



Migrations des microfaires et des peuples océaniques

Une approche de la spéciation chez les filaires

de Bancroft et de Malaisie, par l'étude

de la périodicité des microfaires en fonction

de la densité ; contribution à la préhistoire du Pacifique (*)

par G. PICHON **

Chercheur O.R.S.T.O.M.

Unité d'Entomologie Médicale et I.R.M.L.M., B.P. 30, Papeete, Tahiti

RESUME. La périodicité des microfaires est due à leur migration circadienne entre les artérioles pulmonaires et la circulation périphérique, au moment de la journée où elles ont le plus de chances d'être absorbées par leur moustique vecteur, et donc de poursuivre leur cycle biologique. Chez certaines souches, la disparition des microfaires de la périphérie peut être pratiquement totale à une certaine phase du nyctémère ; chez d'autres, l'amplitude de ce phénomène est peu marquée. Suivant le cas, on parle de forme « périodique » ou « subpériodique ».

Wuchereria bancrofti est une filaire pantropicale de l'Homme. Presque partout, elle montre une stricte périodicité nocturne. On ne rencontre une filariose subpériodique diurne qu'en Polynésie, à Fidji, en Nouvelle-Calédonie (*W. bancrofti* var. *pacifica*) et aux îles Nicobar. Deux foyers limités, au Vietnam et en Thaïlande, présentent une subpériodicité nocturne.

Brugia malayi est une anthrozoonose asiatique. La forme subpériodique nocturne n'existe qu'à proximité des forêts marécageuses d'Australonésie. La forme périodique a une répartition plus extensive.

Une périodicité nette résulte du synchronisme des va-et-vient de chaque microfaire. Par contre, deux possibilités opposées peuvent entraîner une faible périodicité : la superposition d'oscillations marquées, mais désynchronisées, ou l'atténuation de bio-rhythmes homogènes. Suivant que l'on est dans l'un ou l'autre cas, l'amplitude relative devrait diminuer ou rester constante lorsque la densité moyenne des microfaires est plus élevée.

Ce test est appliqué à huit formes subpériodiques. Pour les deux souches subpériodiques nocturnes de *Brugia malayi*, pour les quatre souches subpériodiques diurnes de

(*) Communication au XIV^e Congrès de l'Association des Sciences du Pacifique, Khabarovsk (U.R.S.S.), août 1979.

(**) Adresse actuelle : O.R.S.T.O.M., 70-74, route d'Aulnay, F 93140 Bondy.

Accepté le 10 avril 1980.

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 451 ex A

Cote : B

Wuchereria bancrofti var. *pacifica* et pour la souche subpériodique diurne de *W. bancrofti* provenant des îles Nicobar, on conclut à une subpériodicité de type composite. Elle est par contre de type homogène pour la souche subpériodique nocturne de *W. bancrofti* isolée en Thaïlande.

L'évolution la plus probable s'effectue dans le sens subpériodicité composite-périodicité (élimination par le vecteur des biorythmes non synchrones avec son cycle d'agressivité), puis périodicité-subpériodicité homogène (dégénérescence). A partir de cette séquence, on peut chercher à établir un scénario cohérent sur les étapes dans la spéciation de *B. malayi* et *W. bancrofti*.

La forme subpériodique de *B. malayi* limitée à l'Austronésie, est supposée antérieure à la forme périodique, ce qui concorde avec la spécialisation supérieure de la seconde en ce qui concerne les hôtes vertébrés.

Un événement hautement favorable à l'individualisation de l'espèce *W. bancrofti*, à partir d'une filaire ancestrale austronésienne proche de la forme subpériodique de *B. malayi*, est la différenciation de l'ethnie polynésienne. Ce phénomène s'est produit à la suite du long isolement, qui commença plus de dix siècles avant J.-C., d'éléments provenant d'Austronésie et de la Mélanésie, dans la zone Fidji-Tonga-Samoa. La stricte inféodation de *W. bancrofti* à l'Homme s'explique par l'absence de tout autre hôte convenable, ce qui ne serait pas le cas pour les îles Nicobar, où d'autres Mammifères auraient pu permettre la conservation d'une anthrozoonose du type *B. malayi*.

Le comportement du moustique *Aedes polynesiensis* est favorable au maintien de la subpériodicité. L'efficacité exceptionnelle avec laquelle il transmet *W. bancrofti* témoigne d'une longue adaptation de ce couple vecteur-parasite.

Grâce à leurs dons de navigateurs, ceux qui étaient devenus des Polynésiens ont pu assurer la large dissémination du nouveau parasite, à l'intérieur comme à l'extérieur du triangle polynésien. En Mélanésie, la filaire rencontra de nouveaux vecteurs, les Anophèles, qui sélectionnèrent une souche périodique nocturne. Celle-ci put s'étendre, de proche en proche, jusqu'en Austronésie et au-delà.

Même dans des zones où la filariose de Bancroft montre une stricte périodicité nocturne, on observe en Austronésie chez quelques individus des filaires à périodicité atténuée. Ces formes atypiques sont peut-être à l'origine des petits foyers subpériodiques, rencontrés au Vietnam et en Thaïlande.

La découverte d'une filaire identique à *W. bancrofti* var. *pacifica* aux îles Nicobar, petit archipel de l'Océan Indien, représente une magnifique justification du projet de Robison, qui envisageait de rechercher, dans de petites îles placées aux portes de l'Austronésie, des traces de Polynésiens en quête du Hawaïki de leurs légendes.

Migrations of microfilariae and of oceanic peoples, an approach of speciation among Bancroftian and Malayan filariae, using a study of density-dependency of their periodicity, contribution to the prehistory of the Pacific area.

SUMMARY. *The periodicity of microfilariae is caused by their migration between pulmonary arterioles and the peripheral circulation, at a moment when they have a higher likelihood of being ingested by their mosquito vector. Among some strains, the micro-*

filarial disappearance from the periphery is almost total during a certain part of the day (periodical strain) whereas among others the amplitude of this biorythm is weak (sub-periodical strain).

Wuchereria bancrofti is a pantropical, filarial parasite of man. Nearly everywhere, it shows a true nocturnal periodicity. There is diurnal sub-periodicity in Polynesia, Fidji and New Caledonia (*W. b. var. pacifica*) and in the Nicobar islands (see map). Two limited foci, in Vietnam and Thailand, show nocturnal sub-periodicity.

Brugia malayi is an Asiatic anthrozoonose. The sub-periodical form occurs in Austronesia, close to marsh forests. The periodical form has a more extensive distribution.

Strong periodicity results from the synchronism in the biorythm of each microfilaria between the lungs and the peripheral circulation. Two opposite possibilities may produce sub-periodicity: a) the overlapping of true, but non synchronised, oscillations, or b) the weakening of homogenous biorythms. In the first case, relative amplitude should decrease when the parasites are more numerous in an individual host, whereas in the second case, it should remain constant.

This test is applied to eight sub-periodical forms: for the two nocturnal forms of *B. malayi*, for the four diurnal *W. bancrofti* var. *pacifica*, and for the diurnal *W. bancrofti* from Nicobar, one finds an overlapping-type periodicity. The only strain showing an homogenous-type periodicity is the nocturnal *W. bancrofti* from Thailand. The likeliest sequence of events is from heterogenous sub-periodicity to periodicity (through natural selection by the vector of the biorythms which are synchronous with its feeding habits), then from periodicity to homogenous sub-periodicity (through degeneration). One can thus try to imagine a coherent scenario of the *B. malayi* and *W. bancrofti* speciation.

The sub-periodical, Austronesia limited, *B. malayi* is considered as having preceded the periodical form, which is also more specialised in its vertebrate host range.

W. bancrofti is supposed to stem from a sub-periodical, Austronesian filarial parasite of mammals, close to the sub-periodical *B. malayi*. A highly propitious event to the individualisation of *W. bancrofti* is the differentiation of the Polynesian ethnic group. This phenomenon was caused by the long isolation for more than ten centuries B.C., of elements coming mainly from Austronesia and Melanesia, in the Fidji-Tonga-Samoa area. In the absence of other suitable vertebrate host (which would not be the case in Nicobar islands, where several mammals could have maintained an anthrozoonose) the host-range of this filaria become restricted to man.

The exceptional efficiency of *W. bancrofti* var. *pacifica* transmission through the mosquito *Aedes polynesiensis* is in agreement with a long-lasting association of this host-parasite pair.

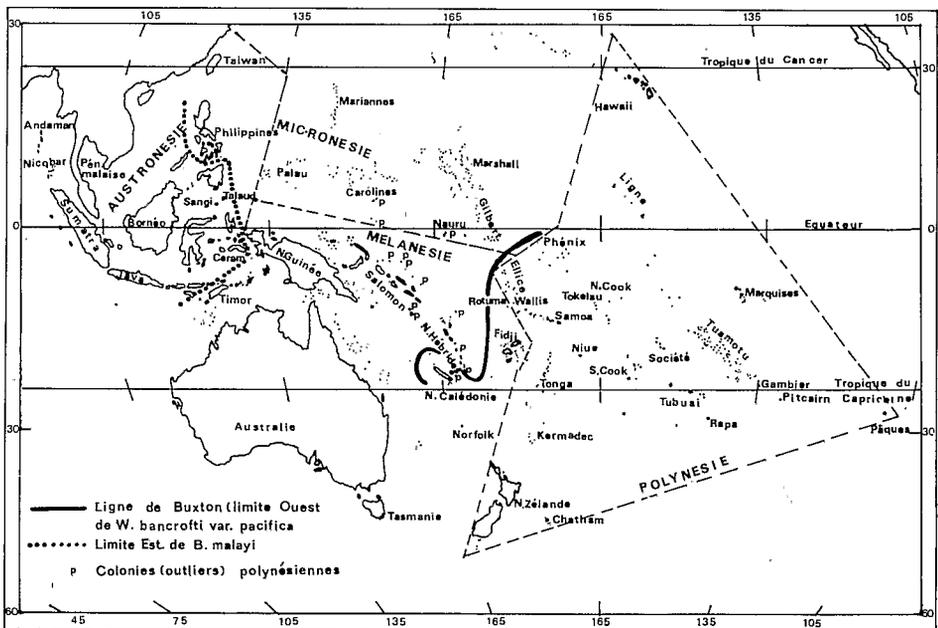
Thanks to their gifts of navigation, those peoples, who had become Polynesians, could have largely disseminated the new parasite, inside and outside the Polynesian triangle. In Melanesia the filaria met new, nocturnal vectors, the Anopheles, which might have selected a nocturnal, periodical strain. It spread towards and beyond Austronesia.

Even in areas where filariasis is truly periodic in Austronesia, one finds some individuals harbouring microfilariae with weak periodicity. These atypical forms could be the origin of the small, homogenous sub-periodic, foci found in Thailand and Vietnam. The discovery of a filaria, identical to *W. bancrofti* var. *pacifica* in the Nicobar islands, a small archipelago of the Indian Ocean, represents a magnificent justification for the Robinson expedition, which had hoped to track down, in the isles found at the oateways to Austronesia, the traces of the Polynesians, searching for the Hawaiki of their legends.

1 - Introduction

I. — Généralités.

Presque partout, la filaire pantropicale *Wuchereria bancrofti* est considérée comme « périodique nocturne » : ses microfilaries n'apparaissent que la nuit dans la circulation périphérique. Ce phénomène, découvert par Manson en Chine, marque la naissance de l'Entomologie Médicale, dont le centenaire a été récemment célébré (Service, 1977). Près de vingt ans plus tard, Thorpe (1896), signale aux Tonga une filaire identique à la « *Filaria nocturna* » de Manson, mais apparemment exempte de périodicité. Ce phénomène caractérise effectivement la filariose dans le Pacifique tropical à l'Est de la ligne de Buxton (fig. 1), qui représente également la limite orientale de répartition



des Anophèles. En fait, les microfilaires de *W. bancrofti* var. *pacifica* Manson-Bahr et Muggleton, (1952) sont généralement présentes jour et nuit mais plus abondantes le jour. On dit que cette forme est « subpériodique diurne » (O.M.S., 1962). Trois autres foyers où la périodicité est peu marquée ont été signalés : au Sud-Vietnam, chez des peuples montagnards (Moïs), de la région de Hon-Quan (Canet, 1952) ; en Thaïlande, le long de la rivière Kwai Noi (Harinasuta, et al., 1966) ; et dans l'Océan Indien, aux îles Nicobar (Kalra, 1974).

Une autre filariose, provoquée par *Brugia malayi*, sévit en Asie, à l'Est de l'île de Céram. Elle peut parasiter l'Homme, le Singe, le Chat et le Pangolin. On observe également deux types de périodicité. La forme périodique nocturne est la plus répandue : elle occupe pratiquement toutes les zones filariennes d'Asie, mais généralement d'une manière moins extensive que *W. bancrofti*. La forme subpériodique n'existe que dans des foyers limités, constitués par des forêts marécageuses (Wharton, 1963) du S.E. Asiatique et d'Australonésie (ensemble Malaisie - Indonésie - Philippines - Formose).

2. — Hypothèses sur la séquence des formes périodique et subpériodique.

Les mécanismes régissant la périodicité des parasites ont été étudiés d'une manière approfondie par Hawking et ses collaborateurs (Hawking, 1967 ; 1975). Cet auteur considère la var. *pacifica* subpériodique comme provenant de l'adaptation du type général, périodique nocturne, à des moustiques d'agressivité principalement diurne. Cette thèse est défendue, avec différents arguments, par la majorité des auteurs (en particulier Buxton, 1928 ; Mattingly, 1965 ; Iyengar, 1965 ; Rozeboom et Cabrera, 1966 ; Laurence et Pester, 1967 ; Schacher et Geddawi, 1969). En ce qui concerne *B. malayi*, Wharton (1963) pense également que la forme subpériodique est ultérieure à la forme périodique.

Manson-Bahr (1952) est plutôt favorable à la thèse contraire : la faible périodicité de *W. bancrofti* var. *pacifica* serait un type primitif, le léger pic crépusculaire indiquant une tentative vers la périodicité nocturne. Belkin (1962) se demande également s'il ne s'agirait pas d'une forme relique.

3. — Hypothèse testée : subpériodicité et diversité des biorythmes.

Lane (1948) émet l'hypothèse que la périodicité des microfilaires était due à leur parturition synchrone, suivie par leur rapide destruction. La subpériodicité résulterait du mélange de parturitions non synchrones. Cette théorie est actuellement abandonnée, car la longévité des microfilaires est bien supérieure à 24 h. D'autre part, on sait que la périodicité provient de l'arrêt journalier des microfilaires dans les artérioles pulmonaires, où l'élévation brusque de la pression partielle en oxygène joue un rôle de « barrière » (Hawking, 1967), suivi de leur libération dans la circulation générale. Les essais d'inversion du cycle de l'hôte montrent que ce biorythme de migration des microfilaires est relativement stable (Yorke et Blacklock, 1917), ses caractéristiques sont déterminées héréditairement (expériences d'hybridation chez *Loa loa* de Duke, 1972).

On peut donc se demander si la subpériodicité, et à la limite l'apériodicité, ne résultent pas en fait du mélange d'un grand nombre de biorythmes qui ne sont pas synchrones. Si c'est le cas, dans une population de porteurs de microfilaires, l'amplitude relative devrait diminuer lorsque celles-ci sont plus nombreuses, puisqu'elles ont alors plus de chances de provenir d'un grand nombre de vers adultes. La subpériodicité traduirait alors une diversité génétique élevée, maintenue grâce aux habitudes irrégulières de vecteurs tels qu'*Aedes (Stegomyia) polynesiensis* ou *Ae. (Ochlerotatus) vigilax* pour *W. bancrofti* var. *pacifica*, ou que *Mansonia (Mansonioides) dives* et *M. (M) bonnea*e pour la forme subpériodique de *B. malayi*. Par contre, si le vecteur principal a une activité régulière, peu étalée dans le nyctémère, il jouera un rôle de crible et éliminera toutes les microfilaires qui ne sont pas synchrones, ce qui produira une périodicité stricte. Celle-ci traduirait donc une certaine homogénéité génétique.

On pourrait également imaginer que la subpériodicité résulte d'un ensemble de biorythmes homogènes, mais qui sont fortement influencés par toute variation aléatoire, fortuite, dans leur environnement. Dans ce cas, l'amplitude relative devrait être constante, quel que soit le nombre de microfilaires en présence (Pichon et al., 1980).

4. — Principe du test.

Pour voir si la subpériodicité d'une population de filaires est due à la juxtaposition de biorythmes hétérogènes, ou à la « dégénérescence » de biorythmes homogènes, il suffit d'étudier sur un ensemble d'individus comment varie l'amplitude du biorythme en fonction de son niveau moyen, ce qui revient à tester s'il n'y a pas ou s'il y a proportionnalité entre ces deux valeurs.

Des méthodes statistiques pour l'analyse de la périodicité des microfilaires ont été employées par Sasa et Tanaka (1972, 1974) et par Aikat et Das (1976). Toutes deux assimilent la fluctuation journalière des microfilaires à une onde sinusoïdale. Les premiers auteurs estiment l'amplitude à partir de l'écart-type des dénombrements de microfilaires, effectués à intervalles réguliers. Ils définissent un indice de périodicité, qui n'est autre que le coefficient de variation, pour représenter l'amplitude relative de biorythme. L'acrophase du biorythme (c'est-à-dire l'heure du « pic » microfilarien), suivant la méthode des moindres carrés est évaluée par itération en utilisant un petit ordinateur. Les seconds auteurs utilisent une méthode qui permet d'obtenir simultanément l'amplitude et l'acrophase du biorythme, directement par la méthode des moindres carrés.

Hawking discute l'emploi de ces techniques, en particulier pour les deux points suivants :

— Au plan théorique, la courbe ajustée à des filarioses périodiques nocturnes présente des valeurs négatives pour les comptes microfilariens, ce qui est un non-sens biologique. Cet inconvénient n'est pas rencontré pour les formes subpériodiques, qui nous intéressent essentiellement ici.

— Au plan méthodologique, il conviendrait que les calculs soient effectués sur les dénombrements correspondant à des individus, et non sur la somme ou la moyenne d'un groupe d'individus, car si ceux-ci ne sont pas synchrones, la courbe obtenue risque d'être considérablement aplatie. Nous souscrivons entièrement à cette objection, car en travaillant sur des moyennes, les auteurs postulent implicitement que les biorythmes sont homogènes, ce qui reste à démontrer.

2 - Méthodologie

En ce qui concerne les données, nous disposons de 8 groupes d'individus porteurs de microfilaries subpériodiques, dont la numération des microfilaries dans 20 mm³ de sang a été effectuée toutes les 2 heures pendant 24 heures. Pour chaque individu, on calcule la moyenne arithmétique m et l'écart-type s des 12 mesures, celui-ci étant considéré comme proportionnel à l'amplitude du biorythme. Après transformation logarithmique (décimale) de ces deux valeurs, on calcule pour un groupe d'individus le coefficient angulaire p de la droite de régression de $\log s$ en $\log m$. Cette pente p représente en fait un indice de proportionnalité. Une valeur égale à 1 indique qu'il y a proportionnalité entre l'amplitude et la microfilarémie moyenne. Une valeur significativement inférieure à 1 correspond à une sous-proportionnalité : l'amplitude augmente « moins vite » que la parasitémie moyenne. Par une analyse de variance, on a testé l'homogénéité des pentes des 8 droites de régression, puis éventuellement on les a comparées grâce à la procédure de test simultané (STP) décrite par Sokal et Rohlf (1969).

3 - Résultats

Le *tableau I* donne, pour chaque groupe, les estimations du coefficient de régression p , son écart-type sp et du coefficient de détermination. La valeur élevée de celui-ci justifie l'ajustement réalisé.

Le *tableau II*, d'analyse de variance, sert à tester l'égalité des 8 coefficients de régression p . Ce test est hautement significatif ($P = 0,008$) révélant que les groupes étudiés diffèrent en ce qui concerne le comportement de l'amplitude du biorythme en fonction de la moyenne.

Pour le STP, on trouve au seuil $P = 0,05$, une somme des carrés critique :

$$SS_{\text{CRIT}} = 0,1632$$

sans le groupe « W.b Thaïlande », on trouve une SS significative de 0,1712. Si l'on enlève également « B.m Pahang » ou « B.m Palawan », la SS est encore significative : 0,1705 ou 0,1634. Par contre, il n'y a plus d'hétérogénéité significative ($SS = 0,1607$) quand on élimine « W.b Thaïlande » et les deux « B.m ».

Tableau I. Régression linéaire de l'écart-type sur la densité microfilarienne moyenne journalière, exprimés en logarithmes : coefficient de régression p (avec son écart-type sp) et coefficient de détermination r^2 pour diverses espèces et formes de filaires humaines subpériodiques

Filaire	Origine	Effectif	p	sp	r^2	Premier auteur, année
Bm, SN	Pahang (Malaysia)	20	0,82	0,037	0,96	Turner, 1957
	Palawan (Philippines)	28	0,84	0,039	0,95	Cabrera, 1965
Wb, SD	Tahiti (Société)	10	0,79	0,045	0,97	Rosen, 1955
	Upolu (Samoa Am.)	10	0,80	0,038	0,98	Ramalingam, 1968
	Wallis, Tonga	4	0,96	0,069	0,54	Rageau, 1959 Eyles, 1947
Wb, SN	Nouvelle-Calédonie	6	0,59	0,042	0,98	Iyengar, 1954
	Nancowri (Nicobar)	7	0,81	0,045	0,99	Das, 1975
	Sangkla-buri (Thaïlande)	17	0,99	0,054	0,96	Harinasuta, 1970

Bm, SN : *Brugia malayi*, subpériodique nocturne ; Wb, SD : *Wuchereria bancrofti*, subpériodique diurne ; Wb, SN : *Wuchereria bancrofti*, subpériodique nocturne.

Tableau II. Test d'égalité des pentes. Régression de l'écart-type sur la densité microfilarienne moyenne, exprimés en logarithme.
Tableau d'analyse de variance

Origine de la variation	dl	Somme des carrés (SS)	Moyenne des carrés	F
Parmi les p (variation inter-régressions)	7	0,2263	0,03232	2,94**
Moyenne pondérée des écarts à la régression (variation moyenne intra-régressions)	86	0,9457	0,0110	

Cette analyse permet donc de distinguer trois groupes homogènes (Tableau III).

L'un est constitué par les 5 couches subpériodiques diurnes de *W. bancrofti*, y compris celle provenant des îles Nicobar.

Tableau III. Indices de proportionnalité p (avec leurs écarts-types sp) pour les trois groupes de formes ou d'espèces subpériodiques

Filaire	p	(sp)
1) <i>W. bancrofti</i> , subpériodique diurne	0,80	(0,021)
2) <i>B. malayi</i> , subpériodique nocturne	0,83	(0,029)
3) <i>W. bancrofti</i> , subpériodique nocturne	0,99	(0,054)

Le second groupe est constitué par les deux souches subpériodiques nocturnes de *B. malayi*.

Ces deux ensembles montrent des indices de proportionnalité significativement inférieurs à 1, suggérant que la subpériodicité peut être attribuée à la superposition de biorythmes hétérogènes.

La souche subpériodique nocturne de *W. bancrofti* observée en Thaïlande présente, par contre, un indice de proportionnalité pratiquement égal à 1. Son comportement apparaît comme atypique par rapport aux sept autres souches subpériodiques étudiées, et suggère que la faible périodicité peut être provoquée, dans ce cas, par la « dégénérescence » d'un biorythme homogène, strictement périodique à l'origine.

4 - Discussion

I. — Critique de la méthodologie.

Au plan méthodologique, on peut discuter le choix de l'écart-type pour représenter l'amplitude du biorythme. Celui-ci n'est cependant pas plus arbitraire que celui de l'amplitude calculée à partir d'une sinusoïde ajustée, tant qu'il n'a pas été démontré que le biorythme était réellement sinusoidal. On a opté pour l'écart-type, parce que plus simple à calculer, aisément interprétable statistiquement, et ne préjugant pas de la forme réelle du biorythme. D'autre part, on a pu vérifier auparavant que l'emploi de l'une ou l'autre de ces estimations de l'amplitude ne modifiait pas sensiblement les conclusions. En particulier, la mise en évidence d'une non-proportionnalité entre l'amplitude et le niveau du biorythme s'oppose à l'addition des dénombrements effectués à la même heure chez différents sujets, s'ils n'ont pas une microfilariémie moyenne analogue.

Il est également peu probable que l'emploi d'une autre mesure de l'amplitude conduise à des conclusions différentes sur le comportement homogène entre la souche de Nicobar et les souches de *W.b var. pacifica*, et sur le comportement atypique de la souche thaïlandaise.

2. — Spéciation des filaires.

a - Principes préliminaires.

Une évolution dans le sens subpériodicité « diversifiée » → périodicité stricte → subpériodicité « homogène » est plus facile à concevoir, et certainement beaucoup plus rapide, que la séquence opposée, puisqu'elle ne fait appel qu'à un banal processus de sélection naturelle.

S'il y a un contact suffisant, ce qui implique déjà que les biorythmes des micro-filaires et des moustiques se chevauchent largement, l'adaptation d'une filaire à un nouveau vecteur est un phénomène assez rapide. Laurence et Pester (1967) l'ont démontré en laboratoire, et citent des exemples convaincants d'adaptation dans les conditions naturelles de filaires à des nouvelles espèces vectrices, en quelques dizaines d'années.

A partir de ces deux principes, on peut essayer de tracer un tableau cohérent sur la spéciation chez *Brugia malayi* et *Wuchereria bancrofti*.

b - Spéciation chez *Brugia malayi*.

Les filaires *Brugia* et *Wuchereria* sont étroitement apparentées (Wharton, 1963). La stricte inféodation à l'homme est le principal critère qui sépare le second genre du premier, qui parasite également d'autres mammifères. Leur berceau d'origine est, sans doute, l'Australonésie, où l'on observe toutes les gradations entre des formes parasitant des carnivores sauvages et domestiques et certains primates (*B. pahangi*), celles qui sont une zoonose parasitant également l'homme (*B. malayi* subpériodique), et celles qui ne parasitent presque exclusivement que l'homme (*B. malayi*, forme périodique). Wharton pense que ce groupe a évolué à partir d'un carnivore vivant dans les forêts marécageuses bordées par des rizières. L'homme y était donc en étroit contact avec une faune forestière relativement intacte, en particulier des nombres énormes de moustiques *Mansonia* (*Mansonioides*) dont le cycle d'agressivité est assez irrégulier et dont les préférences trophiques sont peu différenciées ; ils permettent donc un échange de parasites entre l'homme, ses animaux domestiques, certains singes vivant dans la canopée et des carnivores sauvages. La déforestation, modifiant la faune culicidienne, causa l'adaptation des parasites à des moustiques ayant des habitudes alimentaires moins éclectiques et strictement nocturnes, produisant un parasite plus spécialisé et montrant une périodicité nocturne (*B. malayi* périodique). Ce scénario, qui rend compte de l'évolution d'une zoonose (*B. pahangi*) vers une forme parasitant l'homme, est satisfaisant dans son ensemble. Cependant, pour expliquer l'individualisation entre *B. pahangi* et la forme subpériodique de *B. malayi*, qui peuvent coexister chez un même hôte, Wharton fait dériver cette dernière de la forme périodique. En vertu de la nature composite de la subpériodicité observée sur les deux souches de *B. malayi* analysées, il nous paraît préférable de considérer la forme subpériodique comme antérieure à la forme périodique.

c - Spéciation chez *W. bancrofti* et préhistoire du Pacifique.

Wharton rattache *W. bancrofti* au groupe *malayi*. Considérant, à cause de sa subpériodicité « diversifiée », que la var. *pacifica* de *W. bancrofti* est antérieure à la forme périodique, nous pensons que la forme ancestrale devait être proche de la forme subpériodique de *B. malayi*. Un événement qui aurait été hautement favorable à l'individualisation de l'espèce *W. bancrofti* est la différenciation de l'ethnie polynésienne.

Les auteurs (*) pensent actuellement que celle-ci n'a jamais existé auparavant en dehors de la Polynésie, mais qu'elle s'est développée par la fusion de gènes, d'éléments de langage et de culture qui se rassemblèrent dans la partie occidentale de la Polynésie, dans la zone Fidji (actuellement mélanésienne) — Tonga, Samoa. Les principaux composants de cet amalgame sont originaires de Mélanésie et d'Austronésie, et auraient donc pu apporter un parasite peu différencié en ce qui concerne sa périodicité et peu spécialisé en ce qui concerne ses hôtes définitifs, donc proche de la forme subpériodique de *B. malayi*.

Le long isolement, qui commença plus de dix siècles avant notre ère, de ceux qui devaient devenir des Polynésiens est apte à rendre compte du principal critère qui distingue *W. bancrofti* du genre *Brugia*, sa stricte inféodation à l'homme, puisque les îles océaniques étaient dépourvues de tout autre hôte convenable (les seuls mammifères présents furent introduits par l'homme : porc, chien, rat). Ce phénomène est plus difficilement envisageable dans l'autre zone à subpériodicité « complexe », l'archipel des Nicobar, car on y trouve divers mammifères, dont un petit singe, *Macaca irus*, qui peut héberger *B. malayi* en Malaisie (Laing et al., 1960).

L'hypothèse de Buxton, à laquelle se ralliait Iyengar (1965), d'une origine micronésienne de la filariose polynésienne, est combattue par Laurence (1968) ; alors que la filariose était présente dans la plupart des îles tropicales polynésiennes lors de leur découverte par les Européens, en Micronésie, cette maladie est probablement consécutive à l'introduction post-européenne de *Culex pipiens fatigans*, moustique urbain (Barr, 1967) ayant peu de chances d'avoir été importé par les civilisations rurales peuplant le Pacifique.

Mattingly (1965), Rozeboom et Cabrera, (1966) et Laurence (1968), observant que les microfilaries polynésiennes subsistent la nuit dans le sang périphérique, estiment que ceci est symptomatique d'une mauvaise adaptation au vecteur strictement diurne, *Aedes (Stegomyia) polynesiensis*. En fait, Ramalingam et Belkin (1964) signalent le rôle important que peuvent jouer les *Aedes (Finlaya)* nocturnes du groupe *kochi* aux Samoa et aux Fidji. Même dans les zones où *Ae. polynesiensis* est le seul vecteur, ses habitudes irrégulières et son agressivité bimodale ont pu maintenir une périodicité faible. Le meilleur critère pour juger de l'adaptation d'un parasite à son vecteur n'est pas la coïncidence de leurs biorythmes, mais l'efficacité avec laquelle le premier est transmis par le second. Or *Aedes polynesiensis* montre en laboratoire un rendement parasitaire (Pichon et al., 1974) bien supérieur à tous les autres vecteurs de *W. bancrofti* sur le terrain, alors que la filariose de Bancroft est caractérisée partout ailleurs par sa

(*) (Cf. en particulier Garanger, 1972 ; Dubois 1975).

répartition discontinue, focalisée, celle-ci est extrêmement homogène et difficile à combattre en Polynésie, ce qui démontre la parfaite adaptation du couple vecteur-parasite que l'on y rencontre (Pichon et al., 1974).

Les « Polynesian outliers », ces colonies polynésiennes en Mélanésie, ont peut-être pour origine des dérives accidentelles à partir de la Polynésie occidentale (Levison et al., 1973). Par contre, ce n'est que grâce à des expéditions délibérées que les Polynésiens purent coloniser, au début de notre ère, des îles aussi éloignées que les Marquises, puis, quelques siècles plus tard, les autres archipels du triangle polynésien.

En Mélanésie, la filaire a pu rencontrer de nouveaux vecteurs, les Anophèles, dont la phase relativement étroite d'activité nocturne, sélectionna une souche périodique qui, de proche en proche, s'étendit vers l'Australonésie. Tout en conservant sa périodicité nocturne, elle s'y est adaptée à d'autres vecteurs, suivant le processus mis en évidence par Laurence et Pester (1967). Cette adaptabilité s'est maintenue, puisque le vecteur principal aux Philippines, après avoir été un Anophèle, est actuellement *Aedes (Finlaya) poicilius* : ses gîtes larvaires étant constitués par les aisselles de bananiers, il s'est considérablement développé avec les grandes plantations d'abaca (chanvre de Manille) du siècle dernier (Cabrera et Rozeboom, 1965). Ces auteurs signalent que la périodicité, aux Philippines comme en Mélanésie, peut être irrégulière : la plupart des sujets montrent une nette périodicité, mais celle-ci l'est beaucoup moins chez quelques individus. Peut-être faut-il trouver là l'explication des foyers de filariose nocturne subpériodique signalés au Cambodge ou en Thaïlande : ils auraient pour origine l'introduction de quelques filaires atypiques, à périodicité atténuée, qui auraient réussi à se maintenir grâce à la présence de vecteurs favorables, comme *Aedes (Finlaya) niveus*.

d - Subpériodicité aux Nicobar et contacts indo-pacifiques.

Un des thèmes favoris de la mythologie polynésienne est le retour vers la terre ancestrale, ce Hawaïki que l'on retrouve dans la toponymie de la plupart des archipels du triangle, et en qui certains auteurs ont cru reconnaître Java. Il est encore possible de trouver en Nouvelle-Guinée des éléments, en particulier linguistiques, provenant du Pacifique central (Goodenough, 1961), mais c'est beaucoup plus difficile au-delà.

Si de tels voyages de « retour » ont existé, ils ne comprenaient probablement que quelques dizaines de participants. Afin de ne pas être détruits, ceux-ci avaient intérêt à ne s'arrêter que dans des petites îles, sans doute faiblement peuplées. C'est pourquoi Robinson envisageait en 1956, de rechercher des traces de leur passage dans les petits archipels de Talaud et de Sangi, qui s'étalent à l'entrée orientale de la mer des Célèbes, et qui représentent donc un véritable « portail » entre le Pacifique et l'Asie du Sud-Est. Malheureusement, la révolution en Indonésie l'empêcha de mettre ce projet à exécution. Or, les îles Nicobar occupent une position pratiquement symétrique de Talaud et Sangi : face à l'entrée du détroit de Malacca, elles constituent aussi un « portail » entre l'Asie du Sud-Est et l'Océan Indien. La découverte aux Nicobar d'une filariose subpériodique sans rapport avec celles d'Asie du Sud-Est, mais identique à celle que l'on rencontre en Polynésie, présente un intérêt exceptionnel : considérée comme une importante présomption de voyages polynésiens, non seulement jusqu'en Austro-

nésie, mais au-delà, elle remet à jour les anciennes théories de Fornander et Percy Smith, qui transportent la terre ancestrale jusqu'en Inde, voire jusqu'en Chaldée. La filariose subpériodique des Nicobar constitue donc une magnifique justification du projet de Robinson, et incite à concentrer des recherches multidisciplinaires, visant à confirmer ou infirmer d'éventuels contacts polynésiens, dans les petites îles placées aux portes de l'Austronésie.

Bibliographie

- Aikat T.K., Das M.: A modified statistical method for analysis of periodicity of microfilariae. *Multigr. Org. mond. Santé*, 1976, WHO/FIL/76.142, 12 pp.
- Barr A.R.: *Bull. Org. mond. Santé*, 1967, 37, 293.
- Barrera W.J., Kirch P.V.: *J. Polynesian Soc.*, 1973, 82, 176, cité par Dubois M.J., 1977.
- Belkin J.: The mosquitoes of the South Pacific. Vol. I, *Univ. of Calif. Press*, Publ. Berkeley, 1962, 608 p.
- Buxton P.A.: Researches in Polynesia and Melanesia. *Res. Mem. Lond. Sch. Trop. Med.* (Londres), 1928, 2.
- Cabrera B.D., Rozeboom L.E.: The periodicity characteristics of the filaria parasites of man in the Republic of the Philippines. *Am. J. Epid.*, 1965, 81, 192-199.
- Canet J.: La filariose humaine en Cochinchine: recherches épidémiologiques en pays Moï. *Bull. Soc. Path. Exot.*, 1950, 43, 332-354.
- Das M., Russel S., Rao C.K.: Filariasis in Andaman and Nicobar Islands. Part. 2. Periodicity of microfilaria of *Wuchereria bancrofti*. *J. Com. Dis.*, 1975, 7, 251-256.
- Dubois M.-J.: Le peuplement du Pacifique. *La recherche*, 1977, 8, 47-66.
- Duke B.O.L.: Behavioural aspects of the life cycle of *Loa*. *Zool. J. Linn. Soc.*, 1972, 51 (suppl. 1), 97-107.
- Edeson J.B.F., Wharton R.H.: The experimental transmission of *Wuchereria* infections from man to various animals in Malaya. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1958, 52, 25.
- Eyles D.E., Hunter G.W., Warren V.G.: The periodicity of microfilariae in two patients with filariasis acquired in the South Pacific. *Amer. J. trop. Med.*, 1947, 27, 203-209.
- Fornander A.: An account of the Polynesia race. *Tuttle reedition*, Tokyo, 3 vol., 1788, 1880, 1885.
- Garanger J.: Archéologie et mise en place des populations de l'Océanie, in: *Ethnologie régionale 1. Encyclopédie de la Pléiade*, Paris, 1972, 1 068 p.
- Goodenough W.H.: Migrations implied by relationships of New Britain dialects to Central Pacific languages. *J. Polyn. Soc.*, 1961, 70, 112-136.
- Hawking F.: The 24 Hour periodicity of microfilariae: biological mechanisms responsible for its production and control. *Proc. Roy. Soc. B*, 1967, 169, 59-76.
- Hawking F.: Circadian and other rhythms of parasites. *Adv. Parasitol.*, 1975, 12, 123-182.
- Hawking F., Denham D.A.: The distribution of human filariasis throughout the world. Part. I, The Pacific Region, including New Guinea. *Multigr. Org. mond. Santé*, 1971, WHO/FIL/71.94.
- Harinasuta C., Sucharit S., Deesin T., Surathin K., Vutikes S.: Bancroftian filariasis in Thailand, a new endemic area. *South East Asian. J. Trop. Med. Publ. Hlth*, 1970, 1, 233-245.
- Iyengar M.O.T.: Rapport préliminaire au sujet d'une enquête sur la filariose en Nouvelle-Calédonie. *Multigr. Comm. Pac. Sud*, Nouméa, 1954, 6 p.
- Iyengar M.O.T.: Epidemiology of filariasis in the South Pacific. *South. Pac. Comm.*, 1965, techn. paper 148.
- Kalra N.L.: Filariasis among aborigines of Andaman and Nicobar Islands. 1. Detection of non-periodic Bancroftian filariasis among Nicobarese of Nancowry group of Nicobar Islands. *J. Com. Dis.*, 1974, 6, 40-56.

- Laing A. B. G., Edeson J. F. B., Wharton R. H. : Studies on filariasis in Malaya. The vertebrate hosts of *Brugia malayi* and *B. pahangi*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 1960, 54, 92-99.
- Lane C. : Bancroftian filariasis. Biological mechanisms that underlie its periodicity and other of its clinical manifestations. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1948, 41, 717-784.
- Laurence B. R. : Elephantiasis and Polynesian Origins. *Nature, Lond.*, 1968, 219, (5154), 561-563.
- Laurence B. R., Pester F. R. N. : Adaptation of a filarial worm, *Brugia patei*, to a new mosquito host. *Aedes togoi*. *J. Helminth.*, 1967, 41, 365-392.
- Levison M., Ward R. G., Webb J. W. : The settlement of Polynesia. A computer simulation. *Australian Nat. Univ. Press*, 1973, Canberra, 137 p.
- Manson P. : The *Filaria sanguinis hominis* and certain new forms of parasitic disease, 1883, in : Manson-Bahr P., 1959.
- Manson-Bahr P. : *Doc. Med. Geogr. Trop.*, 1952, 4, 193-204.
- Manson-Bahr P., Muggleton W. J. : *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1952, 46, 301-326.
- Mattingly P. F. : Some considerations relating to the role of *Culex pipiens fatigans* Wied in the transmission of human filariasis. *Bull. Org. Mond. Santé*, 1962, 27, 569-578.
- O.M.S. : Comité O.M.S. d'Experts de la filariose. *Org. Mond. Santé, sér. Rapp. Techni.*, 1967, 359 (7).
- Pichon G., Perrault G., Laigret J. : Rendement parasitaire chez les vecteurs de filarioses. *Bull. Org. Mond. Santé*, 1974, 51, 517-524.
- Pichon G., Thirel R., Chebret M. : Nouvelle approche de la périodicité chez la filaire *Wuchereria bancrofti* var *pacifica*. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. parasit.*, 1980 (sous presse).
- Ramalingam S., Belkin J. N. : Vectors of subperiodic bancrofti filariasis in the Samoan-Tongan area. *Nature*, 1964, 201, 105.
- Ramalingam S. : The epidemiology of filarial transmission in Samoa and Tonga. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 1968, 62, 305.
- Rageau J., Estienne J. : Enquête sur la filariose à Wallis. *Multigr., ORSTOM, Nouméa-Paris*, 1959, 37 p.
- Robinson W. A. : Return to the Sea. *J. de Graff, Publ.*, New York, 1972, 232 p.
- Rosen L. : Observations on the epidemiology of human filariasis in French Oceania. *Am. J. Hyg.*, 1955, 61, 219-248.
- Rozeboom L. E., Cabrera B. D. : Filariasis in the Republic of the Philippines : epidemiology and possible origins. *Acta. Med. Philipp.*, 1966, 3, 112-116.
- Sasa M., Tanaka H. : Studies on the methods for statistical analysis of the microfilarial periodicity survey data. *S.E. Asian J. Trop. Med. Publ. Hlth.*, 1972, 3, 518-536.
- Sasa M., Tanaka H. : A statistical model for comparison and classification of the microfilarial periodicity. *Japan J. Exp. Med.*, 1974, 44, 321-346.
- Schacher J. F., Geddawi M. K. : An analysis of speciation and evolution in *Wuchereria bancrofti* by the study of nuclear constancy (eutely) in microfilariae. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 1969, 63, 67-82.
- Service M. W. : Patrick Manson and the story of bancroftian filariasis. *Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1978, 11-14.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. : Biometry. *W.H. Freeman, Publ.* San Francisco, 1969, 457 p.
- Smith S. Percy : Hawaiki : the original homeland of the Maori. 4th édition, 1925, Wellington.
- Thorpe V. G. : *Filaria sanguinis hominis* in the South Sea Islands. *Br. Med. J.*, 1896, 2, 922-924.
- Turner L. H., Edeson J. F. B. : Studies on filariasis in Malaya : The periodicity of the microfilariae *Wuchereria malayi*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 1957, 51, 271.
- Wharton R. H. : Adaptation of *Wuchereria* and *Brugia* to mosquitoes and vertebrate hosts in relation to the distribution of filarial parasites. *Zoonoses Res.*, 1957, 2, 1-12.
- Yorke W., Blacklock D. B. : *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 1917, 11, 127, cité par Mattingly P. F., 1962.