusqu'en avril 1972).
WHO/Oncho/72.100, 14 p.
- EICHLER (D.A.) et NELSON (G.S.) - 1968 - The distribution of microfilariae of *Onchocerca gutturosa* in the skin of cattle and laboratory rats.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 62 (1), 9-10.
- ELDIN (M.) - 1971 - Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Le climat.
Mém. ORSTOM, 50, 77-108.
- FAIN (A.) - 1949 - Simulies du Kivu (Congo Belge).
Rev. Zool. Bot. afr., 42, 295-298.
- FAIN (A.) - 1950 - Simulies d'élevage et de capture du Ruanda-Urundi.
Rev. Zool. Bot. afr., 43 (3), 228-239.
- FAIN (A.), HERIN (V.) et THIENPONT (D.) - 1955 - Filarioses des bovidés au Ruanda-Urundi. III. Etude parasitologique. B. Filaires des genres *Setaria* et *Onchocerca* et microfilaires sanguines et dermiques.
Ann. Soc. belge Méd. trop., 35, 555-582.
- FALLIS (A.M.) - 1968 - L'onchocercose et la lutte contre *Simulium damnosum*. Rapport sommaire sur une mission au Ghana, 25 novembre-20 décembre 1967.
WHO/Oncho/68.71, 10 p.
- FRANK (W.), WENK (P.) et SCHERB (H.) - 1968 - Untersuchungen an *Onchocerca flexuosa* (Nematoda : Filarioidea) eines Parasiten des Rothirsches *Cervus elaphus*.
Zool. Anz., 32 (3-7), 540-550.
- GARMS (R.) - 1969 - Rapport d'activités (1er juillet-31 décembre 1969), Liberia Research Unit.
Doc. ronéo, non publié, 39 p.

- GARMS (R.) - 1973a - Zur Verbreitung von *Simulium damnosum* in Liberia.
Z. Tropenmed. Parasit., 24 (2), 222-231.
- GARMS (R.) - 1973b - Quantitative studies on the transmission of *Onchocerca volvulus* by *Simulium damnosum* in the Bong Range, Liberia.
Z. Tropenmed. Parasit., 24 (3), 358-372.
- GARMS (R.) et VAJIME (C.G.) - 1974 - On the ecology of the sibling species of *Simulium damnosum* in different bioclimatic zones of Liberia and Guinea.
Proc. 3rd Int. Congr. Parasitology, 2, 923-924.
- GARMS (R.) et VAJIME (C.G.) - 1975 - On the ecology and distribution of the sibling species of *Simulium damnosum* in different bioclimatic zones of Liberia and Guinea.
Tropenmed. Parasit., 26, 377-383.
- GARMS (R.) et VOELKER (J.) - 1969 - Unknown filarial larvae and zoophily in *Simulium damnosum* in Liberia.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 63 (5), 676-677.
- GARMS (R.) et WEYER (F.) - 1968 - Natürliche infektion von *Simulium damnosum* mit *Onchocerca volvulus* in Savannengebieten Guineas.
Tropenmed. Parasit., 19 (3), 289-296.
- GASSOUMA (M.S.S.) - 1972 - Some observations on the swarming, mating, etc... of *Simulium damnosum* Theo. in Sudan.
WHO/VBC/72.407, 5 p.
- GIBBINS (E.G.) - 1938 - The mouth-parts of the female in *Simulium damnosum* Theobald with special reference to the transmission of *Onchocerca volvulus* Leuckart.
Ann. trop. Med. Parasit. 32 (1), 9-20.
- GIBBINS (E.G.) - 1941 - Notes on Ethiopian Simuliidae (III).
A. Afr. Med. J., 18, 210-218.
- GIRARD (G.), SIRCOULON (J.) et TOUCHEBOEUF (P.) - 1971 - Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Aperçu sur les régimes hydrologiques.
Mém. ORSTOM, 50, 113-115.
- GIUDICELLI (J.) - 1966 - Récoltes de simuliées en Côte d'Ivoire. Etude de l'activité diurne des femelles de *Simulium damnosum* Theobald.
Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 11 (2), 325-342.
- GONZALES BARRANCO (D.) - 1950 - Estudio experimental sobre acción de la luz en las microfilarias de *Onchocerca volvulus*.
Rev. Inst. Salub. y Enferm. trop., 11 (2-3-4), 133-136.
- GORDON (R.M.) et CREWE (W.) - 1953 - The deposition of the infective stage of *Loa loa* by *Chrysops silacea*, and the early stages of its migration to the deeper tissues of the mammalian host.
Ann. trop. Med. Parasit., 47 (1), 74.
- 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 tissues, together with some observations on the ingestion of microfilariae.
Ann. trop. Med. Parasit., 33, 259-278.
- GRENIER (P.) - 1959 - Remarques concernant le fonctionnement des mandibules chez les femelles de Diptères hématophages Nématocères et Brachycères.
Ann. Parasit. hum. & comp., 34 (4), 565-585.

- GRENIER (P.) et OVAZZA (M.) - 1956 - Contribution à l'étude des Diptères vulnérants de l'Empire d'Ethiopie. II. *Simuliidae*. Simulies et onchocercose.
Bull. Soc. Path. exot., 49 (1), 182-196.
- GRÜNEWALD (J.) - 1974 - The hydro-chemical living conditions of the immature stages of some forms of the *Simulium damnosum* complex with regard to their laboratory colonization.
Proc. 3rd Int. Congr. Parasitology, Munich, 3, 914-915.
- GUILLAUMET (J.L.) et ADJANOHOON (E.) - 1971 - Le milieu naturel en Côte d'Ivoire. La végétation de la Côte d'Ivoire.
Mém. ORSTOM, 50, 161-263.
- GUNDERS (A.E.) - 1958 - Studies on onchocerciasis in Chimpanzees.
Ann. Rep. Res. Activ. Liberian Inst. Amer. Found. trop. Med. 25-26.
- GUNDERS (A.E.) - 1959 - Experimental inoculations of chimpanzees with *Onchocerca volvulus*.
Ann. Rep. Res. Activ. Liberian Inst. Amer. Found. trop. Med. 52-53.
- HARGREAVES (H.) - 1925 - Annual report of the Government Entomologist. Uganda (1924).
Ann. Rept. Dept. Agriculture, 21-28.
- HAÜSERMANN (W.) - 1969 - On the biology of *Simulium damnosum* Theobald, 1903, the main vector of onchocerciasis in the Mahenge Mountains, Ulanga, Tanzania.
Acta tropica, 26 (1), 29-69.
- HAWKING (F.) - 1940 - Onchocerciasis in Tanganyika territory.
Ann. trop. med. Parasit., 34, 211-215.
- HAWKING (F.) - 1966 - The periodicity of microfilariae.
WHO/Fil/66.67.
- JAMISON (D.G.) et KERSHAW (W.E.) - 1956 - Measurements of the skin changes in Onchocerciasis.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 50 (4), 305.
- JAMISON (D.G.) et KERSHAW (W.E.) - 1956 - Studies on the structure of the skin in the normal African and on the changes associated with the infection with *Onchocerca volvulus*. II. The measurement of the changes which accompany ageing and infection.
Ann. trop. Med. Parasit., 50 (4), 415-420.
- JAMISON (D.C.), KERSHAW (W.E.), DUKE (B.O.L.) et FEJER (E.A.) - 1955 - Studies on the structure of the skin in the normal African and on the changes associated with the infection with *Onchocerca volvulus*. I. Preliminary observations based on the findings in the lower leg.
Ann. trop. Med. Parasit., 49 (2), 227-233.
- KEAY (R.W.J.) - 1959 - Vegetation map of Africa south to the tropic of cancer.
Oxford Univ. Press., Lond.,
- KERSHAW (W.E.) - 1958 - Relation between infection with *Onchocerca volvulus* and eye-lesions.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg. 52 (2), 122-127.
- KERSHAW (W.E.), DUKE (B.O.L.) et BUDDEN (F.H.) - 1954a - Distribution of *O. volvulus* in the skin, its relation to the skin changes and to eye lesions and blindness.
Brit. Med. J., 2, 724-729.

- KERSHAW (W.E.), DUKE (B.O.L.) et BUDDEN (F.H.) - 1954b - The distribution of the microfilariae of *Onchocerca volvulus* in the skin of man and its relation to the skin lesions and to blindness.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 48 (7-8).
- KERSHAW (W.E.), JAMISON (D.G.), NUGENT (D.) et DUKE (B.O.L.) - 1956 - Preliminary observations on the depth distribution of the microfilariae of *Onchocerca volvulus* in the skin and its relation to the reservoir of infection to the fly.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 50 (1), 6.
- KIRK (R.) - 1947 - Observations on Onchocerciasis in the Bahr-El-Ghazal Province of the Sudan.
Ann. trop. Med. Parasit., 41 (3-4), 357-364.
- LAGRAULET (J.) et AMMANN (F.) - 1961 - Différences d'aspect clinique de l'onchocercose en Afrique noire selon la localisation géographique.
Bull. Soc. Path. exot., 54 (6), 1320-1327.
- LAGRAULET (J.) et BARD (J.) - 1969 - Une méthode d'évaluation du degré d'infestation dans l'onchocercose.
Bull. Soc. Path. exot., 62 (3), 601-605.
- LAMONTELLERIE (M.) - 1964 - *Simulium damnosum* Theobald en zone de savane sèche (région de Garango, Haute-Volta). I. Réinfestation de la Volta Blanche en début de saison des pluies.
Bull. I.F.A.N. série A, 26 (4), 1298-1312.
- LAMONTELLERIE (M.) - 1965 - *Simulium damnosum* Theobald (Diptères, Simuliidae) en zone de savane sèche (Région de Garango, Haute-Volta). II. Infestation par *Onchocerca volvulus* Leuckart.
Bull. I.F.A.N., 27 (A), (1), 219-228.
- LAMONTELLERIE (M.) - 1968 - Enquête filarioses dans la zone Comoé-Léraba, 1967-1968 ; résultats chiffrés (région de Banfora, Haute-Volta).
Rapport final 8e Conf. techn. O.C.C.G.E.
- LARTIGUE (J.J.) - 1966 - Variations du nombre de microfilaries d'*Onchocerca volvulus* contenues dans des biopsies cutanées pratiquées à différentes heures de la journée.
Bull. Org. mond. Santé, 36, 491-494.
- LAURENCE (B.R.) - 1966 - Intake and migration of the microfilariae of *Onchocerca volvulus* (Leuckart) in *Simulium damnosum* Theobald.
J. Helminth., 40 (3-4), 337-342.
- LAVOIEPIERRE (M.M.J.) - 1958a - Studies on the host-parasite relationships of filarial nematodes and their arthropod hosts. I. The sites of development and the migration of *Loa loa* in *Chrysops silacea*, the escape of the infective forms from the head of the fly, and the effect of the worm on its insect host.
Ann. trop. Med. Parasit., 52 (1), 103-121.
- LAVOIEPIERRE (M.M.J.) - 1958b - Studies on the host-parasite relationships of filarial nematodes and their arthropod hosts. II. The arthropod as a host to the nematode : a brief appraisal of our present knowledge (particularly of *Wuchereria* spp. and *Dirofilaria* spp. in mosquitoes, *Onchocerca volvulus* in *Simulium* and *Loa loa* in *Chrysops* spp.), based on a study of the more important literature from 1878 to 1957.
Ann. trop. Med. Parasit., 52 (3), 326-345.
- LAVOIEPIERRE (M.M.J.) - 1965 - Feeding mechanism of blood-sucking arthropods.
Nature, London, 208 (5007), 302-303.

- LE BERRE (R.) - 1966 - Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae).
Mémoires O.R.S.T.O.M., 17, 204 p.
- LE BERRE (R.) - 1968a - Bilan sommaire pour l'année 1967 de lutte contre le vecteur de l'onchocercose.
Méd. Afr. Noire, 15 (2), 71-72.
- LE BERRE (R.) - 1968b - La lutte contre le vecteur de l'onchocercose humaine, *Simulium damnosum* Th., en Afrique occidentale francophone.
8th Int. Congr. trop. Med. Malar.; Teheran, Abstract & Reviews. 160-161.
- LE BERRE (R.) - 1968c - Bilan 1967-68 de la campagne de lutte contre le vecteur de l'onchocercose (*Simulium damnosum* Theo.) en Côte d'Ivoire.
Rapport final 8e Conf. techn. O.C.C.G.E., 1, 232-234.
- LE BERRE (R.) - 1969 - La lutte contre l'onchocercose dans le cadre de l'évolution économique des Etats de l'Afrique de l'Ouest.
Mélanges géographiques, Bull. Liaison C. univ. Rech., Univ. Abidjan, 2, 47-51.
- LE BERRE (R.) - 1970 - Résultats des campagnes de lutte.
Rapport final 10e Conf. techn. O.C.C.G.E., 1, 199-201.
- LE BERRE (R.) - 1971a - La lutte contre l'onchocercose dans les états de l'O.C.C.G.E..
Rapport final 11e Conf. techn. O.C.C.G.E.
- LE BERRE (R.) - 1971b - Parasitisme de *Simulium damnosum* par Mermithidae.
1^o Multicolloque europ. Parasit., Rennes 1971.
- LE BERRE (R.) - 1972 - Mission sur l'onchocercose au Soudan.
Doc. ronéo. O.C.C.G.E./Section Onchocercose, 21 p.
- LE BERRE (R.) et BALAY (G.) - 1967 - Repeuplement des gîtes à *Simulium damnosum* Th. en zones de cours d'eau non permanents. Résultats préliminaires d'une étude biométrique.
Rapport final 7e Conf. techn. O.C.C.G.E., 1, 279-280.
- LE BERRE (R.) et WENK (P.) - 1967 - Beobachtungen über das Schwarmverhalten bei *Simulium damnosum* Theobald in Obervolta und Kamerun.
Zool. Anz., Supplementband (Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., Göttingen, 1966), 367-372.
- LE BERRE (R.), OVAZZA (M.) et JUGE (E.) - 1964 - Résultats d'une campagne larvicide contre *Simulium damnosum* Theobald (Diptera-Simuliidae) en Afrique de l'Ouest.
Proc. 12th Int. Cong. Ent. London 1964, 811 p.
- LE BERRE (R.), BALAY (G.), BRENGUES (J.) et COZ (J.) - 1964 - Biologie et écologie de la femelle de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 en fonction des zones bioclimatiques d'Afrique occidentale ; influence sur l'épidémiologie de l'Onchocercose.
Bull. Org. mond. Santé., 31 (6), 843-856.
- LE BERRE (R.), GREBAUT (S.), PHILIPPON (B.), JUGE (E.) et al. - 1969 - Campagnes F.E.D.-O.C.C.G.E. 1968-1969 de lutte contre le vecteur de l'Onchocercose.
Rapport final 9e Conf. techn. O.C.C.G.E., 2, 251-253.

- LEBIED (B.) - 1950 - Une nouvelle théorie endémiologique. Sur la rôle de la fonction du parasitisme X mécanisme de vol du vecteur comme facteur décisif de l'établissement du foyer de l'endémicité de l'onchocercose et des filarioses en général.
Imp. Darantière, Dijon.
- LEBRUN (A.) - 1954 - Méthodes de prophylaxie de la filariose à *Onchocerca volvulus*.
Ann. Soc. belge Méd. trop., 34 (5), 751-767.
- LE ROUX (P.L.) - 1930 - Onchocerciasis of cattle, with special reference to its possible life-cycle and control.
Pan. afr. Agric. Vet. Conf., Pretoria, 1929, 107-112.
- LEUCKART (W.G.F.R.) - 1893 - Diseases of the skin in tropical climates.
Trans. 7th Int. Congr. Hyg. & Demog., 7 (1), 93 p.
- LEWIS (D.J.) - 1953 - *Simulium damnosum*: and its relation to onchocerciasis in the anglo-egyptian Sudan.
Bull. ent. Res., 43 (4), 597-644.
- LEWIS (D.J.) - 1956 - Biting times of parous and nulliparous *Simulium damnosum*.
Nature, London, 178 (4524), 98-99.
- LEWIS (D.J.) - 1957 - Aspects of the structure, biology and study of *Simulium damnosum*.
Ann. trop. Med. Paras., 51, 340-358.
- LEWIS (D.J.) - 1958a - *Simulium damnosum* in the Tonkolili Valley, Sierra Leone.
Proc. 10th Int. Cong. Ent. Montreal, 1956, 3, 541-550.
- LEWIS (D.J.) - 1958b - Observations on *Simulium damnosum* Theob. at Iokoja, in Northern Nigeria.
Ann. trop. Med. Parasit., 52 (2), 216-231.
- LEWIS (D.J.) - 1960a - Some methods for the study of *Simulium damnosum*, and a planidium in an ovary of female.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 54 (1), 10 p.
- LEWIS (D.J.) - 1960b - Observations on *Simulium damnosum* in the Southern Cameroon and Liberia.
Ann. trop. Med. Parasit., 54, (2), 208-223.
- LEWIS (D.J.) - 1965 - Features of the *Simulium damnosum* population of the Kumba area in West Cameroon.
Ann. trop. Med. Parasit., 59 (3), 365-374.
- LEWIS (D.J.) et DUKE (B.O.L.) - 1966 - *Onchocerca-Simulium* complexes. II. Variation in West African female *Simulium damnosum*.
Ann. trop. Med. Parasit., 60 (3), 337-346.
- LEWIS (D.J.) et DOMONEY (C.R.) - 1966 - Sugar meals in Phlebotominae and Simuliidae (Diptera).
Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), 41, 175-179.
- LEWIS (D.J.) et MARR (J.D.M.) - 1963 - A Nematode from the malpighian tubes of *Simulium damnosum*.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 57, 238 p.
- LEWIS (D.J.), LYONS (G.R.L.) et MARR (J.D.M.) - 1961 - Observations on *Simulium damnosum* from the Red Volta in Ghana.
Ann. trop. Med. Parasit., 55 (2), 202-210.

- MAC CRAE (A.W.R.) - 1966 - *Simulium* Studies.
East Afr. Virus Res. Inst., Ann. Rep., 16, 36-41.
- MAC CRAE (A.W.R.) - 1967 - *Simulium* studies.
East Afr. Virus Res. Inst., Ann. Rep., 17, 67-70.
- MAC CRAE (A.W.R.) - 1968a - Consideration of *Simulium damnosum* Theo. as a species complex and its relevance to control.
8th Int. Congr. trop. Med. Malar., Teheran, Abstracts and reviews, 135-136.
- MAC CRAE (A.W.R.) - 1968b - *Simulium* studies.
East Afr. Virus Res. Inst., Ann. Rep., 18, 104-109.
- MAC CRAE (A.W.R.) - 1969 - Ecology and speciation in African blackflies (Diptera ; Simuliidae).
Biol. J. Linn. Soc., 1 (1-2), 43-49.
- MACMAHON (J.P.) - 1968a - Artificial feeding of the *Simulium* vectors of onchocerciasis in Africa.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 62 (1), 12.
- MACMAHON (J.P.) - 1968b - Artificial feeding of *Simulium* vectors of human and bovine onchocerciasis.
Bull. Org. mond. Santé, 38 (6), 957-966.
- MAERTENS (K.), ROSSETTI (C.) et ZOLA (A.) - 1971 - L'onchocercose et les autres filarioses dans la région d'Inga (République Démocratique du Congo).
Ann. Soc. belges Méd. trop., 51 (6), 683-700.
- MARR (J.D.M.) - 1962 - The use of an artificial breeding site and cage in the study of *Simulium damnosum* Theobald.
Bull. Org. mond. Santé., 27 (4-5), 622-629.
- MARR (J.D.M.) - 1965 - Observations on *Simulium damnosum* in North-East Ghana, 1957 to 1962.
WHO/Oncho/33.65, 45 p.
- MARR (J.D.M.) - 1971 - Observations on resting *Simulium damnosum* (Theobald) at a dam site in Northern Ghana.
WHO/Oncho/71/85, 12 p.
- MARR (J.D.M.) et LEWIS (D.J.) - 1964 - Observations on the dry-season survival of *Simulium damnosum* Theo. in Ghana.
Bull. ent. Res., 55, 547-564.
- MAZZOTTI (L.) - 1951 - Observations based on cutaneous biopsies in onchocerciasis.
An. J. trop. Med., 31 (5), 624-627.
- MONDET (B.) - 1974 - Situation présente des recherches relatives au parasitisme de *Simulium damnosum* par les Mermithidae. Perspectives de lutte biologique.
Rapport final 14e Conf. techn. O.C.C.G.E.
- MONDET (B.), PENDRIEZ (B.) et BERNADOU (J.) - 1976 - Observations préliminaires sur le parasitisme des Simulies (Diptera) par des Mermithidae (Nematoda) en Afrique de l'Ouest.
Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasit., à paraître.
- MUIRHEAD-THOMPSON (R.C.) - 1957 - The development of *Onchocerca volvulus* in laboratory reared *Simulium damnosum* Theobald.
Amer. J. trop. Med. Hyg., 6 (5), 912-913.

- MUIRHEAD-THOMSON (R.C.) - 1966 - Blackflies, in : "Insect colonization and mass production".
Smith, C.N. ed., New-York, Academic Press, 127-144.
- NELSON (G.S.) - 1960 - The identification of filarial larvae in their vectors.
Indian J. of Malariology, 14 (4), 585-592.
- NELSON (G.S.) - 1965a - The recognition of *Onchocerca volvulus* larvae in *Simulium damnosum*.
WHO/Oncho/WP/2.65, 13 p.
- NELSON (G.S.) - 1965b - Filarial infections as zoonoses.
J. Helminth., 39 (2-3), 229-250.
- NELSON (G.S.) - 1966 - Symposium on onchocerciasis. Discussion.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 60 (5), 729.
- NELSON (G.S.) - 1968 - Symposium on Onchocerciasis.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 62 (1),
- NELSON (G.S.) - 1970 - Onchocerciasis.
Adv. Parasit., 8, 173-224.
- NELSON (G.S.) et PESTER (F.R.N.) - 1962 - The identification of infective filarial larvae in Simuliidae.
Bull. Org. Mond. Santé, 27, (4-5), 473-481.
- NELSON (G.S.), AMIN (M.A.), BLACKIE (E.J.) et ROBSON (N.) - 1966 - The maintenance of *Onchocerca gutturosa* microfilariae *in vitro* and *in vivo*.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 60, 17.
- NNOCHIRI (E.N.) - 1964 - Observations on onchocercal lesions seen in antopsy specimens in West Nigeria.
Ann. trop. Med. Parasit., 58, 89-93.
- NOAMESI (G.K.) - 1966 - Dry season survival and associated longevity and flight range of *Simulium damnosum* Theobald in Northern Ghana.
Ghana med. J., 5, (3), 95-102.
- ODETOYINBO (J.A.) - 1970 - Preliminary investigations on the use of "light traps" for day and night time sampling of *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) in Ghana.
WHO/Afro technical series, non publié.
- OMAR (M.S.) et GARMS (R.) - 1975 - The fate and migration of microfilariae of a Guatemalan strain of *Onchocerca volvulus* in *Simulium ochraceum* and *S. metallicum*, and the role of the bucco-pharyngeal armature in the destruction of the microfilariae.
Tropenmed. Parasit., 26 (2), 183-190.
- O'NEIL (J.) - 1875 - On the presence of filaria in "craw craw".
Lancet, 1, 265-266.
- OOMEN (A.P.) - 1967 - Onchocerciasis in the Kaffa province of Ethiopia.
Trop. Geogr. Med., 19 (4), 231-246.
- ORTLEPP (R.J.) - 1937 - The biology of Onchocerciasis in Man and Animals.
J. Amer. Veter. Med. Ass., 8 (1), 1-16.
- OVAZZA (M.) et VALADE (M.) - 1963 - Recherches sur la prophylaxie de l'Onchocercose humaine en Afrique de l'Ouest de langue française. II. Essais de larvicides sur le terrain et en laboratoire.
Bull. I.F.A.N., sér. A; 25 (4), 1215-1234.

- OVAZZA (M.), COZ (J.) et OVAZZA (L.) - 1965a - Etude des populations de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) en zone de gîtes non permanents. I. Observations sur les variations de quelques uns des caractères utilisés dans l'estimation de l'âge physiologique. *Bull. Soc. Path. exot.*, 58 (5), 938-950.
- OVAZZA (M.), OVAZZA (L.) et BALAY (G.) - 1965b - Etude des populations de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) en zones de gîtes non permanents. II. Variations saisonnières se produisant dans les populations adultes et préimaginales. Discussion des différentes hypothèses qui peuvent expliquer le maintien de l'espèce dans les régions sèches. *Bull. Soc. Path. exot.*, 58 (6) 1118-1154.
- OVAZZA (M.), RENARD (J.) et BALAY (G.) - 1967 - Etude des populations de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) en zones de gîtes non permanents. III. Corrélation possible entre certains phénomènes météorologiques et la réapparition des femelles en début de saison des pluies. *Bull. Soc. Path. exot.*, 60 (1), 79-95.
- PENDRIEZ (B.) et SECHAN (Y.) - 1971 - Enquête entomologique sur l'onchocercose au Sénégal Oriental. *Rapport O.C.C.G.E., Centre Muraz, Section Onchocercose, 198/Oncho*, 17 p. ronéo.
- PHILIPPON (B.) - 1967a - Rapport sur une enquête entomologique dans le foyer d'onchocercose de Bandiagara (République du Mali). *Rapport O.C.C.G.E. - Centre Muraz Section Onchocercose, 16/Oncho.*, 8 p. ronéo.
- PHILIPPON (B.) - 1967b - Rapport sur une deuxième enquête entomologique dans le foyer d'onchocercose de Bandiagara (République du Mali). *Rapport O.C.C.G.E. - Centre Muraz - Section Onchocercose, 295/Oncho.*, 6 p. ronéo.
- PHILIPPON (B.) et BAIN (O.) - 1972 - Transmission de l'onchocercose humaine en zone de savane d'Afrique occidentale. Passage des microfilaries d'*Onchocerca volvulus* dans l'hémocèle de la femelle de *Simulium damnosum*. *Cahiers O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasit.*, 10 (3), 251-261.
- PHILIPPON (B.) et BALAY (G.) - 1967a - Synthèse des résultats obtenus lors des enquêtes effectuées dans les foyers de savane sèche jalonnant la limite nord de répartition de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Faya, Bandiagara, Tansilla, Est Haute-Volta, Tamou). *Rapport final 7e Conf. techn. O.C.C.G.E.*, 1, 245-252.
- PHILIPPON (B.) et BALAY (G.) - 1967b - Etude de la biologie et de l'écologie de *S. damnosum* Th. à la limite nord de son aire de répartition en Afrique occidentale. Conséquences épidémiologiques. *Médecine d'Afrique Noire*, 14 (10), 507-509.
- PHILIPPON (B.) et ROLLAND (A.) - 1969 - Le foyer d'onchocercose de Saint-Pierre. *Rapport final 9e Conf. techn. O.C.C.G.E.*, 2, 239.
- PHILIPPON (B.) et SECHAN (Y.) - 1969 - Bilan des études relatives à la transmission et à l'épidémiologie de l'onchocercose dans les foyers de la Faya et de Sotuba (République du Mali). *Rapport final 9e Conf. techn. O.C.C.G.E.*, 2, 238.

- PHILIPPON (B.), SECHAN (Y.) et DIALLO (I.) - 1969 - Etude d'une population de *Simulium damnosum* dans une zone désertée par l'homme.
Rapport final 9^e Conf. techn. O.C.C.G.E., 2, 232.
- PHILIPPON (B.), SECHAN (Y.) et PENDRIEZ (B.) - 1971 - Enquête entomologique sur l'onchocercose dans le bassin du Cavally (Côte d'Ivoire),
Rapport O.C.C.G.E., Centre Muraz, Section Onchocercose, 66/Oncho., 13 p. ronéo.
- PHILIPPON (B.), LE BERRE (R.), MAWASA-KWATTA (R.) et BANTWANGA (D.) - 1970 - Lutte contre *Simulium damnosum* sur le site d'Inga. Convention E.D.F.-O.R.S.T.O.M., Rapport annuel 1968-1969.
Rapport O.R.S.T.O.M., 40 r. ronéo.
- PHILIPPON (B.), SECHAN (Y.), CHAUVIN (M.) et BERNADOU (J.) - 1968 - Etude d'une population de *Simulium damnosum* dans une zone inhabitée d'un foyer d'onchocercose de savane guinéenne en saison sèche.
Rapport O.C.C.G.E., Centre Muraz, Section Onchocercose, 140/Oncho., 10 p. ronéo.
- PHILIPPON (B.), SECHAN (Y.), PENDRIEZ (B.) et PANGALET (F.) - 1971 - Contribution à l'étude du foyer d'onchocercose du bassin du Fleuve Sénégal en République du Mali. Résultats de quatre enquêtes entomologiques.
Rapport O.C.C.G.E., Centre Muraz, Section Onchocercose, 138/Oncho., 18 p. ronéo.
- PICQ (J.J.) - 1971 - Etude épidémiologique du réservoir de virus dans l'onchocercose humaine : méthodologie actuelle des enquêtes de l'O.C.C.G.E..
Ann. Soc. belges Méd. trop., 51 (4-5), 591-597.
- PICQ (J.J.) et JARDEL (J.P.) - 1974 - Une méthode d'évaluation des densités microfilariennes d'*Onchocerca volvulus* Leuckart, 1893 chez des onchocerquiens.
Bull. Org. mond. Santé, 51 (2), 145-153.
- PICQ (J.J.), COZ (J.) et JARDEL (J.P.) - 1971a - Une méthode d'évaluation des densités microfilariennes d'*Onchocerca volvulus* Leuckart 1893, chez des onchocerquiens. Technique et temps de lecture des biopsies cutanées.
Bull. Org. mond. Santé, 45, 517-520.
- PICQ (J.J.), LOREAL (E.) et JARDEL (J.P.) - 1972 - L'endémie onchocerquienne dans la région de Kédougou au Sénégal oriental (République du Sénégal) : un foyer typique d'onchocercose de savane.
WHO/Oncho. 72.92, 53 p.
- PICQ (J.J.), ROLLAND (A.) et RICHARD-LENOBLE (D.) - 1971b - L'endémie onchocerquienne dans la région d'Aplahoué (République du Dahomey).
Doc. ronéo O.C.C.G.E. n° 47/Para/72, 56 p.
- PICQ (J.J.), ROLLAND (A.) et RICHARD-LENOBLE (D.) - 1973a - L'endémie onchocerquienne dans les régions de Bafoulabé et de Kayes (République du Mali), un foyer de savane de type nord-soudanien.
Doc. ronéo. O.C.C.G.E., n° 128/Para/73.,
- PICQ (J.J.), ROLLAND (A.) et ROUX (J.) - 1973b - Prospection sur l'endémie onchocerquienne dans les régions de Danané et de Man (République de Côte d'Ivoire).
Doc. ronéo., O.C.C.G.E., n° 129/Para/73,
- QUELENNEC (G.) - 1962 - Enquêtes préliminaires sur *Simulium damnosum* et l'Onchocercose au Dahomey.
Médecine tropicale, 22 (4), 463-470.

- QUILLEVERE (D.) - 1974a - Identification et répartition des cytotypes du complexe *Simulium damnosum* en Afrique occidentale francophone. *Proc. 3rd Int. Congr. Parasitology, Munich, 2*, 920-921.
- QUILLEVERE (D.) - 1974b - Etude cytotaxonomique du complexe *Simulium damnosum* en Afrique Occidentale. 3. Cartes chromosomiques et répartition géographique des cytotypes. *Doc. ronéo. O.C.C.G.E./C.E.O., 79/Oncho/74*, 41 p.
- QUILLEVERE (D.) - 1975 - Etude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. I. Techniques d'étude. Identification des cytotypes. *Cah. O.R.S.T.O.M., ser., Ent. méd. Parasit., 13 (2)*, 85-98.
- QUILLEVERE (D.) et PENDRIEZ (B.) - 1975 - Etude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. II. Répartition géographique des cytotypes en Côte d'Ivoire. *Cahiers O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasitol., 13 (3)*, 145-172.
- RAYBOULD (J.N.) - 1967a - A method of rearing *Simulium damnosum* Theobald (Diptera, Simuliidae) under artificial conditions. *Bull. Org. mond. Santé, 37 (3)*, 447-453.
- RAYBOULD (J.N.) - 1967b - A study of anthropophilic female Simuliidae (Diptera) at Amani, Tanzania : the feeding behaviour of *Simulium woodi* and the transmission of onchocerciasis. *Ann. trop. Med. Parasit., 61 (1)*, 76-88.
- RAYBOULD (J.N.) et YAGUNGA (A.S.K.) - 1969 - Artificial feeding of East African female Simuliidae (Diptera) including vectors of human onchocerciasis. *Bull. Org. mond. Santé, 40 (3)*, 463-466.
- RICHET (P.) - 1963 - Principes et essais d'une campagne thérapeutique contre le réservoir filarien à *O. volvulus*. *7e Intern. Congr. trop. Med. Malar. Rio de Janeiro, 2*, 146-147.
- RIVES (M.) et SERIE (F.) - 1967a - L'onchocercose en Côte d'Ivoire. *Médecine d'Afrique Notre, 14 (10)*, 483-488.
- RIVES (M.) et SERIE (F.) - 1967b - L'onchocercose en Côte d'Ivoire. Situation en 1966. Données géographiques et épidémiologiques (note préliminaire). *Rapport final 7e Conf. techn. O.C.C.G.E., 1*, 283-287.
- RODGER (F.C.) et BROWN (J.A.C.) - 1957 - Assessment of the density of infection with Onchocerciasis and the probable level of safety from its ocular complications. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 51 (3)*, 271-282.
- ROBLES (R.) - 1919 - Onchocercose humaine au Guatemala produisant la cécité et l'érysipèle du littoral. *Bull. Soc. Path. exot., 12 (7)*, 442-460.
- ROLLAND (A.) - 1972 - Onchocerciasis in the village of Saint-Pierre : an unhappy experience of repopulation in an uncontrolled endemic area. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg. 66 (6)*, 913-915.
- ROLLAND (A.) et BALAY (G.) - 1969 - L'onchocercose dans le foyer Bissa. *Rapport O.C.C.G.E., Centre Muraz, Section Onchocercose, III/Oncho.*, 85 p. ronéo.

- ROMEIO DE LEON (J.) et DUKE (B.O.L.) - 1966 - Experimental studies on the transmission of Guatemalan and West African strains of *Onchocerca volvulus* by *Simulium ochraceum*, *S. metallicum* and *S. callidum*. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 60 (3), 735-752.
- SCHULZ-KEY (H.) - 1975 - Untersuchungen über die Filarien der Cerviden in Süddeutschland. I. Knotenbildung, Geschlechterfindung und Mikrofilarien-ausschüttung bei *Onchocerca flexuosa* (Wedl, 1856) im Rothirsch (*Cervus elaphus*). *Tropenmed. Parasit.*, 26 (1), 60-69.
- STEWART (J.S.) - 1937 - The occurrence of *Onchocerca gutturosa* Newmann in cattle in England, with an account of its life history and development in *Simulium ornatum* Mg. *Parasitology*, 29, 212-218.
- STRONG (R.P.) - 1937 - Onchocerciasis in Central America and Africa. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 30, 487-499.
- STRONG (R.P.) - 1938 - Onchocerciasis in Africa and Central America, Part I, *Suppl. Amer. J. trop. Med.*, 18 (1), 1-57.
- STRONG (R.P.), SANDGROUND (J.H.), BEQUAERT (J.C.) et MUNOZ OCHOA (M.) - 1934 - Onchocerciasis with special reference to the central american form of the disease. *Cambridge Harvard University Press, Mass., U.S.A.*, 234 p.
- THOMPSON (B.H.) - 1974 - The timing of consecutive blood-meals in *Simulium damnosum*. *Proc. 3rd Int. Congr. Parasitology*, 2, 929 p.
- TOUFIC (N.) - 1969 - La pince emporte-pièce dans la biopsie cutanée de l'onchocercarien. *Bull. Soc. Path. exot.*, 62, 728-730.
- TROCHAIN (J.L.) - 1957 - Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. Inst. Et. centrafr.*, Brazzaville, 13/14, 55-93.
- UNGUREANU (E.M.) - 1971 - Practical methods for dissecting dry insects and insects preserved in fixative solutions or by refrigeration. *WHO/MAL/71.748*, 18 p. *WHO/VBC/71.294*, 18 p.
- VAJIME (C.G.) et DUNBAR (R.W.) - 1975 - Chromosomal identification of eight species of the subgenus *Edwardsellum* near and including *Simulium (Edwardsellum) damnosum* Theobald (Diptera : Simuliidae). *Tropenmed. Parasit.*, 26 (1), III-138.
- VAN DEN BERGHE (L.) - 1936 - Note préliminaire sur les localisations extra-nodulaires d'*Onchocerca volvulus* chez l'homme. *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, 16 (4), 549-551.
- VAN DEN BERGHE (L.) - 1941 - Recherches sur l'onchocercose au Congo Belge. II. Les vers adultes et leur localisation chez l'homme. *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, 21 (2), 167-187.
- VAN DEN BERGHE (L.), CHARDOME (M.) et PEEL (E.) - 1958 - *Gorilla gorilla* au Congo belge, hôte probable de l'*Onchocerca volvulus* de l'homme. *Fol. Scient. Africae centralis*, 4 (1), 16.

- VAN DEN BERGHE (L.) , CHARDOME (M.) et PEEL (E.) - 1964 - The filarial parasites of the Eastern Gorilla in the Congo.
J. Helminth., 38, 349-368.
- VOELKER (J.) - 1972 - Über unbekannte Filarienlarven aus dem Onchocercose-Uberträger *Simulium damnosum* in Liberia.
Z. Parasitk., 39 (1), 70-71.
- VOELKER (J.) et GARMS (R.) - 1972 - Zur Morphologie unbekannter Filarienlarven aus dem Onchocercose Überträger *Simulium damnosum* und aus *S. kenyae* in Liberia und zur Frage der möglichen Endwirte.
Z. Tropenmed. Parasit., 23 (3), 285-301.
- WALSH (F.J.) - 1972 - (Observations sur les habitudes de repos de *Simulium damnosum* dans les arbres près d'un gîte larvaire dans la savane d'Afrique occidentale).
WHO/Oncho/72.99, 5 pp.
- WANSON (M.) - 1948 - Note sur le comportement de *Simulium albivirgulatum* Wanson et Henrard.
Ann. Soc. belge Méd. trop., 28 , 279-285.
- WANSON (M.) - 1950 - Contribution à l'étude de l'onchocercose africaine humaine (Problèmes de prophylaxie à Léopoldville).
Ann. Soc. belge Méd. trop., 30 (4), 667- 863.
- WANSON (M.), COURTOIS (L.) et LEBIED (B.) - 1949 - L'éradication de *Simulium damnosum* (Theobald) à Léopoldville.
Ann. Soc. belge Méd. trop., 29 (3) , 373-403.
- WANSON (M.), HENRARD (C.) et PEEL (E.) - 1945 - *Onchocerca volvulus* Leuckart. Indices d'infection des simuliés agressives pour l'homme. Cycle de développement chez *S. damnosum* Theobald.
Rec. Trav. Sci. Méd. Congo belge , 4 , 122-138.
- WEGESA (P.) - 1966 - Variation of microfilarial densities of *O. volvulus* in the skin with the time of the day.
Ann. Rep. East Afr. Inst. Malaria et Vector-borne Dis., Amani, Tanzania, VI, Onchocerciasis (9), 31-32.
- WEGESA (P.) - 1967 - *Simulium vorax* Pomeroy, a potential vector of *Onchocerca volvulus*.
Ann. trop. Med. Parasit., 61 (1), 89-92.
- WEGESA (P.) - 1968 - Field observations on the effect of temperature on the transmission of onchocerciasis.
Ann. Rep. East Afr. Inst. Malaria Vector-borne Dis., 37.
- WEGESA (P.) - 1970 - *Simulium nyasalandicum* (Amani form) and *S. adersi*, two new potential vectors of *Onchocerca volvulus* in the Eastern Usambaras North-Eastern Tanzania.
East Afr. Med. J., 47 (7), 364-367.
- WENK (P.) - 1962 - Anatomie des Kopfes von *Wilhelmia equina* L. ♀ (Simuliidae syn. Melusinidae, Diptera).
Zool. Jb. Anat., 80 (1), 81-134.
- WENK (P.) et RAYBOULD (J.N.) - 1972 - Mating, blood feeding and oviposition of *Simulium damnosum* Theobald in the laboratory.
Bull. Org. mond. Santé, 47 (5), 627-634.

- WOODRUFF (A.W.), CHOYCE (D.P.), MUCI-MENDOZA (F.), HILLS (M.) et PETTITT (L.E.) - 1966 a - Onchocerciasis in Guatemala. A clinical and parasitological study with comparisons between the disease there and in East Africa.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 60 (6), 707-719.
- WOODRUFF (A.W.), CHOYCE (D.P.), PRINGLE (G.), LAING (A.B.), HILLS (M.) et WEGESA (P.) - 1966 b - Onchocerciasis in the Usambara mountains, Tanzania : the disease, its epidemiology and its relationship to ocular complications.
Trans. R. soc. trop. Med. Hyg., 60 (6), 695-706.
- WOODRUFF (A.W.), BARNLEY (G.R.), HOLLAND (J.T.), JONES (D.E.), Mc CRAE (A.W.R.) et Mc LAREN (D.S.) - 1963 - Onchocerciasis and the eye in Western Uganda.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 57 (1) 50-63.

ADDENDUM

- ANONYME - 1973 - Contrôle de l'onchocercose dans la région du bassin de la Volta. Rapport de la Mission d'Assistance Préparatoire auprès des Gouvernements de la Côte d'Ivoire, du Dahomey, du Ghana, de la Haute-Volta, du Mali, du Niger et du Togo.
Doc. PNUD.FAO/BIRD/OMS, OCP/73.1., 90 p.
- BRADLEY (A.K.) - 1972 - The effect of Disease on Rural Economy, Social Culture and Settlement. A case study of onchocerciasis in the Hawal Valley, Nigeria.
WHO/Oncho/72-93, 13 pp.
- BUCK (A.A.) - 1974 - Onchocerciasis. Symptomatology, pathology, diagnosis.
A.A. Buok ed., WHO/Geneva, 80 pp.
- BUCK (A.A.), ANDERSON (R.I.), COLSTON (J.A.C.), WALLACE (C.K.), CONNOR (D.H.), HARMAN (L.E.), DONNER (M.W.) et GANLEY (J.P.) - 1971 - Microfilaruria in Onchocerciasis. A clinical and epidemiological follow-up study in the Republic of Chad.
Bull. Org. mond. Santé, 45, 353 - 369.
- BUDDEN (H) - 1958 - The aetiology of the ocular lesions associated with onchocerciasis, an assessment of the symposium on onchocerciasis
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 52 (6), 500-508.
- CHABAUD (A.G.) - 1954 - Sur le cycle évolutif des Spirurides et de Nématodes ayant une biologie comparable.
Ann. Parasit., 29, 206-249.
- CHOYCE (D.P.) - 1958 - Some observations on the ocular complications of onchocerciasis and their relationship to blindness.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 52, (2), 112-121.
- CLARKSON (M.J.) - 1964 - The species of *Onchocerca* in cattle in Kenya and Somalia.
Ann. trop. Med. Parasit., 58 (2), 153-158.
- DISNEY (R.H.L.) - 1971 - Association between blackflies (Simuliidae) and prawns (Atyidae) with a discussion of the phoretic habit in Simuliidae.
J. Anim. ecol., 40, 83-92.

- DUKE (B.O.L.) - 1962e- *Simulium aureosimile* Pomeroy, a possible vector of *Onchocerca volvulus*.
Ann. trop. Med. Parasit., 56 (1), 67-69.
- DUKE (B.O.L.) - 1971 - The ecology of onchocerciasis in man and animals.
Ecology and Physiology of Parasites (symposium held at the University of Toronto, 19-20 February 1970), *A.M. Fallis ed.*, 213-222.
- DUKE (B.O.L.) - 1973 - Studies on factors influencing the transmission of onchocerciasis. VII. The escape of infective *Onchocerca volvulus* from feeding "forest" *Simulium damnosum*.
Ann. trop. Med. Parasit., 67 (7), 95-99.
- DUKE (B.O.L.) et ANDERSON (J.) - 1972 - A comparason of the lesions produced in the cornea of the rabbit eye by microfilariae of the forest and sudan-savanna strains of *Onchocerca volvulus* from Cameroon.
I. The clinical picture.
Z. Tropenmed. Parasit., 23 (4), 354-368.
- FALIGANT (G.) - 1966 - Campagne d'onchocercose du G.O.M. à la Faya.
Rapport final 6ème Conf. techn. O.C.C.G.E., 1, 199-202.
- GARMS (R.) - 1972 - Vorkommen phoretischer Simulien in Liberia.
Z. Tropenmed. Parasit., 23 (3), 302-307.
- GARNER (A.), DUKE (B.O.L.) et ANDERSON (J.) - 1973 - A comparason of the lesions produced in the cornea of the rabbit eye by microfilariae of the forest and sudan-savanna strains of *Onchocerca volvulus* from Cameroon.
II. The Pathology.
Tropenmed. Parasit., 24 (4), 385-396.
- HILTON (T.E.) - 1956 - The population of the Gold Coast.
Symp. nat. Res., Food and Population in inter. tropical Africa, Makerere, 1955, Int. Geogr. Union.
- HUNTER (J.M.) - 1966 - River blindness in Nangodi, Northern Ghana. A hypothesis of cyclical advance and retreat.
The Geographical Review, 56 (3), 398-416.
- MACCRAE (A.W.R.) - 1965 - Recent studies on non-anthropophilic *Simulium damnosum* Theo. in Uganda.
Proc. 12 Int. Congr. Ent. London 1964, 823-824.
- MILLS (A.R.) - 1969 - A quantitative approach to the epidemiology of onchocerciasis in West Africa.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 63 (5), 591-602.
- PICHON (G.), PERRAULT (G.) et LAIGRET (J.) - 1974 - Rendement parasitaire chez les vecteurs de filarioses.
Doc. ronéo. IRMLM, Papeete, Tahiti, 384/IRM/J.5, 19 pp.

- ROBERTS (J.M.D.), NEUMANN (E.) , GOCKEL (C.W.) et HIGHTON (R.B.) - 1967 -
Onchocerciasis in Kenya 9 , 11 and 18 years after elimination of
the vector.
Bull. Org. mond. Santé, 37 (2), 195-212.
- RODGER (F.C.) - 1959 - Blindness in West Africa.
Lewis ed., London, 261 pp., Publ. royal Commonwealth Soc. for the
Blind.
- RODGER (F.C.) - 1967 - A review of recent advances in scientific knowledge
of the symptomatology , pathology and pathogenesis of onchocercal
infections.
Bull. Org. mond. santé, 27 (4-5), 429-448.
- SCHWARTZ (D.) - 1963 - Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des
biologistes.
Flammarion éd. Paris, 290 pp.
- STOLL (R.N.) - 1947 - This wormy world.
J. Parasitol., 33 , 1-18.

Table des matières

	Pages
AVANT-PROPOS	1
CHAPITRE I : TECHNIQUES UTILISEES	5
1 - Techniques de capture des femelles de <i>Simulium damnosum</i>	7
1.1. Capture de femelles sur appât vivant	7
1.1.1. Capture sur appât humain	7
1.1.2. Capture sur appât animal	12
1.2. Autres modes de capture des femelles de <i>S. damnosum</i>	12
1.2.1. Piégeage	12
1.2.2. Captures au filet dans la végétation	13
1.2.3. Captures de femelles au repos	13
1.2.4. Captures de femelles pondueuses	14
2 - Maintien en survie de femelles gorgées	14
2.1. Rappels : l'élevage de <i>S. damnosum</i>	14
2.2. Appareillage utilisé	15
2.3. Mode opératoire	16
3 - Dissections	16
3.1. Dissections de femelles non gorgées	16
3.1.1. Détermination de l'âge physiologique	17
3.1.2. Détermination de l'infection des femelles par <i>O. volvulus</i> et d'autres parasites	19
3.1.3. Enregistrement des résultats	19
3.2. Dissection de femelles gorgées	20
3.3. Dissection de femelles conservées en survie	21
4 - Fixations et conservation	22
4.1. Femelles de <i>S. damnosum</i>	22
4.2. Larves de <i>S. damnosum</i>	22
4.3. Repas sanguins de femelles de <i>S. damnosum</i>	22
4.4. Larves évolutives de nématodes	23

	Pages
5 - Histologie	23
6 - Traitements larvicides antismélicidiens	23
CHAPITRE II : PRESENTATION DES ZONES D'OBSERVATION	25
1 - Zones de forêt tropicale	25
1.1. Rappels : caractéristiques générales	29
1.2. Foyers étudiés	30
1.2.1. Bia (Côte d'Ivoire)	30
1.2.2. Sud-ouest de la Côte d'Ivoire	31
1.2.3. Irga (République du Zaïre)	32
2 - Zone de secteur préforestier	33
2.1. Rappels : caractéristiques générales	33
2.2. Foyer étudié : Bandama moyen (Côte d'Ivoire)	33
3 - Zones de savane guinéenne	34
3.1. Rappels : caractéristiques générales	34
3.2. Foyers étudiés	35
3.2.1. Haut Bandama (Côte d'Ivoire)	35
3.2.2. Léraba (Côte d'Ivoire et Haute-Volta)	36
3.2.3. Hauts bassins de la Volta Noire et de la Comoé (Haute-Volta) ...	36
3.2.4. Farako (Mali)	37
4 - Zones de savane soudanaïenne	37
4.1. Rappels : caractéristiques générales	37
4.2. Foyers étudiés	39
4.2.1. Samandéni (Haute-Volta)	39
4.2.2. Bougouri-Ba (Haute-Volta)	39
4.2.3. Tansilla (Haute-Volta)	40
4.2.4. Kouoro (Mali)	40
4.2.5. Faya-Sotuba (Mali)	40
4.2.6. Haute Gambie et Falémé (Sénégal)	41
5 - Zone sub-sahélienne	41
5.1. Rappels : caractéristiques générales	41
5.2. Foyers étudiés	42
5.2.1. Bandiagara (Mali)	42
5.2.2. Bassin du Fleuve Sénégal (Mali)	42

	Pages
CHAPITRE III : ELEMENTS DE BIOLOGIE ET D'ECOLOGIE DE LA FEMELLE DE <i>SIMULIUM DAMNOSUM</i>	45
1 - Le problème de l'identité spécifique de <i>Simulium damnosum</i>	47
2 - Accouplement	50
3 - Hématophagie	50
4 - Alimentation non sanguine	51
5 - Oviposition	52
6 - Cycle gonotrophique	53
7 - Préférences trophiques	53
7.1. Rappels bibliographiques	53
7.1.1. Observations de femelles gorgées sur des animaux domestiques ou sauvages dans les conditions naturelles	55
7.1.2. Observations de filaires ou de sang d'origine animale chez les femelles de <i>S. damnosum</i>	55
7.2. Observations personnelles	55
7.2.1. Existence de discordances entre la densité des populations préimaginales et celle des femelles anthropophiles	55
7.2.2. Observations directes	56
7.2.3. Etude numérique de la relation entre les préférences tro- phiques et l'infestation des femelles par <i>O. volvulus</i>	58
7.2.4. Etude de l'infestation des femelles par des filaires animales	60
7.2.5. Conclusions	64
8 - Lieux de repos	66
8.1. Rappels bibliographiques	66
8.2. Observations personnelles	67
8.2.1. Récoltes de femelles dans la végétation	67
8.2.2. Captures au piège lumineux	71
8.3. Conclusions	72
9 - Déplacement	72
9.1. Rappels bibliographiques	72
9.2. Observations personnelles	73
10 - Longévité	75
11 - Dynamique des populations	78

	Pages
CHAPITRE IV : LE RÉSERVOIR DE VIRUS - RAPPORTS AVEC LE VECTEUR	79
1 - Nature du réservoir de virus	81
1.1. Rappels bibliographiques	81
1.2. Observations personnelles	83
1.2.1. Recherche d'un réservoir animal	83
1.2.2. Importance numérique du réservoir humain	83
1.2.3. Discussion	83
2 - Comportement de la femelle de <i>S. daimosum</i> vis-à-vis du porteur d' <i>O. volvulus</i>	85
2.1. Activité de piqûre	85
2.1.1. Comportement de piqûre	85
2.1.2. Mécanisme de piqûre	86
2.1.3. Durée du repas sanguin	87
2.1.4. Localisation des piqûres	88
2.1.5. Réaction de l'hôte à la piqûre	88
2.1.6. Rythme journalier de piqûre	89
2.1.7. Ingestion du sang	92
2.2. Ingestion des microfilaires	95
2.2.1. Mécanisme de l'ingestion	95
2.2.2. Quantités de microfilaires ingérées	95
3 - Facteurs susceptibles d'influer sur la quantité de microfilaires ingérées	103
3.1. Facteurs liés à l'hôte	103
3.1.1. Facteurs influant sur les variations d'un sujet à l'autre	103
3.1.2. Facteurs influant sur les variations chez un même sujet ...	109
3.2. Facteurs liés au vecteur	111
3.2.1. Quantité de sang ingéré	111
3.2.2. Durée du repas sanguin	112
3.2.3. Age physiologique des femelles	113
3.2.4. Localisation des piqûres	116
3.2.5. Horaire des piqûres	116
3.2.6. Origine des populations vectrices	116
3.3. Facteurs extrinsèques	118
3.3.1. Facteurs météorologiques	118
3.3.2. Thérapeutiques anti-helminthiques	118
3.3.3. Nodulectomie	120
3.3.4. Contrôle du vecteur	120

	Pages
4 - Ingestion des microfilaries par les populations simuliennes : facteurs influant sur le contact homme-vecteur	121
4.1. Facteurs humains	121
4.1.1. Implantation des populations	121
4.1.2. Activités humaines	122
4.1.3. Modifications du milieu par les activités humaines	123
4.1.4. Protection contre les piqûres de <i>S. damnosum</i>	124
4.1.5. Migrations des populations humaines	124
4.2. Facteurs entomologiques	125
4.2.1. Dynamique des populations simuliennes	125
4.2.2. Déplacements des femelles	125
4.2.3. Préférences trophiques des femelles de <i>S. damnosum</i>	126
4.3. Facteurs parasitologiques	127
4.3.1. Prévalence de l'infestation microfilarienne	127
4.3.2. Charge microfilarienne moyenne	127
4.3.3. Tableau clinique	128
5 - Conclusions	128
CHAPITRE V : LE PARASITE - RAPPORTS AVEC LE VECTEUR	131
1 - Développement d' <i>O. volvulus</i> chez la femelle de <i>S. damnosum</i>	133
1.1. Généralités	133
1.2. Morphologie, anatomie, physiologie et bio-écologie des larves évolutives d' <i>O. volvulus</i>	133
1.2.1. Premier stade larvaire	133
1.2.2. Deuxième stade larvaire	134
1.2.3. Troisième stade larvaire	135
1.2.4. Problème de l'identification des larves évolutives d' <i>O.</i> <i>volvulus</i>	136
1.3. Durée du cycle parasitaire d' <i>O. volvulus</i> chez la femelle de <i>S.</i> <i>damnosum</i> s.l.	137
1.3.1. Méthodes d'appréciation	137
1.3.2. Résultats	138
1.3.3. Facteurs influant sur la durée du cycle parasitaire	141
1.4. Relations entre durée du cycle parasitaire et durée du cycle gonotrophique	142
1.4.1. Rappels bibliographiques	142
1.4.2. Observations personnelles	143

	Pages
1.5. Relations entre durée du cycle parasitaire et longévité de la femelle	146
2 - Sortie des microfilaries d' <i>O. volvulus</i> hors de l'estomac de la femelle de <i>S. dariosum</i> s.l.	146
2.1. Mécanisme de sortie	149
2.1.1. Rappels bibliographiques	148
2.1.2. Observations personnelles	148
2.2. Moment de la sortie	152
2.3. Aspect quantitatif de la sortie des microfilaries	153
2.4. Facteurs influant sur la quantité de microfilaries échappant à la digestion	156
2.4.1. Origines respectives du vecteur et du parasite	156
2.4.2. Autres facteurs	162
2.5. Influence de la quantité de microfilaries "rescapées " sur la longévité du vecteur	164
2.5.1. Rappels bibliographiques	164
2.5.2. Observations personnelles	164
3 - Aspect quantitatif du développement intramusculaire d' <i>O. volvulus</i> chez la femelle de <i>S. dariosum</i> s.l.	165
3.1. Proportion de femelles parasitées	171
3.2. Charge parasitaire moyenne des femelles	171
3.3. Rendement parasitaire	172
3.4. Facteurs influant sur la quantité de larves évolutives	173
3.4.1. Mortalité des microfilaries	173
3.4.2. Mortalité des larves intramusculaires	173
3.4.3. Mortalité des vecteurs parasités	174
3.4.4. Autres facteurs	175
3.5. Discussion, conclusions	176
4 - Influence des autres parasites sur le développement d' <i>O. volvulus</i> chez le vecteur	178
4.1. Champignons et protozoaires	178
4.2. Filaires d'origine animale	178
4.3. Autres Nématodes	179
4.3.1. Ascaridida	179
4.3.2. Mermithidae	179
5 - Devenir des larves infectantes d' <i>O. volvulus</i> à l'issue du cycle parasitaire	181

	Pages
5.1. Localisation des larves infectantes chez la femelle de <i>S. damnosum</i>	181
5.2. Pertes de larves infectantes avant leur retransmission	182
5.2.1. Mortalité des larves infectantes	182
5.2.2. Mortalité des femelles infectieuses	183
5.2.3. Perte de larves infectantes lors des repas de jus sucré	183
6 - Infestation des populations de <i>S. damnosum</i> par <i>O. volvulus</i> dans les conditions naturelles	186
6.1. Age des parasites	186
6.2. Mode d'expression des taux d'infestation	186
6.3. Données numériques	189
6.3.1. Rappels bibliographiques	189
6.3.2. Observations personnelles	191
6.4. Facteurs influant sur les taux naturels de parasitisme des populations de femelles de <i>S. damnosum</i> par <i>O. volvulus</i>	194
6.4.1. Le réservoir humain	194
6.4.2. Le contact homme-vecteur	195
6.4.3. Identité et provenance du vecteur	195
6.4.4. Biologie et écologie du vecteur	196
6.4.5. Origine du parasite	197
6.4.6. Facteurs extrinsèques	198
7 - Influence du parasitisme par <i>O. volvulus</i> sur le pouvoir dispersif des femelles de <i>S. damnosum</i>	199
7.1. Rappels bibliographiques	199
7.2. Observations personnelles	199
8 - Développement d' <i>O. volvulus</i> chez d'autres espèces simuliennes ...	202
9 - Conclusions	203
CHAPITRE VI : RELATIONS VECTEUR/PARASITE-RECEPTEUR - RAPPORTS ENTRE L'INTENSITE DE LA TRANSMISSION ET L'EPIDEMIOLOGIE DE LA MALADIE	207
1 - La retransmission du parasite	209
1.1. Rappels bibliographiques	209
1.2. Observations personnelles	210
1.2.1. Migration des larves infectantes vers les pièces buccales	210
1.2.2. Mode de sortie des larves infectantes	210
1.2.3. Aspect quantitatif de la retransmission	210

	Pages
2 - Evaluation de l'intensité de la transmission onchocerquienne	211
2.1. Rappels bibliographiques	211
2.2. Modes d'expression	213
2.3. Méthodes de calcul	213
2.4. Discussion	214
2.5. Résultats numériques	215
2.6. Facteurs influençant l'intensité théorique de la transmission	218
3 - Facteurs conditionnant la retransmission du parasite à l'homme.	223
4 - Relations entre l'intensité de la transmission et l'épidémiologie de la maladie	225
4.1. Rappels parasitologiques , cliniques et épidémiologiques	225
4.2. Interprétation des variations épidémiologiques de l'onchocercose	230
4.3. Relations entre l'intensité théorique de la transmission et les manifestations cliniques de la maladie	231
4.4. Discussion	234
4.5. Conclusions	238
CONCLUSIONS GENERALES	241
RESUME	249
ABSTRACT	263
BIBLIOGRAPHIE	275

Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes, les pays qui en font partie et sur les problèmes posés par leur développement.

CAHIERS ORSTOM (séries périodiques)

- **biologie**: études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale: agronomie, biologie et amélioration des plantes utiles, entomologie agricole, nématologie.
- **entomologie médicale et parasitologie**: systématique et biologie des arthropodes d'intérêt médical et vétérinaire, parasitologie, épidémiologie des grandes endémies tropicales, méthodes de lutte contre les vecteurs et les nuisances.
- **géologie**: pétrologie et cycles des éléments (géochimie) - hydrogéologie - altération et érosion - sédimentologie - stratigraphie - orogénèse continentale - métallogénèse - paléogéographie - structure et évolution des fonds océaniques.
- **hydrologie**: études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes.
- **océanographie**: hydrologie, physico-chimie, hydrodynamique, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, niveaux de production, dynamique des stocks, prospection faunistique (Sud-ouest Pacifique, Canal de Mozambique et environs, Atlantique Tropical Est).
- **hydrobiologie**: physico-chimie, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, dynamique des stocks, action des insecticides sur la faune (Bassin Tchadien, Côte d'Ivoire).
- **pédologie**: problèmes soulevés par l'étude des sols: morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels. à l'eau, à l'érosion, à la fertilité.
- **sciences humaines**: études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques.

MÉMOIRES ORSTOM: consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (82 titres parus).

ANNALES HYDROLOGIQUES: depuis 1959, deux séries sont consacrées: l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

FAUNE TROPICALE: collection d'ouvrages principalement de systématique, pouvant couvrir tous les domaines géographiques où l'ORSTOM exerce ses activités (19 titres parus).

INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES: mises au point et synthèses au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (27 titres parus).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM: cette collection, diverse dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très variés quant à leur origine, leur nature, leur portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (48 titres parus).

Les études en matière de géophysique (gravimétrie, sismologie, magnétisme...) sont publiées, ainsi que certaines données (magnétisme) dans des séries spéciales: **GÉOPHYSIQUE** et **OBSERVATIONS MAGNÉTIQUES**.

L'HOMME D'OUTRE-MER: cette collection, exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, est réservée à des textes d'auteurs n'appartenant pas à l'ORSTOM, mais dont celui-ci assure la valeur scientifique (co-édition Berger-Levrault) (10 ouvrages parus).

De nombreuses **CARTES THÉMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressant des domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE (périodicité mensuelle; ancienne dénomination jusqu'en 1970: Bulletin signalétique d'entomologie médicale et vétérinaire) (XXIII^e année).

O. R. S. T. O. M.

Direction générale :

24, rue Bayard, 75008 PARIS

Services Scientifiques Centraux :

Service Central de Documentation :

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

Imp. S.S.C.

Dépôt légal , 1er trim. 1977

ISBN 2-7099-0444-6