

LES HEMOSPORIDIES PARASITES D'ANIMAUX CAVERNICOLES

par

J.-P. ADAM

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

N° : 28697

Cote : B

LES HEMOSPORIDIIES PARASITES D'ANIMAUX CAVERNICOLES

par

J.P. ADAM (°)

R E S U M E

Le milieu souterrain abrite, hormis les Agnathes, des représentants de toutes les classes de vertébrés. Parmi ceux-ci des hémospodidies n'ont été jusqu'alors décrites que chez des mammifères. Elles appartiennent à la famille des Plasmodiidae (Plasmodium) et à celle des Haemoproteidae (Hepatocystis, Nycteria, Polychromophilus). Parasites hétéroxènes, les hémospodidies peuvent être soumises, durant la phase extrinsèque de leur cycle, à l'influence des facteurs climatiques dont le principal est la température. Ceci est la règle lorsque le vecteur est un arthropode épigé parasite temporaire du vertébré-hôte. Avec un vecteur troglophile l'action du climat est encore sensible; elle disparaît en général lorsque le vecteur est troglobie. Dans le cas de vecteurs ectoparasites permanents, le microclimat de leur biotope: la fourrure de l'hôte, efface l'influence des conditions externes sauf dans le cas des chiroptères hibernants.

L'auteur passe en revue les hémospodidies connues chez des animaux cavernicoles en insistant sur celles qu'il a eu l'occasion d'étudier au Congo.

A B S T R A C T

Apart from the Agnatha, the "underground environment" shelters the representatives of all Class of vertebrates. Among which, some Haemosporidia have only been described so far, as among the mammals. They belong to Plasmodiidae (Plasmodium) and Haemoproteidae (Hepatocystis, Nycteria, Polychromophilus) families. Heteroxenous parasites, the Haemosporidia can be, during the extrinsic period of their cycle, subjected to the influence of climatic factors, the principle one being the temperature. This is happening when the vector is a temporary parasitic epigeous arthropod of the vertebrate host. With a troglophilous vector, the work of the climate is still perceptible. It generally disappears with a troglobiont. In the case of constant ectoparasite vectors, the micro-climate of their biotope: the fur of the host eclipses the influence of external conditions, except in the case of hibernating bats. The author takes in consideration the Haemosporidia, known among the animals living in caves, laying stress on those he had the opportunity to observe, when he was in Congo.

INTRODUCTION

Parasites hétéroxènes, des Sporozoaires coccidiomorphes appartenant au sous-ordre des hémospories (Haemosporidiidae Danilewsky 1889) ont été décrits chez de nombreux vertébrés. Ils sont caractérisés par une schizogonie, à modalités variées suivant les genres, dont certaines phases se déroulent dans les hématies et d'autres éléments du sang de l'hôte vertébré, tandis que d'autres prennent place dans les cellules de son système réticuloendothélial. La fécondation des gamètes femelles et la formation des sporozoites ont lieu dans le corps d'un invertébré piqueur assumant le rôle de vecteur.

C'est ainsi que durant la phase sexuée de leur cycle les hémospories peuvent être soumises, au même titre que leur hôte invertébré, aux conditions particulières du milieu souterrain. Une des caractéristiques principales de ce milieu est la grande constance des facteurs climatiques et particulièrement de la température. L'influence de ce paramètre sur la durée de la phase extrinsèque du cycle des hémospories a été mise en évidence par plusieurs auteurs, singulièrement chez des *Plasmodiums* humains (Macdonald, 1956).

Le milieu souterrain abrite, de façon permanente ou plus souvent temporaire, des représentants de toutes les classes de vertébrés à l'exception des agnathes. Après Schiner (1854), Racovitza (1907), Vandel (1964), on peut classer les animaux cavernicoles en troglobies troglaphiles et troglaxènes. Les seuls cavernicoles vrais sont les troglobies qui passent toute leur vie dans le domaine souterrain et ne sont trouvés à l'extérieur qu'accidentellement.

Chez les vertébrés ne sont troglobies que des poissons et quelques batraciens urodèles. D'autres, surtout batraciens et reptiles, mènent une existence troglaphile ou troglaxène, mais la plupart des amniotes cavernicoles forment le groupe, défini par Vandel (1964) des "écholocateurs".

LES VERTEBRES CAVERNICOLES HOTES POSSIBLES D'HEMOSPORIDIES

Eliminant les poissons, ainsi d'ailleurs que les batraciens tant que l'identité de *Plasmodium bufoni* et de *P. catesbiana* (Fantham, Porter et Richardson, 1942) n'est pas confirmée, nous ne retiendrons comme hôtes possibles d'hémospories que les reptiles, les oiseaux et les mammifères.

Les reptiles comptent d'assez nombreuses formes souterraines qui, vivant dans des galeries qu'elles creusent elles-même, ne peuvent être considérées comme cavernicoles. Cependant deux espèces de geckos appartenant aux genres *Gymnodactylus* et *Eublepharis* (cité par Vandel 1964) ont été capturés dans des grottes de l'archipel des Ryu-Kyu et plusieurs lézards (*Lepidophyma*) dans des cavernes du Mexique (Reddell

et Mitchell, 1971). Quelques ophidiens ont aussi été signalés dans des cavités souterraines : variétés ridleyi et grabowskyi de Coluber taeniura en Asie tropicale (cité par Vandel, 1964); Bothrops atrox asper (Crotalidae) et Rhadinaea crassa au Mexique (Reddell et Mitchell 1971); Elaphe guttata emoryi aux U.S.A. (Barr et Norton, 1965); Pythor sebae au Zaïre (Leleup, 1956); Naja melanoleuca au Gabon (Brosset, 1965); la même espèce et Boulengerina annulata au Congo par nous-même

Aucune recherche des parasites sanguins n'a été pratiquée, à notre connaissance, sur ces espèces.

Les vertébrés homéothermes ne comptent aucun cavernicole vrai (troglobie). Quelques-uns cependant vivent pendant une partie au moins de leur existence dans les grottes. Certains s'y abritent le jour ou bien installent là leur nid; d'autres y hibernent. C'est pour une partie d'entre eux que Vandel (1964) a proposé le nom d'écholocateur en référence au processus qui leur permet de se diriger dans l'obscurité par émission de sons ou d'ultrasons.

Quatre groupes d'oiseaux entrent dans cette catégorie.

-Les Salanganes (Collocalia) sont des Apodidae dont plusieurs espèces cavernicoles vivent en Asie et Indonésie tropicales (Ceylan-Malaisie - Cambodge - Bornéo). Ces oiseaux ont un comportement diurne normal mais pénètrent au fond des grottes pour faire leur nids.

-Petrochelidon fulva est un Hirundinidae qui, au nord de son aire d'expansion géographique du Nouveau Mexique et du Texas colonise les grottes.

-Le Guacharo (Steatornis caripensis), seul représentant de la famille des Steatornitidae s'abrite le jour et nidifie dans certaines cavernes du Venezuela ainsi qu'à Trinidad, en Guyane, Colombie, Equateur, Nord du Pérou (Snow, 1961).

-Les Picathartes d'Afrique équatoriale (Ghana - Cameroun - Gabon - Congo) construisent leurs nids dans les parties peu profondes des grottes où ils se retirent durant le jour. Deux espèces se partagent l'aire d'extension du genre (Brosset, 1965).

Nous n'avons trouvé aucune étude sur les parasites du sang de ces oiseaux.

Chez les mammifères deux groupes fournissent la quasi totalité des espèces cavernicoles actuellement connues.

En effet, en dehors des Hyrax (Procavia) qui sont au Kenya les hôtes de certaines grottes, ce sont les rongeurs et les chiroptères les plus fréquemment rencontrés sous terre.

Les rats des cavernes de l'Amérique du Nord (Neotoma magister et N. pennsylvatica) semblent inféodés au milieu souterrain mais les ren-

seignements sur leur biologie sont très incomplets (Bailey, 1933). Le rat aquatique Nectomys squamipes est capturé de façon régulière dans les grottes du Venezuela (Linares, 1969) et le rat épineux (Proechimys) est, dans le même pays, l'hôte de la grotte des Guacharos (Ojasti, Juhani, 1961). D'autres espèces de rongeurs, en Afrique, font des cavernes leur habitat au moins préférentiel. C'est les cas au Congo et au Gabon pour Praomys sp. et Atherurus africanus.

Le mammifère le plus couramment rencontré sous terre est cependant la chauve-souris dont de nombreuses espèces ont, dans les grottes, leur unique abri diurne ou hivernal.

Chez les mégachiroptères frugivores, hantent seuls les cavernes, les représentants des genres Roussetus (régions tropicales de l'ancien monde), Lissonycteris (centre et ouest de l'Afrique), et Dobsonia (régions australo-papoue) ainsi que quelques espèces des genres Penthetor (sud-est de l'Asie et archipels australo-malais et papoue), Eonycteris (région malaise et philippines), Natopteris (îles de l'ouest du Pacifique) et Megaloglossus (ouest du massif forestier congolais).

Par contre la plupart des familles, et même des genres, de microchiroptères comptent des espèces troglodytes dans toutes les parties du monde.

HEMOSPORIDIÉS DE VERTÉBRÉS CAVERNICOLES

Toutes les hémosporeidies décrites à ce jour du domaine souterrain sont des parasites de rongeurs ou de chiroptères. Elles appartiennent, dans la famille des Plasmodiidae au seul genre Plasmodium (Vinckeia) et dans celle des Haemoprôteidae aux genres Hepatocystis, Polychromophilus et Nycteria.

Les parasites du "paludisme" des chiroptères sont connus depuis longtemps puisque leur histoire commence en 1899 avec la découverte, par Dionisi, de Polychromophilus melaniferum et P. murinus chez des chauves-souris insectivores d'Italie. Leur étude cependant n'a fait que récemment d'importants progrès avec la mise en évidence de certains des vecteurs impliqués dans la transmission ainsi que par la démonstration de quelques cycles.

La connaissance des plasmodiums de rongeurs est beaucoup plus récente. La description de la première espèce, parasite d'un rat semi-arboricole (Grammomys surdaster surdaster) d'Afrique centrale par Vincke et coll., ne date que de 1948 et celle de Plasmodium atheruri remonte à moins de vingt ans.

LES MODES DE TRANSMISSION DES HEMOSPORIDIES DE PETITS MAMMIFERES

Les espèces actuellement connues peuvent, suivant I. Landau (1973), être classées, d'après leur processus de transmission, en trois groupes suivant que :

- le vecteur n'est présent qu'à une époque de l'année (vecteur temporaire à périodicité annuelle).
- le vecteur pique à diverses saisons ou toute l'année, mais n'est pas inféodé strictement à l'hôte (vecteur à périodicité saisonnière et spécificité large).
- le vecteur est un ectoparasite permanent de l'hôte (vecteur permanent).

Hemosporidies à vecteur "annuel".

Pour les parasites appartenant à ce groupe, de nombreux travaux dont ceux de Laveran (1899), Garnham et coll. (1961 - 1962), Landau et Adam (1971), ont permis à Landau (1973) de tracer le schéma d'un cycle évolutif d'Hepatocystis comprenant, à partir de l'inoculation de sporozoites par un diptère piqueur (dans tous les cas connus un Ceratopogonidae), la formation, dans les cellules parenchymateuses du foie, de schizontes de deux types. Les uns, évoluant rapidement sur place, donnent à maturité des mérozoites qui pénètrent les hématies du sang où ils forment des gamétocytes peu après la pique infectante. Pour les autres qui demeurent dans la lumière des veines hépatiques, certains se bloquent dans des capillaires où les entoure bientôt une couronne histio-macrophagique. Ce sont des schizontes latents qui murissent en un an et assurent les rechutes de la gamétocytémie.

Chez les chiroptères cavernicoles on connaît trois espèces d'Hepatocystis.

Le premier : Hepatocystis pteropi manwelli fut trouvé par Manwell (1946) chez le mégachiroptère Dobsonia moluccensis capturé dans une grotte de Brawsi Island en Nouvelle Guinée.

Hepatocystis perronne, décrit par Landau et Adam (1971) chez deux mégachiroptères africains, parasite Myonycteris torquata, espèce arboricole, en République Centrafricaine et Lissonycteris angolensis dans certaines grottes de la République populaire du Congo.

Les gamétocytes pigmentés du parasite ont été observés dans les hématies de vingt-six sur trente-trois des Myonycteris torquata capturés et du seul Lissonycteris positif sur les sept examinés. Deux types de schizontes ont été trouvés. Les uns, intraparenchymateux, évoluent de façon synchrone dans le foie. Ils semblent appartenir à

un cycle rapide qui assure l'invasion du sang par les gamétocytes. Les autres sont dans les veines intra-hépatiques et apparaissent comme des formes chroniques.

Le fait que deux chiroptères frugivores, l'un à écologie arboricole et le second troglophile, hébergent le même parasite permet de penser qu'un même vecteur les pique tous deux sur les lieux de leurs repas nocturnes. En effet les deux chauves-souris ont une prédilection bien connue pour les bananes. Myonycteris en outre s'abrite souvent le jour dans les bananeraies : lieu de choix pour de nombreuses espèces de Ceratopogonidae dont les gîtes larvaires sont aux aisselles des feuilles de bananiers.

La troisième espèce d'Hepatocystis, non dénommée, est aussi la première du genre signalée chez un microchiroptère. Hepatocystis sp. (Landau et Adam, 1973) a été trouvé chez deux Rhinolophus sylvestris (groupe) et deux Miniopterus minor minor capturés dans des grottes au Congo. Nous en avons décrit les gamétocytes et les schizontes dont il existe trois types : des schizontes hépatiques à évolution rapide, des schizontes "rapides" pulmonaires, des schizontes à évolution lente. Le vecteur reste inconnu.

Les Rhinolophes du groupe sylvestris, mauvais voiliers, se perchent fréquemment au cours de leurs chasses nocturnes. Miniopterus m. minor a au contraire un vol très soutenu, mais vivant dans les régions forestières il se perche lui aussi volontiers dans les arbres.

On pourrait donc penser, comme pour H. perronae, à une transmission par des Culicoides épigés piquant les Rhinolophes au repos dans la végétation.

Une seconde hypothèse mérite cependant d'être retenue. C'est que la transmission ait lieu durant le repos diurne des chiroptères. En effet les Rhinolophes et les Minioptères occupent le plus souvent les mêmes grottes et, dans celles-ci la même niche écologique : les Minioptères en colonies compactes, les Rhinolophes isolés ou en petits groupes. Or dans certaines de ces grottes vivent des Ceratopogonidae dont de nombreuses espèces ont été décrites, tant au Congo (Vattier et Adam, 1969) qu'au Gabon (Vattier et Adam, 1966) mais dont la biologie reste malheureusement peu connue.

Nycteria medusiformis a été découvert chez Nycteria thebaica capensis hôte de petites grottes au sud de Nombasa (Afrique orientale) (Garnham et Heisch, 1953). La répartition géographique du parasite recouvre probablement celle de son hôte type qui s'étend jusqu'au nord du Soudan. Lips et Rodhain (1956) l'ont retrouvé chez de nombreux

specimens de Nycteris macrotis au Katanga.

La recherche des stades sporogoniques du parasite chez un petit nombre de moustiques et de phlébotomes ainsi que chez des Streblidae, des Ixodidae et des acariens pris dans les gîtes à Nycteris a été infructueuse et, pour l'un des auteurs de ces recherches (Garnham, 1966), les Culicoides et les nyctéribies sont les vecteurs les plus vraisemblables du Nycteris.

Les schizontes exoérythrocytaires, vus par Garnham et Heisch dans le foie des Nycteris, sont de faible diamètre (60 microns) et de contour très tourmenté. Ils renferment jusqu'à 20.000 mérozoïtes de 1,5 microns de diamètre. Les gamétocytes ont été décrits dont deux et parfois trois occupent souvent la même hématie.

Nycteris congolensis a été d'abord décrit sous le nom de Polychromophilus congolensis par Krampitz et Anciaux de Faveaux (1960) de la grande grotte de Kiasala et d'autres points du Haut-Katanga, chez Rhinolophus hildebrandti. Il fut retrouvé quelques années plus tard au Kenya, dans le gîte type de Nycteris medusifomis, chez la sous-espèce eloquens du même chiroptère. L'étude de l'abondant matériel récolté là, ainsi que dans la "Python cave" de Pangani, a conduit Garnham (1966) à classer le parasite dans le genre Nycteris plutôt que dans les Polychromophilus.

Le vecteur est inconnu. Des repas expérimentaux de Culicoides adersi sur chauves-souris parasitées n'ont pas amené l'infection du Geratopogonidae. Deux nyctéribies trouvées sur Rhinolophes infectés étaient indemnes de toute infection.

Dans le foie des chiroptères hébergeant dans leur sang de jeunes gamétocytes, on trouve facilement les schizontes tissulaires. Pour I. Landau (1973) N. congolensis s'apparente plus aux Hepatocystis qu'à Nycteris medusifomis singulièrement en raison de la grande taille de ses schizontes exoérythrocytaires, de leur contours réguliers non lobés et de l'existence d'une enveloppe colloïdale.

Hemosporidies à vecteurs "saisonniers"

Les plasmodiums forment ce groupe. Connus chez des cavernicoles uniquement en zone tropicale, ils sont transmis par des Anopheles (Culicidae) qui piquent toute l'année mais restent relativement indépendants de leur hôte vertébré.

On trouve dans les grottes un parasite de rongeur et deux de chiroptères.

Plasmodium atheruri a été découvert chez le porc-épic de forêt, Atherurus africanus centralis, par Van den Berghe et al. (1956) au Zaïre.

au Zaïre. Signalé du Sud Cameroun (Mouchet et al , 1957), il est retrouvé au Congo (Adam et Landau, 1969). Sa transmission, dans les trois régions, est assurée par un anophèle appartenant au complexe smithi, auquel se joint, au Congo, une espèce troglobie.

Animal pholéophile ou vivant dans les éboulis rocheux au Zaïre, Atherurus africanus est, là où elles existent, un hôte régulier des grottes.

Au Cameroun (Mouchet et al , 1957) et au Congo l'infection de jeunes athérures sains a été obtenue par inoculation intracardiaque ou intrapéritonéale de glandes salivaires d'anophèles infectés (A. smithi rageai au Cameroun et A. caroni au Congo). A. caroni, espèce troglophile s'infecte facilement sur athérure porteur de gamétocytes mais A. hamoni troglobie qui n'appartient pas au complexe smithi, est également vecteur de l'infection qu'il transmet en piquant les athérures dans les parties reculées des grottes. Les anophèles du groupe smithi restent pour leur part à l'entrée des cavernes, dans les abris sous roche les éboulis et les terriers et l'importance de leurs populations se réduit considérablement en saison sèche.

Quoiqu'il en soit les anophèles piquent l'athérure, animal à activité nocturne, dans son gîte de repos diurne : la grotte. Ce rongeur ne constitue cependant pas la source unique de nourriture des anophèles qui peuvent s'alimenter sur des hôtes variés : Praomys, Thryonomys, Mégachiroptères et Microchiroptères divers, homme, etc, comme nous avons eu l'occasion de l'observer dans nos élevage et dans les gîtes naturels.

Le cycle complet du Plasmodium n'a pu être obtenu expérimentalement, mais tous les stades du parasite sont cependant connus et le passage sur animaux de laboratoire (Calomys callosus et souris blanche) a été réalisé (Adam et Landau, 1969). La phase extrinsèque du cycle de P. atheruri a été suivie chez A. caroni et A. hamoni d'élevage. Chez huit autres espèces anophéliennes colonisées à Londres, l'infection a pu être obtenue mais l'évolution du parasite ne se poursuit pas jusqu'à l'apparition de sporozoïtes infectants dans les glandes salivaires ; suivant l'espèce en cause et la température de l'insectarium, le développement du plasmodium s'arrête à un stade plus ou moins précoce (Killick-Kendrick, 1974).

Plasmodium (Vinckeia) roussetti, trouvé au Haut-Katanga (Zaïre) dans les grottes du Mont Hoyo et décrit par Van Riel et al. en 1951, est un parasite rare du mégachiroptère cavernicole Roussetus leachi. On ne connaît pas les stades exoérythrocytaires : seules sont décrites les différentes phases sanguines du cycle asexué. Le vecteur est inconnu mais Leleup (1956) soupçonnait Anopheles vanhoofi et A.

faini, espèces cavernicoles, d'être les responsables de la transmission.

En 1964 van der Kay découvrait au Ghana un second plasmodium : P. voltaicum, chez le mégachiroptère cavernicole Roussettus (Lissonycteris) smithi. Anopheles smithi rageai, qui vit dans les mêmes grottes, est considéré comme le vecteur. Son taux d'infection par sporozoïtes de plasmodium était de 9,7%.

Dans plusieurs grottes du Congo nous avons retrouvé P. voltaicum chez une chauve-souris (Lissonycteris angolensis) proche de l'hôte type (Adam et Landau; 1970) et sommes convaincus qu'Anopheles caroni assure la transmission. Il est intéressant de noter que les mêmes grottes abritent souvent d'importantes colonies de Roussettus aegyptiacus unicolor chez qui nous n'avons jamais trouvé le plasmodium. Expérimentalement le passage "à la seringue" d'une souche de P. voltaicum de Lissonycteris à Roussettus est aisé et celle-ci conserve longtemps l'infection. Nous avons pu infecter des lots d'A. caroni d'élevage par repas sur roussettes infectées aussi facilement que sur Lissonycteris. Il apparaît ainsi que l'apparente immunité de R. aegyptiacus est simplement d'ordre écologique. En effet, les roussettes, qui se dirigent dans l'obscurité par écholocation, s'abritent dans les parties profondes des grottes tandis que les Lissonycteris circulent "à vue" et se cantonnent aux régions des cavernes où parviennent encore au moins quelques lueurs. De nombreuses observations nous ont montré que les imagos d'Anopheles caroni ont eux-même leurs gîtes de repos dans les parties superficielles des réseaux souterrains. Les femelles ne s'aventurent profondément pour pondre que lorsque la saison sèche a raréfié partout ailleurs les collections d'eau où peuvent vivre leurs larves (Pajot, 1964). Même à cette époque, à l'exception d'imagos "ténéraux" posés près des gîtes larvaires, on ne trouve jamais de A. caroni au repos dans les régions profondes.

Ainsi les contacts roussettes-Anopheles caroni doivent-ils être sinon impossibles, au moins très rares. Ceci rend peut-être compte de l'origine de la seule infection par Plasmodium sp. rapportée par A. de Faveaux (1958) chez une roussette (R. leachi) de la grotte de Jadotville (Zaire) que l'on pourrait alors considérer comme une infection accidentelle par P. voltaicum de cette espèce sensible.

Cette même observation renforce par ailleurs notre opinion que le seul vecteur de P. voltaicum, au Congo, est A. caroni ; les infections trouvées chez A. hamoni étant toutes attribuables à P. atheruri

On observe chez P. voltaicum, comme aussi chez P. atheruri, des

différences importantes dans le comportement des souches d'une région à l'autre. C'est ainsi que les athères du lac Kivu (Zaire) (altitude 900 m, précipitations 3.000^m/m) étaient infectés dans la proportion de 50 à 60% tandis que 24% des anophèles vecteurs (A. faini vanthieli), dans les mêmes localités hébergeaient des sporozoïtes. Au Congo (altitude 350 à 400 m, précipitations 1.250^m/m) nous considérons que la quasi totalité des athères adultes est parasitée, la plupart du temps d'ailleurs de façon très discrète. Les anophèles vecteurs (A. caroni et A. hamoni) par contre ont un taux très bas d'infection salivaire : 1,2%.

Dans le cas de P. voltaicum, au Ghana, les populations de Lissonycteris smithi sont très fortement parasitées puisque Van der Kay a trouvé vingt-cinq positifs sur vingt-six individus examinés ; les anophèles (A. s. rageai) présentent de leur côté près de 10% d'infections salivaires. Au Congo, 30 à 55% seulement de la population de Lissonycteris angolensis sont parasités le taux variant d'une grotte à l'autre. Le vecteur n'a pu être déterminé avec certitude en raison de la présence d'athères dans les mêmes grottes. De toute façon son infection est inférieure à 1,2%, taux le plus élevé que nous ayons observé aussi bien pour A. caroni que pour A. hamoni.

Ces variations dans l'importance du parasitisme d'une région à une autre sont observées, remarquons le, chez des hôtes comme chez des vecteurs appartenant à une même espèce ou à des espèces taxinomiquement très proches. Plutôt qu'à la nature du porteur elles doivent être dues aux différences des conditions climatiques, et singulièrement de la température, des régions considérées. De telles relations ont déjà été bien mises en évidence dans le cas des plasmodiums de Muridae. Observées chez P. atheruri et P. voltaicum, elles mettent en relief le fait que le vecteur doit être un anophèle troglophile soumis, dans une mesure non négligeable, à l'influence des facteurs du climat. On peut admettre, en complément, que si les athères ont un taux d'infection plus élevé au Congo c'est qu'un second vecteur, troglobie celui-ci, peut prendre à certaines époques (saison sèche) le relais de A. caroni puisque la constance des conditions d'existence dans son biotope assure à ses populations une grande stabilité.

Il semble que, comme c'est le cas chez les plasmodiums de Muridae (Landau, 1973), les sporozoïtes inoculés aux athères ou aux mégachiroptères donnent naissance à deux catégories de schizontes. Les uns, à évolution rapide, sont responsables de l'apparition de gamétocytes dans le sang peu de temps après la pique infectante et de

schizogonies successives qui maintiennent une gamétocytémie discrète mais prolongée. Par ailleurs des schizontes chroniques seraient responsables de rechutes annuelles.

Hemosporidies à vecteurs "permanents"

Le troisième mode de transmission des hémosporeidies est celui où intervient un ectoparasite permanent de l'hôte vertébré.

C'est à Corradetti (1936) qu'on doit la première découverte de sporozoïtes chez un diptère pupipare (Listropoda) ectoparasite d'une chauve-souris. Une dizaine d'années plus tard Mer et Goldblum (1947) considéraient que la nyctéribie Penicillidia sp. était vectrice de Polychromophilus sp. pour une chauve-souris de Palestine (Myotis sp.).

Garnham, Lainson et Shaw ont donné en 1971 la première démonstration complète d'un cycle où la nyctéribie Basilia sp. est vectrice au Brésil de Polychromophilus deanei pour Myotis nigricans nigricans. Pour les auteurs de l'étude, Glossophaga soricina soricina, chiroptère troglophile de la même région, est un hôte possible pour le même parasite.

Lorsque Dionisi avait décrit Polychromophilus melaniferum et P. murinus, il basait surtout la différenciation des deux parasites sur l'espèce de l'hôte qui l'hébergeait : P. melaniferum était supposé spécifique de Miniopterus schreibersi tandis que P. murinus se trouvait chez les autres Vespertilionidae.

Cette distinction n'est plus valable aujourd'hui où de nombreuses autres espèces de chiroptères ont été trouvées infectées. Les stades exoérythrocytaires n'ont été vus que chez P. murinus, mais cela n'exclue pas leur existence chez P. melaniferum. La seule constatation valable est que les gamétocytes de P. melaniferum tendent à être plus petits que ceux de l'autre espèce, aussi bien aux stades murs que jeunes. En fait les deux parasites sont pratiquement impossibles à distinguer avec certitude.

P. melaniferum a été signalé d'Europe, Moyen Orient (Palestine), d'Asie (Turquie et Indochine), Afrique (Katanga), Nouvelles Hébrides, Australie. On a rapporté par ailleurs la présence de P. murinus d'Europe, Palestine, Afrique (Katanga), Amérique du Nord (Californie et Texas) et du Sud (Brésil).

Les chiroptères infectés par l'un ou l'autre des deux parasites appartiennent aux genres Miniopterus, Rhinolophus, Myotis, Pipistrellus, Hipposideros, Antrozous et Glossophaga.

En Europe la gamétocytémie subit d'importantes fluctuations saisonnières : maximale à la sortie de l'hibernation, en Juin-Juillet, elle décroît vers octobre et reste à un très bas niveau le reste de

l'année.

Au Congo nous avons mis en évidence la présence de Polychromophilus sp. chez Miniopterus minor minor, Rhinolophus groupe sylvestris (I), Hipposideros caffer, qui sont infectés en toutes saisons. (Adam et Landau, 1973). De nombreux arthropodes sanguisuges : Anopheles caroni et hamoni, Phlebotomus gigas et mirabilis, Streblidae (Raymondioides leleupi, Raymondia simplex et seminuda, Nycterobosca alluaudi), ont été disséqués sans succès avant de trouver des sporozoites chez des nyctéribies, appartenant à l'espèce Penicillidia fulvida, capturées sur des minioptères et des rhinolophes infectés de Polychromophilus sp. (Adam et Landau, 1973).

Relativement rare, P. fulvida se déplace activement sur son hôte et passe d'un individu à l'autre au sein des colonies. Son taux d'infection est élevé : 7 positifs sur 13 spécimens disséqués, et l'infection sporozoitique toujours massive.

Présent tout au long de l'année, P. fulvida s'infecte et inocule des sporozoites en toutes saisons.

La schizogonie des Polychromophilus, très discrète, a échappé à tous les observateurs à l'exception de Mer et Goldblum (1947) qui ont décrit les seuls schizontes actuellement connus. Le cycle ne nécessite pas de schizontes chroniques ; des schizontes de seconde génération, à évolution rapide et asynchrone, donnent des gamétocytes peu de temps après la piqûre infectante et entretiennent une gamétocytémie de niveau fluctuant toute l'année.

Penicillidia fulvida est un parasite ubiquiste dont la présence a été signalée aussi bien sur des mégachiroptères que sur des microchiroptères appartenant à de nombreuses espèces différentes. Nous l'avons récolté, au Congo, sur Miniopterus minor minor, les Rhinolophus du groupe sylvestris et Hipposideros caffer. Pour les représentants des deux premiers genres les taux d'infection par Polychromophilus sp. sont comparables (de 45 à 55% suivant des grottes), mais celui d'H. caffer est toujours très bas : moins de 2%. Cette différence s'explique sans doute par l'attractivité beaucoup moindre des Hipposideros pour P. fulvida que l'on rencontre très rarement sur ces chauves-souris.

CONCLUSIONS

Considérant comme cavernicoles s. l. les vertébrés troglodites et trogliphiles ainsi que les écholocateurs, nous avons pu recenser en tant qu'hôtes possibles d'hémosporidies, outre quelques reptiles,

(I) Dans les grottes du Congo existent trois espèces appartenant à ce groupe: R. sylvestris, R. landeri landeri, R. adami. La distinction peut être faite par la mesure de l'avant-bras qui, dans la plupart des cas n'a malheureusement pas été pratiquée. R. l. landeri n'existant que dans la seule grotte "du Viaduc", nos observations portent en fait sur un mélange de R. sylvestris et de R. adami.

une dizaine d'oiseaux, un Procevia, une demi-douzaine de rongeurs et de très nombreux chiroptères.

Les hémospories, parasites hétéroxènes, échappent en général à l'influence du milieu extérieur pendant la durée de leur cycle asexué. Cette règle subit une exception dans le cas de certains chiroptères des régions tempérées qui hibernent en hypothermie. Ceci est vrai quelque soit le lieu d'hibernation et les espèces cavernicoles ne présentent à cet égard nulle originalité.

Au cours de la phase sexuée de leur cycle évolutif, les hémospories, dans l'organisme de l'arthropode vecteur, peuvent être soumises aux variations du climat et surtout de la température.

Lorsque le vecteur est un parasite temporaire troglobie, les conditions propres au domaine souterrain font que ses populations ont une composition très stable. La durée du cycle extrinsèque du protozoaire, liée à la température est invariable et les taux d'infection du vecteur et de l'hôte sont alors très constants.

Un vecteur troglophile subit plus ou moins l'influence des variations climatiques et l'affection transmise revêt un aspect différent d'une région à une autre.

Les hémospories transmises par des ectoparasites permanents échappent, comme leur vecteur, aux conditions externes sauf dans le cas des chiroptères hibernants. Il serait intéressant de comparer, à ce point de vue, le comportement des Polychromophilus chez des rhinolophes tropicaux et paléarctiques.

Quand le vecteur enfin est un arthropode épigé, parasite temporaire, le fait que son hôte soit cavernicole n'a aucune répercussion sur le comportement de l'hématozoaire.

On ne sait malheureusement rien de la transmission d'Hepatocystis sp. aux rhinolophes et minioptères. L'étude en serait intéressante s'il s'avère que le vecteur est un culicoïde troglobie. En effet les gîtes larvaires des ceratopogonides cavernicoles se trouvent la plupart du temps très proches des bords des cours d'eau souterrains et soumis de ce fait, suivant une périodicité variable d'une grotte à l'autre, à un lessivage plus ou moins radical lors des crues. On revient ainsi à la notion de vecteur "annuel".

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM (J.P.) et LANDAU (I.) - 1969 - Transmission de Plasmodium atheruri à des rongeurs de laboratoire. Morphologie comparée chez Atherurus, souris blanche, hamster doré. Progress in Protozoology (supp.), p. I. Publishing House "NAUKA", Leningrad.
- ADAM (J.P.) et LANDAU (I.) - 1970 - Plasmodium voltaicum au Congo-Brazzaville. J. Parasitol., 56, 4, p. 391-392.
- ADAM (J.P.) et LANDAU (I.) - 1973a - Polychromophilus sp., Haemoproteidae parasite de Microchiroptères au Congo (Brazzaville). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol., II, 2, p. 147-152.
- ADAM (J.P.) et LANDAU (I.) - 1973b - Developmental stages of Polychromophilus sp., parasite of bats from the Congo-Brazzaville in the nycteribid Penicillidia fulvida Bigot 1889. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 67, 1, p. 6-7.
- ANCIAUX de FAVEAUX (F.M.) - 1958 - Spelogica africana. Chiroptères des grottes du Haut Katanga (Congo Belge). Bull. Inst. fr. Afr. noire, 22, p. 263-275.
- BAILEY (V.) - 1933 - Cave life of Kentucky, mainly in the Mammoth Cave Region. Am. Midland Naturalist, 14, 4.
- BARR (T.C.) et NORTON (R.M.) - 1965 - Predation on cave bats by the pilot black snake. J. Mammalogy, 46, 4, p. 672, p. 572.
- BROSSET (A.) - 1965 - La biologie de Picathartes orea. Biologia Gabonica, I, 2, p. 101-111.
- CORRADETTI (A.) - 1936 - Alcuni protozoi parassiti di Nycttribiidae del Genera Listropoda. Ann. Igiene, 46, p. 444-448.
- DIONISI (A.) - 1899 - La malaria di alcune specie di pipistrelli. Atti Soc. Studi Malar., I, p. 133-173.
- FANTHAM (H.B.), PORTER (A.) et RICHARDSON (L.R.) - 1942 - Some Haematozoa observed in vertebrate in Eastern Canada. Parasitology, 34 p. 199-226.

- GARNHAM (P.C.C.) - 1953 - Types of bat malaria. Riv. Malar., 32, p. 149-154.
- GARNHAM (P.C.C.) - 1966 - Malaria parasites and other Haemosporidia. Blackwell Sc. Pub. Oxford, III4 pp.
- GARNHAM (P.C.C.) et HEISCH (R.B.) - 1953 - On a new blood parasite of insectivorous bats. Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg., 47, p. 357-363.
- GARNHAM (P.C.C.), HEISCH (R.B.) et MINTER (D.M.) - 1961 - The vector of Hepatocystis (= Plasmodium) kochi ; the successful conclusion of observations in many parts of tropical Africa. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 55, p. 497-502.
- GARNHAM (P.C.C.), HEISCH (R.B.), WINTER (D.M.) et FURLONG (M.) - 1962 - The midge as a host of monkey malaria parasites ; unusual site of development between the eyes and brain of insect. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 56, p. 1.
- GARNHAM (P.C.C.), LAINSON (R.) et SHAW (J.J.) - 1971 - A contribution to the Study of the Haematozoon Parasites of Bats. A new Mammalian Haemoproteid, Polychromophilus deanei n.sp.. Memorias do Inst. Oswaldo Cruz, 69, 1, p. 119-125.
- KILLICK-KENDRICK (R.) - 1974 - Parasitic Protozoa of the Blood of Rodent. II. Haemogregarines, Malaria Parasites and Piroplasms of Rodents : an Annotated Checklist and Host Index. Acta Tropica, 31 I, p. 28-69.
- KRAMPITZ (H.E.) et ANCIAUX de FAVEAUX (F.) - 1960 - Über einige Haemosporidien aus Fledermäusen der Höhlen des Berglandes von Katinga. Z. Tropenmed. Parasitol., 11, 1p. 391-400/400.
- LANDAU (I.) - 1973 - Diversité des mécanismes assurant la pérennité de l'infection chez les sporozoaires coccidiomorphes. Mém. M. N. H. N. sér. A., Zool., 77, 62 pp.
- LANDAU (I.) et ADAM (J.P.) - 1971 - Description de schizontes de rechute chez un nouvel Haemoproteidae, Hepatocystis perronae n. sp. parasite de Megachiroptères africains. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasitol., 9, 4, p. 373-378.

LANDAU (I.) et ADAM (J.P.) - 1973 - Two Types of Schizonts of Hepato-
cystis sp., a parasite of insectivorous Bats in the Congo-Braz-
zaville. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 67, 1, p. 6-7.

LAVERAN (A.) - 1899 - Les hématozoaires endoglobulaires (Haemocytozoa
Cinquantenaire Soc. Biol., p. 124-133.

LELEUP (N.) - 1956 - La faune cavernicole du Congo Belge et considé-
rations sur les coléoptères reliques d'Afrique intertropicale.
Ann. M. Roy. Congo Belge, 46, p. 171.

LINARES (O.J.) - 1969 - Notas acerca de la captura de una rata acua-
tica (Nectomys squamipes) en la cueva del agua (AN. I), Anzoa-
tegui, Venezuela. Bol. Soc. Venezolana Espeleo., 2, 1, p. 31-34.

LIPS (M.) et RODHAIN (J.) - 1956 - Ann. Parasit. hum. comp., 31,
p. 481-488.

MACDONALD (G.) - 1956 - Theory of the eradication of Malaria. Bull.
Org. Monit. Santé, 15, p. 369-387.

MANWELL (R.D.) - 1946 - Bat malaria. Am. J. Hyg., 43, p. 1-12.

MER (G.G.) et GOLDBLUM (N.) - 1947 - A haemosporidian of bats. Nature
London, 159, p. 444.

MOUCHET (J.), GARIOU (J.) et RIVOLA (E.) - 1957 - Observations sur
la biologie d'Anopheles smithi var. rageau Mattingly et Adam
1954, vecteur d'un Plasmodium de Mammifère aux environs de Ya-
oundé (Sud Cameroun). Bull. Soc. Path. exot., 50, p. 157-164.

OJASTI JUHANI - 1961 - Ritmos de actividad diaria de Proechimys en
su ambiente normal y en la Cueva del Guàcharo. Act. Biologica
Venezuelica, U.C.V., 3, 8, p. 121-140.

PAJOT (F.X.) - 1964 - Contribution à l'étude de la biologie d'Anophe-
les caroni Adam, 1961. Bull. Soc. Path. exot., 57, 6, p. 1290-
1306.

RACOVITZA (E.G.) - 1907 - Essai sur les problèmes biospéologiques.
Arch. Zool. exp., 6, p. 371-488.

- REDDELL (J.M.) et MITCHELL (R.W.) - 1971 - A checklist of the cave fauna of Mexico . I . Sierra de el Abra Tamaulipes and san luis Potosi - in Studies on the cavernicole fauna of Mexico. Asso for Mexican Cave Studies Bull., 4.
- SCHINER (J.R.) - 1854 - Fauna der Adelsberger, Lueger und Magdalener Grotte (in A. Schmidl, die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Leas, Wien, Braunmüller, p. 231-272.)
- SNOW (D.W.) - 1961 - The natural history of the Oil Bird, Steatornis caripensis, in Trinidad, W.I. - I. General behaviour and breeding habits. Zoologica, 46.
- VANDEL (A.) - 1964 - Biospéologie. La biologie des Animaux Cavernicoles. Gauthier-Villars éd. Paris, 619 pp.
- VAN den BERGHE (L.), PEEL (E.), CHARDOME (M.) et LAMBRECH (F.L.) - 1956 - Plasmodium atheruri n. sp. du porc-épic, Atherurus africanus centralis au Congo Belge. Folia Sc. Afr. centralis, 2, 4, p. 17.
- VAN der KAY (H.J.) - 1964 - Description of a new Plasmodium, Plasmodium voltaicum sp. nov. found in a fruit-bat, Rousettus smithi, in Ghana. Ann. trop. Med. Parasit., 58, p. 261-264.
- VAN RIEL (J.) et HIERNAUX-1'HOEST (D. et J.) - 1951 - Description of a Plasmodium found in a bat, Roussettus leachi. Parasitology, 41, p. 270-273.
- VATTIER (G.) et ADAM (J.P.) - 1966 - Capture de Ceratopogonidae (Diptera) dans des grottes de la République Gabonaise. Biologia Gabonica, 2, 4, p. 295-309.
- * VATTIER-BERNARD (G.) et ADAM (J.P.) - 1966 - Les Ceratopogonidae (Diptera) des grottes de la République du Congo (Brazzaville). Ann. de Spéléologie, 21, 3, p. 711-773.
-

LISTE TAXINOMIQUE DES VERTEBRES CITES
(par ordre alphabétique de genre)

Av. = Oiseau

M. = Mammifère

R. = Reptile

- Antrozous Allen, 1862 : M.- CHIROPT. (Microchiropt.) Vespertilionidae.
Atherurus Cuvier, 1829 (sp. africanus et africanus centralis) : M.- RODENT. (Hystricomorph.) Hystricidae.
Bothrops Spix et Martius, 1823 (sp. atrox asper) : R.- SQUAMAT. (Serpent.) Crotalidae.
Boulengerina Dollo, 1886 (sp. annulata) : R.- SQUAMAT. (Serpent.) Elapidae.
Calomys Waterhouse, 1837 (sp. callosus) : M.- RODENT. (Myomorph.) Cricetidae.
Dobsonia Palmer, 1889 (sp. moluccensis) : M.- CHIROPT. (Megachiropt.) Pteropidae.
Collocalia Gray, 1840 : Av.- APODIF. Apodidae.
Coluber Linné, 1758 (sp. taeniura ridleyi et t. grabowskyi) : R.- SQUAMAT. (Serpent.) Colubridae.
Eonycteris Dobson, 1873 : M.- CHIROPT. (Megachiropt.) Pteropidae.
Elaphe Fitzinger, 1833 (sp. guttata emoryi) : R.- SQUAMAT. (Serpent.) Colubridae.
Eublepharis Gray, 1827 : R.- SQUAMAT. (Saur.) Geckonidae.
Glossophaga Geoffroy Saint-Hilaire, 1818 (sp. soricina soricina) : M.- CHIROPT. (Microchiropt.) Phyllostomatidae.
Grammomys Thomas, 1915 (sp. surdaster surdaster) : M.- RODENT. (Myomorph.) Muridae.
Gymnodactylus Spix, 1825 : R.- SQUAMAT. (Saur.) Geckonidae.
Hipposidæros Gray, 1831 (sp. caffer) : M.- CHIROPT. (Microchiropt.) Rhinolophidae.
Hyrax Hermann, 1785 (syn. de Procavia Storr, 1780) : M.- HYRACOID. Procaviidae.
Lepidophyma Dumeril, 1851 : R.- SQUAMAT. (Saur.) Xanthusiidae.
Lissonycteris Andersen, 1912 (sp. angolensis et smithi) : M.- CHIROPT. (Megachiropt.) Pteropidae.
Naja Laurenti, 1768 (sp. melanoleuca) : R.- SQUAMAT. (Serpent.) Elapidae.
Nectomys Peters, 1861 (sp. squamipes) : M.- RODENT. (Myomorph.) Cricetidae.
Neotoma Say et Ord, 1825 (sp. magister et pennsylvatica) : M.- RODENT. (Myomorph.) Cricetidae.
Notopteris Gray, 1850 : M.- CHIROPT. (Megachiropt.) Pteropidae.
Nycteris Geoffroy Saint-Hilaire et Cuvier, 1795 (sp. thebaica capensis et macrotis) : M.- CHIROPT. (Microchiropt.) Nycteridae.
Megaloglossus Pagenstecher, 1885 : M.- CHIROPT. (Megachiropt.) Pteropidae.

- Miniopterus Bonaparte, 1837 (sp. minor minor) et schreibersi) : M.- CHI-
ROPT. (Microchiropt.) Vespertilionidae.
- Myonycteris Matschie, 1899 (sp. torquata) : M.- CHIROPT. (Megachiropt.)
Pteropidae.
- Myotis Kaup, 1829 (sp. nigricans nigricans) : M.- CHIROPT. (Microchiropt.)
Vespertilionidae.
- Penthetor Andersen, 1912 : M.- CHIROPT. (Megachiropt.) Pteropidae.
- Petrochelidon Cabanis, 1851 (sp. fulva) : Av.- PASSERIF. (Acromyod.) Hi-
rundinidae.
- Picathartes Lesson, 1828 : Av.- PASSERIF. (Acromyod.) Sturnidae.
- Pipistrellus Kaup, 1829 : M.- CHIROPT. (Microchiropt.) Vespertilionidae.
- Praomys Thomas, 1915 (s./g. de Rattus Fischer, 1862) : M.- RODENT. (Myo-
morph.) Muridae.
- Proechimys Allen, 1899 : M.- RODENT. (Caviomorph.) Echimyidae.
- Python Daudin, 1803 (sp. sebae) : R.- SQUAMAT. (Serpent.) Boidae.
- Rhadinaea Cope, 1868 : R.- SQUAMAT. (Serpent.) Colubridae.
- Rhinolophus de Lacépède, 1799 (sp. sylvestris et Hildebrandti) : M.- CHI-
ROPT. (Microchiropt.) Rhinolophidae.
- Roussetus Gray, 1821 (sp; aegyptiacus, aegyptiacus unicolor et leachi) :
M.- CHIROPT. (Megachiropt.) Pteropidae.
- Steatornis de Humboldt et Bonpland, 1814 (sp. caripensis) : Av.- CAPRIMUL-
GIF. Steatornithidae.
- Thryonomys Fitzinger, 1867 : M.- RODENT. (Caviomorph.) Echimyidae.
-