

Biologie et écologie de la femelle de *Simulium damnosum* Theobald, 1903, en fonction des zones bioclimatiques d'Afrique occidentale

Influence sur l'épidémiologie de l'onchocercose

R. LE BERRE,¹ G. BALAY,² J. BRENGUES² & J. COZ²

Au cours d'une enquête menée en Afrique occidentale, les auteurs étudient l'écologie de la femelle de S. damnosum, vecteur principal de l'onchocercose humaine africaine, en régions de forêt et de savane et soulignent l'importance épidémiologique des caractéristiques bioclimatiques de l'habitat.

Contrairement à ce qui se passe en forêt, où la durée d'existence des femelles est très réduite, on observe en savane une longévité plus grande et le coefficient de transmission de l'affection y est très élevé. Le climat et la végétation conditionnent l'étendue des aires de dispersion des femelles: en savane, celles-ci s'écartent peu des gîtes préimaginaux et le contact avec l'hôte est beaucoup plus étroit qu'en forêt.

Ces observations apportent une explication satisfaisante des modalités épidémiologiques de l'onchocercose: allure endémique dans les zones forestières, avec atteinte individuelle peu intense; en savane, foyers localisés, mais densité d'infection individuelle très élevée.

Les études effectuées depuis déjà plusieurs années en vue du contrôle de *Simulium damnosum* Theobald, insecte vecteur de l'onchocercose en Afrique occidentale, nous ont amenés à entreprendre une série d'enquêtes concernant l'écologie et la biologie de ce diptère dans les différentes zones bioclimatiques de l'Afrique occidentale francophone:

- a) zone de forêt tropicale humide;
- b) zone de savane guinéenne;
- c) zone de savane soudanienne.

Les variations observées entre ces différentes

zones, concernant certains facteurs bioécologiques, nous ont, de plus, incités à effectuer une enquête supplémentaire dans le secteur préforestier, à la limite de la savane guinéenne.

Afin qu'il puisse être tenu compte des variations saisonnières existant à l'intérieur de chacune des zones, ces enquêtes ont porté sur une durée minimum d'une année, à l'exception du secteur préforestier qui n'a pu être contrôlé que pendant une période trop brève, faute de temps et de personnel qualifié.

Nous présentons ici les résultats obtenus dans les différentes zones, ainsi que leur répercussion sur l'épidémiologie de l'onchocercose.

GÉNÉRALITÉS

TECHNIQUES

Dans chaque zone, le réseau hydrographique a d'abord fait l'objet d'une prospection détaillée. Les formes larvaires et nymphales de *S. damnosum*

¹ Entomologiste de l'ORSTOM. Adresse actuelle: Laboratoire « Insectes et acariens d'intérêt médical », Institut Pasteur, Paris.

² Entomologiste de l'ORSTOM, Centre Muraz, Bobo-Dioulasso, Haute-Volta.

ne se trouvant que dans des conditions écologiques très particulières, la répartition des gîtes préimaginaux a pu être déterminée avec précision.

Pour chaque enquête de zone de savane, on a procédé à la visite hebdomadaire ou bimensuelle de chaque point de capture. Etant donné la distance séparant la zone forestière de notre laboratoire, les enquêtes n'ont pu y être entreprises que chaque mois, mais durant plusieurs jours consécutifs.

O.R.S.T.O.M. FOCUS Documentaire

N° : 28858, ep1

Cpte : B

Les captures ont été effectuées de 6 h 30 à 18 h 30 (heure solaire) par une ou plusieurs équipes comprenant chacune deux captureurs se relayant toutes les deux heures. Elles représentent donc un échantillon valable de la population de chaque zone.

Les captures pour l'étude de l'aire d'extension de la femelle ont, pour certaines raisons exposées ci-dessous, eu lieu simultanément à proximité du gîte préimaginal et à des distances variables de celui-ci.

Les dissections ont été effectuées, sur les lieux de capture ou après transport au laboratoire, selon la méthode de Lewis (1957). Afin d'établir la différence entre les femelles pares et nullipares, on a examiné successivement: les réserves abdominales, l'état des tubes de Malpighi, et, surtout, la présence ou l'absence de reliques folliculaires dans les ovarioles.

DESCRIPTION DES DIFFÉRENTES ZONES

a) Zone de forêt

Les observations ont été effectuées dans la région de Tiassalé (à 150 km d'Abidjan, Côte d'Ivoire).

Climatologie. 7 mois de saison des pluies, 2 mois intermédiaires et 3 mois de saison sèche. La pluviométrie est de 1450 mm par an et les variations annuelles du déficit de saturation sont faibles.

Végétation. Cette région est située dans la zone de forêt dense humide semi-décidue (*moist semi-deciduous forest* des auteurs anglo-saxons), telle que l'a définie le Conseil scientifique interafricain (Trochain, 1957). Elle se caractérise par la présence de grands arbres partiellement caducifoliés, le sous-bois étant sempervirent.

b) Secteur préforestier

Les observations ont été effectuées dans la région de Zuenoula (à 350 km au NW d'Abidjan, Côte d'Ivoire).

Climatologie. Le régime des saisons est pratiquement identique à celui de la zone forestière. La pluviométrie est de 1300 mm par an.

Végétation. Ce secteur préforestier est formé d'une mosaïque de forêt et de savane, avec des îlots de forêt humide non limités aux abords des cours d'eau et entourés de savane à hautes herbes.

c) Zone de savane guinéenne

Les observations relatives à cette zone ont été effectuées dans la région située entre Banfora et Orodara (à 100 km au SW de Bobo-Dioulasso, Haute-Volta). Il convient de mentionner que cette zone est située à la limite Nord de la savane guinéenne.

Climatologie. 5 mois de saison des pluies, 2 mois intermédiaires et 5 mois de saison sèche. La pluviométrie est de 1250 mm par an et les variations annuelles du déficit de saturation sont fortes (7-17 mm).

Végétation. Cette région est située dans la zone de savane boisée résultant de la dégradation de la forêt dense xérophile qui en constituait la végétation normale, dont il existe d'ailleurs quelques îlots « reliques » à proximité d'Orodara.

D'autre part, le réseau hydrographique très dense est constitué de nombreux cours d'eau permanents alimentés par une nappe phréatique importante. Ces cours d'eau conditionnent sur leur berge l'existence de galeries forestières continues dont les arbres à feuilles persistantes forment la plupart du temps une canopée au-dessus du cours. L'existence de ces galeries forestières parfois épaisses détermine un micro-climat totalement différent des conditions climatologiques existant dans la savane d'alentour.

d) Zone de savane soudanienne

L'enquête a été effectuée d'une part sur la Volta Noire à Samandeni (à 50 km au N de Bobo-Dioulasso, Haute-Volta) et d'autre part, en différents points de la Volta Rouge (au SSW de Ouagadougou, Haute-Volta). Ces deux zones présentent des caractéristiques communes.

Climatologie. 4 mois de saison des pluies, 2 mois intermédiaires et 6 mois de saison sèche. La pluviométrie est de 900 à 1000 mm par an et les variations annuelles du déficit de saturation sont très fortes (15 à 27 mm).

Végétation. Elle est constituée par une savane à tapis graminéen dense et continu, à boisement clair. Les galeries forestières sont, quand elles existent, très clairsemées et, sauf exception, fréquemment interrompues.

Régime hydrographique. Tous les cours d'eau appartenant aux bassins de la Volta Rouge cessent de couler durant la saison sèche.

VARIATIONS BIOÉCOLOGIQUES DE LA FEMELLE DE *S. DAMNOSUM*

AIRE D'EXTENSION

A. Zone de forêt

1. *Répartition des gîtes préimaginaux.* Les gîtes préimaginaux à *S. damnosum* sont localisés sur le fleuve Bandama et son affluent principal, le N'Zi; tous les autres cours d'eau de cette région sont exempts de cette espèce, ce qui crée des conditions idéales pour l'étude de l'écologie de l'insecte, plus particulièrement de sa distance de vol et de son aire d'extension.

Le Bandama comporte de très importants gîtes à *S. damnosum*; ces gîtes prennent place, en saison sèche, au niveau des ruptures de pente, peu accentuées mais très nombreuses, qui existent sur l'ensemble du cours. La disparition de ces accidents de terrain, du fait de la montée des eaux en saison des pluies, est compensée par l'accroissement de la vitesse du courant. L'espèce trouve ainsi des conditions favorables à son installation tout au long de l'année. D'autre part, nous n'avons pas ici, comme pour certains gîtes de zone de savane, les interruptions momentanées de population dues aux variations brutales du régime hydrographique des cours d'eau. Les variations de niveau, en période de crue, sont lentes et ne donnent pas lieu à la destruction subite des gîtes préimaginaux par « noyade » des larves et des nymphes sous de trop grandes profondeurs d'eau. L'existence de ces énormes gîtes préimaginaux provoque la présence dans cette zone d'un nombre considérable de femelles de *S. damnosum*. Signalons qu'il ne s'agit pas ici de conditions exceptionnelles; une prospection sommaire d'autres fleuves tels que la Comoë et le Sassandra (fleuves côtiers de Côte d'Ivoire) nous ayant donné les mêmes résultats.

2. *Variations annuelles de population.* La courbe représentée à la figure 1a, nous donne la fréquence des captures pour chaque saison. Cette courbe fait apparaître:

a) un maximum de captures en saison des pluies, ce qui s'explique par l'accroissement des gîtes préimaginaux, tant en nombre qu'en surface, propice à la fixation des larves et des nymphes;

b) une chute assez brutale de la courbe, en début de saison sèche, due à l'abaissement relativement rapide du niveau des eaux;

c) comme nous l'avons déjà mentionné, la présence permanente de femelles piqueuses, et ceci à un degré assez élevé puisque le minimum des captures ne descend jamais au-dessous de cent femelles par captureur et par jour.

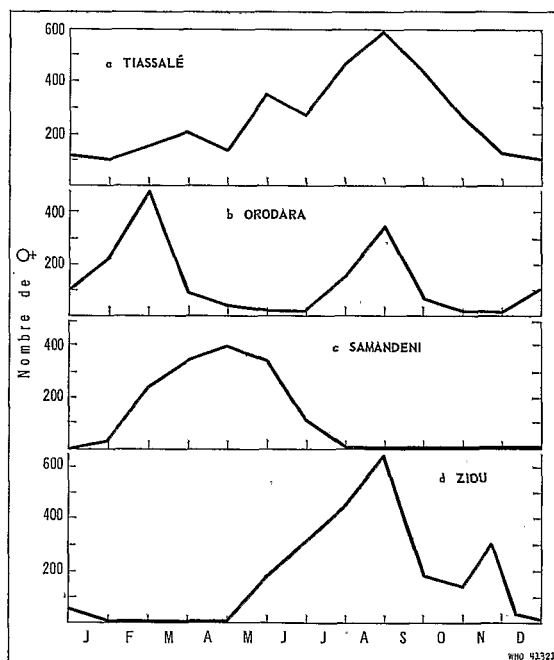
3. *Aire d'extension de la femelle.* L'aire d'extension d'une population d'insectes, c'est-à-dire la surface occupée par cette population autour de son gîte préimaginal, est conditionnée par deux séries de facteurs:

a) Le facteur intrinsèque: la puissance de vol.

Rappelons que la puissance de vol de la femelle de *S. damnosum* est considérable, puisque les distances parcourues à partir du gîte préimaginal se chiffrent par dizaines de kilomètres.

b) Les facteurs extrinsèques: la femelle ne s'éloigne de l'éco-climat favorable environnant son gîte que si les conditions climatologiques sont acceptables. L'un de nous (Le Berre) a pu mettre

FIG. 1
COURBES ANNUELLES DE CAPTURE DE FEMELLES
DE *S. DAMNOSUM*



en évidence que les facteurs essentiels étaient l'*hygrométrie*, qui constitue un facteur limitant au-dessous d'un certain seuil et la *protection contre les rayons solaires*, assurée par les conditions atmosphériques d'une part (nébulosité, brouillard), le couvert d'une végétation dense et ininterrompue d'autre part.

En ce qui concerne la zone forestière, nous avons pu dégager les observations suivantes:

a) les distances accomplies par certaines femelles sont considérables, puisque des captures peuvent être effectuées à 40 km du gîte, et plus. Le nombre de femelles récoltées loin des gîtes est parfois très important (plus de 400 femelles par jour par captureur, à 20 km du gîte, durant le mois de juillet 1963);

b) les variations saisonnières de l'aire d'extension n'ont pas une grande amplitude. En effet, l'*hygrométrie* en forêt, sans être de valeur constante, ne descend cependant jamais au-dessous d'un certain seuil, créant ainsi des conditions continuellement favorables à la dissémination de l'espèce. Il en est de même pour la nébulosité et la végétation qui garantissent à la femelle une protection constante. Nous avons pu toutefois observer certaines variations, l'aire d'extension maximale se situant en juillet — mois durant lequel nous avons enregistré les plus fortes valeurs d'humidité relative — et l'aire d'extension minimale se situant au milieu de la saison sèche.

B. Zone de savane guinéenne

1. *Répartition des gîtes préimaginaux*. Comme nous l'avons déjà mentionné, le réseau hydrographique de cette zone est très dense, et constitué de multiples cours d'eau permanents.

Les gîtes préimaginaux de *S. damnosum* sont situés au niveau de nombreux seuils rocheux que franchissent ces cours d'eau. Ceux-ci sont permanents, mais les variations du régime hydrographique sont importantes et, en période de crue, brutales. Les gîtes préimaginaux soumis à ces variations sont parfois noyés pendant un certain temps sous des épaisseurs d'eau trop importantes pour permettre le développement des larves et des nymphes. D'autre part, lors de la décrue, les gîtes de saison sèche ne se repeuplent qu'après un certain temps.

Ces gîtes sont loin d'atteindre l'importance de ceux que l'on peut observer en zone forestière (grands fleuves côtiers), mais leur abondance détermine, dans toute la zone, la présence de nombreuses femelles de *S. damnosum*.

2. *Variations annuelles de population*. La courbe représentée à la figure 1b possède les caractéristiques suivantes:

- a) un pic de saison sèche, provenant du fait que le niveau des cours d'eau s'est stabilisé à l'étiage;
- b) un pic de saison des pluies, les femelles provenant des gîtes fonctionnels durant cette saison;
- c) entre ces deux pics, deux zones où le nombre des femelles capturées diminue sensiblement, ceci étant dû à certains facteurs qui seront définis dans un travail ultérieur.

Malgré ces diminutions dans les captures durant les saisons de transition, nous enregistrons ici encore la présence constante de femelles de *S. damnosum*.

3. *Aire d'extension de la femelle*. Des observations effectuées dans cette zone, nous pouvons dégager les points suivants:

en saison des pluies, les conditions extrinsèques étant partout favorables (humidité acceptable par les femelles, nébulosité fréquente), les femelles s'éloignent de leur gîte d'une manière identique à celle que nous trouvons en forêt;

en saison sèche, les conditions climatologiques n'étant plus favorables (humidité relative trop faible, nébulosité nulle), les femelles se cantonnent aux environs immédiats de leur gîte. Elles peuvent toutefois se propager à des distances parfois considérables, si la galerie forestière bordant la rivière est assez dense et ininterrompue.

Nous avons donc en cette zone deux types bien distincts de propagation des femelles: en saison des pluies, une propagation rayonnante autour du gîte préimaginal et en saison sèche, une propagation linéaire le long des cours d'eau, sous l'abri des galeries forestières.

C. Zone de savane soudanienne

Les deux zones étudiées présentent des différences essentielles dans le régime hydrographique des cours d'eau baignant les gîtes préimaginaux. Ces différences ont une répercussion telle sur la répartition annuelle de *S. damnosum* qu'il est indispensable de les examiner séparément.

a) Zone de la Volta Noire

1. *Répartition des gîtes préimaginaux*. Les gîtes de cette région sont localisés exclusivement sur la Volta Noire, les affluents de ce fleuve ne présentant pas de vitesse de courant suffisante à l'installation de gîtes de l'espèce envisagée. Les variations du

régime hydrographique sont de très grande amplitude, et, en crue, le fleuve s'étale dans une plaine d'inondation qui peut atteindre plusieurs kilomètres de largeur. Cet étalement provoque, sauf exception, un ralentissement de la vitesse du courant tel que l'espèce ne trouve plus les conditions nécessaires à l'installation de ses gîtes préimaginaux. En saison sèche, le fleuve ayant regagné son lit mineur, ces gîtes se reforment.

2. *Variations annuelles de population.* Du fait de la disparition des gîtes préimaginaux en saison des pluies, la courbe de population de cette zone ne présente qu'un pic (fig. 1c). Cette courbe n'est d'ailleurs pas particulière à cette région, ni même à cette zone bioclimatique, Crisp (1956) ayant mis en évidence un même type de courbe au Ghana, à une latitude bien inférieure.

3. *Aire d'extension de la femelle.* Les femelles n'étant présentes qu'en saison sèche, leur aire d'extension est très réduite et se borne aux abords immédiats du fleuve, la propagation pouvant cependant se faire linéairement, à la faveur de galeries forestières suffisamment denses.

b) Zone des Volta Blanche et Rouge

1. *Répartition des gîtes préimaginaux.* Ainsi que nous l'avons déjà mentionné, les cours d'eau de cette zone cessent de couler durant la saison sèche. Les gîtes préimaginaux ne peuvent donc exister à cette période. Par contre, en saison des pluies, les gîtes se créent à la faveur de seuils rocheux déterminant des ruptures de pente, ou de rétrécissements du cours déterminant une accélération de la vitesse du courant. En outre, il convient de signaler l'existence, dans cette zone, de nombreux gîtes artificiels tels que barrages sur les affluents, radiers sur le cours principal, etc.

2. *Variations annuelles de la population.* Ici encore, nous n'avons qu'un seul pic de population qui se trouve situé, cette fois, en saison des pluies (fig. 1d). Dès que les Volta se mettent à couler, nous observons l'apparition des femelles dont la population s'accroît dans la deuxième partie de la saison des pluies, pour disparaître brusquement durant les premiers mois de la saison sèche.

3. *Variations de l'aire d'extension.* Les facteurs extrinsèques conditionnant la propagation des femelles autour de leur gîte préimaginal sont, dans cette zone, le plus souvent défavorables. En effet, les précipitations sont faibles, la nébulosité peu intense, et les galeries forestières bordant les cours d'eau,

quand elles existent, peu denses et très souvent interrompues. Tous ces facteurs tendent à restreindre l'aire d'extension des femelles, celles-ci ne pouvant s'éloigner de leur gîte qu'à la faveur de petites galeries forestières bordant les affluents. Nous observons ici une propagation linéaire des femelles, la propagation rayonnante autour du gîte n'ayant lieu qu'exceptionnellement.

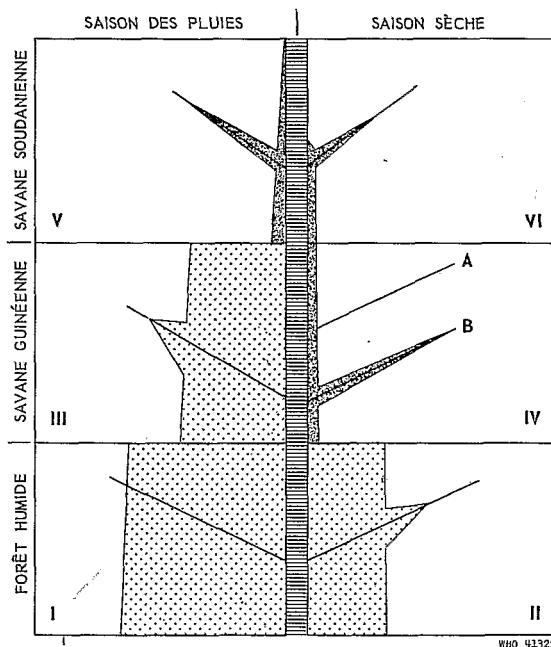
DISCUSSION

Les enquêtes menées dans les différentes zones mettent en évidence la rétraction progressive de l'aire d'extension des femelles.

Nous avons essayé de schématiser (fig. 2) ces zones et les observations effectuées dans chacune d'elles aux deux saisons de l'année.

FIG. 2

VARIATIONS DE L'AIRE D'EXTENSION DE LA FEMELLE DE *S. DAMNOSUM* EN FONCTION DE LA ZONE BIOCLIMATIQUE ET DE LA SAISON



Zone des gîtes préimaginaux
 Aire d'extension linéaire
 Aire d'extension radiaire

A Affluent sans galerie forestière
 B Affluent avec galerie forestière

Zone de forêt. La propagation des femelles est constamment rayonnante autour du gîte, les différences observées entre les deux saisons étant minimales. Cette propagation crée une dilution du nombre de femelles par unité de surface à laquelle s'ajoute, étant donné le nombre de points d'eau possibles, une dilution parallèle de la population humaine. Le contact homme/simulie n'est jamais étroit, mais cependant permanent dans toute l'aire d'extension.

Zone de savane guinéenne. La propagation rayonnante, en saison des pluies, est semblable à celle de la zone forestière. Les femelles rayonnent sur une grande surface, le seul facteur limitant étant alors le facteur intrinsèque (puissance de vol). Le contact homme/simulie est, ici encore, relativement lâche, mais existe sur une surface parfois considérable; durant la saison sèche au contraire, l'aire d'extension étant restreinte aux alentours des gîtes et aux galeries forestières environnantes, le nombre de femelles capturées en ces lieux augmente considérablement et le contact homme/simulie devient très étroit.

La même particularité a déjà été observée par Nash & Page (1953) en ce qui concerne la femelle de *Glossina palpalis* R-Desv., insecte de galerie forestière en zone de savane.

Il convient de signaler le cas particulier de certains villages qui sont situés apparemment très loin des gîtes (15-20 km), mais reliés à ceux-ci par une galerie forestière propice au passage des femelles de *S. damnosum*. Ces villages sont également exposés à une infestation simulidienne, donc onchocerquienne, de saison sèche.

Zone de savane soudanienne. En ce qui concerne la première zone (Volta Noire), *S. damnosum* n'existant qu'en saison sèche, l'aire d'extension est extrêmement réduite et le contact homme/simulie très étroit aux abords des gîtes.

Dans la zone des Volta Blanche et Rouge, les conditions extrinsèques peu favorables, même en saison des pluies, déterminent également un contact homme/simulie très dense aux abords des gîtes préimaginaux, les femelles ayant cependant la possibilité de se propager le long des galeries forestières, quand elles existent. La figure 2 met également en évidence le fait que la zone de savane guinéenne constitue en quelque sorte la transition écologique entre les deux zones extrêmes. En effet, la répartition des femelles autour des gîtes préimaginaux appartient, en saison des pluies, au type forestier: répartition rayonnante; en saison sèche, par contre, nous retrouvons le type linéaire propre aux zones de savane soudanienne.

Du point de vue de la transmission de l'onchocercose, les observations ayant trait aux variations de l'aire d'extension du vecteur recouvrent exactement les résultats obtenus lors des différentes enquêtes épidémiologiques, dont celle de Budden (1963), au Nigéria et au sud Cameroun. Dans la première région, les foyers d'onchocercose sont restreints, limités aux abords des cours d'eau comportant des gîtes préimaginaux de l'espèce vectrice, et séparés par de larges zones indemnes. Dans la deuxième région, au contraire, les foyers d'onchocercose sont étendus, se rejoignent, et il est difficile, parfois même impossible, de trouver un village indemne.

DURÉE DE VIE DE LA FEMELLE

La durée moyenne de vie d'un insecte vecteur intervient directement dans les possibilités de transmission d'une maladie.

En ce qui concerne *S. damnosum*, Lewis fut le premier à signaler les différences existant sur ce point entre les zones forestières et les zones de savane. En effet, alors que les observations effectuées par cet auteur en savane (1958 a, 1961) avaient mis en évidence un taux normal de femelles piquant pour la première fois (femelles nullipares), ses enquêtes en zone de forêt (1958 b, 1960), tant au Cameroun qu'au Libéria et au Sierra Leone, donnent toutes un pourcentage extrêmement important de femelles nullipares dans les captures. Il attribue ce phénomène au fait qu'en zone forestière, les femelles ont beaucoup plus de difficultés à effectuer leur repas sanguin par suite de la faible densité de population humaine, ce qui, d'après lui, aurait comme conséquence de diminuer la durée de vie moyenne de ces femelles.

Le tableau 1 donne, pour chacune des zones, le taux de femelles paires mis en évidence lors de nos dissections. Précisons immédiatement que ces chiffres ne tiennent compte que de populations simulidiennes stables, les périodes d'instabilité des gîtes préimagi-

TABLEAU 1
POURCENTAGE DE FEMELLES PARES ET TAUX
DE SURVIE PAR ZONE

| Zone | % | Taux de survie |
|----------------------------|----|----------------|
| Tiassalé (forêt) | 11 | 0,64 |
| Orodara (savane guinéenne) | 46 | 0,87 |
| Ziou (savane soudanienne) | 59 | 0,91 |

naux pouvant favoriser une des catégories de femelles et fausser les pourcentages obtenus lors des dissections.

Notons également que nous avons additionné les résultats des captures effectuées sur le gîte préimaginal et à distance de celui-ci, les femelles nullipares ayant une tendance certaine à s'éloigner de leur gîte en plus grande proportion que les femelles pares.

Les captures et dissections de zone forestière ayant été effectuées dans une zone à densité humaine importante — du moins pour le continent africain — où les femelles ont des possibilités identiques à celles de la savane en ce qui concerne le repas sanguin, les hypothèses liant la proportion élevée de jeunes femelles dans les captures à la difficulté pour ces femelles de piquer, ne sont donc pas valables.

Nous pouvons constater, à la lecture de ce tableau, une progression régulière du pourcentage de femelles pares des zones forestières aux zones de savanes guinéenne, puis soudanienne.

L'enquête effectuée dans le secteur préforestier n'a malheureusement pu, faute de temps et de personnel qualifié, être poursuivie durant une année. De plus, les observations ont été effectuées durant une période de plein accroissement des gîtes préimaginaux, ce qui se traduit toujours par une proportion plus élevée que la normale des femelles nullipares, jeunes, dans les captures. Les résultats obtenus sont néanmoins intéressants puisque, malgré ce déséquilibre de la population, le taux des nullipares est tout de même inférieur à celui des zones forestières, et se situe entre les chiffres obtenus en forêt et en zone de savane guinéenne.

Nous avons, à partir de ces chiffres, effectué un calcul de χ^2 (tableau 2). Les résultats sont extrêmement significatifs tant en ce qui concerne la différence forêt/savane guinéenne que la différence savane guinéenne/savane soudanienne. Nous pou-

vons en conclure que la probabilité de survie d'une femelle de *S. damnosum* est nettement différente d'une zone à l'autre. Afin de calculer cette probabilité de survie, nous avons utilisé la méthode de Coz et al. (1961).

Calcul du taux de survie

L'ensemble de la population simuliennienne supposée en équilibre est assimilé à la somme d'une progression géométrique de raison p, soit

$$r < 1$$

$$E = x \frac{1}{1 - p}$$

où E est l'ensemble de la population, x le nombre de similies qui naissent par jour, et p la probabilité de survie de l'espèce considérée.

En fait, il n'est possible de capturer que les femelles qui viennent piquer, c'est-à-dire une petite partie de la population représentée par:

- 1) les nullipares qui ont un jour: xp
- 2) l'ensemble des femelles pares: $xp^6 \frac{1}{1 - p^6}$

étant entendu, comme nous le verrons plus loin, que la femelle nullipare pique le lendemain de sa naissance, et que son cycle gonotrophique est de 4 jours; tandis que la femelle pare 1 pique cinq jours après le premier repas sanguin, et qu'il lui faut cinq jours, soit un jour de plus que les femelles nullipares, pour amener sa ponte à maturité.

Nous obtenons donc la succession: premier repas sur xp; première ponte sur xp^5 ; deuxième repas sur xp^6 .

L'ensemble des pares est représenté par $xp^6 \frac{1}{1 - p^6}$ (alternance de 6 jours entre les repas sanguins observés chez les pares).

Le rapport $\frac{\text{pares}}{\text{nullipares}} = \frac{xp^6 \frac{1}{1 - p^6}}{xp}$

Tiassalé = $\frac{201}{1643} = 0,122$

Orodara = $\frac{1949}{2231} = 0,874$

Ziou = $\frac{2849}{1914} = 1,489$

TABLEAU 2
POURCENTAGE DE FEMELLES PARES ET VALEURS DE χ^2

| Région | Nombre de nullipares | Nombre de pares | Total | % pares | χ^2 |
|----------|----------------------|-----------------|-------|---------|--|
| Tiassalé | 1643 | 201 | 1844 | 10,9 | } 711 ^a } 156 ^b |
| Orodara | 2231 | 1949 | 4180 | 46,6 | |
| Ziou | 1914 | 2849 | 4763 | 59,8 | |

^a entre Tiassalé et Orodara

^b entre Orodara et Ziou

On voit, en se référant aux abaques (figure 3) donnant le taux de survie en fonction du rapport $\frac{\text{pares}}{\text{nullipares}}$

que nous avons obtenu:

| | |
|----------|----------|
| Tiassalé | p = 0,64 |
| Orodara | p = 0,87 |
| Ziou | p = 0,91 |

Il convient de transposer ces résultats sur le plan de la transmission de l'onchocercose, pour laquelle deux facteurs sont à envisager:

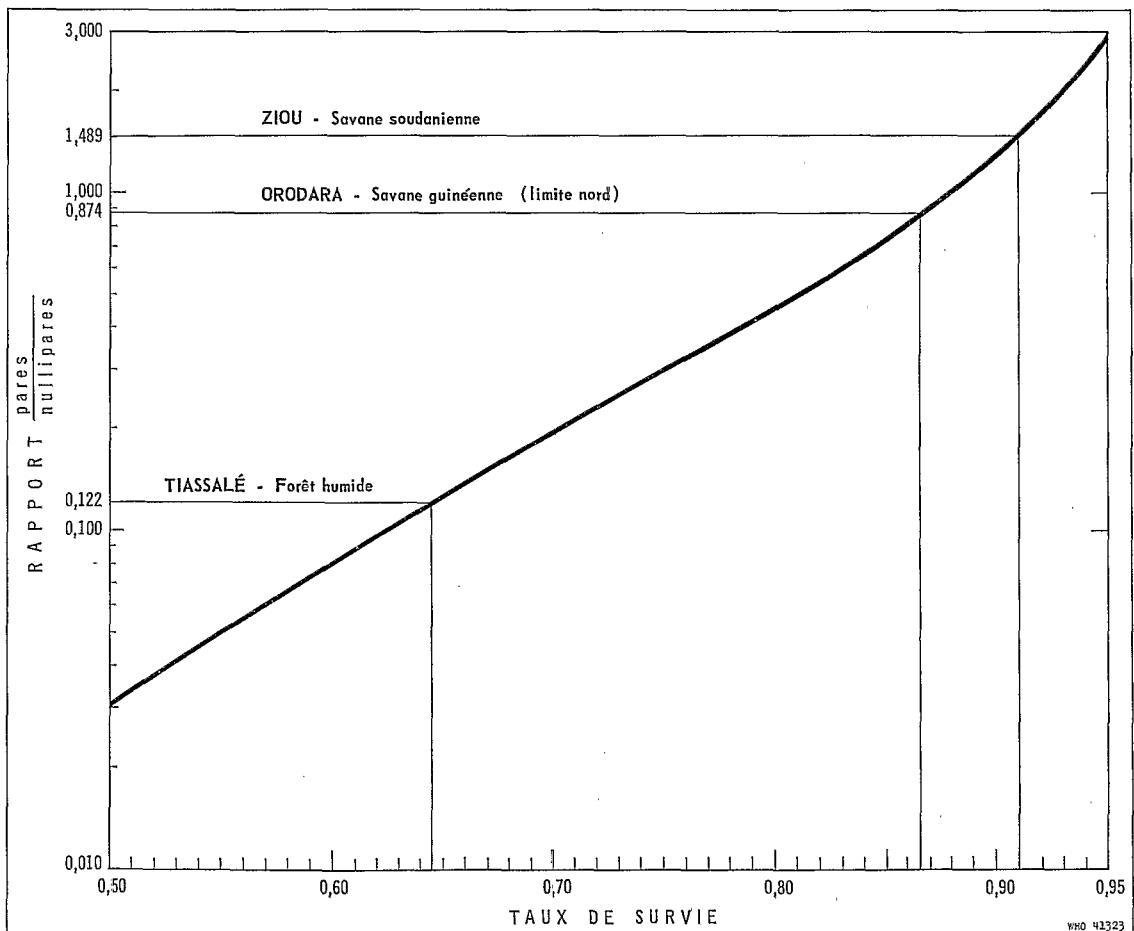
1. La durée du cycle d'*Onchocerca volvulus* chez la femelle de *S. damnosum*.

Du fait des difficultés que pose le maintien en survie, en captivité, de la femelle de *S. damnosum*, très peu de travaux ont pu être menés à bien concernant le cycle du parasite chez le vecteur.

Blacklock (1926) qui, rappelons-le, fut le premier à établir de façon certaine le rôle de *S. damnosum* dans la transmission de l'onchocercose, met en évidence un cycle de 7 jours à l'issue duquel les microfilaries ingérées sont retrouvées dans la trompe, sous forme infestante. Wanson, Henrard & Peel (1945) à propos de la même espèce vectrice, observent un cycle parasitaire de 6 à 7 jours à la température de 22-24° C.

Muirhead-Thomson (1957), travaillant sur des femelles élevées au laboratoire, donc certainement

FIG. 3
ABAQUES DONNANT LE TAUX DE SURVIE DES FEMELLES DE *S. DAMNOSUM* EN FONCTION DU RAPPORT PARES/NULLIPARES



non infestées auparavant, trouve des larves mûres d'*O. volvulus* dans la tête de l'insecte, à partir du septième jour après l'infestation.

Duke (1962) met également en évidence des formes métacycliques 7 à 8 jours après le repas infestant.

Nous voyons donc que tous les auteurs ont obtenu pratiquement les mêmes chiffres, et que la durée du cycle n'est jamais inférieure à six jours. Il est vraisemblable que la durée du cycle parasitaire chez le vecteur est influencée par certains facteurs: température, etc. Aucune étude n'ayant été effectuée à ce sujet, nous ne tiendrons pas compte de ces variations qui, nous le verrons par ailleurs, n'influencent que très peu la transmission.

2. L'intervalle entre les repas sanguins de la femelle de *S. damnosum*.

La femelle de *S. damnosum* n'effectue de repas sanguin qu'afin d'amener sa ponte à maturité. Cette femelle ne peut donc s'infester ou, à l'inverse, transmettre l'agent pathogène qu'au début de chaque cycle gonotrophique, les cas de double repas sanguin par cycle constituant une rareté chez les simulies.

Les expérimentations effectuées par l'un de nous (Le Berre) sur la durée du cycle gonotrophique ont montré que celui-ci subit certaines variations:

a) en fonction des conditions extrinsèques: la durée du cycle étant inversement proportionnelle à la température du milieu. Notons cependant que les variations ne sont pas de grande amplitude et peuvent être négligées si l'on considère le cas général de l'Afrique de l'Ouest.

b) en fonction de l'âge de la femelle: en effet, la durée du cycle gonotrophique augmente à partir du deuxième repas sanguin, et nous avons pu observer un allongement de 24 heures dans la durée du cycle des femelles paires. Etant donné que nous n'avons pas observé de rétention totale de ponte, la femelle de *S. damnosum* dépose ses œufs quatre jours après le premier repas sanguin. D'autre part, l'état des reliques folliculaires montre que la femelle effectue son deuxième repas sanguin le lendemain de la première ponte. La deuxième ponte s'effectuant cinq jours après le deuxième repas, et la troisième piqure ayant lieu 24 heures après, nous obtenons la chronologie qui apparaît sur le tableau 3 et la figure 4.

La combinaison du cycle parasitaire et des différents cycles gonotrophiques de la femelle vectrice nous donne les résultats suivants:

le cycle du parasite est d'une durée trop grande pour être effectué entre deux repas de sang successifs de la femelle, quelles que soient les

TABLEAU 3
NOMBRE DE FEMELLES DE *S. DAMNOSUM* QUI SURVIVENT DE 1 A 21 JOURS POUR 1000 SURVIVANTES LE PREMIER JOUR

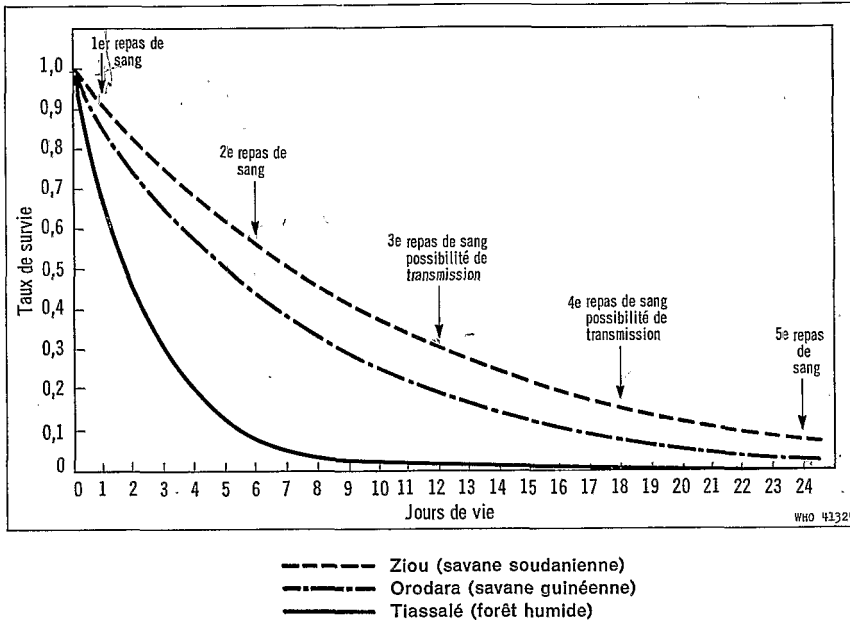
| Jours | Cycle gonotrophique | Zones bioclimatiques | | |
|-------|-------------------------------|----------------------|----------------------------|---------------------------|
| | | Tiassalé (forêt) | Orodara (savane guinéenne) | Ziou (savane soudanienne) |
| 1 | 1 ^{er} repas sanguin | 1000 | 1000 | 1000 |
| 2 | | 640 | 870 | 910 |
| 3 | | 410 | 760 | 830 |
| 4 | | 260 | 660 | 750 |
| 5 | 1 ^{re} ponte | 170 | 570 | 690 |
| 6 | 2 ^e repas sanguin | 110 | 500 | 620 |
| 7 | | 70 | 430 | 570 |
| 8 | | 40 | 380 | 520 |
| 9 | | 30 | 330 | 470 |
| 10 | | 20 | 290 | 430 |
| 11 | 2 ^e ponte | 11 | 250 | 390 |
| 12 | 3 ^e repas sanguin | 7 | 220 | 350 |
| 13 | | 5 | 190 | 320 |
| 14 | | 3 | 160 | 290 |
| 15 | | 2 | 140 | 270 |
| 16 | | 1 | 120 | 240 |
| 17 | 3 ^e ponte | | 110 | 220 |
| 18 | 4 ^e repas sanguin | | 90 | 200 |
| 19 | | | 80 | 180 |
| 20 | | | 70 | 170 |
| 21 | | | 60 | 150 |

conditions de milieu dans lesquelles a été effectué le cycle;

la femelle ne peut donc transmettre les formes métacycliques résultant de l'infestation par un repas de sang donné, que lors du deuxième repas après celui-ci.

Le tableau 3, donnant la probabilité de survie des femelles à l'intérieur de chacune des zones bioclimatiques, met en évidence des différences considérables dans le nombre de femelles effectuant leur troisième repas sanguin. En effet, sur 1000 femelles piquant pour la première fois — en admettant que toutes aient la possibilité d'ingérer des microfilaries

FIG. 4
COURBES DE MORTALITÉ DES FEMELLES DE *S. DAMNOSUM* SUIVANT LES ZONES BIOCLIMATIQUES



d'*O. volvulus* — nous obtenons les nombres suivants de femelles ayant la possibilité de transmettre des formes métacycliques :

- a) en zone forestière 7
b) en zone de savane guinéenne 220
c) en zone de savane soudanienne . . . 350

Etant donné qu'il n'y a pas impossibilité pour les femelles de s'infester lors du deuxième repas sanguin, celles-ci pourront encore transmettre, lors de repas postérieurs au troisième. Les chiffres obtenus alors augmentent encore la différence existant entre les trois zones.

RÉPERCUSSION DE CES VARIATIONS SUR L'ÉPIDÉMIOLOGIE DE L'ONCHOCERCOSE

Des nombreuses études consacrées à l'épidémiologie de l'onchocercose, l'observation la plus intéressante, et d'ailleurs la plus controversée, est celle qui concerne les différences constatées entre les manifestations cliniques de cette endémie dans les zones de savane et les zones forestières. Plusieurs hypothèses ont été avancées, pour tenter d'expliquer ce phénomène :

Kershaw, Duke & Budden (1954) démontrent les premiers que la présence des lésions oculaires est liée à la densité des microfilaires dans le derme.

Rodger (1957) pense qu'il faut attribuer les lésions postérieures de l'œil à une carence en vitamine A des populations de savane.

Woodruff & Murray (1957) (dans Woodruff et al., 1963) ne croient pas que l'intensité de l'infestation onchocercienne soit responsable des lésions oculaires, et prennent comme exemple le district de Calabar, en zone de forêt humide du sud Nigéria, dans lequel le taux d'infestation est très élevé (84%) et les lésions oculaires rares. Ils pensent qu'un facteur supplémentaire transmis par la poussière (*dust-borne*) pourrait jouer un rôle dans les lésions oculaires attribuées à l'onchocercose des zones sèches, poussiéreuses, de savane.

Rodger & Brown (1957), comparant les résultats obtenus dans le sud du Nigéria et dans le nord Ghana, aboutissent à la conclusion qu'il faut

distinguer l'indice de morbidité de la densité de l'infection individuelle.

Choyce (1958) écrit que seules les lésions du segment antérieur, rarement assez sérieuses pour constituer une cause importante de cécité, sont attribuables à l'onchocercose, et que les lésions postérieures participent d'une maladie à caractère génétique.

Lagraulet & Ammann (1961) retrouvent ces différences caractéristiques, et séparent également le taux d'infestation du degré d'infection individuelle.

Woodruff et al. (1963) au cours d'observations dans une zone de forêt tropicale humide de l'ouest Ouganda où le vecteur majeur est *S. damnosum*, concluent qu'il n'y a pas d'association évidente entre l'intensité de l'infestation et le taux des lésions du segment postérieur. Ces auteurs mentionnent cependant que les individus qui développent des complications oculaires importantes constituent une population chez laquelle une infestation intense a dû avoir lieu durant une période exceptionnellement longue.

Budden (1963), dont les travaux antérieurs (1958) avaient apporté la preuve que l'existence des lésions oculaires est en relation directe avec le degré d'infestation de la peau par les microfaires d'*O. volvulus*, effectue une enquête comparative en deux régions du Nigéria: une région de savane, et une région forestière. Les résultats obtenus, fort intéressants, peuvent se résumer comme suit:

les foyers de savane sont très localisés, et séparés par de larges zones indemnes. Le degré d'infection individuelle y est très élevé;

en zone forestière, l'endémie onchocerquienne est si étendue qu'il est difficile — probablement impossible, ajoute l'auteur — de trouver un village indemne. Le dénombrement des microfaires chez l'homme met en évidence un degré d'infection individuel peu élevé, et il existe très peu d'affections oculaires, le taux étant semblable à celui que l'on peut trouver en zone de savane modérément infectée. L'auteur suggère en outre que le vecteur pourrait avoir une certaine influence sur l'épidémiologie de cette endémie, et émet l'hypothèse que les lieux de piqure des femelles seraient différents dans les deux zones, les femelles de savane piquant plus haut et déterminant ainsi d'emblée une infection plus grave dans la partie supérieure du corps.

A la lumière de ce résumé bibliographique, il apparaît que de nombreuses hypothèses ont été envisagées concernant les différences constatées entre

les deux zones et qu'il faut absolument dissocier le taux d'infestation général d'une population d'une part, la densité d'infection individuelle d'autre part (Rodger & Brown, 1957).

Les différences constatées peuvent être résumées comme suit:

a) en forêt, les foyers d'onchocercose sont très étendus, le taux d'infestation de la population peut atteindre de fortes proportions, mais la densité d'infection individuelle est faible;

b) en savane, les foyers d'onchocercose sont localisés, le taux d'infestation de la population est élevé, et la densité d'infection individuelle très importante.

Nous allons maintenant transposer sur le plan épidémiologique les résultats obtenus lors de nos enquêtes sur les variations des facteurs bio-écologiques du vecteur dans les trois zones bioclimatiques de l'Afrique de l'Ouest.

Zone de forêt

Le type de propagation des femelles ne subissant pas de variations considérables durant l'année, il n'est pas nécessaire ici de dissocier les deux saisons (secteurs I et II, fig. 2).

Malgré le grand nombre de femelles de *S. damnosum* que l'on peut rencontrer dans cette zone (Woodruff, Barnley et al. (1963), en Ouganda, Budden (1963), dans le sud Cameroun, Le Berre (non publié), en zone forestière de Côte d'Ivoire), le degré de transmission de l'onchocercose est peu élevé, étant donné la faible proportion de femelles vectrices vivant assez longtemps pour avoir la possibilité de transmettre (7/1000).

D'autre part, l'aire d'extension considérable de ces femelles conditionne la transmission de l'endémie sur de larges surfaces, comme en témoignent les résultats de Budden (1963).

La faible possibilité de transmission du vecteur d'une part, la dilution de cette transmission sur de grands espaces d'autre part, créent pour chaque individu des possibilités d'infestation très espacées dans le temps, donc l'impossibilité d'infestations fréquentes dont la répétition conditionne l'apparition de formes graves de cette maladie.

Zone de savane guinéenne

La proportion des femelles susceptibles de transmettre est, dans cette zone, considérable (220/1000) et très nettement supérieure à ce que nous trouvons

en zone forestière. Les possibilités d'infestation par individu sont donc nettement supérieures.

En saison des pluies, du fait du rayonnement des femelles autour de leur gîte préimaginal, la transmission est, ici encore, diluée, et les possibilités d'infestation par individu n'acquièrent que très rarement l'intensité suffisante pour entraîner des complications oculaires.

En saison sèche, la concentration des femelles autour de leur gîte préimaginal ou en certains points reliés à celui-ci par des galeries forestières, liée au potentiel de transmission élevé du vecteur, détermine — ainsi que l'ont montré les enquêtes de Masseguin, Taillefer-Grimaldi & Leveuf (1954) dans les zones de savane guinéenne de Haute-Volta et du Mali — des conditions épidémiologiques semblables à ce que nous pouvons observer en zone de savane soudanienne.

En résumé, les villages non situés à proximité des gîtes préimaginaires ou non reliés à ceux-ci par une galerie forestière continue, participent d'une infestation de saison des pluies à caractère forestier (secteur III, fig. 2).

Les villages situés à proximité des gîtes, ou reliés à ceux-ci par une galerie forestière, participent également d'une infestation de saison sèche à caractère soudanien (secteur IV, fig. 2).

CONCLUSIONS

Nous voyons donc que les variations des facteurs bio-écologiques du vecteur ont une influence essentielle sur l'épidémiologie de l'onchocercose.

Sans vouloir écarter définitivement les différentes hypothèses portant sur des facteurs pour lesquels nous n'avons aucune compétence, nous croyons que ces variations bio-écologiques suffisent à elles seules à expliquer les différences observées.

Chacun des deux facteurs envisagés suffirait à créer, d'une zone à l'autre, des différences considérables. En effet, dans la zone de savane guinéenne, nous voyons que, malgré la forte potentialité de transmission du vecteur (220/1000), les infestations de saison des pluies amènent rarement des manifestations graves de l'endémie. Le facteur aire d'extension suffit donc à créer la différence. D'autre part, le fait que, des zones forestières aux zones soudanaises, le coefficient de transmission augmente de cinquante fois, ne peut qu'accentuer ces différences dans des proportions considérables.

Zone de savane soudanienne

Il semble que nous atteignons, dans cette zone, le *climax* de la transmission de l'onchocercose. En effet, nous n'avons jusqu'à présent envisagé la transmission que dans le sens vecteur/hôte. En fait, les possibilités d'infestation dans le sens hôte/vecteur subissent également des variations et si le taux d'infestation global peut être, en zone forestière, très élevé, il n'atteint jamais les proportions enregistrées en zone de savane. D'autre part, il est vraisemblable que la densité de l'infection individuelle, liée à la densité des microfaires dermiques, intervient dans la transmission en fournissant à la femelle vectrice de plus grandes possibilités d'effectuer un repas infesté de microfaires.

Ces différents facteurs réunis occasionnent donc, en zone soudanienne, de très grandes possibilités d'infestation grave chez l'hôte. Les enquêtes de Puyelo & Holstein (1950) dans les foyers des Volta Blanche et Rouge, de Masseguin, Taillefer-Grimaldi & Leveuf (1954) dans les zones de savane du Mali et de la Haute-Volta, de Rodger (1957) dans le nord du Ghana, de Lagraulet & Ammann (1961) dans les foyers maliens et voltaïques, et de Budden (1955, 1958, 1963) au Nigéria, corroborent d'ailleurs cet état de fait.

Il apparaît également qu'une enquête épidémiologique valable ne peut être effectuée qu'en tenant compte du vecteur et de son écologie. Les points suivants devront être envisagés :

1) les variations annuelles de la population;

2) les variations de l'âge moyen du vecteur et de sa potentialité de transmission. Les abaques (fig. 3) permettent, si l'on connaît le rapport

$$\frac{\text{femelles pares}}{\text{femelles nullipares}}$$

d'une région donnée, de calculer la probabilité de survie et, partant, le potentiel de transmission de cette population. Il est cependant essentiel de ne travailler que sur une population en équilibre;

3) les variations annuelles de l'aire d'extension. Ce point est surtout valable en zone de savane guinéenne, du fait des variations observées durant

l'année. Pour chaque village, il conviendra de tenir compte de la saison de transmission, le rôle des galeries forestières étant, nous l'avons vu, très important.

Toutes ces études nécessitent évidemment, au préalable, la reconnaissance soigneuse de tous les gîtes larvaires existant dans la région, et ceci aux différentes saisons de l'année.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier : M. le Docteur P. Grenier, Chef de la Section d'Entomologie médicale de l'ORSTOM, qui a bien voulu superviser notre travail; MM. les Docteurs P. Richet, Secrétaire Général Permanent de l'OCCGE, et M. Ovazza, Chef de la Section Onchocercose, qui nous ont encouragés à effectuer ces enquêtes; M^{me} M. Ovazza, sans qui nous n'aurions pu mener à bien les longues séries de dissections nécessaires à l'étude du vecteur.

SUMMARY

Over the course of a year the authors have investigated the biology and ecology of females of *Simulium damnosum* Theobald in West Africa, their study covering tropical forest and mixed forest-and-savannah areas and areas of Guinea and Sudan savannah.

They have brought to light a number of important variations in the bio-ecology of *S. damnosum* females between these different ecological and climatic areas. Thus they have shown that the expectation of life of the females increases, but their area of dispersal around the larval breeding places decreases, from the tropical forest

to the Sudan savannah. These variations are sufficient to explain the great epidemiological differences in onchocerciasis between African forest and savannah that have been noted by numerous observers. In the savannah zone, the longer-lived *S. damnosum* females being concentrated near the breeding-places, there is considerable risk of human infection near these and a relatively low risk further away. In the forest areas, on the other hand, the females are shorter-lived but very widespread, and the risk of human infection is consequently fairly low but extends over a very large area.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Blacklock, B. D. (1926) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **20**, 1-48
 Budden, F. H. (1958) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **52**, 500-508
 Budden, F. H. (1963) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **57**, 64-70
 Choyle, D. P. (1958) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **52**, 112-121
 Coz, J., Gruchet, H., Chauvet, G. & Coz, M. (1961) *Bull. Soc. Path. exot.*, **54**, 1353-1358
 Duke, B. O. L. (1962) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **56**, 130-135
 Kershaw, W. E., Duke, B. O. L. & Budden, F. H. (1954) *Brit. med. J.*, **2**, 724
 Lagraulet, J. & Ammann, F. (1961) *Bull. Soc. Path. exot.*, **54**, 1320-1327
 Lewis, D. J. (1957) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **51**, 340-358
 Lewis, D. J. (1958a) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **52**, 216-231
 Lewis, D. J. (1958b) *Proc. tenth int. Congr. Ent.*, **3**, 541-550
 Lewis, D. J. (1960) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **54**, 208-223
 Lewis, D. J., Lyons, G. R. L. & Marr, J. D. M. (1961) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **55**, 202-210
 Massequin, A., Taillefer-Grimaldi, J. & Leveuf, J. J. (1954) *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **34**, 769-788
 Muirhead-Thomson, R. C. (1957) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **6**, 912-913
 Nash, T. A. M. & Page, W. A. (1953) *Trans. roy. ent. Soc. London*, **104**, 71-169
 Puyuelo, R. & Holstein, M. (1950) *Méd. trop.*, **10**, 397-510
 Rodger, F. C. (1957) *Bull. Org. mond. Santé*, **16**, 495-508
 Rodger, F. C. & Brown, J. A. C. (1957) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **51**, 271-282
 Trochain, J. L. (1957) *Bull. Inst. Et. centrafricaines*, **13-14**, 55-93
 Wanson, M., Henrard, C. & Peel, E. (1945) *Rec. Sci. méd. Congo belge*, **4**, 122-138
 Woodruff, A. W., Barnley, G. R., Holland, J. T., Jones, D. E., McRae, A. W. R. & McLaren, D. S. (1963) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **57**, 50-63