

ANALYSE DES SIGNAUX INTERVENANT DANS LA RECHERCHE DE L'HÔTE CHEZ *SIMULIUM DAMNOSUM* s. l.

par C. BELLEC

Summary

Signals in host seeking in Simulium damnosum.

Host-seeking behaviour of *Simulium damnosum* females, vector on human onchocerciasis in West Africa, was studied in field conditions. Human baits and several trapping technics are comparatively analysed to highlight the factors involved in the attraction and search of the host.

Three main points are developed :

1) Nature of signals :

- olfactory stimuli : chemical compounds (CO_2 , NH_3), complex individual human factors (corpulence, age and sex, biochemical blood composition), animals attractivity;
- visual stimuli : form, silhouette, colour of both clothes and skin;
- other stimuli : warmth, humidity.

2) Perception of the signals.

Very little is known in the field ; particularly the nature and situation of sensillae have not been studied in *S. damnosum*.

3) The organization of behavioural sequences suggest a chain of stimulus-response in which the various factors are classified into long-range (host-odours), middle-range (host-odours and CO_2 , close-range orientation CO_2 , visual factors, warmth, humidity).

Such a behaviour observed for mosquitoes could be similar for *Simulium damnosum*.

= 7 NOV. 1977

O. R. S. T. O. M.₁₆

Collection de Référence

n° 8853 Ent. Red.

L'attractivité des insectes hématophages pour leurs hôtes humains ou animaux, obéit à des stimuli difficiles à isoler ; en fait, c'est l'intégration de différents signaux qui semble déclencher le comportement de recherche de l'hôte puis de la prise de sang.

Une étude des signaux trophiques a été entreprise, sur le terrain, sur les femelles de *Simulium damnosum* (Diptères : Simuliidae), vectrices de l'Onchocercose humaine en Afrique de l'Ouest ; elle a pour objet, la mise au point d'un système d'échantillonnage fiable des femelles permettant une évaluation constante de la population potentiellement vectrice dans la zone du Programme régional de la lutte contre l'onchocercose dans le bassin des Volta (Anonyme, 1973).

I. — Méthodologie

Différentes méthodes sont employées dans cette étude :

— La capture sur appât humain permet la récolte de femelles à jeûn lorsqu'elles entrent en contact avec leur hôte pour la prise du repas de sang nécessaire à la maturation ovarienne (concordance gonotrophique) ; utilisée depuis longtemps cette méthode, relativement fiable, fournit les informations de référence pour une évaluation comparative des autres techniques.

— Diverses techniques de piégeage utilisant des stimuli visuels et olfactifs visent à sérier les facteurs responsables de l'attraction ; ces facteurs ont été, par ailleurs, étudiés en laboratoire sur d'autres insectes hématophages et notamment *Aedes aegypti* (L.).

II. — Les signaux émis par l'hôte

Ils ne provoquent généralement des réponses que chez les femelles à jeûn, en quête de nourriture, dont les ovocytes ne sont pas développés.

2.1. Stimuli olfactifs.

2.1.1. Composés chimiques.

La plupart des insectes hématophages ont un chimiotropisme positif pour le gaz carbonique (CO₂) émis par la plupart des vertébrés. Aussi

ce composé a-t-il été utilisé dans de nombreux types de pièges ; les femelles de *S. damnosum* notamment, ont été récoltées en nombre relativement important dans un piège associant un dégagement de gaz carbonique à un dispositif d'aspiration (Bellec, 1972).

Une solution d'ammoniac (à 25 % d'ammoniac) associée à un piège provoque une faible augmentation des captures de femelles de *S. damnosum* (Bellec, 1975).

Les systèmes de piégeage utilisant ces deux composés ont toutefois un rendement inférieur à la capture sur hôte humain ; dans le meilleur des cas, avec le CO₂, il n'atteint pas 70 %.

2.1.2. Appâts humains.

Plusieurs captureurs (2 ou 4), placés à proximité immédiate les uns des autres montrent des différences d'attractivité ; le nombre des simulies récoltées sur chacun d'entre eux peut varier de façon importante dans le rapport 1/2 voire même 1/3 (Bellec, 1974 II c). Certaines causes de cette variabilité ont pu être précisées :

a) la corpulence présente une corrélation positive avec l'attractivité (Bellec, 1974) ; les individus à plus forte corpulence (exprimées en surface de peau établie à partir du poids et de la taille des sujets) capturent un nombre plus élevé de simulies. Toutefois il n'a pas été possible de préciser si cette action est simplement liée à la surface cutanée ou aux phénomènes d'évaporation et de sécrétion favorisés précisément par une plus grande surface de peau ;

b) certains composés chimiques du sang et de la sueur humaine ont également une action attractive vis-à-vis des moustiques ; Clements (1963) en présente un tableau récapitulatif incluant : certains acides aminés tels que la L-lysine, l'alanine (Rudolfs, 1922; Brown, 1956; Brown & Carmichael, 1961 ; Roessler & Brown, 1964), des composés stéroïdiques (Roessler, 1963), l'acide L-lactique (Acree & al., 1968).

L'étude par chromatographie en phase gazeuse des sérums sanguins de nos différents captureurs (Bellec, 1974) ne nous a pas permis de relier les variations de leur attractivité à des caractéristiques de leur sérum ; par contre nous avons pu observer une corrélation négative entre la concentration de Thiamine sanguine, habituellement considérée comme un répulsif, et le rendement de leurs captures. Ces travaux sont repris actuellement et portent sur l'analyse des composés sanguins et sébacés.

En fait, la valeur particulière en tant que signaux des produits issus de l'organisme humain rapportée dans des expériences de laboratoire, exécutées le plus souvent à l'aide de l'olfactomètre, n'a jamais

pu être clairement mise en évidence sur le terrain ; Schaerffenberg & Kupka (1959) estiment que les insectes répondent à l'action conjointe d'un ensemble de composés plutôt qu'à une substance particulière. Etant donné que la gravité de certaines atteintes de parasitoses transmises par les insectes varie suivant l'âge et le sexe (Bregues, 1976 ; Brunhes, 1976 ; Philippon, 1976), certains auteurs ont émis l'hypothèse d'une différence d'attraction suivant ces deux critères (Muirhead-Thompson, 1951 ; Maibach & al., 1966). Carnevale & al. (1974), ont pu définir des coefficients dans l'attraction d'*Anopheles gambiae* pour différentes tranches d'âge de la population humaine, les adultes recevant davantage de piqûres que les enfants qui sont eux-mêmes plus atteints que les nourrissons, le sexe n'ayant aucune influence ; mais ces observations peuvent en partie s'expliquer par la corpulence des sujets et des facteurs sociologiques. Nous n'avons pas observé de différences (Bellec, 1974) dans l'attractivité pour les simulies d'individus âgés de 5, 15, 35, 60 ans ni entre les sexes. Ces facteurs ne peuvent donc expliquer les différences observées dans l'épidémiologie de l'onchocercose dont les causes ont par ailleurs été bien établies.

2.1.3. Attractivité de différentes espèces animales.

Les raisons de la préférence des insectes hématophages pour une ou des espèces animales (mammifères, oiseaux, reptiles, batraciens) demeurent inconnues ; Brown & Carmichael (1961), ont émis l'idée d'une différence dans la composition en acides aminés du sang des hôtes.

Outre l'homme, différents animaux (bovins, ânes, volailles, etc.) sont à l'origine du repas de sang des femelles *S. damnosum* s.l. Etant donné que cette espèce est en fait un complexe de formes jumelles nous ne sommes pas encore en mesure de déterminer si chaque type de comportement correspond à une forme particulière ou si certaines des espèces du complexe sont amphophiles.

Chez une espèce des régions tempérées froides, *Simulium euryad-miniculum*, l'attractivité pour un oiseau, le guillemot, est déterminée par un élément isolé des glandes uropygiales (Fallis & Smith, 1964).

Le gaz carbonique émis par les vertébrés doit être un élément commun de l'attraction des simulies en Afrique de l'Ouest ; en effet, le CO₂ attire des espèces orniphophiles comme *Simulium adersi* en même temps que les formes anthropophiles.

2.2. Stimuli visuels.

2.2.1. Influence de la forme.

Hocking & Hocking (1962) considèrent que la forme est déterminante dans la recherche de l'hôte par certaines espèces de similies qui ont pu être capturées à l'aide de simples pièges-silhouette imitant le renne (Breev, 1950), la vache et le mouton (Fredeen, 1961), les chevaux et les oiseaux (Wenk & Schlörer, 1963) ; ces derniers auteurs ont pu observer une répartition spatiale différente sur les leurres (tête, ventre, pattes) pour trois espèces de similies paléarctiques.

De tels pièges imitant l'homme, les bovins ou les oiseaux ont été essayés sans succès pour la récolte de *S. damnosum* (Bellec, 1972) ; il apparaît ainsi que ce signal visuel ne déclenche pas à lui seul l'attaque de l'hôte par cette espèce.

2.2.2. Influence des couleurs.

2.2.2.1. Captures sur pièges.

Des études portant sur l'attraction des plaques diversement colorées utilisées seules (Walsh, non publié) ou associée à un dégagement de CO₂ (Bellec, non publié) montrent que les femelles agressives de *S. damnosum* sont attirées en majorité par des substrats noir et bleu. Des observations analogues ont pu être faites chez plusieurs similies néarctiques (Bradbury & Bennett, 1974).

2.2.2.2. Captures sur appâts humains.

a) Influence de la couleur des vêtements.

Les femelles de *S. damnosum* montrent une préférence pour les vêtements noirs (Bellec, 1974) ; toutefois selon les captureurs et les couleurs choisies, il apparaît que le plus souvent les facteurs d'attraction personnelle (d'origine inconnue et constatés avec des tenues colorées identiques) prédominent dans le choix des similies.

b) Influence de la pigmentation de la peau.

Une personne à peau sombre capture plus de femelles de *S. damnosum* qu'un individu à peau claire (Bellec, 1974) ; des constatations analogues ont été faites chez d'autres diptères hématophages : *Aedes aegypti* (Brown, 1956), *Culex pipiens fatigans* (Smith, 1961), *Culicoides furens* (Kettle & Linley, 1969).

2.2.3. Intensité lumineuse.

Si des préférences dans les couleurs ont pu être décelées chez des femelles de simulies, il apparaît, selon les observations de Davies (1961, 1972) que le signal en cause n'est pas la couleur mais l'intensité lumineuse réfléchie par les substrats ; l'attraction des simulies décroît avec l'augmentation de l'intensité lumineuse. Cette constatation, faite à l'aide de vêtements de diverses tonalités : noir, gris, blanc (Bellec, 1974) chez *S. damnosum*, a été également constatée chez plusieurs espèces de moustiques à activité diurne.

2.3. Autres stimuli.

D'autres signaux ont été invoqués dans la recherche de l'hôte ; la température (Howlett, 1910) et l'humidité (Laarman, 1955) seraient capables d'attirer diverses espèces de moustiques ; ces facteurs n'interviendraient toutefois qu'à proximité immédiate de l'hôte.

La pilosité, par son effet répulsif lors du contact avec un appât serait également un facteur de sélection de l'hôte chez les simulies (Crosskey, 1955 ; Bellec, 1974).

III. — Perception des signaux

De nombreuses expérimentations faites par ablation de différents organes montrent le rôle primordial des antennes, des pattes postérieures et des yeux dans la perception des signaux.

L'amputation progressive des différents segments de l'antenne provoque une diminution des réponses des femelles d'*Aedes aegypti*, au CO₂, à la moiteur et à la chaleur d'une main (Roth, 1951 ; Willis & Roth, 1952).

L'étude de la nature et de la localisation des sensilles constitue actuellement une importante voie de recherche, en particulier chez les glossines ; ce champ d'investigation demeure à peu près vierge en ce qui concerne les simulies.

IV. — Organisation des séquences comportementales

La recherche de l'hôte par les insectes hématophages consiste en

une chaîne de réactions aux différents signaux. Selon que l'activité de l'espèce est diurne ou nocturne l'importance des facteurs varie.

La diffusion des signaux olfactifs est généralement assurée par le vent. Golini & Davies (1970) ont montré à l'aide d'un piège au CO₂ que les femelles de moustiques volaient en sens inverse du vent ("up-wind flight behaviour").

La comparaison de la portée de divers stimuli (appâts humains, animaux, CO₂) faite à l'aide technique de piégeage de moustiques (Gillies & Wilkes, 1969) ou de simules (Bradbury & Bennett, 1974) aboutit à l'établissement de trois zones hiérarchiques dans les mécanismes d'orientation et d'attraction :

- 1) Orientation à longue distance assurée par l'odeur de l'hôte ;
- 2) Orientation à moyenne distance assurée par l'odeur de l'hôte et renforcée par le gaz carbonique ;
- 3) Orientation à courte distance assurée par le CO₂ et les stimuli olfacto-chimiques, visuels, thermiques ou hydriques propres à l'hôte.

V. — Conclusions

Ce schéma semble convenir en grande partie dans la recherche de l'hôte par les femelles de *S. damnosum* ; en comparant les captures sur appâts humains et les piégeages nous avons pu constater que le stimulus olfactif constitué par l'odeur spécifique de l'hôte est prédominant sur l'attractivité du gaz carbonique (2.1.1) et surtout sur les stimuli visuels (silhouette-piège, 2.2.1).

Des études faites, à l'heure actuelle, à partir de techniques de piégeage [plaque aluminium (Bellec, 1976 a), pièges-vitres (Bellec et Hébrard, 1976)] associées à différents appâts humains et animaux permettront de préciser la portée de ces différents signaux et éventuellement de déterminer leurs interactions réciproques.

BIBLIOGRAPHIE

- AGRÉE Je, F., TURNER R.B., GOUCK H.K., BEROZA M. & SMITH N. — L-Lactic acid. A mosquito attractant isolated from humans. *Science*, 1968, 161 (3848) : 1346-1347.
- ANONYME. — Contrôle de l'onchocercose dans la région du bassin de la Volta. *Doc. O.C.P./73.1*, Genève, 1973, p. 90, multigr.

- BELLE C. — Utilisation de pièges-silhouettes associée à un dégagement de gaz carbonique pour la capture de *Simulium damnosum*. *Doc. O.C.C.G.E. 170/ONCHO/72*, 1972, 16 p., multigr.
- BELLE C. — Les méthodes d'échantillonnage des populations adultes de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae) en Afrique de l'Ouest. *Thèse de Doctorat de 3^e cycle*, O.R.S.T.O.M., 1974, Paris, 220 p.
- BELLE C. — Captures d'adultes de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae) à l'aide de plaques d'aluminium, en Afrique de l'Ouest. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 1976 (sous presse).
- BELLE C., ELOUARD J.M., ELSÉN P. & SECHAN Y. — Convention échantillonnage des populations larvaires et adultes de *Simulium damnosum*. *Doc. O.C.C.G.E./O.R.S.T.O.M./O.M.S. 25/ONCHO/Rap/75*, 1975, multigr.
- BELLE C. & HEBRARD G. — Captures d'adultes de Simuliidae, en particulier de *Simulium damnosum* Theobald, 1903, à l'aide de piège d'interception : les pièges-vitres. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 1976 (à paraître).
- BRADBURY W.C. & BENNETT G.F. — Behaviour of adult Simuliidae II. Vision and olfaction in near orientation and landing. *Can. J. Zool.*, 1974, 52 (11) : 1355-1366.
- BREEV K.A. — (The behaviour of blood sucking Diptera and warble flies when attacking of the reindeer). *Paraz. Sborn.*, 1950, 12 : 167-198.
- BRENGUES J. — La filariose de Bancroft en Afrique de l'Ouest. *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, n° 70, O.R.S.T.O.M. Paris éd., 1975, 296 p.
- BROWN A.W.A. — Factors which attract Aedes mosquitoes to humans. *Proc. Tenth Internatl. Congr. Ent.*, 1956, 3 : 757-763.
- BROWN A.W.A. & CARMICHAEL A.G. — Lysine and alanine as mosquito attractants. *J. econ. Ent.*, 1961, 54 : 317-324.
- BRUNHES J. — La filariose de Bancroft dans la sous-région malgache. *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, n° 81, O.R.S.T.O.M. Paris éd., 1975, 212 p.
- CARNEVALE P., FREZIL J.L., BOSSENO M.F., LE PONT F. & LANCIEN J. — Etude de l'agressivité d'*Anopheles gambiae* A en fonction de l'âge et du sexe des appâts humains. *Rapp. mult. O.R.S.T.O.M.*, Brazzaville du 2.7.74, 1974, 27 p.
- CLÉMENTS A.N. — The physiology of mosquitoes. Oxford, Pergamon Pr., 1963, 393 p.
- CROSSKEY R.W. — Observations on the bionomics of *Simulium damnosum* Theo. (Diptera : Simuliidae) in Northern Nigeria. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 1955, 49 : 142-153.
- DAVIES D.M. — Colour affects the landing of blood sucking blackflies on their hosts (*Simulium venustum*). *Proc. ent. Soc., Ontario*, 1961, 91 : 267-268.
- DAVIES D.M. — The landing of blood sucking blackflies (Simuliidae : Diptera) on coloured materials. *Proc. ent. Soc., Ontario*, 1972, 102 : 124-155.
- FALLIS A.M. & SMITH S.M. — Ether extract from birds and CO₂ as attractants for some ornitophilic Simuliidae. *Can. J. Zool.*, 1964, 42 : 723-730.
- FREDEEN F.J.H. — A trap for studying the attacking behaviour of blackflies, *Simulium articum* Mall. *Canad. ent.*, 1961, 93 (1) : 73-78.
- GILLIES M.T. & WILKES T.S. — A comparison of the range of attraction of animal baits and of carbon dioxide for some west African mosquitoes. *Bull. ent. Res.*, 1969, 59 (3), 441-456.
- GOLINI V.I. & DAVIES D.M. — Upwind orientation of female *Simulium venustum* Say (Diptera) in Algonquin Park, Ontario. *Proc. ent. Soc. Ontario*, 1970, 101, 49-54.

- HOCKING G.B. & HOCKING J.M. — Entomological aspects of African onchocerciasis and observations on *Simulium* in the Sudan. *Bull. Wld. Hlth.*, 1962, 27, 465-472.
- HOWLETT F.M. — The influence of temperature upon the biting of mosquitoes. *Parasitology*, 1910, 3, 479-484.
- KETTLE D.S. & LINLEY J.R. — The biting habits of some jamaican Culicoides. II. *C. furens* (Poey). *Bull. ent. Res.*, 1969, 59 (1), 1-20.
- LAARMAN J.J. — The host-seeking behaviour of the malaria mosquito *Anopheles maculipennis atroparvus*. *Acta Leidensia*, 1955, 25, 1.
- MAIBACH H.J., KHAN A.A. & STRAUSS W.G. — Attraction of human of different age groups to mosquitoes. *J. econ. Ent.*, 1966, 59 (5), 1302-1303.
- MUIRHEAD-THOMPSON R.C. — The distribution of Anopheline mosquito bites among different age group. A new factor on malaria epidemiology. *Brit. med. J.*, 1951, 1, 114, 7.
- PHILIPPON B. — Etude de la transmission d'*Onchocerca volvulus* (Leuckart, 1893) (Nematoda, Onchocercidae) par *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) en Afrique tropicale. *Thèse Doct. Etat, Univ. Paris Sud, ORSTOM éd.*, 1976, 290 p.
- ROESSLER P. — The attractiveness of steroids and aminoacids to female *Aedes aegypti*. *Proc. 50th Ann. Meeting N.J. Mosq. Ext. Assoc.*, 1963, 50, 250-255.
- ROESSLER P. & BROWN A.W.A. — A comparison of oestrogens and aminoacids as attractant for *Aedes aegypti* mosquitoes. *Proc. 12th Internat. Congr. Ent.*, 1964, 794 p.
- ROTH L.M. — Loci of sensory and organs used by Mosquito *Aedes aegypti* (L) and *Anopheles quadrimaculatus* Say in receiving host stimuli. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 1951, 44, 59-74.
- ROTH L.M. & WILLIS E.R. — Possible hydroreceptors in *Aedes aegypti* and *Blattella germanica* (L.). *J. Morph.*, 1952, 91, 1-14.
- RUDOLFS W. — Chemotropism of mosquitoes. *Bull. New Jers. agric. Exp. Stn*, 1922, 367, 23 p.
- SCHAERFFENBERG B. & KUPKA H. — Der attraktiv Faktor des Blutes für blut-saugende Insekten. *Naturwiss.*, 1959, 46, 457-458.
- SMITH A. — The attractiveness of adult and child to *A. gambiae*. *E. Afr. med. J.*, 1956, 33, 409-410.
- WALSH J.F. — Observations on the resting of *Simulium damnosum* in the trees near a breeding site in the West African Savanna. *Doc WHO/ONCHO/72.99*, 1972, 4 p., multigr.
- WENK P. & SCHLORER G. — Wirts-orientierung und Kopulation bei blut-saugenden Simuliden (Diptera). *Z. tropenmed. Parasit.*, 1963, 14 (2), 177-191.

DISCUSSION

Question de CARTON :

Aussi bien dans les hypothèses de Gillies & Wilkes que de Bradbury & Bennett, il est fait état de trois zones de diffusion croissantes autour de l'hôte. Vous est-il possible de préciser un ordre de grandeur de chacune de ces trois zones ?

Réponse de C. BELLEC :

La portée des différents signaux se révèle variable selon l'espèce de moustique considérée. Par exemple la réponse du vecteur du paludisme *Anopheles melas* au CO₂ s'effectue entre 20 et 40 yd de distance de la source; la réponse vis-à-vis d'un appât animal tel qu'un veau intervient entre 40 et 60 yd.

L'étude de la portée de ces signaux chez *S. damnosum* est actuellement considérée.

Question de V. LABEYRIE :

Est-ce que, comme chez *Glossina* et *Aedes aegypti*, autres espèces hématophages, les hôtes sont attractifs pour les mâles et concourent ainsi à la rencontre des sexes ?

Réponse de C. BELLEC :

Il est très rare d'observer des mâles dans les récoltes faites par un captureur; chez l'espèce étudiée, *Simulium damnosum*, les lieux de rencontre sexuelle et de prise de repas de sang sont habituellement séparés. Les mâles se réunissant en essaim (en zone de savane) à faible distance des gîtes préimaginaux.

Question de R.H. WRIGHT :

In our experiments with mosquitoes we found no evidence of a "skin factor" but that CO₂, moisture and warmth are all that is necessarily to guide *A. aegypti* or *An. quadrimaculatus* to in alightment on a host. Visual stimuli can elicit a close approach but not in alightment. Therefore, as far as I know there is no evidence for a true olfactory sense in these species of mosquito. Variations in attraction between individuals seem to be attributable to variations in size together with the chemical and/or thermal signals. Is there any unequivocal evidence for an additional chemical "skin factor" in the attraction of simuliids ?

No comments.