

Les glossines (Diptera : Glossinidae)

Philippe Solano, Issa Sidibe, Brice Rotureau

INTRODUCTION

La mouche tsé-tsé, un insecte remarquable

Chez toutes les espèces du genre *Glossina*, les deux sexes sont hématoiphages, et donc vecteurs potentiels, contrairement à beaucoup d'autres insectes vecteurs, moustiques et phlébotomes par exemple, chez lesquels seule la femelle est hématoiphage.

Outre l'adaptation des pièces buccales à la piqûre qui les distingue des autres Muscoidea, les glossines ou mouches tsé-tsé se caractérisent par leur mode de reproduction particulier, appelé viviparité adénotrophique, qui les rapproche des diptères pupipares hématoiphages que sont les *Hippobosca*, ou *Melophagus* spp. Une fois la fécondation réalisée, la larve se développe dans l'utérus de la femelle gravide, qui la nourrit grâce à des sécrétions composées de protéines et de lipides, voisines du « lait » des mammifères marsupiaux. Grâce au séquençage du génome de la tsé tsé disponible en 2014, on sait maintenant que cette production de « lait » maternel est gouvernée par un petit nombre de gènes, dont l'un des principaux est appelé *ladybird late*. La femelle dépose ensuite sur le sol une larve vermiforme mobile qui s'enfouit quelques centimètres sous la surface pour achever son développement dans un puparium, dont un adulte émergera un mois plus tard. Contrairement à

d'autres insectes qui pondent des centaines d'œufs, la tsé-tsé donne naissance à un petit nombre de descendants au cours de sa vie (moins de 10 dans la nature). Elle compense ce petit nombre par les fortes chances de survie de sa descendance, une durée de vie longue à l'état adulte (2-4 mois), et des capacités à se maintenir et à survivre en faibles densités. Rappelons également que la tsé-tsé est un insecte diurne (fig. 15.1).

Parmi les points remarquables de cet insecte vecteur, il faut mentionner qu'aucune résistance aux insecticides n'a jamais été mise en évidence chez la tsé-tsé. Il est toutefois difficile d'établir si c'est parce qu'elle n'existe effectivement pas, ou parce qu'elle n'est pas ou peu recherchée.

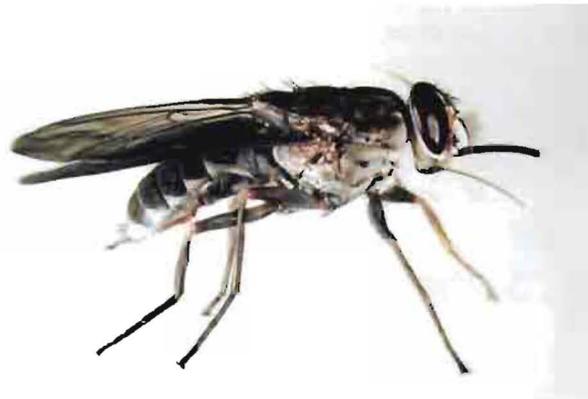


Figure 15.1 – Glossine ou mouche tsé-tsé.
© IRD/M. Dukhan

L'annotation du génome de la tsé-tsé en 2014 a permis de montrer qu'il était d'une taille totale de 366 mégabases (Mb), soit en taille le double de *Drosophila melanogaster*, bien qu'un nombre inférieur de gènes y soient présents (environ 12 000). Certaines particularités de la tsé-tsé se retrouvent dans l'analyse de ses gènes :

- elle possède 10 gènes codant des aquaporines qui facilitent les flux d'eau (excrétion de la goutte anale) liés à son régime exclusivement hémaphophage ; c'est le nombre le plus élevé de ce type de gènes trouvé chez un insecte ;
- les glandes salivaires sécrètent plus de 250 protéines différentes liées à l'hématophagie et à la modulation de la réponse de l'hôte ;
- plusieurs événements de transferts d'ADN de bactéries symbiotiques se retrouvent dans l'ADN de glossine, notamment la surprenante présence de 1 Mb d'ADN de *Wolbachia* ;
- le métabolisme énergétique original de la tsé-tsé, basé sur l'utilisation d'une combinaison proline-alanine, qui explique ses vols courts car c'est un « mauvais carburant », se retrouve dans l'analyse du génome où il existe une réduction très marquée du nombre de gènes liés au métabolisme glucidique prédominant chez d'autres vecteurs tels que les moustiques ou les phlébotomes.

Systematique

Les glossines ou mouches tsé-tsé sont des diptères brachycères cyclorhaphes, proches des Muscidae. Une famille a été créée pour ces insectes, la famille des Glossinidae qui comprend un seul genre, le genre *Glossina*, et 31 espèces et sous-espèces réparties en 3 sous-genres ou « groupes ». Les premières espèces décrites (*Glossina longipalpis* et *G. palpalis*) l'ont été en 1830, mais leur rôle dans la transmission des trypanosomoses africaines n'a été établi qu'à partir de 1895.

Répartition géographique

Pour leur survie, les tsé-tsé ont besoin d'une température et d'une humidité qui ne sont rencontrées que dans les zones tropicales. L'écoclimat normal correspond à celui des zones boisées recevant plus de 600 mm de pluviométrie

annuelle. L'optimum hygrométrique est de 65 à 85 % d'humidité relative pour les espèces riveraines et forestières, et de 50-60 % pour celles de savane. L'optimum thermique se situe autour de 25 °C pour toutes les espèces. Il faut savoir que les tsé-tsé, pupes comme adultes, souffrent dès que la température dépasse 36 °C et meurent au-delà de 38 °C. Les adultes sont paralysés par le froid, et les pupes ne se développent pas à une température inférieure à 16 °C. Cela explique pourquoi on ne trouve les tsé-tsé ni dans les zones sahéliennes et désertiques, ni dans les régions montagneuses et fraîches du sud du continent africain.

Les 31 espèces et sous-espèces du genre *Glossina* sont uniquement présentes en Afrique, au sud du Sahara (ce qui contribue à expliquer pourquoi les parasites qu'elles transmettent causent des maladies qualifiées de négligées), avec deux exceptions notables : les îles les plus proches du golfe de Guinée et d'Afrique de l'Est, incluant l'île de Zanzibar où *G. austeni* était présente mais a été éradiquée dans les années 2000, et le sud-ouest de l'Arabie saoudite où une vingtaine de spécimens de *G. morsitans* et *G. fuscipes* ont été trouvés. L'aire géographique occupée par les tsé-tsé a fortement diminué ces dernières années, en raison de la croissance démographique de l'Homme et des épisodes de sécheresse. Sur les 10 millions de kilomètres carrés qui leur étaient classiquement attribués il y a quelques années (et que l'on retrouve encore sur les cartes de distribution dont la plupart ne sont pas actualisées), elles n'en occupent maintenant plus qu'une partie très réduite, dans les zones les plus humides, autour des cours d'eau dont la végétation n'a pas été détruite, et/ou dans les zones les mieux conservées. Seules font exception les quelques espèces capables de s'adapter à l'Homme et son environnement, et qui sont malheureusement les plus dangereux vecteurs (*G. fuscipes* et *G. palpalis*).

Il a toutefois été récemment suggéré que le réchauffement climatique, en particulier en Afrique australe où il est modélisé comme important, pourrait entraîner une colonisation

de nouveaux territoires par les tsé-tsé. À l'inverse, il a été montré qu'au Burkina Faso, par une combinaison de facteurs humains (anthropisation et dégradation des formations végétales) et climatiques (sécheresses des années 1970), la distribution des tsé-tsé a été réduite de plus de 70 000 km² depuis 1949. Cette observation est extrapolable à l'ensemble des zones de savane d'Afrique de l'Ouest, où les tsé-tsé ne sont plus présentes que le long de certains cours d'eau et dans les zones où la végétation est conservée (parcs nationaux, forêts classées) et disparaissent hors de cette zone végétale tampon. Les cartes de répartition des tsé-tsé à l'échelle du continent disponibles en 2014 devraient ainsi être sérieusement revues pour donner une situation plus proche de la réalité.

Critères d'identification et de classification

Les glossines sont des mouches allongées, robustes, de coloration brune, sans aucun reflet métallique. Leur longueur est comprise entre 6 et 16 mm selon les espèces, les femelles étant toujours plus grandes que les mâles. Au repos, les ailes sont croisées au-dessus de l'abdomen qu'elles dépassent à l'extrémité postérieure.

Cette caractéristique « en lames de ciseaux » offre un signe de reconnaissance aisée du genre *Glossina* pour le profane. La trompe ou proboscis est bien visible. Elle est composée de 3 pièces impaires : labre, hypopharynx et labium, et d'une paire de maxilles atrophiées mais avec des palpes maxillaires aussi longs que le proboscis qu'ils recouvrent et protègent dorsalement. Le labre est replié en gouttière et délimite le canal alimentaire ; l'hypopharynx est traversé dans toute sa longueur par un fin canal salivaire. Toutes ces pièces, longues et fines, sont insérées à la base de la tête ; elles sont dirigées vers l'avant au repos (voir fig. 9.4 b). Lors de la prise du repas de sang, le labre et l'hypopharynx sont les seules pièces vulnérantes qui pénètrent dans le tégument du vertébré.

La classification au sein du genre *Glossina* est principalement basée sur la forme des genitalia

mâles et femelles, ainsi que sur la répartition géographique et certains caractères bioécologiques. D'autres caractères de morphologie externe interviennent également tels que la coloration, la présence de soies, etc.

On distingue ainsi 3 sous-genres, aussi appelés « groupes » par les anglophones (tabl. 15.1).

- Le sous-genre *Nemorhina*, ou groupe palpalis, encore appelé « glossines riveraines » comprend les principaux vecteurs de la trypanosomose humaine africaine, ou maladie du sommeil, que sont *G. fuscipes* et *G. palpalis*. Les espèces de ce sous-genre sont petites, ont les tarsi des pattes postérieures recouverts de grosses soies brun/noir, sont très liées à la végétation bordant les formations aquatiques : galeries forestières des cours d'eau, chenaux de mangrove (fig. 15.2), berges des lacs, niayes et bolons, etc. Ce sont également ces espèces qui s'adaptent le plus à l'Homme et à son environnement immédiat : on peut encore les trouver dans les plus grandes villes d'Afrique francophone (Dakar, Abidjan, Conakry, Kinshasa par exemple), le plus souvent dans les zoos ou des zones de végétation conservées, mais surtout dans l'environnement immédiat des villes de petite ou moyenne taille où elles transmettent *Trypanosoma brucei gambiense* à l'Homme, ainsi que d'autres trypanosomes pathogènes aux



Figure 15.2 – Débarcadère de pêche dans la mangrove guinéenne, habitat typique de *Glossina palpalis*.

© I.D/V. Jamonneau

Tableau 15.1 – Classification du genre *Glossina*.

Sous-genre	Espèce	Sous-espèce
<i>Nemorhina</i> (groupe palpalis)	<i>G. palpalis</i>	<i>G. p. gambiensis</i> *
		<i>G. p. palpalis</i> *
	<i>G. fuscipes</i>	<i>G. f. fuscipes</i> *
		<i>G. f. quanzensis</i> *
		<i>G. f. martinii</i>
	<i>G. pallicera</i>	<i>G. p. pallicera</i>
	<i>G. p. newsteadi</i>	
	<i>G. caliginea</i>	
	<i>G. tachinoides</i> *	
<i>Glossina</i> (groupe morsitans)	<i>G. morsitans</i>	<i>G. m. submorsitans</i>
		<i>G. m. morsitans</i> *
		<i>G. m. centralis</i> *
	<i>G. pallidipes</i> *	
	<i>G. swynnertoni</i> *	
	<i>G. longipalpis</i>	
	<i>G. austeni</i>	
<i>Austenina</i> (groupe fusca)	<i>G. fusca</i>	<i>G. f. fusca</i>
		<i>G. f. congolensis</i>
	<i>G. nigrofusca</i>	<i>G. n. nigrofusca</i>
		<i>G. n. hopkinsi</i>
	<i>G. medicorum</i>	
	<i>G. brevipalpis</i> *	
	<i>G. hanningtoni</i>	
	<i>G. fuscipleuris</i>	
	<i>G. longipennis</i>	
	<i>G. schwetzi</i>	
	<i>G. tabaniformis</i>	
	<i>G. nashi</i>	
	<i>G. vanhoofi</i>	
	<i>G. frezili</i>	
	<i>G. severini</i>	

* Vecteurs principaux des trypanosomes pathogènes de l'Homme et de ses animaux.

animaux domestiques (*T. congolense*, *T. vivax*, *T. simuae*). Elles prennent leur repas de sang sur un large spectre d'hôtes incluant l'Homme, avec un grand opportunisme alimentaire. Ce sous-genre renferme 7 espèces et sous-espèces.

- Le sous-genre *Glossina sensu stricto*, ou groupe morsitans, encore appelé « glossines de savane » comprend des espèces de taille moyenne, moins inféodées aux cours d'eau que les précédentes. Elles fréquentent essentiellement les savanes boisées et les fourrés denses, ainsi que les forêts claires. Leur présence est particulièrement liée à la faune sauvage et au bétail sur lesquels elles se nourrissent préférentiellement. Ce sont de meilleurs vecteurs des trypanosomes animaux que les espèces du sous-genre *Nemorhina*,

mais leur rôle vecteur s'amoin-drit, car elles disparaissent avec l'augmentation de la densité humaine invariablement accompagnée par la disparition de la faune sauvage et des habitats favorables, et par leur remplacement par des zones cultivées. Ce sous-genre renferme 8 espèces et sous-espèces.

- Le sous-genre *Austenina*, ou groupe fusca, comprend les espèces les plus grandes. Ce sont en général des espèces de forêt, à l'exception de *G. brevipalpis* (fourrés d'Afrique orientale et australe) et *G. longipennis* (savanes arides du Kenya). Elles ont jusqu'ici un rôle vecteur peu connu, probablement peu important, et résistent également très mal à l'anthropisation. Ce sous-genre renferme 17 espèces et sous-espèces.

L'identification des espèces de glossines repose donc sur des caractéristiques géographiques et morphologiques, dont certaines sont visibles à l'œil nu. Cependant, pour d'autres critères morphologiques tels que la forme des genitalia, la loupe binoculaire s'avère nécessaire. S'il est relativement facile d'identifier les espèces des groupes palpalis et morsitans, l'identification morphologique des sous-espèces est plus délicate et réservée aux spécialistes. Dans ce but, une clé dichotomique d'identification assistée par ordinateur a été mise au point en 1996 (logiciel IRD/Cirad) et mériterait d'être actualisée. Développée plus récemment, une approche morphométrique focalisée sur la géométrie des nervures alaires semble un outil prometteur, accessible et généralisable grâce aux banques de données numériques (fig. 15.3).

Plusieurs études ont montré que certaines sous-espèces présenteraient en réalité des caractéristiques pouvant définir des espèces différentes, aussi bien dans le groupe palpalis que dans le groupe morsitans : différenciations génétiques très fortes, distinctions morphologiques et écologiques, capacités vectorielles différentes, stérilité hybride au laboratoire, etc. Jusqu'ici, la classification reste inchangée, reflétant probablement le petit nombre d'équipes de recherche travaillant sur ces aspects, ainsi qu'une possible incertitude sur les avantages/inconvénients de tels changements de classification, s'ils se produisaient.

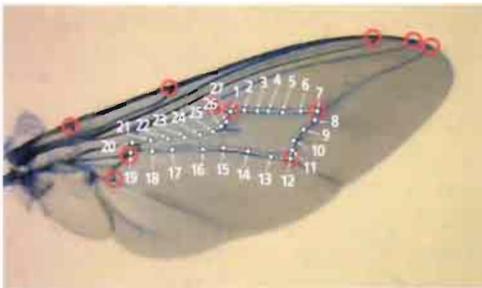


Figure 15.3 – Aile de tsé-tsé sur laquelle sont figurés des « points remarquables » (landmarks, numérotés et cerclés de rouge) utilisés pour les analyses de morphométrie géométrique.

© IRD/J.-P. Dujardin

BIOLOGIE – ÉCOLOGIE

Reproduction

Une des caractéristiques principales des tsé-tsé est leur mode de reproduction, seulement rencontré chez un petit nombre de diptères, regroupé dans le groupe biologique des insectes pupipares (Hippoboscidae, Streblidae, Nycteribiidae). Dans ce groupe, les femelles ont une poche analogue à l'utérus du mammifère, dans lequel elles préservent chaque larve jusqu'à maturité (stade L3). Pendant sa vie intra-utérine, la larve est alimentée par les sécrétions de glandes lactifères annexées à l'utérus, assimilables à du lait. D'où l'absence d'œuf pondu et d'une étape larvaire libre dans la nature : la larve L3 est émise sur un sol meuble. La larve mobile, de couleur blanchâtre, mesure 5-8 mm de longueur, a le corps segmenté en 13 anneaux, le dernier portant des lobes respiratoires noirs, sclérifiés, appelés lobes polypneustiques, caractéristiques du genre. Pendant sa phase de mobilité de quelques minutes, la larve s'enfonce dans le sol à une profondeur de quelques centimètres. Elle s'empuie aussitôt et le revêtement du puparium prend une teinte brun sombre en quelques heures. Le développement pupal dure en moyenne 1 mois, variant en fonction de la température et de l'humidité. En termes de lutte antivectorielle, cela a pour conséquence que seule la phase adulte est directement accessible.

Lorsque l'adulte émerge (fig. 15.4), ses organes génitaux sont déjà formés et, de manière générale, les femelles sont fécondées quelques heures après émergence, au maximum après quelques jours. Lors de l'accouplement, qui est long (jusqu'à 2-3 heures), le mâle dépose un spermatophore volumineux à la base de l'utérus. On considère généralement que seul le premier accouplement est fécondant pour les femelles, bien que ces dernières puissent s'accoupler plusieurs fois. Cette particularité est notamment à la base du développement de la technique de l'insecte stérile (TIS), dans laquelle les mâles élevés en insectarium sont stérilisés par irradiation avant d'être relâchés dans la nature pour aller s'accoupler à des femelles afin de les stériliser à leur tour.



Figure 15.4 – Tsé-tsé émergeant de son puparium.
© Cirad/B. Tchicaya

Chez les espèces riveraines (groupe palpalis), les sites de larviposition varient en fonction de la saison : situés sur les berges des cours d'eau en saison sèche, ils s'en éloignent en saison des pluies, en fonction des crues et décrues. Chez les espèces de savane, ces sites sont plus difficiles à détecter car plus diffus. Dans tous les cas, ces sites doivent combiner ombre et humidité, et peuvent également se trouver dans des terriers d'animaux ou à la base de certaines espèces végétales (fig. 15.5). Cette particularité est utilisée également par des chercheurs qui, en mimant des terriers d'animaux (oryctéropes/phacochères) au Zimbabwe, arrivent à capturer plus efficacement que par les techniques de capture habituelle des femelles recherchant un lieu de larviposition (J. Hargrove, comm. pers.).



Figure 15.5 – Recherche de pupes dans un site typique de larviposition, à la base d'un palmier (*Elaeis guineensis*).
© IRD/P. So Lamen

Alimentation

L'adulte émergent, mâle ou femelle, prendra son premier repas sanguin après 12 à 24 heures. Ce premier repas est moins volumineux que les suivants. C'est à l'occasion de ce premier repas que les tsé-tsé sont les plus susceptibles de s'infecter avec les trypanosomes (notamment *T. brucei*), bien qu'elles puissent encore être infectées lors de repas ultérieurs, notamment avec *T. congolense* et *T. vivax* (voir ci-dessous). Ensuite, les mâles prennent un repas de sang tous les trois à quatre jours, et les femelles se nourrissent trois fois pendant chaque gestation : un repas immédiatement avant la mue larvaire intra-utérine entre les stades L2 et L3, un second à un moment variable de la gestation et le troisième immédiatement après la larviposition. Ces intervalles varient selon les conditions climatiques, la disponibilité en hôtes, et l'activité de l'individu. En saison chaude, les taux de survie sont minimaux (peu de réserves lipidiques, sensibilité à la chaleur et à la sécheresse), alors qu'ils sont maximaux en saison humide (augmentation des réserves, conditions climatiques favorables). Lorsque les conditions sont très favorables, l'intervalle entre les repas peut augmenter jusqu'à 8 à 10 jours. Lorsque les femelles subissent un stress, par exemple nutritionnel en ne se nourrissant qu'une fois par semaine, les pupes produites sont de plus petite taille, sont moins chargées de réserves et possèdent moins de défenses immunitaires. À l'état adulte, les individus issus de pupes dont la mère a été stressée sont plus susceptibles à une infection trypanosomienne que ceux provenant de tsé-tsé non stressées.

L'alimentation est un des moments les plus dangereux pour une mouche tsé-tsé, puisqu'elle peut être tuée par les mouvements défensifs de l'hôte. Or, il faut rappeler que, en raison de leur taux de reproduction bas, toute mortalité supplémentaire pour les adultes représente une menace pour la population. Il n'est donc pas surprenant que les tsé-tsé aient tendance à piquer leurs hôtes sur les parties où elles ont le moins de probabilité d'être atteintes par ces mouvements défensifs, par

exemple sur les parties inférieures des membres antérieurs ou sur l'abdomen pour le bétail. L'observation de ce type de comportements a mené à la proposition de limiter l'application d'insecticides à ces parties du corps des bovins domestiques, dans un souci d'efficacité et de rentabilité. Cela explique aussi probablement l'affinité de certaines tsé-tsé pour des hôtes ne se défendant que peu ou pas du tout (reptiles notamment).

Il doit être souligné que, contrairement à d'autres diptères qui se nourrissent de sucres végétaux (les deux sexes de moustiques notamment), les glossines sont considérées comme exclusivement hématophages chez les deux sexes. Leur métabolisme ne serait donc pas basé principalement sur le métabolisme des glucides, fait confirmé par l'analyse du génome (cf. *supra*), mais utilise des voies métaboliques basées sur la consommation de l'alanine et de la proline pour l'initiation du vol, ainsi que l'oxydation des di- et triglycérides pour les autres phases nécessitant de l'énergie. On peut toutefois se demander pourquoi les tsé-tsé n'utiliseraient pas du tout les sucres, qui demeurent très abondants dans les plantes de leurs habitats, d'autant qu'elles ont la capacité de les digérer.

Déplacements et cycle d'activité

Les tsé-tsé sont peu mobiles. Au cours d'une journée, une femelle se déplace en moyenne 5 minutes par jour, tandis qu'un mâle se déplace de 5 à 50 minutes. Les vols sont effectués à très faible hauteur (0,5 m), rapidement, et sous forme de « sauts » très courts. Ce mode de déplacement est lié à la source d'énergie peu efficace utilisée, la proline, qui nécessite des moments de récupération pour la tsé-tsé. Les déplacements ont pour objectifs la recherche d'un hôte pour le repas de sang ou de sites de repos favorables (pour les 2 sexes), ainsi que la recherche de sites de larviposition pour les femelles, et la recherche de femelles pour les mâles.

Les marqueurs microsatellites utilisés en génétique des populations confirment les travaux de marquage-lâcher-recapture montrant que la

recolonisation de zones précédemment traitées contre les tsé-tsé se fait au rythme de quelques kilomètres par an, une quinzaine pour les espèces du groupe morsitans et 5 à 10 km pour celles du groupe palpalis. Certaines femelles âgées sont manifestement capables de parcourir des distances plus longues et de traverser l'espace séparant deux bassins versants au point où ils sont le plus proches, et ce flux de gènes explique l'absence de dérive génétique entre populations de bassins versants différents. La différenciation génétique semble ainsi plus liée à la distance géographique le long d'un cours d'eau qu'à l'appartenance à des bassins versants différents pour *G. tachinoides* et, à un moindre degré, pour *G. palpalis*. Les mouvements des tsé-tsé riveraines se font majoritairement en une dimension, longitudinalement au cours d'eau, à l'exception de la saison des pluies durant laquelle elles peuvent sortir de la galerie grâce à l'augmentation de l'humidité relative. Les glossines du groupe morsitans se déplacent plus dans un système en deux dimensions au sein des savanes leur offrant ces possibilités. Enfin, l'importance des déplacements passifs des tsé-tsé est peu connue et certainement sous-estimée. Elles peuvent en effet être transportées par leurs hôtes animaux (troupeaux de bovins transhumants) ainsi que par les différents moyens de déplacement utilisés par l'Homme (pirogue notamment, mais aussi vélo, véhicule, etc.).

Les déplacements d'une tsé-tsé à la recherche d'un hôte sont la résultante de mécanismes complexes dépendants de plusieurs facteurs, certains spécifiques à la tsé-tsé (espèce, âge, sexe, état physiologique), d'autres à l'hôte, ainsi que des variables environnementales (saison, heure de la journée). Les capacités visuelles et olfactives des tsé-tsé sont très sollicitées pour la recherche d'hôtes nourriciers, et elles ont fait l'objet d'études très poussées, qui ont notamment permis de mettre au point des systèmes d'attraction et de piégeage remarquables d'efficacité et de spécificité. Des différences existent à cet égard entre les espèces du groupe morsitans et celles du groupe palpalis, les premières étant beaucoup plus attirées par les formes horizontales et de

grande taille et faisant beaucoup plus appel à l'olfaction que les secondes. Il a récemment été suggéré que ces différences apparentes pourraient être davantage liées à la géométrie distincte des habitats dans lesquels elles évoluent qu'à des capacités innées des espèces des deux groupes. L'Homme est un hôte particulier pour la tsé-tsé, car il est admis depuis longtemps que son odeur repousse les glossines du groupe morsitans. Ce n'est pas le cas pour *G. palpalis* et *G. fuscipes*, principaux vecteurs de *T. b. gambiense*, qui sont au contraire attirées par l'odeur humaine. On peut au passage remarquer la ressemblance des pièges mis au point pour les glossines riveraines avec la forme de l'hôte humain (fig. 15.6), alors que les pièges utilisés pour les glossines de savane d'Afrique australe et de l'Est miment davantage leurs hôtes animaux (voir également la partie « Surveillance, prévention, contrôle » de ce chapitre).

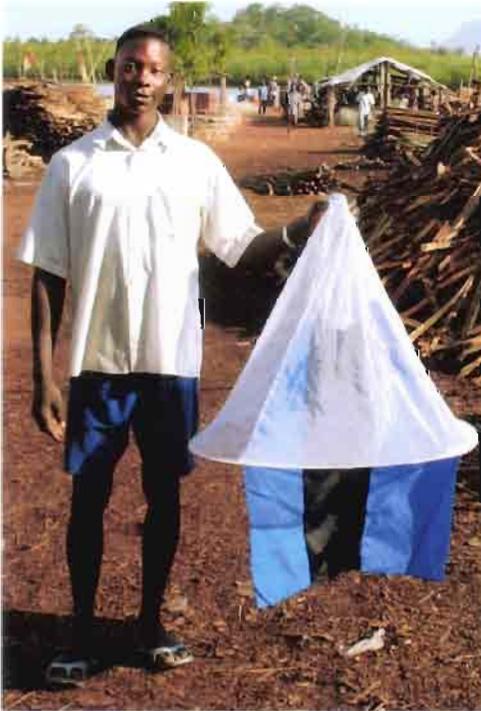


Figure 15.6 – Similarité de forme entre un piège Vavoua et un homme.

© Cimad/J. Bouyer

Le bactériome des tsé-tsé

Plusieurs types de bactéries sont trouvés chez la tsé-tsé, certaines étant des symbiontes. L'endosymbionte obligatoire *Wigglesworthia glossinidia*, intracellulaire dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen de l'adulte et de la larve, et extracellulaire dans les glandes lactifères, joue un rôle clé dans l'immunité et dans la synthèse de vitamines B nécessaires à la fertilité. En l'absence de *Wigglesworthia*, il se produit des avortements, et les adultes issus de larves de tsé-tsé dépourvues de ce micro-organisme présentent des déficits immunitaires sévères.

Un autre symbionte présent dans les tissus des gonades des mâles et des femelles est *Wolbachia*, notamment *Wolbachia pipientis*. Il induit des incompatibilités cytoplasmiques et peut donc être utilisé comme moyen de lutte génétique, les femelles infectées par *Wolbachia* ayant un avantage reproductif par rapport aux non infectées. Plusieurs événements de transferts d'ADN de *Wolbachia* dans le génome de la tsé-tsé sur différents chromosomes (il n'y en a que 3 paires chez la tsé-tsé) ont été identifiés.

La bactérie *Sodalis glossinidius* est également symbiotique et présente dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen et d'autres tissus, de manière intra- et extracellulaire. Elle est impliquée dans la susceptibilité à l'infection par les trypanosomes et d'autres organismes en sécrétant une chitinase qui affaiblit la réponse immune de la tsé-tsé. *Sodalis* peut être modifié génétiquement pour exprimer des molécules trypanocides, et fait l'objet d'études de paratransgénèse dans ce sens, où il pourrait être diffusé dans les populations de tsé-tsé grâce à *Wolbachia* par exemple.

Baucoup d'autres bactéries ont été observées chez les tsé-tsé, appartenant à des espèces connues, mais également à des espèces nouvellement identifiées (par exemple *Serratia glossinae*) dont on ne connaît pas précisément le rôle. Des virus ont également été décrits, dont le plus célèbre est sans doute le virus de l'hyperplasie des glandes salivaires, capable de faire s'effondrer les effectifs de colonies d'insectariums de tsé-tsé utilisées pour la lutte génétique par irradiation des mâles stériles.

IMPORTANCE MÉDICALE ET VÉTÉRAIRE

Il est aujourd'hui difficile de s'imaginer combien la présence des mouches tsé-tsé a pu façonner la physionomie géopolitique et humaine du continent africain au cours de son histoire. Un mal décrit dès l'Antiquité, capable de repousser des invasions, d'entraver les transports, de ralentir le peuplement et de réduire à néant toute possibilité d'élevage dans certaines régions. Depuis les travaux du biologiste britannique D. Bruce en Afrique du Sud à la fin du XIX^e siècle, la cause de ce mal porte un nom : les trypanosomes africains. Les glossines sont en effet les principaux vecteurs de ces protistes parasites de nombreux vertébrés et responsables des trypanosomoses africaines.

Trypanosomes et trypanosomoses africaines

Les trypanosomoses africaines constituent un ensemble de maladies négligées dont les conséquences socio-économiques sont désastreuses pour l'Afrique subsaharienne. Elles résultent d'infections par des parasites obligatoires extracellulaires appelés trypanosomes (Kinetoplastida : Trypanosomatidae), dont les plus pathogènes sont exclusivement transmis par la piqûre de la mouche tsé-tsé (il existe également des trypanosomes de reptiles, de batraciens, etc.). Deux espèces de trypanosomes africains sont responsables de la trypanosomose humaine africaine (THA), également appelée « maladie du sommeil », tandis qu'au moins sept autres espèces causent différentes formes de trypanosomoses animales africaines (TAA) ou nagana (tabl. 15.2). En plus de ces trypanosomes transmis biologiquement (ou cycliquement) par les tsé-tsé, il existe des trypanosomes transmis mécaniquement par des insectes piqueurs (tabanides, stomoxes). Ces trypanosomes ont une répartition mondiale (Afrique du Nord, Amérique latine, Asie, et même Europe) et leur impact économique, probablement majeur, est très mal connu.

Présent en Afrique centrale et occidentale, *Trypanosoma brucei gambiense* est responsable d'au moins 97 % des cas de THA. Le cycle de transmission de *T. b. gambiense* est principalement anthroponotique, avec une participation de réservoirs animaux dont l'importance exacte dans la persistance de certains foyers reste inconnue et controversée. Chez l'Homme, l'infection de type chronique évolue lentement et est caractérisée par deux phases successives : 1) une phase lymphatico-sanguine associée à de fortes fièvres durant laquelle les parasites, qui demeurent toujours extracellulaires, envahissent les circulations lymphatique et sanguine puis y prolifèrent par vagues successives, de façon plus ou moins active durant plusieurs mois à plusieurs années ; 2) une phase méningo-encéphalitique, plus courte, durant laquelle les parasites passent la barrière hémato-méningée et envahissent certaines régions du système nerveux central causant, entre autres, les troubles du rythme veille/sommeil caractéristiques de la THA. En l'absence de traitement, la maladie est mortelle, mais des phénomènes de trypanotolérance humaine ont été documentés. Dans moins de 3 % des cas, c'est *T. b. rhodesiense*, présent en Afrique orientale et australe, qui est responsable d'une forme aiguë de la THA, évoluant sur plusieurs semaines à plusieurs mois. Le cycle de transmission de *T. b. rhodesiense* est zoonotique et implique principalement les mammifères sauvages et le bétail, bien que des pics de transmission interhumaine puissent survenir en périodes épidémiques. Il n'existe ni traitement prophylactique ni vaccin pour prévenir la THA, principalement en raison de la considérable capacité de « camouflage » des parasites, plus connue sous le nom de variation antigénique. Une population de parasites échappe ainsi au système immunitaire en modifiant de manière périodique et synchrone l'ensemble de leurs glycoprotéines de surface. Les quelques traitements disponibles présentent une posologie complexe nécessitant l'hospitalisation des malades pour plusieurs jours. En 2012, moins de 10 000 nouveaux cas ont été déclarés à l'OMS, au moins autant restant probablement

Tableau 15.2 – Principaux vecteurs et réservoirs des trypanosomes africains transmis par les mouches tsé-tsé.

Trypanosomes					Hôtes principaux									
Sous-Genres	Groupes	Espèces	Taille (en µm)	Impact socio-économique	Vecteurs				Réservoirs					
					Transmission	Espèces	Développement	Durée	Homme	Animaux domestiques	Animaux sauvages	Animaux de laboratoire	Maladie	
Dutonella	Vivax	<i>T. vivax</i>	20-26	++	vectorielle (glossines) et mécanique (tabanidés et mucidés)	<i>G. morsitans</i> , <i>G. longipalpis</i> , <i>G. palpalis</i> , <i>G. tachinoïdes</i> , <i>G. pallidipes</i>	Proboscis	1 semaine	Non	Bovidés, ovidés, capridés, équidés	Ruminants et équidés	Chèvres, (souris)	TAA / nagana (souma / gobiat)	
		<i>T. uniforme</i>	12-20	+						?	Bovidés, ovidés et capridés	Ruminants	?	TAA / nagana
Nannomonas	Congolense	<i>T. congolense</i>	11-41	+++	vectorielle	<i>G. morsitans</i> , <i>G. longipalpis</i> , <i>G. pallidipes</i> , <i>G. palpalis</i> , <i>G. tachinoïdes</i> , <i>G. brevipalpis</i>	Intestin moyen et proboscis	2 semaines	Non	Bovidés, ovidés, capridés, équidés, camélidés, suidés, canidés et félidés	Nombreux groupes	Rats, souris, cobayes, lapins et chèvres	TAA / nagana (ghundi)	
		<i>T. godfreyi</i>	9-22	?						?	Suidés	Suidés	?	TAA / nagana chronique
		<i>T. simiae</i>	9-24	?						<i>G. morsitans</i> , <i>G. brevipalpis</i>	Suidés	Suidés et primates	Lapins et singes	TAA / nagana aigu
Picnomonas		<i>T. suis</i>	13-19	?	vectorielle	<i>G. morsitans</i> , <i>G. brevipalpis</i>	Intestin moyen, glandes salivaires et proboscis	3 semaines	Non	Suidés	Suidés et primates	?	TAA / surra chronique	
Trypanozoon	Brucei	<i>T. brucei brucei</i>	11-39	++	vectorielle	Groupe Morsitans : <i>G. morsitans</i> , <i>G. swynnertoni</i> , <i>G. pallidipes</i>	Intestin moyen, œsophage et glandes salivaires	3 semaines	8 % des cas	Non	Bovidés, ovidés, capridés, équidés, camélidés, suidés et canidés	Bovidés, ovidés, capridés, équidés, camélidés, suidés et canidés	Rats, souris, cobayes, lapins et <i>Thamnomys</i>	TAA / nagana (aina / baleri)
		<i>T. brucei rhodesiense</i>	12-42	+++							Groupe Palpalis : <i>G. palpalis</i> , <i>G. fuscipes</i> , <i>G. tachinoïdes</i>	92 % des cas	?	THA / maladie du sommeil chronique
		<i>T. brucei gambiense</i>	12-35	+++										

À noter : *T. vivax* a également été précédemment connu sous les noms de *T. cazalboui*, *T. caprae*, *T. angolense* ou *T. bovis* ; *T. b. brucei* a été connu comme *T. togolense*, *T. elephantis*, *T. pecaudi*, *T. anceps*, *T. ugandae* ou *T. dukei*.

non détectés, en particulier dans les zones rurales reculées ainsi que dans les zones de conflits. On estime qu'environ 70 millions de personnes vivant dans les 38 pays d'Afrique subsaharienne infestés par les mouches tsé-tsé sont exposées à différents niveaux de risque à la THA, notamment en République démocratique du Congo, en Angola, au Sud-Soudan et en République centrafricaine.

D'autres trypanosomes africains causent de graves maladies chez le bétail (cf. tabl. 15.2). Les trypanosomes ubiquistes *T. vivax* et *T. congolense* sont les principaux agents pathogènes des bovins et autres ruminants, tandis que des trypanosomes plus spécifiques tels que *T. simiae*, *T. godfreyi* et *T. suis* peuvent provoquer une mortalité élevée chez les porcs domestiques. La TAA limite toujours le développement agricole sur le continent africain en dépit de la disponibilité des médicaments prophylactiques et curatifs : malgré les 35 millions de doses de trypanocides administrées, près de 3 millions de têtes de bétail succombent chaque année à la maladie, et les pertes agricoles directes et indirectes résultant de la présence des trypanosomes sont évaluées à plus de 4 milliards de dollars par an. De plus, il est inquiétant de voir l'efficacité de ces traitements sérieusement menacée par une augmentation de la résistance de certains trypanosomes. La sévérité des symptômes est corrélée au degré de susceptibilité immunogénétique de l'hôte à l'infection, ainsi qu'à son état physiologique.

Les glossines mâles et femelles sont les vecteurs biologiques exclusifs des trypanosomes et on peut supposer que toutes les espèces de glossines peuvent agir comme tels. En outre, et bien que ce phénomène soit difficilement quantifiable, une transmission mécanique directe (par piqûres successives) est possible par d'autres insectes hématophages tels que les tabanidés et les stomoxes, en particulier pour *T. vivax* et *T. evansi* hors des zones à glossines. Afin d'améliorer les mesures de contrôle de la transmission des trypanosomes, la compréhension du développement des parasites et de leurs

interactions avec la mouche tsé-tsé est d'une grande importance. Nous décrivons ici les trois principaux types de cycles parasitaires correspondant aux trois espèces de trypanosomes les plus pathogènes, à savoir *T. vivax*, *T. congolense* et *T. brucei*.

Cycles parasitaires des trypanosomes

Trois types de développement

Une mouche tsé-tsé ingère des trypanosomes lors d'un repas de sang sur un mammifère infecté. Ces trypanosomes sanguins suivent alors un cycle de développement obligatoire plus ou moins complexe selon les espèces de trypanosomes, composé de plusieurs étapes de prolifération, de migration et de différenciation dans les différentes parties du tube digestif de la mouche. Au final, les parasites sont transmis via la salive à un nouvel hôte mammifère sous forme de trypanosomes métacycliques infectieux. L'achèvement de ce cycle de développement peut prendre de quelques jours pour *T. vivax* jusqu'à trois semaines pour *T. brucei*. Cela implique des adaptations spécifiques du parasite aux divers micro-environnements rencontrés, notamment métaboliques, morphologiques et antigéniques. Trois programmes de développement distincts ont été décrits en fonction de la complexité de leur parcours dans le tractus digestif de la tsé-tsé (cf. tabl. 15.2 et fig. 15.7). Le développement des parasites du groupe de *T. vivax* (sous-genre *Duttonella*) est limité au cibarium et au proboscis. Dans le sous-genre *Nannomonas*, trois espèces, dont *T. congolense*, se développent successivement dans l'intestin antérieur, l'œsophage et le proboscis. Le groupe *T. brucei* (sous-genre *Trypanozoon*) contient trois espèces de trypanosomes, dont les deux espèces pathogènes pour l'Homme (*T. b. gambiense* et *T. b. rhodesiense*), qui se développent successivement dans l'intestin postérieur, l'intestin antérieur, l'œsophage et les glandes salivaires des glossines. Il est admis qu'une tsé-tsé infectée le restera toute sa vie.

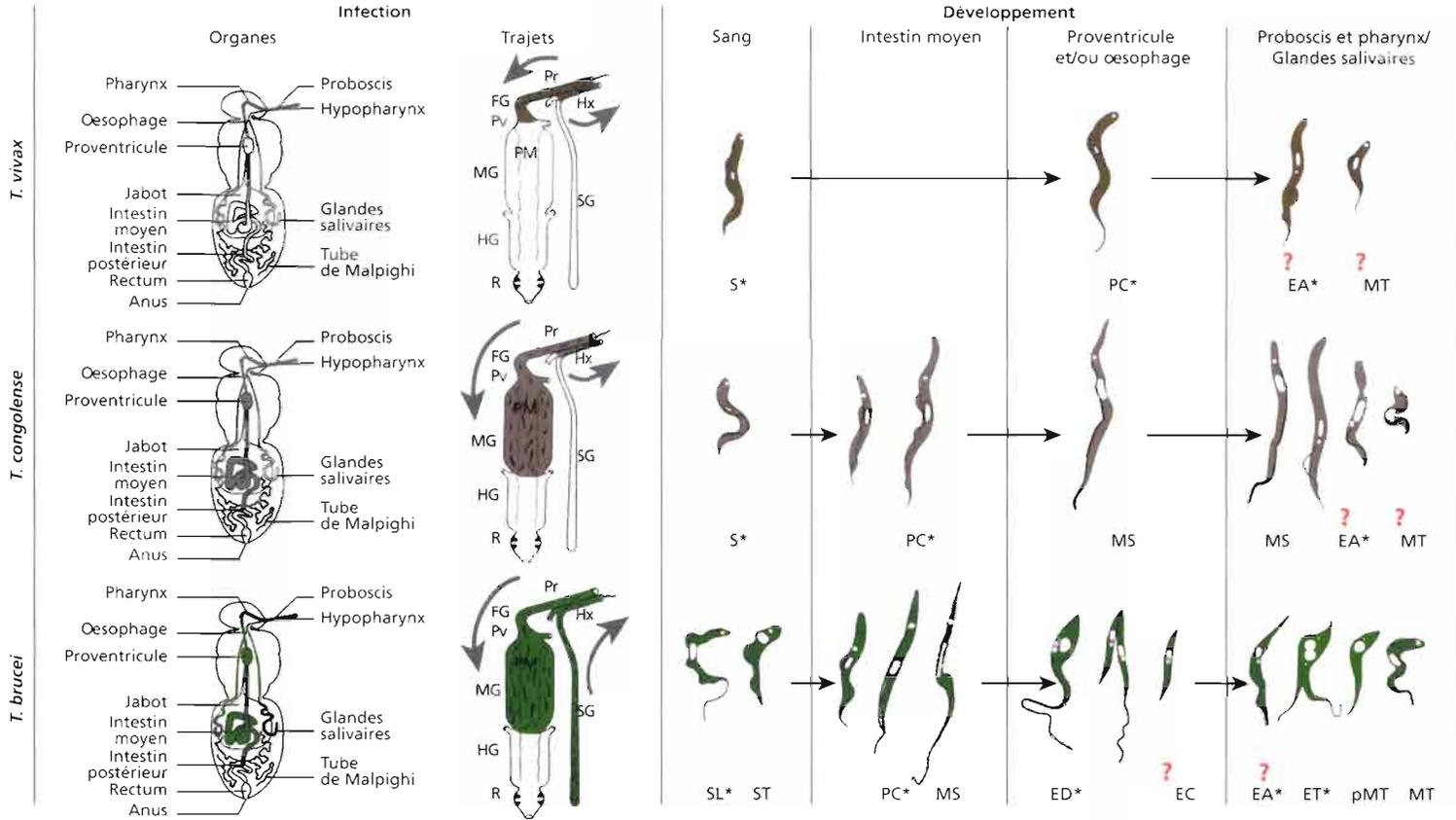


Figure 15.7 – Les trois types de développement des trypanosomes africains dans la mouche tsé-tsé.

Les trajets effectués par les parasites dans le tube digestif des glossines sont schématiquement présentés dans les panneaux de gauche (adapté de HOARE, 1972).

Les différentes formes successives de parasites observées dans les différents organes sont présentées dans l'ordre chronologique de leur apparition sur les panneaux de droite (adapté de HOARE, 1972 ; PEACOCK *et al.*, 2007 ; ROTUREAU *et al.*, 2012).

Les astérisques indiquent les étapes de prolifération et les points d'interrogation indiquent une incertitude au sujet du type de division et/ou des formes de transition impliquées. Pr : proboscis ou trompe ; FG : oesophage ; Pv : proventricule ; PM : membrane péritrophique ; MG : intestin moyen ; HG : intestin postérieur ; R : rectum ; Hx : hypopharynx ; SG : glandes salivaires ; SL : trypanostigote sanguin mince ; ST : trypanostigote sanguin trapu ; PC : trypanostigote procyclique ; MS : trypanostigote mésocyclique ; DE : long épimastigote en division asymétrique ; SE : épimastigote court ; AE : épimastigote attaché ; ET : cellule en division épi-trypo ; pMT : trypanostigote pré-métacyclique ; MT : trypanostigote métacyclique.

Adapté de ROTUREAU et VAN DEN ABEELE (2013), montage de la figure : Brice Rotureau, Institut Pasteur.

Alternance des morphotypes trypomastigote et épimastigote

Une caractéristique remarquable commune à ces trois programmes de développement est l'alternance des deux morphotypes trypomastigote et épimastigote. Ces morphotypes sont définis en fonction de la position relative du kinétoplaste (ADN circulaires mitochondriaux condensés) par rapport au noyau. Chez les trypomastigotes, le kinétoplaste est situé entre le noyau et l'extrémité postérieure de la cellule, tandis qu'il est positionné de l'autre côté chez les formes épimastigotes, c'est-à-dire entre le noyau et l'extrémité antérieure de la cellule. Ce changement de morphotype implique une réorganisation interne drastique et coûteuse pour le parasite ; son caractère systématique suggère donc un rôle essentiel pour le développement des trypanosomes. À l'inverse, les chemins assez distincts empruntés par les trois groupes de trypanosomes pourraient résulter d'adaptations spécifiques issues d'une longue coévolution entre les parasites et leurs vecteurs afin de minimiser les compétitions inter-trypanosomes et de maximiser leur transmission.

Pour *T. vivax* et *T. congolense*, un seul type de parasites trypomastigotes prolifère dans la circulation sanguine de l'hôte mammifère. En revanche, deux types sont distingués pour *T. brucei* : le trypomastigote mince prolifératif et le trypomastigote trapu quiescent pré-adapté à la tsé-tsé, que l'on observe durant les pics de parasitémie. Ces deux types de parasites métabolisent principalement le glucose abondamment disponible chez l'hôte et expriment à leur surface un manteau d'antigènes variables (VSG) caractéristique des stades infectieux. Quelques heures après l'ingestion de *T. brucei* et *T. congolense*, les trypomastigotes trapus circulants se différencient en trypomastigotes procycliques dans l'intestin postérieur de la mouche, où ils commencent à proliférer pour atteindre une population de plusieurs dizaines de milliers d'individus (cf. fig. 15.7). Dans les formes procycliques de *T. brucei*, un manteau de procyclines remplace les VSG et la respiration oxydative a supplanté la glycolyse.

Plusieurs centaines de ces parasites procycliques traversent alors la membrane péritrophique, s'allongent progressivement et migrent vers la partie antérieure de l'intestin sous forme de longs trypomastigotes mésocycliques non prolifératifs. Une fois dans le proventricule, les trypomastigotes mésocycliques de *T. brucei* poursuivent leur allongement, s'amincissent et adoptent une configuration épimastigote via une migration postérieure de leur noyau de l'autre côté de leur kinétoplaste. Ensuite, ces longs épimastigotes, dont la forme rappelle celle des spermatozoïdes humains, entrent en division asymétrique dans le proventricule et l'œsophage, afin de produire un épimastigote long et un épimastigote court. Contrairement à *T. brucei*, les trypomastigotes mésocycliques de *T. congolense* cessent de se diviser dans le proventricule et leur taille s'uniformise. Ils conservent cette morphologie trypomastigote lors de la migration jusqu'au proboscis où la transition trypomastigote-épimastigote se produit, sans aucune division asymétrique apparente. Pour *T. vivax*, seule une petite partie des formes sanguines ingérées survit dans l'œsophage et la région cibariale, et subit un cycle de développement très court de la forme trypomastigote à la forme épimastigote.

Dans le cibarium et le proboscis, les épimastigotes de *T. congolense* fraîchement différenciés se fixent alors par leur flagelle à la matrice de chitine (formation de rosettes), prolifèrent et produisent des métacycliques infectieux par un processus indéfini (division cellulaire ou simple différenciation). Au contraire, ce sont les longues formes épimastigotes en division asymétrique de *T. brucei* qui migrent du proventricule vers les glandes salivaires, en passant par l'œsophage et le proboscis. On pense que l'épimastigote long et très mobile joue le rôle de transporteur pour l'épimastigote court, le conduisant jusqu'aux glandes salivaires de façon synchronisée à la division asymétrique. La permanence de ce processus ou sa survenue durant une fenêtre temporelle précise restent toujours en débat, car seuls très peu de parasites (entre 1 et 5) parviennent à destination pour initier l'étape suivante. Cette sélection/réduction drastique de

la population de *T. brucei* se traduit en zone d'endémie par des taux d'infection des glandes salivaires des glossines inférieurs à 1 %. Une fois dans les glandes salivaires, les épimastigotes courts s'attachent à l'épithélium via leur flagelle, expriment un nouvel antigène de surface invariant spécifique (BARP) et s'allongent. Deux modes de prolifération distincts se produisent alors simultanément dans les glandes salivaires. Le premier cycle produit deux épimastigotes identiques qui restent attachés à l'épithélium. Ce mode de prolifération est prédominant dans les étapes précoces de l'infection, afin d'assurer une colonisation rapide des glandes. Le second mode est plus fréquent à des stades ultérieurs de l'infection et implique une autre division asymétrique (cf. fig. 15.7). Il produit une cellule fille qui mûrit en forme métacyclique infectieuse libérée dans la salive. Ces deux cycles cellulaires alternatifs contribuent à la production continue de parasites infectieux et induisent une importante modification de la composition de la salive. Cela entraîne en particulier chez la tsé-tsé infectée une chute du potentiel anti-hémostatique et une réduction des performances d'alimentation se traduisant par une augmentation des contacts vecteur/hôte, et par conséquent par une augmentation des probabilités de transmission des parasites présents dans la salive.

Une coévolution ancienne des trypanosomes dans les glossines

La complexité de ces cycles de développement témoigne de l'ancienneté de la coévolution des trypanosomes africains dans les glossines. Les mouches tsé-tsé sont des hôtes vecteurs doublement primordiaux pour les trypanosomes africains, dans la mesure où elles assurent le maintien et la transmission des populations de parasites à de nouveaux hôtes, à chaque repas sanguin et pendant toute leur durée de vie, et parce qu'elles sont le lieu d'échanges génétiques entre les populations trypanosomiennes. Le développement de *T. vivax*, bien qu'apparemment plus simple, n'est pas complètement élucidé. Les développements de *T. brucei* et de *T. congolense*

sont particulièrement complexes dans le vecteur. La population de *T. brucei* subit un effondrement lors de la différenciation et de la migration de l'intestin vers les glandes salivaires. Il résulte de ce goulot d'étranglement que des variants rares peuvent éventuellement être amplifiés et par la suite transmis de façon efficace à un nouvel hôte mammifère. De plus, pour *T. brucei* et *T. congolense*, des échanges génétiques intra- et inter-clonaux se produisent à des stades précis de leur développement dans le vecteur. Chez *T. brucei*, un événement de type méiotique suivi d'une fusion des gamètes se produit parmi certaines formes épimastigotes attachées dans les glandes salivaires. Par conséquent, il est peu probable que ces parasites restent génétiquement inchangés après la transmission par la mouche. Toutefois, l'importance d'un mécanisme d'échange sexué si complexe reste énigmatique en raison de l'infime probabilité que deux souches de *T. brucei* différentes se rencontrent dans le même vecteur et qu'elles parviennent toutes deux à se développer dans les glandes salivaires. Les événements de recombinaison issus d'accouplements intraclonaux pourraient être considérés comme un avantage évolutif, car ils introduisent une certaine variabilité génétique dans les trypanosomes métacycliques. La probabilité d'échanges génétiques sexuels pour *T. congolense* dans la mouche tsé-tsé pourrait en revanche être plus élevée, bien qu'aucune précision ne soit disponible concernant les stades de développement concernés. Enfin, la diversité génétique au sein des populations de *T. vivax* est apparemment très faible, ce qui pourrait favoriser la transmission non cyclique par d'autres diptères hématophages.

Transmission et épidémiologie

La transmission des trypanosomes repose principalement sur la présence simultanée et les interactions efficaces entre au moins trois acteurs : le parasite, l'hôte mammifère et l'hôte vecteur.

Sur les 31 espèces de glossines, seules une douzaine, principalement des groupes palpalis et morsitans, sont des vecteurs efficaces des

trypanosomes en raison de leur capacité vectorielle, de leur distribution et de leur comportement (cf. tabl. 15.1 et 15.2). La survenue d'infections par les trypanosomes africains est donc principalement gouvernée par la distribution des glossines compétentes pour la transmission de ces parasites. Toutefois, alors que la TAA survient apparemment sur l'ensemble des territoires infestés de glossines, la THA est transmise dans des foyers épidémiques limités dans l'espace, et ce, pour des raisons qui restent inconnues à ce jour.

Pour être infectée, une mouche doit se nourrir sur un hôte infecté avec des trypanosomes sanguins. Un tel hôte mammifère constitue alors un réservoir de trypanosomes, une source durable d'infection pour les mouches saines. La plupart des animaux domestiques et des Hommes sont sensibles aux trypanosomes qui déclenchent chez eux des infections létales à terme. Durant la phase chronique de la maladie, ils constituent des réservoirs potentiels de trypanosomes. Cependant, certains animaux domestiques (bovins Baoulé et N'Dama, mouton Djallonké, chèvre naine d'Afrique de l'Ouest) ou sauvages (guib harnaché) ou certains Hommes naturellement résistants constituent des réservoirs essentiels aux trypanosomes. Ils contribuent malgré eux (trypanorésistance ou trypanotolérance) au maintien des populations trypanosomiennes.

En contrepartie, le risque d'infection pour des populations humaines et animales saines dépend : 1) du taux d'infection des mouches ; 2) de la compétence des mouches à permettre un développement parasitaire complet ; 3) des occasions d'inoculation des formes infectieuses du parasite au mammifère.

Taux d'infection des tsé-tsé

Le taux d'infection des tsé-tsé varie selon :

– la région : dans une région donnée, le taux d'infection dépend du taux d'infection des hôtes préférés présents, de l'âge moyen de la population de glossines (le risque augmentant avec l'âge pour les trypanosomes animaux), des conditions

climatiques (le risque augmentant généralement avec la température jusqu'à un certain seuil) ;

– l'espèce de tsé-tsé : *G. morsitans*, *G. longipalpis*, et *G. pallidipes* présentent généralement des taux d'infection par une ou plusieurs espèces de trypanosomes supérieurs à 20 %, alors que le taux d'infection de *G. tachinoides* ou *G. palpalis* est le plus souvent inférieur à 10 % ;

– l'espèce de trypanosome : dans les populations du groupe *morsitans* en zone d'endémie, en moyenne au moins 20 % des mouches sont infectées par *T. vivax*, 10 % par *T. congolense* et moins de 1 % par *T. brucei*.

Compétence vectorielle des tsé-tsé

L'aptitude des mouches à héberger un développement parasitaire complet varie d'une espèce et d'un individu à l'autre.

De nombreux facteurs biologiques déterminent la compétence d'une glossine à transmettre les trypanosomes : l'âge, le sexe, le statut nutritionnel et la flore endosymbiotique. En lien avec la maturation du système immunitaire et la mise en place de la membrane péritrophique, une glossine ténérale (*i.e.* jeune n'ayant pas encore pris de repas de sang) sera plus susceptible à l'infection par les trypanosomes qu'une mouche adulte. De même, les taux d'infections augmentent avec le stress nutritionnel. La présence de l'endosymbionte *Sodalis glossinidius* et, vraisemblablement, d'une faune intestinale microbienne adéquate participe également à la compétence vectorielle d'une tsé-tsé.

Le système immunitaire de la glossine joue un rôle crucial dans le développement des trypanosomes. Les protéines reconnaissant les peptidoglycanes (PGRP), les peptides antimicrobiens (AMP) produits par la voie IMD (*immune deficiency pathway*) du système immunitaire, en particulier l'attacine, les lectines intestinales, les composés antioxydants, la protéine EP (riche en répétitions glutamate-proline) et la structure de la membrane péritrophique sont autant d'éléments qui régulent la nature des interactions entre les trypanosomes, la mouche tsé-tsé et ses symbiontes.

La transmission des trypanosomes aux vertébrés

Pour transmettre l'infection à l'Homme ou aux animaux domestiques, les tsé-tsé doivent vivre dans le même biotope que leurs hôtes, et les piquer de manière fréquente. *Trypanosoma b. gambiense* est principalement transmis d'homme à homme (anthroponose). La THA à *T. b. gambiense* survient aujourd'hui le plus souvent dans des communautés installées au voisinage de points d'eau ou de gués, où l'Homme et les mouches du groupe palpalis vivent en contact étroit. Ces zones de contact peuvent constituer des foyers ou des points de départ des épidémies. En Afrique de l'Ouest, plus le climat est chaud et sec, et plus les populations de tsé-tsé se cantonnent autour des trous d'eau et dans les galeries forestières le long des cours d'eau, augmentant ainsi la fréquence des contacts avec les populations humaines et leurs animaux domestiques venant s'approvisionner en eau. Bien que le nombre total de mouches y reste peu élevé, ces contacts intimes et répétés sont propices à la transmission des parasites des hôtes infectés aux personnes saines.

Trypanosoma b. rhodesiense est en revanche transmis principalement de l'animal sauvage à l'Homme (zoo-anthroponose). La THA à *T. b. rhodesiense* frappe plutôt les villages reculés et les personnes amenées à pénétrer profondément en brousse au cours d'activités professionnelles (chasseurs, récolteurs de miel, éleveurs en bordure des grandes réserves naturelles est-africaines) ou touristiques (safaris). Ces personnes peuvent ainsi être accidentellement piquées par des glossines infectées dont la proie habituelle est le gros gibier. Occasionnellement, une épidémie peut éclater à leur retour au village si celui-ci est infesté de glossines. Concernant les trypanosomes des bovins (de façon générale), les glossines du groupe palpalis présentent un habitat restreint aux galeries forestières et aux zones humides de l'Ouest africain qui se traduit par une absence d'effort particulier pour la recherche de repas sur des hôtes mammifères venant naturellement s'abreuver dans leur espace de vie. En revanche, les principales espèces du groupe

morsitans présentent un habitat plus vaste dans les savanes d'Afrique centrale et de l'Est, associé à un comportement de chasse très développé. Ces dernières sont des vecteurs si efficaces que les éleveurs de bétail évitent, dans la mesure du possible, les zones qu'elles infestent. Toutefois, le bétail présent autour des zones de faune sauvage (parcs nationaux) et les troupeaux qui transhumement vers de nouveaux pâturages ou vers les marchés peuvent subir de très lourdes pertes.

Bien que plusieurs modèles aient été mis au point pour comprendre la circulation de *T. brucei*, anticiper de possibles épidémies et mesurer l'impact des méthodes de lutte, il nous semble que les deux observations suivantes sont d'une importance capitale dans l'épidémiologie de la THA et devraient être étudiées prioritairement afin que les modèles construits se rapprochent au plus près de la réalité :

- les infections matures de *T. brucei* dans les glandes salivaires des tsé-tsé présentes dans les foyers actifs de THA sont faibles, voire exceptionnelles, puisque généralement comprises entre 0 et 1 % au maximum, et ce malgré l'utilisation d'outils moléculaires les plus sensibles. Cela suggère l'existence de mécanismes évolutifs probablement encore incompris entre le trypanosome, la tsé-tsé, les symbiontes et l'hôte mammifère, permettant à *T. brucei* d'accomplir son cycle ;

- la répartition géographique originale de la THA sous formes de foyers délimités (ce qui n'est pas le cas pour les TAA) en dehors desquels la maladie n'existe pas, bien que les acteurs du cycle soient apparemment présents, si elle est admise de tous n'a à notre connaissance jamais été expliquée. Il est donc aujourd'hui nécessaire de comprendre les raisons de l'existence de cette distribution focale, si l'on veut développer des modèles utiles à l'élimination de la THA.

SURVEILLANCE, PRÉVENTION ET CONTRÔLE

Les tsé-tsé, à la fois vecteurs et réservoirs de trypanosomes (une tsé-tsé reste infectée toute sa vie), représentent le lien entre le parasite et

l'hôte mammifère, Homme ou animal. Toute réduction de leur densité va donc provoquer une réduction de la transmission, et contribuer aux efforts de lutte et à la pérennité de ces efforts.

Dans le cas de la THA, la lutte antivectorielle (LAV) constitue un complément indispensable à la stratégie de dépistage-traitement des malades. De plus, et cela est souvent oublié, en l'absence de vaccin et de toute chimioprophylaxie, c'est la lutte antivectorielle, dont l'objectif est de réduire le contact Homme/vecteur, qui constitue la seule prévention et protection pour l'Homme contre la piqûre infectante de la tsé-tsé. Actuellement en 2014, plus de 92 % des cas de THA sont dus à *T. b. gambiense*, transmis par les glossines du groupe palpalis, plus précisément par deux espèces : *G. fuscipes* et *G. palpalis*. Sur ces deux espèces, des recherches récentes ont permis de réactualiser l'intérêt de la communauté internationale pour la lutte par piégeage, grâce à la mise au point d'écrans de taille réduite qui sont plus rentables économiquement que les anciens (fig. 15.8). Cela a permis un regain d'intérêt pour la LAV dans les foyers de THA, alors qu'elle était systématiquement écartée depuis plusieurs années en raison, disait-on, de son coût. Des entreprises sont aujourd'hui capables de fournir ces écrans imprégnés par une formulation d'insecticide à effet rémanent, comparables aux moustiquaires imprégnées de lutte contre le paludisme. Il a été estimé que le coût du déploiement d'écrans imprégnés dans un foyer de THA en Ouganda se situe entre 50 et 100 \$ par kilomètre carré. Dans le rapport d'experts de l'OMS pour la lutte contre la THA de 2013, la LAV fait partie, au même titre que le diagnostic et le traitement, des activités devant être mises en œuvre pour l'élimination de la THA à *T. b. gambiense* à l'horizon 2020.

En matière de trypanosomoses animales (TAA), le traitement par trypanocides reste la solution privilégiée des éleveurs. Mais la possibilité de l'éradication complète du vecteur dans les zones de transmission existe, à la stricte condition que les ressources financières considérables nécessaires et les prérequis scientifiques d'une



Figure 15.8 – Écrans « réduits » utilisés actuellement dans les foyers de trypanosomose humaine africaine.

© LSTM/I. Tirados

approche *area wide integrated pest management* (AW/IPM) soient présents. Ainsi, il a été montré que dans les zones soumises à une forte pression démographique, les populations de tsé-tsé se fragmentent, dans certains cas jusqu'à l'isolement. Il est donc capital de préalablement s'assurer de cet isolement, de manière à établir une stratégie de lutte efficace avant toute intervention. Cela peut maintenant être réalisé par des études de génétique des populations grâce à des marqueurs ADN (microsatellites par exemple) ou grâce à la morphométrie géométrique. C'est par exemple ce qui a été réalisé dans la zone des Niayes au Sénégal, où, après que l'isolement génétique a été établi, une campagne d'éradication de *G. palpalis gambiense* par la technique de l'insecte stérile (TIS), associée aux autres outils de LAV (piégeage, animaux imprégnés d'insecticide), est en cours depuis 2013. Plusieurs zones de lutte anti tsé-tsé ciblées par des projets de la

Campagne panafricaine d'éradication de la mouche tsé-tsé et de la trypanosomose (Pattec) ont également entrepris la LAV avec cet objectif d'éradication (Burkina Faso, Ghana).

Au contraire, une analyse préliminaire sur des populations urbaines de *G. p. palpalis* à Abidjan ayant montré une absence de différenciation génétique entre ces populations, une stratégie de lutte visant le seul contrôle (baisse des densités) et non l'éradication semble plus adaptée. Cette stratégie basée sur la baisse des densités pour casser la transmission (sans nécessairement viser l'éradication) reste la plus communément utilisée.

Surveillance

Par surveillance, on entendra ici « surveillance entomologique », dans le cadre de lutte anti tsé-tsé pour le contrôle/élimination des trypanosomoses, humaine comme animales.

Pour la THA comme pour la TAA, la surveillance entomologique ne se conçoit qu'à partir des enquêtes de « collecte des données de base », ou « enquête T0 », devant permettre de planifier la lutte et d'en assurer ensuite le suivi-évaluation. Dans le cas d'une zone où la lutte doit être menée mais où les informations entomologiques manquent, les zones favorables aux tsé-tsé sont déterminées par une superposition de couches d'informations sur l'écologie, l'environnement, les habitats préférentiels propices aux différentes espèces de glossines, qui déterminent les sites d'installation des points de piégeage pour l'enquête T0. À l'issue de cette enquête, qui permet de connaître l'identité des vecteurs présents, leur densité et leur répartition spatiale, un certain nombre de ces gîtes sont ensuite retenus comme points de contrôle dans lesquels sont périodiquement placés des pièges non imprégnés dits « sentinelles » pour suivre l'évolution de la densité glossienne et mesurer l'impact du dispositif de lutte.

Une méthode complémentaire récemment développée peut être employée : il s'agit de la mesure du contact tsé-tsé/Homme (ou animal pour la TAA) par le suivi de la réponse anticorps

anti-salive de tsé-tsé, avant et pendant les opérations de lutte. Cela est particulièrement indiqué dans le cas des foyers de THA où l'éradication n'est généralement pas envisagée car irréaliste, mais où la diminution du contact tsé-tsé/Homme suffit à une interruption de la transmission. Il faut alors s'assurer de cette diminution/cessation de contact et de sa pérennité, parallèlement aux activités médicales de dépistage et de traitement pour éliminer les parasites du foyer.

Prévention

L'un des problèmes majeurs associés à la prévention des piqûres infectantes de tsé-tsé est qu'il n'existe pas (pour l'Homme) de répulsif anti tsé-tsé sur le marché.

Les barrières d'isolement

Cette technique constitue autant une stratégie de prévention que de lutte. Historiquement, le déboisement d'une partie de galerie forestière ou d'une bande de savane boisée a été pratiqué sur quelques kilomètres de large pour protéger une région assainie. Cette barrière doit être maintenue durablement. Sa largeur dépend de la capacité de dispersion de l'espèce de glossine présente. Les espèces riveraines et forestières sont plus faciles à isoler que les espèces de savane. La technique est insuffisante pour une protection permanente, mais réduit les réinvasions et en facilite le contrôle.

Ce déboisement, peu respectueux de l'environnement, est actuellement remplacé par des barrières constituées d'écrans et par des pièges imprégnés. Ils sont disposés à des densités élevées afin de resserrer les mailles et de réduire les intervalles de passage des glossines. Les dispositifs peuvent ainsi être distants de 50 m ou 100 m maximum, tandis que pour la lutte on peut les placer tous les 200 m. Les barrières doivent donc autant que possible se situer à la limite de la zone d'élimination si elle se trouve être contiguë à une autre infestée. Enfin, la faisabilité technique, notamment l'accessibilité pour permettre des contrôles réguliers, est un aspect dont il faut tenir compte.

La conduite des troupeaux

Le diagnostic de situation des risques par rapport aux ressources naturelles permet la prévention des piqûres de glossines par la mise en évidence des indicateurs de milieux favorables aux vecteurs, lieux de rendez-vous vecteurs/hôtes. Cette stratégie est naturellement utilisée par les éleveurs transhumants pour éviter les glossines au pâturage. Les feux contrôlés et leurs fumées permettent également d'éloigner les vecteurs des troupeaux.

Contrôle

Les moyens de contrôle peuvent être indirects ou directs et sont employés selon le paysage écologique et les espèces de glossines en cause. Certaines techniques, citées pour mémoire, ont été abandonnées avec l'évolution de la science et l'amélioration de la performance des outils de contrôle.

Méthodes indirectes

Éclaircissement forestier

C'est la première technique mise en œuvre. Elle a été utilisée au Nigeria entre 1938 et 1958. Jusqu'en 1970, la technique était encore pratiquée au Zimbabwe (alors Rhodésie), au Kenya, en Ouganda, en République démocratique du Congo (alors Zaïre). Elle consiste en :

- l'élimination de la végétation basse ;
- la coupe de certaines espèces d'arbres ou d'arbustes, habitats préférentiels de certaines espèces de glossines ;
- la destruction totale de la végétation sur une surface plus ou moins importante.

Cette technique de l'éclaircissement forestier présente toutefois deux inconvénients majeurs : un coût élevé, lié à son application sur de grandes superficies, et surtout une destruction de l'environnement conduisant à une importante érosion des sols. Elle est actuellement réservée à de très petites surfaces pour permettre l'accès des sites et la visibilité des écrans par les glossines.

Lutte par abattage d'hôtes nourriciers

L'abattage du gibier a été pratiqué comme moyen de lutte entre 1932 et 1954 au Zimbabwe, en Ouganda, en Afrique du Sud, au Malawi et au

Botswana. Cette stratégie découlait des conséquences de la peste qui a sévi parmi la faune sauvage de cette zone de 1895 à 1896. Elle avait pratiquement fait disparaître les glossines et la maladie. La lutte par abattage des hôtes nourriciers sauvages, très critiquée, fut logiquement abandonnée.

Méthodes directes

Lutte chimique insecticide

L'épandage d'insecticides a pris une importance croissante dès les années 1950 avec l'avènement des organochlorés.

Les pulvérisations terrestres d'insecticides sont plutôt dirigées contre les espèces de galeries forestières. Un seul traitement, réalisé en saison sèche, avec un insecticide à longue rémanence (DDT, dieldrine) en solution aqueuse pulvérisé sur la partie basse de la végétation servant de lieu de repos aux glossines : telle est la méthode utilisée au Nigeria sur près de 200 000 km² avec des pulvérisateurs dorsaux ou à moteur. Au Burkina Faso, cette technique a progressivement pris de l'importance jusqu'au moment où les pièges et les écrans imprégnés ont fait la preuve de leur efficacité et de leur facilité d'emploi depuis les années 1980. Son coût important, les conditions pénibles de sa mise en œuvre et le pouvoir résiduel et la stabilité des insecticides utilisés, entraînant une pollution durable et des répercussions sur la faune non ciblée, ont contribué à sa raréfaction.

Réalisés tôt le matin ou juste avant le coucher du soleil en saison sèche, les épandages aériens par hélicoptère, à faible vitesse (30-40 km/h) et à 1-2 m au-dessus des arbres, en suivant les méandres de la galerie, permettent à l'insecticide rémanent de bien pénétrer dans la végétation. Une telle opération présente cependant un coût très élevé, une application délicate et des effets très importants sur la faune non ciblée.

L'épandage aérien par avion d'un insecticide non rémanent tel que l'endosulfan s'entend une à deux heures après le lever du soleil ou juste avant le coucher, à 250-300 km/h et à 10-15 m au-dessus des arbres. Ce traitement non sélectif

a été principalement utilisé contre *G. morsitans* en zone de savane boisée. À faibles dosages, on observe peu d'effets sur la faune non ciblée et son coût est moins élevé que celui de l'hélicoptère. Toutefois, ce coût reste important pour une faible sélectivité. De plus, le pouvoir résiduel de l'insecticide entraîne une pollution des eaux et des terres, et la stabilité des organochlorés utilisés entraîne leur accumulation toxique dans les organismes.

L'épandage aérien a récemment connu un progrès technique très significatif. L'insecticide est désormais préparé sous formulation à très faible volume (ULV) pour être nébulisé et déposé sous forme de fines gouttelettes sur le sol. Plus de deux avions (4 à 5) volent alors simultanément pour pulvériser sur un rayon de 10 km (5 km de chaque côté du cours d'eau). Les doses de deltaméthrine sont suffisamment faibles et ciblent essentiellement les glossines. Le composé actif étant non rémanent et détruit par la chaleur et la lumière, l'épandage est effectué la nuit ou très tôt le matin. Entre 2006 et 2013, cette méthode a été employée à plusieurs reprises au Botswana, au Ghana, au Burkina Faso et en Éthiopie dans le cadre de la Pattec.

Lutte biologique

La lutte biologique est la manipulation des ennemis naturels des insectes nuisibles, visant à réduire les populations de ces derniers à des niveaux tels que l'impact en santé publique et les pertes économiques qu'elles occasionnent soient négligeables. Des recherches sont en cours, mais la technique n'est pas encore opérationnelle (action non spécifique, élevage non réalisé).

Lutte génétique

Elle est aussi biologique mais autocide. Elle « utilise toutes les conditions ou méthodes de traitement susceptibles de diminuer le potentiel reproducteur de l'insecte nuisible par altération ou modification du matériel héréditaire » (OMS, 2013).

C'est une technique très spécifique, non polluante, d'autant plus efficace que la population visée est plus faible, donc idéale pour les glossines dont

les densités auront préalablement été réduites par des méthodes conventionnelles (piégeage, traitements insecticides, etc.).

Plusieurs méthodes existent :

- contact avec des agents chimiostérilisants (tépa, métépa), des analogues hormonaux (pyriproxifène) ou des insecticides (triflumuron) : ces méthodes sont encore peu documentées et/ou en cours de développement pour les tsé-tsé ;

- radiations ionisantes (rayons X, , neutrons) : les sources de rayons sont principalement le Cobalt 60 et le Césium 137 qui provoquent des lésions chromosomiques des spermatozoïdes chez les mâles, entraînant le non-appariement des chromosomes mâles et femelles lors de la fécondation de l'œuf, et par conséquent l'arrêt plus ou moins précoce de l'embryogenèse. Elles ont tendance à être remplacées par les rayons X ;

- combinaison de ces 2 méthodes : le « *Boosted SIT* » qui permet une stérilisation plus efficace des femelles vient d'être proposé ;

- transgénèse et paratransgénèse : les symbiotes des tsé-tsé peuvent être génétiquement modifiés afin, par exemple, de diffuser des molécules trypanocides et/ou de modifier la compétence vectorielle ou la capacité de reproduction des populations cibles. Ces méthodes font l'objet de projets innovants dans plusieurs laboratoires.

Pour la Technique de l'insecte stérile (TIS), des glossines mâles nourries et stérilisées en insectarium sont lâchées dans les gîtes naturels pendant les périodes favorables, et après réduction de la population sauvage par les autres techniques, notamment chimiques. Les lâchers se font pendant la saison des pluies (conditions de survie meilleures) et après retrait des écrans insecticides. Il est nécessaire de lâcher 7 à 10 mâles stériles pour 1 mâle sauvage, ce qui nécessite une production massive de mâles, une stérilisation en nombre et une connaissance parfaite de leur comportement (compétitivité, longévité, dispersion). La réduction de ce ratio de 1/10 à 1/7 est possible selon le planning d'extinction attendu. Au Burkina Faso, par exemple, la technique du lâcher de mâles stériles a été appliquée avec

succès dans la zone pastorale de Sidéradougou entre 1981 et 1984. Elle a ensuite permis l'élimination de *G. austeni* de l'île d'Unguja à Zanzibar. La TIS est en cours d'utilisation depuis 2013 dans les Niayes, au Sénégal, pour l'éradication de la population isolée de mouches tsé-tsé autour de Dakar. Elle est envisagée à grande échelle pour les zones d'intervention de la Pattec.

Capture par piégeage

Capture manuelle

Le filet fut d'abord très employé au début du siècle dernier. Puis en 1910-1915 ont eu lieu les premiers essais de lutte par captures manuelles, dans l'île de Principé dans le golfe de Guinée, dirigés contre *G. palpalis* qui se nourrissait sur les porcs et les humains. Après abattage de tous les porcs, des hommes portant des écrans noirs enduits de glue parcoururent les lieux de concentration des glossines. Alors que, en janvier 1913, les captures effectuées par 139 personnes s'élevaient à 21 000 mouches, 200 hommes n'en capturèrent aucune en avril 1914. Ce n'est qu'en 1956, soit 42 ans après, qu'il y eut une réinvasion. Divers pièges artificiels plus ou moins performants selon les espèces de glossines ont été mis au point. Le premier piège a été réalisé par Harris en 1930. Le piégeage présente plusieurs avantages (tabl. 15.3) : absence de pollution de l'environnement, facilité de fabrication du piège, donc d'emploi par les communautés, possibilité de laisser le piège sur place pendant

toute la période d'activité des glossines. La lutte par piégeage utilise des pièges ou leurs dérivés plus économiques, les écrans (simple morceau de tissu attractif par sa couleur) imprégnés avec des substances toxiques telles que les insecticides.

Systemes attractifs toxiques (SAT)

Les systèmes attractifs toxiques sont généralement des pièges ou écrans imprégnés d'insecticide (deltaméthrine), et les pièges de capture ou de lutte. Les quantités d'insecticides utilisées sont très faibles, minimisant ainsi les risques de pollution. Les procédés d'imprégnation sont maintenant de longue durée, à l'instar des moustiquaires imprégnées pour la lutte contre le paludisme. Les écrans sont fabriqués avec du tissu de couleur bleu au milieu, encadré par du tissu noir ou de la moustiquaire sur les côtés. Le coût de la suppression des vecteurs avec les systèmes attractifs toxiques est à peu près équivalent à celui des pulvérisations terrestres la première année, soit la moitié du prix des épandages aériens. La seconde année, le coût est considérablement réduit par la possible réutilisation du même matériel. Lorsque la surface à couvrir est grande, il faut toutefois prévoir une main-d'œuvre plus importante pour l'entretien du réseau de pièges/écrans.

Traitement des animaux par acaricides/insecticides en application épicutanée

Les produits utilisés sont les pyréthrinoides (cyperméthrine, alphacyperméthrine, fluméthrine, deltaméthrine...). L'application peut être

Tableau 15.3 – Avantages et inconvénients de la capture par piégeage.

Avantages	Inconvénients
Matériel simple et peu coûteux	Efficacité variable selon les espèces
Méthode rapidement efficace	Nécessité d'une bonne connaissance de l'écologie, de l'éthologie et de la distribution des glossines
Technique « propre »	Peu efficace dans certaines zones et/ou à certaines saisons (pluies)
Technique intégrable à d'autres méthodes	Matériel facilement détruit ou volé
Technique bivalente (lutte + limite à la réinvasion)	Phase de préparation importante (voies d'accès...)
Technique utilisable toute l'année pour certaines espèces	Besoin de plus de main-d'œuvre (importance de la participation communautaire)
Technique permettant une analyse plus fine des données des récoltes	

effectuée par aspersion ou par épandage sur la ligne du dos de l'animal. La diffusion est rapide dans l'épiderme. Cette méthode présente de nombreux avantages :

- lutte à la fois contre les tiques, les glossines et les autres insectes hématophages ;
- facile à mettre en œuvre et rapide d'exécution ;
- intervalles de traitements espacés tous les 2 mois environ ;
- très efficace ;
- produits bien tolérés, pas de problème de résidus ni de toxicité chez les manipulateurs ;
- excellent pouvoir mobilisateur chez les populations, par l'amélioration rapide et visible de l'état de santé qu'elle entraîne sur le bétail.

Des campagnes de lutte réalisées avec cette approche au Burkina Faso à Satiri, Samorogouan et Sissili se sont avérées très efficaces. Cette pratique est utilisée actuellement dans le cadre de la mise en œuvre de la Pattec au Burkina Faso. Combinée à la pose des écrans imprégnés, l'application épicutanée des insecticides réduit aussitôt la densité glossinienne et le risque d'infection trypanosomienne.

Un autre moyen récent de protection des animaux domestiques a été développé, constitué de filets moustiquaires imprégnés d'insecticide, installés autour des parcs à animaux à moins de 1 m de hauteur, ce qui correspond à la hauteur de vol des tsé-tsé qui, attirées par les animaux, sont interceptées par ces filets.

RÉFÉRENCES

Aksoy, S., Weiss, B., Attardo, G., 2008. Paratransgenesis applied for control of tsetse transmitted sleeping sickness. *Adv. Exp. Med. Biol.*, 627 : 35-48.

Baldacchino, F., Desquesnes, M., Mihok, S., Foil, L.D., Duvallet, G. Jittapalpong, S., 2014. Tabanids: neglected subject of research, but important vectors of disease agents. *Inf. Genet. Evol.*, 28 : 596-615.

Bauer, B., Holzgrefe, B., Mahama, C.I., Bauman, M.P., Mehltitz, D., Clausen, P.H., 2011. Managing tsetse-transmitted trypanosomosis by insecticide treated nets- an affordable and sustainable method for resource poor pig farmers in Ghana. *PLoS Negl. Trop. Dis.*, e1343.

Bouyer, J., Lefrançois, T., 2014. Boosting the sterile insect technique to control mosquitoes. *Trends Parasitol.*, 30 (6) : 271-273.

Bouyer, J., Solano, P., Cuisance, D., Itard, J., Frézil, J.L., Authié, E., 2010. Control methods in Trypanosomosis. In Lefèvre, P.C., Blancou, R., Chermette, J., Uilenberg, G. Eds : *Infectious and Parasitic Diseases of Livestock*, chap. 131, 1927-1959, France, Lavoisier, 2 volumes, 1 967 p.

Bucheton, B., MacLeod, A., Jamonneau, V., 2011. Human host determinants influence the outcome of *T. brucei gambiense* infections. *Parasite Immunol.*, 33 (8) : 438-447.

Courtin, F., Rayaisse, J.B., Serdebeogo, O., Tamboura, I., Koudougou, Z., Solano, P., Sidibé, I., 2010. Updating the northern tsetse limit distribution in Burkina Faso: impact of global change. *Int. J. Env. Res. Publ. Health*, 7 : 1708-1719.

Dama, E., Cornelie, S., Camara, M., Somda, M.B., Poinsignon, A., Ilboudo, H., Elanga, E., Jamonneau, V., Solano, P., Remoue, F., Bengaly, Z., Belem, A.M.G., Bucheton, B., 2013. In silico identification of a candidate synthetic peptide (Tsgf118-43) to monitor human exposure to tsetse flies in West Africa. *PLoS Negl. Trop. Dis.*, 7 (9) : e2455.

Dujardin, J.P., Kaba, D., Solano, P., Dupraz, M., McCoy, K.D., Jaramillo, N., 2014. Outline based morphometrics, an overlooked method in arthropod studies? *Inf. Genet. Evol.*, 28 : 704-714.

Geiger, A., Fardeau, M.L., Njiokou, F., Ollivier, B., 2013. *Glossina* spp. gut bacterial flora and their putative role in fly-hosted trypanosome development. *Frontiers in cellular and infection microbiology*, 3, 34.

Hendrichs, J., Vreysen, M.J.B., Enkerlin, W.R., Cayol, J.P., 2005. Strategic options in using sterile insects for area-wide integrated pest management. In V.A. Dyck, J. Hendrichs and A.S. Robinson eds : *Sterile Insect Technique. Principles and Practice in Area Wide Integrated Pest Management*, Springer, Dordrecht, The Netherlands : 563-600.

International Glossina Genome Initiative (IGGI), 2014. Genome sequence of the tsetse fly (*Glossina morsitans*): vector of African trypanosomiasis. *Science*, 344 : 380-386.

Itard, J., Cuisance, D., 2003. Vecteurs cycliques des trypanosomoses. In Lefèvre, P.C., Blancou, J., Chermette, R. eds : *Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail*, éditions Tec&Doc, tome 1, 764 p., chap. 11 : 139-165.

- Laveissière, C., Penchenier, L., 2005. *Manuel de lutte contre la maladie du sommeil*. Paris, IRD Éditions, coll. Didactiques.
- Medlock, J., Atkins, K.E., Thomas, D.N., Aksoy, S., Galvani, A.P., 2013. Evaluating paratransgenesis as a potential control strategy for African trypanosomiasis. *PLoS Negl. Trop. Dis.*, e2374.
- Rayaisse, J.B., Tirados, I., Kaba, D., Dewhurst, S., Logan, J., Diarrassouba, A., Omolo, M., Solano, P., Lehane, M.J., Pickett, J., Torr, S.J., Esterhuizen, J., 2010. Prospects for odour bait development to control vectors of Trypanosomiasis in West Africa, the tsetse flies *Glossina tachinoides* and *G. palpals s.l.* *PLoS Negl. Trop. Dis.*, 4, e632.
- Rotureau, B., Van Den Abbeele, J., 2013. Through the dark continent: African trypanosome development in the tsetse fly. *Frontiers in cellular and infection microbiology*, 3 : 53.
- Rotureau, B., Subota, I., Buisson, J., Bastin, P., 2012. A new asymmetric division contributes to the continuous production of infective trypanosomes in the tsetse fly. *Development*, 139 (10) : 1842-1850.
- Solano, P., Bouyer, J., Itard, J., Cuisance, D., 2010. Cyclical vectors of Trypanosomosis. In Lefèvre, P.C., Blancou, R., Chermette, J., Uilenberg, G. eds : *Infectious and Parasitic Diseases of Livestock*, Lavoisier, France, 2 volumes, 1967 p., chap. 13 : 155-180.
- Solano, P., Ravel, S., de Meeûs, T., 2010. How can tsetse population genetics contribute to African Trypanosomosis control? *Trends Parasitol.*, 26 : 255-263.
- Solano, P., Torr, S. J., Lehane, M. J., 2013. Is vector control needed to eliminate gambiense Human African trypanosomiasis? *Frontiers in cellular and infection microbiology*, 3 : 33.
- Torr, S.J., Solano, P., 2009. Olfaction in tsetse hosts interactions. In Knols, B. and Takken, W., eds : *Olfaction in vector hosts interactions*, Wageningen University, Netherlands.
- Vale, G., Hargrove, J.W., Solano, P., Courtin, F., Rayaisse, J.B., Lehane, M.J., Esterhuizen, J., Tirados, I., Torr, S.J., 2014. Explaining the Host finding behavior of blood-sucking insects: computerized simulation of the effects of habitat geometry on tsetse fly movement. *PLoS Negl. Trop. Dis.*, 8 (6) : e2901.
- Vickerman, K., Tetley, L., Hendry, K.A., Turner, C.M., 1988. Biology of African trypanosomes in the tsetse fly. *Biol. Cell*, 64 : 109.
- Walshe, D.P., Ooi, C.P., Lehane, M.J., Haines, L.R., 2009. The Enemy Within: Interactions Between Tsetse, Trypanosomes and Symbionts. *Adv. Insect Physiol.*, 37 : 119.
- WHO, 2013. The vector. In : *Control and surveillance of human African trypanosomiasis*, Report of a WHO expert committee, Technical report series, 984 : 62-92.

Solano Philippe, Sidibe I., Rotureau B. (2017)

Les glossines (Diptera : Glossinidae)

In : Duvallet G. (ed.), Fontenille Didier (ed.), Robert Vincent (ed.). *Entomologie médicale et vétérinaire*

Marseille (FRA) ; Versailles : IRD ; Quae, p. 367-389

ISBN 978-2-7592-2676-4