

**TRAVAUX
ET DOCUMENTS
DE L'O.R.S.T.O.M.**

**ETUDES SUR *ISOMERMIS LAIRDI*
(NEMATODA, MERMITHIDAE)
PARASITE DE *SIMULIUM DAMNOSUM S.L.*
(DIPTERA, SIMULIIDAE)
EN AFRIQUE DE L'OUEST**



Bernard MONDET



**ÉDITIONS DE L'OFFICE
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER**

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser au :

**SERVICE DES PUBLICATIONS DE L'O.R.S.T.O.M.
70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY (France)**

Les paiements sont à effectuer par virement postal au nom de *Service des Publications ORSTOM*, C.C.P. 22.272.21 Y PARIS; (à défaut par chèque bancaire barré à ce même libellé).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'O.R.S.T.O.M.
N° 141

ÉTUDES SUR *ISOMERMIS LAIRDI* (NEMATODA, MERMITHIDAE)
PARASITE DE *SIMULIUM DAMNOSUM* S. L. (DIPTERA, SIMULIIDAE)
EN AFRIQUE DE L'OUEST

Bernard MONDET

O.R.S.T.O.M. – PARIS – 1981

Cet ouvrage a fait l'objet d'une Thèse de doctorat de troisième cycle, soutenue le 30 septembre 1980 à l'Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay.

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, « que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées « à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but « d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le « consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayant cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une « contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal».

.....

.....

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	7
CHAPITRE I. INTRODUCTION	13
CHAPITRE II. MATERIEL, TECHNIQUES ET METHODES D'ETUDES	19
CHAPITRE III. PRESENTATION DES FOYERS DE PARASITISME	29
CHAPITRE IV. TAXONOMIE DES MERMITHIDAE	35
CHAPITRE V. CYCLE BIOLOGIQUE DES MERMITHIDAE	41
CHAPITRE VI. CROISSANCE DES MERMITHIDAE	59
CHAPITRE VII. DETERMINISME DU SEXE CHEZ LES MERMITHIDAE	79
CHAPITRE VIII. EVOLUTION DU PARASITISME PAR LES MERMITHIDAE	93
CHAPITRE IX. EFFETS DES MERMITHIDAE SUR LEURS HOTES	107
CHAPITRE X. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION	117
PLANCHES HORS TEXTE	125
BIBLIOGRAPHIE	131
RESUME	145
ABSTRACT	153
TABLE DES MATIERES	159

AVANT-PROPOS

Ces études ont été possibles grâce aux fonds fournis par le Centre de Recherches pour le Développement International (C.R.D.I.), Ottawa, Canada, dans le cadre d'une convention de recherche passée entre cet organisme et l'Organisation de Coordination et de Coopération pour la lutte contre les Grandes Endémies (O.C.C.G.E.), Bobo-Dioulasso, Haute-Volta. Les recherches se sont déroulées de mars 1973 à avril 1979, dans les laboratoires de l'Institut de Recherches sur l'Onchocercose (I.R.O.), Bouaké, Côte d'Ivoire, Mission de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (O.R.S.T.O.M.) auprès de l'O.C.C.G.E.

De nombreuses personnes, tout au long de ces années, nous ont apporté leur savoir, leur aide et leur soutien, permettant ainsi la réalisation de ces études. Parmi elles, il m'est particulièrement agréable de remercier :

Monsieur le Directeur Général de l'O.R.S.T.O.M. qui m'a accordé toutes les facilités nécessaires pour la réalisation de ce travail et la rédaction des résultats,

Monsieur le Docteur SOW, Secrétaire Général de l'O.C.C.G.E. qui a toujours manifesté un grand intérêt pour ces recherches et en a permis la réalisation pratique en mettant à notre disposition personnel, locaux et matériel nécessaires,

Monsieur le Professeur BERGERARD qui a accepté la direction scientifique de ce travail et m'a fait l'honneur de bien vouloir en présider le jury,

Monsieur LE BERRE, ancien Directeur de la Section Onchocercose de Bobo-Dioulasso qui a été un des créateurs de ce programme de recherche et dont les grandes connaissances scientifiques et l'enthousiasme m'ont toujours été très précieux,

Monsieur PHILIPPON, ancien Directeur de l'Institut de Recherches sur l'Onchocercose de Bouaké, qui a toujours beaucoup oeuvré pour la poursuite de ces recherches

Monsieur MOUCHET, Président du Comité Technique d'Entomologie médicale de l'O.R.S.T.O.M. qui m'a soutenu de ses conseils et encouragements,

Monsieur le Docteur GILL, du Centre de Recherches pour le Développement International qui m'a permis d'assister à des réunions internationales sur la pathologie des Insectes et de participer à des stages de formation dans cette spécialité,

Monsieur le Professeur CHABAUD, Monsieur le Professeur LAIRD, Monsieur POINAR, qui m'ont agréablement accueilli dans leurs laboratoires du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, de la Research Unit on Vector Pathology de St John's, Terre-Neuve, de l'Université de Californie, Berkeley, et m'ont fait profiter de leurs grandes connaissances

Monsieur CHAPMAN, Monsieur PETERSEN, qui m'ont reçu dans leurs laboratoires de l'United States Department of Agriculture du Lake Charles, Louisiane, où j'ai pu étudier les remarquables travaux sur la lutte biologique

Je tiens à remercier mes amis et collègues de l'I.R.O. de Bouaké, Messieurs BELLEC, BERL, ELOUARD, ESCAFFRE, GREBAUD, GUILLET, HEBBARD, PENDRIEZ, QUILLEVERE, PRUD'HOM, pour l'aide qu'ils m'ont souvent apportée, pour l'intérêt qu'ils ont manifesté à ce programme de recherches et les nombreuses discussions que nous avons eu ensemble, de même qu'avec Messieurs LEVEQUE et DEJOUX, ancien Directeur et Directeur des Laboratoires d'Hydrobiologie de l'O.R.S.T.O.M. de Bouaké.

Ma reconnaissance va, tout particulièrement, à Monsieur Jacques BERNADOU qui m'a aidé et soutenu de la plus amicale manière en toutes circonstances. Ses très grandes qualités humaines, scientifiques et techniques, sa connaissance profonde de travail sur le terrain, dans des conditions souvent difficiles, ont fait qu'il m'a toujours été d'un grand secours.

Ce travail a été possible grâce à la grande conscience professionnelle, au sens des responsabilités de tous les membres du personnel de l'I.R.O., plus particulièrement, à ceux de l'équipe "mermis" au sein de laquelle Monsieur TIMBI KOUTOUKOU tenait une place prépondérante. Je remercie également Messieurs TRAORE DIEDJOUMA et DEMBELE NAZANGA pour leurs travaux de dactylographie et de secrétariat.

Mes remerciements vont aussi aux autorités ivoiriennes du Ministère de la Santé publique et de la population, à Messieurs les Préfets, aux médecins-chefs des secteurs des Grandes Endémies et à ceux des hopitaux pour l'accueil toujours aimable et agréable lors de nos tournées dans leurs régions, ainsi que les chefs de secteurs et sous-secteurs du Programme Régional de lutte contre l'Onchocercose de l'O.M.S. pour leur hospitalité et l'aide qu'ils m'ont souvent apportée.

La rédaction de cet ouvrage a été possible grâce à l'accueil chaleureux qu'a bien voulu me réserver Monsieur RITTER, Directeur de la Station d'études sur les Nématodes de l'I.N.R.A., Antibes, qui a tout fait pour me faciliter la tâche. Je lui en suis particulièrement reconnaissant, ainsi qu'à Monsieur LAUMOND, pour sa grande disponibilité à mon égard, son aide, ses conseils et ses avis qui m'ont été extrêmement profitables. J'ai reçu, au cours de mon séjour à Antibes un accueil, une aide et un soutien agréables et importants, de la part de tous. Je suis particulièrement reconnaissant à Mesdames AUGÉ et BONIFASSI, à Messieurs BERGE, BRIDE, LAVERGNE et SCOTTO LA MASSESE, et surtout à Monsieur DALMASSO pour avoir bien voulu étudier et commenter le texte de cette thèse.

Je remercie tout spécialement Messieurs BRENGUES, COZ, HAMON, LE BERRE, TAUFFLIEB pour l'aide apportée au cours de la réalisation de cette thèse et les commentaires qu'ils ont bien voulu me donner ainsi que pour le soutien qu'ils m'ont apporté.

I. INTRODUCTION

I. INTRODUCTION

Les simuliés (Diptera : Simuliidae) existent dans pratiquement tous les pays du monde et soulèvent un important intérêt économique et médical. Elles peuvent, dans de nombreuses régions (à Madagascar, en Europe Centrale, au Canada, etc.) constituer de terribles nuisances par la quantité de piqûres que les femelles hématophages infligent tant à l'homme qu'à certains animaux (volailles, ovins, bovins, etc.), entraînant parfois la mort de ces derniers.

Certaines espèces de simuliés transmettent divers agents pathogènes aux animaux, comme des filaires du genre *Onchocerca* (aux Bovidés), *Ornithofilaria* (aux canards) ou des protozoaires (parasites d'oiseaux) comme ceux du genre *Leucocytozoon*. D'autres sont responsables, en Amérique Centrale et en Afrique, de la transmission de l'onchocercose humaine, filariose aveuglante, dont l'agent pathogène est *Onchocerca volvulus* Leuckart, 1893.

En Afrique, depuis la découverte de cytotypes par Dunbar, en 1966, chez *Simulium damnosum* Theobald, 1903, on admet désormais l'existence d'un complexe d'espèces vectrices d'onchocercose. En Côte d'Ivoire, on distingue : *Simulium squamosum*, *S. yahense*, *S. sanctipauli*, *S. soubrense* (espèces de forêt), *S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum* (espèces de savane) (Quillévéré, 1979). Dans la présentation de nos résultats, nous utiliserons le terme de *Simulium damnosum* s.l. en précisant, dans la mesure du possible, la composition spécifique des groupes étudiés.

En Afrique de l'ouest, on estime à plus d'un million le nombre de personnes atteintes par l'onchocercose dans le bassin des Volta (dix millions d'habitants pour 700 000 km²) et à plus

de 70 000 celui des personnes aveugles ou atteintes par des troubles oculaires graves (O.M.S., 1973).

Les microfilaires d'*Onchocerca volvulus*, présentes dans le derme du malade, passent chez la femelle de *S. dammosum s.l.* au cours de la prise de son repas de sang. Elles suivent chez l'insecte l'évolution nécessaire pour donner des larves infectantes dont la durée est de 6 à 8 jours, comme l'a montré Blacklock (1926) et l'ont confirmé, après lui, de nombreux auteurs (Duke, 1962a et 1962b; Philippon, 1977a, etc.). Une partie de ces filaires se développent jusqu'au stade adulte chez l'homme, entraînant souvent la formation de nodules, et donnent naissance aux microfilaires ingérées par la femelle de *S. dammosum s.l.* On estime la durée de vie des filaires adultes à une quinzaine d'années minimum (Nelson, 1966).

Les femelles de simulies déposent leurs oeufs dans les cours d'eau, plus précisément dans les zones de courant rapide (entre 0,7 et 2 mètres par seconde pour *S. dammosum s.l.*) correspondant aux exigences écologiques des larves rhéophiles. Ces dernières vivent fixées sur des substrats (minéraux, végétaux ou artificiels) et se nourrissent grâce à leurs éventails pré-mandibulaires qui, filtrant l'eau, retiennent les particules alimentaires en suspension (Le Berre, 1966; Philippon, 1977b).

C'est au cours de leur vie larvaire que les insectes aquatiques sont infectés par les Mermithidae qui peuvent se développer, dans le cas des simulies, soit chez la larve, soit chez la nymphe puis l'adulte (cf. planche III). Ces parasites entraînent des effets particulièrement intéressants sur leurs hôtes. Dans la grande majorité des cas en effet, ils réduisent leur espérance de vie et provoquent une "castration" parasitaire empêchant les femelles d'avoir une descendance. Les Mermithidae adultes mènent une vie libre, au cours de laquelle ils ne se nourrissent pas, vivant sur les réserves accumulées au cours de leur phase parasitaire chez l'insecte.* Les effets sur l'hôte et la relative facilité d'élevage des stades libres les ont fait considérer, par de nombreux auteurs, comme d'intéressants agents de lutte biologique contre les insectes d'intérêt médical dont les larves sont aquatiques (en particulier moustiques et simulies) (Gordon *et al.*, 1973; Laird, 1971; Petersen, 1973a; Poinar, 1977b; Welch, 1963; Weiser, 1963 et 1964, etc..).

* Cf. Cycle biologique p. 45

Une espèce, *Romanomermis culicivora* (= *Reesimermis nielseni*) est utilisée, expérimentalement, depuis plusieurs années, contre des larves de moustiques au Salvador et aux Etats-Unis (Galloway et Brust, 1976; Levy et Miller, 1977a; Petersen et Willis, 1976; Petersen *et al.*, 1978b; etc.). L'élevage de masse de *R. culicivora*, qui conditionne son emploi comme réel agent de lutte, est réalisé depuis plusieurs années au laboratoire, *in vivo*, par l'intermédiaire d'un insecte, lui-même aisément élevé, *Culex quinquefasciatus* (Petersen et Willis, 1972; Petersen *et al.*, 1978a).

Malheureusement la spécificité des Mermithidae fait que l'on ne peut pas lutter contre les larves de *S. damnosum s.l.* par des parasites de moustiques et que *R. culicivora* est, dans ce cas précis, totalement inefficace (D.M.S., 1980).

Un programme de recherche sur les Mermithidae parasites de simuliés, bien représentés en Afrique de l'ouest, a vu le jour au cours de l'année 1972 (C.R.D.I., 1972). Nos recherches constituent les préliminaires à l'étude proprement dite des possibilités d'utilisation des Mermithidae autochtones pour lutter contre *S. damnosum s.l.* Ces recherches ont porté sur l'étude des foyers naturels de parasitisme existants, ainsi que sur la biologie et l'écologie des espèces de Mermithidae rencontrées, toutes nouvelles. Les essais de lutte, même à petite échelle, impliquent la résolution des problèmes posés par l'élevage de masse, *in vivo* ou *in vitro*, de ces parasites d'insectes, lesquels ne sont pas, sauf exception, encore élevés au laboratoire.

L'une des espèces de Mermithidae présentes en Afrique de l'ouest, *Isomermis lairdi* Mondet, Poinar et Bernadou, 1977, peut être considérée comme la plus intéressante en tant qu'agent potentiel de lutte. Elle possède, en effet, une large répartition naturelle et se rencontre, plus fréquemment que les autres espèces, dans les gîtes larvaires abritant *S. damnosum s.l.* Les autres espèces de Mermithidae présentes peuvent également parasiter *S. damnosum s.l.* mais elles semblent avoir comme biotopes préférentiels les petits cours d'eau où cette espèce de simulie n'est pas dominante et où elle peut être, même, totalement absente. Ce sont donc des espèces comme *Simulium cervicornutum*, *S. hargreavesi*, *S. adersi*, *S. unicornutum*, etc. qui sont les hôtes les plus courants de ces autres Mermithidae.

Les principales recherches ont été effectuées en Côte d'Ivoire, dans deux foyers de parasitisme, situés en zone de savane guinéenne, l'un sur le Mounongo (cours d'eau temporaire) au Nord-Est, l'autre sur la Marahoué (dans son bief amont temporaire) située au centre du pays. Ces deux rivières ont été traitées par insecticide chimique dans le cadre de la Campagne de lutte contre l'Onchocercose menée par l'Organisation Mondiale de la Santé (O.M.S.), la première à la fin de l'année 1973, la seconde une première fois en juillet et août 1977 puis, une seconde fois, en traitements continus au début de l'année 1978. Le Programme Régional de lutte contre l'onchocercose dans le bassin des Volta a débuté en 1973 et doit se poursuivre durant une vingtaine d'années (O.M.S., 1973). Actuellement, six ans après le début des opérations, la zone traitée couvre la Haute-Volta, et une partie des pays avoisinants (Mali, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Bénin, Niger). La lutte dirigée contre les stades pré-imaginaux de *S. damnosum s.l.* consiste en un traitement larvicide hebdomadaire des gîtes larvaires de toutes les rivières de la zone. Certaines d'entre elles, les plus centrales, ne sont cependant plus traitées régulièrement, car trop éloignées des gîtes larvaires, situés en dehors de la zone, d'où seraient susceptibles de venir, pour pondre, les femelles gravides de simulies. L'insecticide utilisé est l'Abate (téméphos) contre lequel aucun phénomène de résistance n'était encore apparu chez les simulies jusqu'à très récemment, dans le sud de la Côte d'Ivoire (Guillet *et al.*, 1980).

D'importantes récoltes d'adultes de *S. damnosum s.l.* capturés par piégeage ont eu lieu dans un troisième foyer, situé sur la rivière Baoulé (Sud-ouest du Mali). Cette rivière est entrée dans la zone de traitements insecticides de l'O.M.S. au cours de l'année 1980.

Nous présentons, ici, les résultats obtenus sur les stades larvaires et adultes de *S. damnosum s.l.* parasités par *Isomermis lairdi*. Le mode de développement (croissance, mues), le déterminisme du sexe et l'évolution naturelle du parasitisme sont précédés par la présentation du cycle biologique.

II. MATERIEL , TECHNIQUES
ET METHODES D'ETUDES

II. MATERIEL, TECHNIQUES ET METHODES D'ETUDES

II.1. RECOLTE ET ELEVAGE DES SIMULIIDAE

II.1.1. Récolte des larves

Les larves de simuliés sont récoltées, dans les gîtes larvaires, avec leurs substrats car il est très difficile de les en séparer. Elles sont ensuite plongées dans un cristallisateur contenant des aérateurs fonctionnant sur pile (12 volts) ou placées, sans eau, dans des sacs en matière plastique et conservées alors au froid (4°C). Cette dernière méthode permet de les transporter dans d'excellentes conditions de survie.

II.1.2. Récolte des adultes

Deux principales techniques ont été utilisées dans la récolte des simuliés adultes. Celle de la capture sur appât humain a été décrite en détail par Le Berre (1966), puis par Philippon (1977a). Nous nous contenterons donc d'un résumé de cette méthode que nous avons utilisée sans la moindre modification. Les femelles de *Simulium damnosum* s.l. sont capturées, avant la piqure, sur les jambes dénudées d'un homme, à l'aide d'un tube à hémolyse, bouché ensuite par un tampon de coton hydrophile. Les tubes, regroupés heure par heure, sont maintenus à l'obscurité et à l'humidité dans du coton. Les récoltes ont lieu toute la journée, du lever au coucher du soleil (généralement entre 7 et 18 ou 19 heures). Les points de capture sont des lieux ombragés, situés à proximité des gîtes larvaires.

La seconde technique utilisée est celle des pièges formés de plaques carrées d'aluminium (de 0,5 mm d'épaisseur et

de 1 m² de surface), enduites de substance adhésive, telles que les a décrites Bellec (1976). Cette technique nous a surtout été utile pour l'étude du développement des parasites chez les adultes de simulies. On place les pièges à proximité des gîtes larvaires et on récolte à la pince souple, heure par heure, les adultes (mâles et femelles) de différentes espèces de simulies, retenus par la glu. Les adultes sont ensuite fixés dans de l'alcool titrant 70°.

Une troisième technique a été occasionnellement utilisée, celle de la capture d'adultes d'émergence en plaçant une cage au dessus des substrats des gîtes larvaires (cage de 65 x 45 x 45 cm, recouverte de tulle moustiquaire).

II.1.3. Elevage des larves

L'élevage des larves de simulies a fait l'objet de nombreuses recherches. Le développement de *Simulium damnosum* s.l. de l'oeuf à l'adulte, dans des conditions artificielles, a été réalisé par Raybould (1967) qui a été un des premiers à mettre au point une technique satisfaisante. Divers systèmes, actuellement utilisés au laboratoire, sont basés sur l'utilisation d'appareils à air comprimé (pour l'oxygénation) et d'agitateurs magnétiques (pour la création du courant d'eau). C'est un tel système (Colbo et Thompson, 1978) que nous utilisons pour la récupération des Mermithidae post-parasites à partir des larves de simulies (cf. II.2.1.), ou pour les infestations expérimentales (cf. V.2.2.2.). Le renouvellement de l'eau du système d'élevage est réalisé parfois par une pompe à eau, pour des élevages d'oeufs provenant d'une unique femelle (Raybould, 1979) ou des élevages de masse (Berl et Prud'hom, 1978).

II.1.4. Elevage des adultes

Les essais d'élevage des adultes de *Simulium damnosum* s.l. ont, jusqu'à présent, échoué. Copulation, prise de repas de sang et oviposition naturelle ne sont pas obtenus en captivité. L'élevage des femelles de *S. damnosum* s.l. se réalise cependant au laboratoire, après la prise de repas de sang effectuée dans la nature. Les femelles capturées gorgées sont alors "mises en survie" (Philippon, 1977a). Nous utilisons cette technique pour la récupération de Mermithidae post-parasites des femelles de *S. damnosum* s.l. (cf. II.2.2.).

II.2. RECOLTE DES MERMITHIDAE

Après leur éclosion et avant leur phase parasitaire les Mermithidae sont appelés "pré-parasites". Après leur phase parasitaire et avant leur maturation sexuelle, ils sont appelés "post-parasites". Nous parlerons parfois de pré-parasites ou de post-parasites à l'intérieur des simulies, ces Mermithidae, venant de pénétrer chez leurs hôtes ou étant prêts à les quitter (tout début ou extrême fin de la phase parasitaire). On distingue également une forme particulière, forme "croissant", prise par le parasite au début de son développement (voir planche I).

II.2.1. Récolte à partir des larves de simulies

Les larves de simulies récoltées dans les gîtes larvaires sont mises en survie dans des cristallisoirs, de cinq litres de contenance, au nombre d'une centaine environ. L'oxygénation est assurée par plusieurs aérateurs fonctionnant sur pile (conditions de terrain) ou sur courant électrique de 220 volts (au laboratoire). On n'utilise pas d'agitateurs magnétiques pour ne pas risquer d'endommager les Mermithidae post-parasites. Ceux-ci, ayant terminé leur phase parasitaire à l'intérieur de la larve de simulie, sortent librement du corps de leur hôte et se retrouvent sur le fond du cristallisoir. Ils y sont alors facilement repérés, en éclairage rasant, sur fond noir, et ramassés avec une pipette munie d'une poire en caoutchouc. Certains post-parasites se réfugient dans les substrats où ils sont parfois difficilement visibles et y restent accrochés, ce qui peut rendre leur récolte délicate.

On recherche les Mermithidae post-parasites chaque jour, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de larves de simulies vivantes. On change l'eau tous les jours, éliminant les larves mortes, les vivantes étant nourries d'un régime pour poissons d'aquarium (type Tetra [®]).

II.2.2. Récolte à partir des femelles de *Simulium damnosum* s.l.

Les femelles de *S. damnosum* s.l., capturées sur homme, si elles sont parasitées, peuvent permettre la récolte de Mermithidae post-parasites, à condition de les récolter après leur repas de sang. Elles sont capturées gorgées, dans des tubes de survie individuels (45 mm de longueur, 20 mm de largeur) dont le bouchon, en matière

plastique, est percé de trous. Ces tubes sont conservés à l'obscurité et le bouchon est recouvert d'un tampon de coton hydrophile imbibé d'une solution d'eau légèrement sucrée.

Après quelques jours on peut retrouver dans le tube le post-parasite sorti du corps de son hôte. Il faut alors le transférer immédiatement dans une boîte de Pétri contenant de l'eau si l'on cherche à en faire l'élevage (cf. II.3.). Il arrive souvent que le parasite meure sans sortir de la femelle de simulie, faute d'un degré d'humidité suffisant ou, au contraire, que la femelle meure, elle, suite à une trop grande humidité. Il est donc difficile d'assurer la survie des femelles et celle des Mermithidae simultanément. Pour obtenir un meilleur rendement, on utilise alors une cage obscure (cubique, de 50 cm de côté) dans laquelle on lâche une vingtaine de femelles gorgées. On place, dans la cage, une boîte de Pétri en verre, de 10 cm de diamètre, remplie d'eau où, après quelques jours, les post-parasites peuvent être, parfois, récoltés. L'humidité de la cage est assurée, chaque jour, par aspersion d'eau des parois en tissu et on laisse à la disposition des femelles un coton imbibé d'une solution d'eau sucrée.

En fait, cette technique d'obtention des post-parasites de Mermithidae n'est utilisée que rarement. Elle est délicate et peu rentable. Les conditions de survie des femelles de simulies, combinées aux pourcentages de parasitisme, ne permettent pas d'obtenir de grandes quantités de Mermithidae viables. On lui préférera donc, chaque fois qu'il est possible, la technique d'obtention des post-parasites par l'intermédiaire des larves de simulies.

II.2.3. Récolte dans le sable

La récolte des stades libres post-parasites et adultes, est possible dans le sable du lit des rivières, au niveau des gîtes larvaires abritant, ou ayant abrité, des larves de simulies parasitées. Cette recherche peut s'effectuer après l'arrêt de l'écoulement de la rivière et c'est, alors, la seule technique pour récolter des Mermithidae à une époque où ils sont absents des simulies.

Le sable est ramassé le plus souvent à la main, le fond rocheux interdisant, la plupart du temps, l'utilisation de matériel tel que la benne Neckman. Le sable est ensuite transporté jusqu'au laboratoire dans un seau en matière plastique. On peut également commencer les opérations de tri sur le terrain.

Le sable est fractionné en volumes d'environ 125 cm³ qui sont plongés dans une cuvette contenant 5 à 6 litres d'eau. Il est ensuite mis en suspension, puis l'eau est filtrée sur un tamis en nylon (mailles de 250 microns). Le filtrat est conservé et l'opération répétée trois fois pour chaque portion de sable. La récolte des Mermithidae se fait ensuite, obligatoirement, sous loupe binoculaire, avec un éclairage rasant, par l'intermédiaire d'une pipette (compte-gouttes). S'ils sont destinés à l'élevage, on les récupère individuellement et on les dispose dans les puits d'une plaque de titration en verre, dont les godets mesurent 120 x 85 mm. Les individus récoltés doivent être isolés pour être déterminés car, par cette technique, on obtient aussi de nombreuses espèces de Mermithidae parasites d'autres espèces d'insectes aquatiques que les Simuliidae.

Pour les Mermithidae destinés à l'élevage, la distinction des espèces est basée, chez les adultes vivants, sur la couleur du corps, la taille, la forme de la tête, la manière de se pelotonner, etc. Elle peut se faire à l'aide d'une loupe binoculaire. Par contre, si l'on a affaire à des post-parasites qui ne possèdent pas encore les caractéristiques morphologiques des adultes, on doit utiliser un microscope de type inversé. Les caractères utilisés, outre la couleur, se réduisent à la forme de l'appendice caudal et à l'emplacement de l'ouverture buccale par rapport à l'axe du corps, ainsi qu'aux ébauches génitales si elles sont suffisamment développées.

La séparation des espèces est difficile chez les post-parasites vivants. On peut, bien entendu, les élever jusqu'au stade adulte et tenter leur détermination à ce moment-là. On peut aussi limiter les mouvements du corps (qui rendent l'observation des détails morphologiques au microscope souvent très longue) en conservant les exemplaires au froid (10°C environ) pendant plusieurs heures.

II.3. ELEVAGE DES MERMITHIDAE

La technique déjà mise au point par Muspratt (1947) pour l'élevage des Mermithidae de moustiques s'applique à celui des Mermithidae de simuliés. Dans les deux cas, les stades libres, en effet, ne se nourrissent pas et vivent dans le sable humide.

Les post-parasites, sortis librement du corps de leurs hôtes, sont lavés plusieurs fois à l'eau filtrée par l'intermédiaire d'une poire en caoutchouc. Toutes les impuretés doivent être retirées. Ils sont ensuite placés, par dizaine, dans des boîtes de Pétri stériles de 5 cm de diamètre, en matière plastique, contenant du sable stérilisé pendant 20 minutes dans l'eau bouillante. Le sable est composé de grains d'environ 50 microns de diamètre, sur une couche d'environ un centimètre. On recouvre le sable d'eau filtrée, sur un centimètre de hauteur.

Les post-parasites s'enfoncent immédiatement à l'intérieur du sable, alors que les moribonds restent en surface. Ces derniers sont alors éliminés. On change l'eau et le sable, chaque jour, les trois ou quatre premiers jours. Pour ce faire, on déverse le contenu de la boîte de Pétri dans un petit cristalliseur contenant une centaine de cm³ d'eau et on récupère les Mermithidae vivants à la pipette pour les placer dans une nouvelle boîte stérile. L'évolution morphologique des femelles peut être suivie au microscope inversé, les Mermithidae ayant tendance à se placer contre le fond de la boîte de Pétri. On peut ainsi observer l'accouplement, la ponte, le développement embryonnaire, etc. Le développement des adultes peut être fortement ralenti en laissant les boîtes d'élevage au froid (4 à 8°C). Le développement ovarien peut être bloqué en élevant les femelles en l'absence de mâles.

La mortalité est surtout importante les premiers jours, au moment des mues (passage du stade post-parasite au stade adulte). Une fois les adultes débarrassés, d'une manière naturelle, de leurs deux dernières mues, il est alors possible de les conserver plusieurs dizaines de jours sans changer ni eau ni sable dans leurs boîtes d'élevage.

II.4. FIXATION DU MATERIEL

Les larves de simuliés sont fixées et conservées à l'alcool titrant 80° (et non 70, afin de compenser l'apport d'eau inévitable au moment de la récolte des substrats sur lesquels sont accrochées les larves). Les adultes de simuliés sont fixés à l'alcool à 70°, qui sert également de milieu de conservation. Pour rendre plus aisées les dissections ultérieures, l'alcool ayant tendance à durcir et déshydrater les insectes, on place, après la fixation, les larves et

les adultes de simulies dans un mélange de glycérine (1 part), d'alcool à 90° (3 parts) et d'eau distillée (6 parts), qu'on laisse évaporer en partie. Cette opération prépare également le montage des parasites dans leur milieu définitif, la glycérine anhydre.

Pour des études histologiques, les insectes sont fixés dans des milieux classiques, tels que le liquide de Bouin ou celui de Carnoy (Langeron, 1949).

Quand les insectes sont conservés non disséqués, dans l'alcool, les parasites qui s'y trouvent sont correctement fixés. Il est plus difficile de les fixer correctement vivants. On peut les tuer en les laissant quelques minutes dans de l'eau physiologique chaude (80°C), puis les fixer dans le "TAF" (9,7 ml de formol à 40%, 2 ml de triéthanolamine, 91 ml d'eau distillée) durant 5 à 6 jours (Poinar, 1975).

Les Mermithidae libres, post-parasites ou adultes, sont bien fixés au liquide de Kale (17 ml d'alcool à 96°, 6 ml de formol à 40%, 2 ml d'acide acétique glacial, 28 ml d'eau distillée) durant 3 à 7 jours (Rubtsov, 1966).

II.5. MONTAGE SUR LAME MICROSCOPIQUE

Le montage des larves ou des adultes de simulies se réalise dans l'Euparal (Gabe, 1968) ou le P.V.A. (alcool polyvinylique) composé de 100 g de Rhodoviol, 300 g d'eau distillée, 80 g de phénol et 160 g d'acide lactique.

Les Mermithidae, à la sortie du fixateur, sont plongés dans le mélange de glycérine, d'alcool et d'eau déjà mentionné, durant le temps nécessaire à l'évaporation de l'alcool et de l'eau. On peut hâter le processus en maintenant les Mermithidae à l'étuve à 40°C pendant plusieurs jours. Ils doivent être montés dans de la glycérine pure et anhydre.

Le lactophénol est un milieu d'observation temporaire mais ne peut constituer un milieu de conservation, ni un milieu de montage.

Les nématodes sont montés sur lame en disposant des morceaux de lamelles pour éviter leur écrasement. Le lut employé est, de préférence, celui de Rondeau du Noyer (Langeron, *op. cit.*) car adhérant bien au verre, même en présence de traces de glycérine.

Nous n'avons pas utilisé de colorants. Les techniques de coupes transversales, les vues apicales et ventrales ainsi que les montages dans la glycérine gélatinée ne sont pas mentionnées ici car utilisées essentiellement pour les études de taxonomie. Toutes ces techniques sont celles indiquées par Jacob et Bezooijen (1975).

III. PRÉSENTATION DES FOYERS

DE PARASITISME

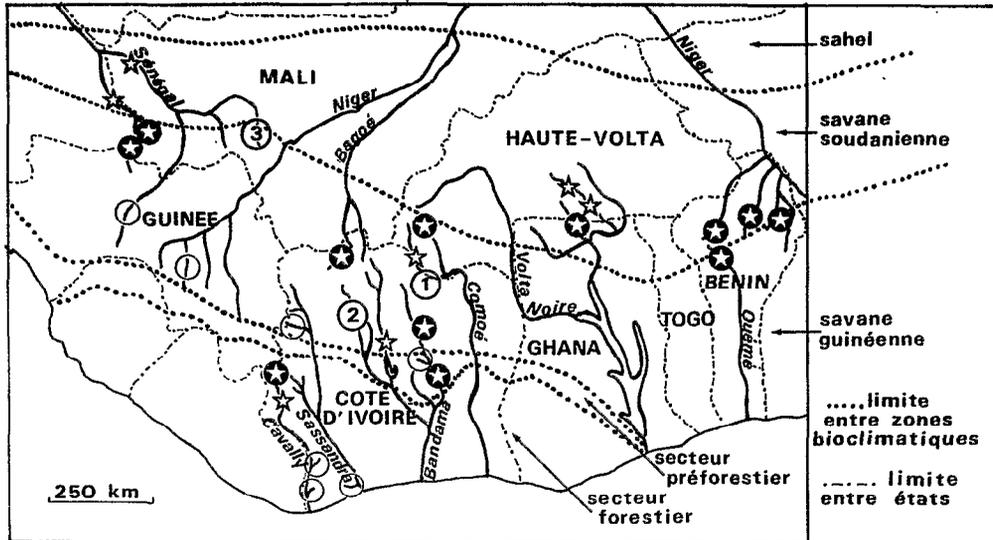
III. PRESENTATION DES FOYERS DE PARASITISME

La présence de Mermithidae parasites de Simuliidae (larves ou femelles de *Simulium damnosum* s.l.) a été de nombreuses fois signalée en Afrique : au Soudan (Lewis, 1953), au Nigeria (Crosskey, 1954; Lewis, 1958), au Sénégal (Pendriez et Séchan, 1971), au Mali (Philippon *et al.*, 1971; Guillet *et al.*, 1978), en Haute-Volta (Balay, *com. pers.*; Le Berre, 1966; Ovazza *et al.*, 1965), en Côte d'Ivoire (Edwards, 1975; Philippon, 1977a; Philippon *et al.*, 1968), au Bénin (Valade, *com. pers.*), etc. En 1971, Le Berre avait dressé une liste des foyers connus.

Les principaux foyers connus en Afrique de l'ouest ont été indiqués sur une carte de répartition. Ils concernent toutes les espèces de Mermithidae et de Simuliidae. Nombre de ces foyers ont, aujourd'hui, disparu en raison des traitements insecticides du Programme Régional de lutte contre l'onchocercose dans le bassin des Volta (voir Introduction).

Trois foyers ont été plus particulièrement étudiés, que nous nommerons d'après le nom de la rivière les abritant : Mounongo, Marahoué et Baoulé. Ils sont tous les trois situés en zone de savane guinéenne, qui se caractérise par une couverture herbacée abondante et plus ou moins boisée. Les galeries forestières sont continues le long des cours d'eau, permanents ou temporaires.

La température de l'air varie peu au cours de la saison des pluies (25-26 °C en moyenne), comme la température de l'eau (23-24 °C en moyenne). Les pluies débutent en mai/juin et se



Carte des foyers de parasitisme de Simuliidae par Mermithidae
en Afrique de l'ouest

- ①②③ foyers du Mounongo, de la Marahoué et de la Baoulé
○ larves ☆ femelles ⊕ larves et femelles de simulies

terminent en octobre/novembre, la saison des pluies étant plus courte dans le nord de la zone. Corrélativement, dans le nord, les cours d'eau temporaires coulent de juin/juillet à octobre/novembre (cas du Mounongo), dans le sud, de mai/juin à décembre/janvier (cas de la Marahoué, dans sa partie amont temporaire).

Les gîtes larvaires sont limités au début de la période d'écoulement et deviennent rapidement instables en raison des crues (sur la Marahoué, par exemple, le niveau d'eau peut monter de quatre mètres en quelques jours). Les gîtes sont alors, surtout dans les grandes rivières, assez diffus. Ils ne seront concentrés qu'en fin de saison des pluies (la décrue est souvent régulière).

MOUNONGO (9° 40'N, 4° 40'W)

C'est un petit cours d'eau, temporaire, affluent de la Léraba, fleuve formant frontière entre la Haute-Volta et la Côte d'Ivoire. Le lit de la rivière a un profil en "U" très marqué et un débit maximum d'environ 50 m³ par seconde. Les gîtes larvaires restent assez concentrés durant toute la période d'écoulement et sont séparés par des zones d'étal plus importantes en amont qu'en aval.

Plusieurs espèces de Mermithidae y étaient présentes : *Isomermis lairdi*, *Gastromermis philipponi* et *Isomermis sp.* Le Mounongo a été traité au téméphos peu de temps avant la fin de sa période d'écoulement de l'année 1974.

MARAHOUÉ ou BANDAMA ROUGE (8° 25'N, 6° 20'W)

C'est une rivière, dans la partie amont qui nous intéresse, beaucoup plus importante que le Mounongo. La largeur du lit peut atteindre la centaine de mètres, son débit peut dépasser les 1 000 m³ par seconde et les crues y sont très fortes. Les gîtes larvaires, pendant une bonne partie de la période d'écoulement, sont assez diffus et très difficiles d'accès. Au début et à la fin de la période d'écoulement, de nombreux îlots, couverts de végétation, permettent l'installation de gîtes larvaires où, en raison de l'intensité du courant, *Simulium damnosum s.l.* est l'espèce dominante. On y rencontre essentiellement *Isomermis lairdi* et de rares exemplaires de *Gastromermis philipponi*. La Marahoué a été traitée une première fois au téméphos de fin juin à début août 1977. Les traitements ont ensuite été hebdomadaires dès le début de l'écoulement, l'année suivante.

BAOULE (13° 35'N, 9° 55'W)

Cette rivière est située au Mali et c'est un affluent du Bakoye (Bakoye et Bafing formant le fleuve Sénégal). L'évolution de ce foyer n'a pas été suivie mais la récolte de nombreux adultes de *Simulium damnosum s.l.* capturés sur piège a été utilisée pour les études des stades parasites d'*Isomermis lairdi* et de ses rapports avec l'hôte. Une autre espèce de Mermithidae était présente, placée dans le genre *Gastromermis*.

Cette rivière a été traitée par insecticide au cours de l'année 1980.

IV. TAXONOMIE DES MERMITHIDAE

IV. TAXONOMIE DES MERMITHIDAE

IV.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

La systématique des Mermithidae a été, pendant longtemps, extrêmement confuse. De nombreuses espèces ont été décrites insuffisamment ou d'une manière erronée, généralement d'après un nombre limité d'exemplaires, souvent immatures. Signalons, en raison de son excès, la description d'*Eumermis behningi*, basée sur "several parts of what appeared to be a single female specimen. It is not certain that they belong together, but very probable" (Steiner, 1929). Rubtsov (1972a) estime que, sur les 114 espèces décrites à l'époque, 100 l'ont été d'après un total de 200 individus. Chez les Mermithidae parasites de Simuliidae en France, Rubtsov et Doby (1970) décrivent *Isomeremis rossica gallica ssp. nov.* d'après 4 post-parasites de sexe femelle, *Mesomeremis simuliae avrensis ssp. nov.* d'après 10 post-parasites de sexe femelle également, etc. Or Ebsary et Bennett (1974) qui ont effectué des études comparatives sur des populations d'origines géographiques différentes de *Neomesomeremis fluminalis* ont montré que ces populations peuvent grandement différer dans la taille de certaines structures morphologiques, mais que ces structures restent identiques morphologiquement. Il conviendrait donc d'être prudent dans la distinction de nouvelles unités taxonomiques sur des bases purement biométriques.

L'obligation de réaliser l'élevage des Mermithidae obtenus d'après des insectes parasités ou, parfois, de récoltes dans la nature, pour obtenir des individus adultes, fait que certains auteurs ont cherché à attribuer des caractères spécifiques aux stades parasites (Rubtsov, 1972a et 1972b) ou aux stades pré-parasites (Poinar et Hess, 1974).

Récemment, certains auteurs ont revu la systématique d'un genre (Ross et Smith, 1976; Galloway et Brust, 1979) ou de la famille (Nickle, 1972; Rubtsov, 1972b et 1974; Poinar, 1975; Mulvey et Nickle, 1978). Selon les auteurs, les *genus inquirendae*, comme les mises en synonymie, sont plus ou moins nombreux. Poinar (*op. cit.*) conserve le genre *Mesomermis* créé par Daday en 1911, tout en le mettant en synonymie avec *Psammomermis* Polozhentsev, 1941, *Abathymermis* Rubtsov, 1971, *Pologenzevimermis* Kirjanova, 1959 et *Neomesomermis* Nickle, 1972. Ross et Smith (*op. cit.*) abolissent le genre *Reesimermis* créé par Tsai et Grundman en 1969, transférant l'espèce type *nielsenii* au genre *Romanomermis* Coman, 1961, *Reesimermis muspratti* Obiamiwe et MacDonald, 1973 passant dans le genre *Octomyomermis* Johnson, 1963, genre que Poinar (*op. cit.*) met en synonymie avec *Capitomermis* Rubtsov, 1968...

IV.2. MERMITHIDAE PARASITES DE *Simulium damnosum s.l.*

Rubtsov et Doby (1970) signalent plusieurs genres de Mermithidae comme parasites de Simuliidae mais la quasi-totalité des espèces connues appartiennent, en fait, à trois genres : *Gastromermis* Micoletzky, 1923; *Isomermis* Coman, 1953 et *Mesomermis* Daday, 1911. Chacun de ces trois genres est présent en Amérique du nord (Welch, 1962). Poinar et Takaoka (1979) ont décrit la première espèce de Mermithidae parasite d'un vecteur de l'onchocercose au Guatemala : *Isomermis benevolus*, parasite de *Simulium metallicum*.

Rubtsov (1972b) a décrit deux espèces de Mermithidae parasites de larves de *Simulium damnosum s.l.* en provenance de Tanzanie : *Isomermis tanzaniensis* (description sur un parasite de sexe mâle et un parasite de sexe femelle) et *Mesomermis ethiopica* (description d'après deux parasites de sexe mâle et deux de sexe femelle).

En Afrique de l'ouest, on connaît actuellement trois espèces : *Gastromermis leberrei* Mondet, Poinar et Bernadou, 1977; *Gastromermis philipponi* Mondet, Poinar et Bernadou, 1977 et *Isomermis lairdi* Mondet, Poinar et Bernadou, 1977. Une quatrième espèce du genre *Mesomermis* est en cours de description (Mondet et Poinar, 1980).

Isomermis lairdi est la plus commune des espèces présentes en Côte d'Ivoire dans les gîtes larvaires abritant *Simulium damnosum* s.l. (essentiellement *S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum*). On trouve cette espèce également au Mali. La description détaillée des adultes (mâles et femelles), des pré-parasites et des post-parasites a été donnée ailleurs (Mondet *et al.*, 1977c). Rappelons brièvement les principaux caractères morphologiques des adultes (voir planche II). Le mâle possède deux spicules séparés (dont le rapport de la longueur sur la largeur du corps à l'ouverture génitale est un des caractères de l'espèce), la femelle possède un vagin en forme de "S". Les amphides, organes de sens, dont la taille relative (par rapport au diamètre de l'extrémité antérieure) est également un caractère spécifique, sont plus grandes chez le mâle que chez la femelle. Les adultes mâles mesurent jusqu'à 15 mm, les femelles jusqu'à 20 mm. Vivants, ils ont une coloration blanchâtre. On reconnaît rapidement les espèces parasites entre elles, au cours de la dissection des simulies, grâce à la taille et à la forme de l'appendice caudal : court et pointu chez *I. lairdi* (voir planche I, photographie 4), court et tronconique chez *G. philipponi*, long et pointu chez *G. leberrei*, inexistant chez *Mesomermis* sp. (Mondet, 1979).

V. CYCLE BIOLOGIQUE
DES MERMITHIDAE

V. CYCLE BIOLOGIQUE DES MERMITHIDAE

V.1. MODE D'INFESTATION ET LOCALISATION DU PARASITE

V.1.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

L'infestation des insectes par les Mermithidae peut se réaliser de diverses manières. Chez *Mermis subnigrescens* les oeufs sont ingérés par les larves de sauterelles (Christie, 1929), comme chez *Mermis nigrescens* parasite de *Forficula auricularia* (Baylis, 1947). Une fois ingéré, l'oeuf éclot et le pré-parasite traverse la paroi stomacale pour gagner la cavité générale où il se développe. Beaucoup plus couramment, c'est le pré-parasite, après l'éclosion, qui pénètre directement à travers la cuticule. Chez un Mermithidae terrestre, *Pseudomermis (Melolonthinimermis) hagmeieri*, les oeufs n'éclosent que suite à un choc provoqué par le passage des larves des insectes dont celles qu'il peut parasiter (*Melolontha melolontha*) (Couturier, 1963). Les oeufs de cette espèce peuvent rester plusieurs mois, voire plusieurs années, dans le sol sans perdre leur capacité d'éclore.

Chez *Empidomermis riouxi* (Doucet, 1979), le pré-parasite pénètre la larve d'*Aedes detritus* de préférence au niveau de la tête. Les oeufs ingérés par la larve de moustique sont rejetés, intacts, avec les fèces.

Un cas d'hôte intermédiaire, indispensable au cycle biologique, a été signalé par Poinar *et al.* (1976) : une larve d'insecte aquatique ou semi-aquatique s'infecte en avalant les oeufs de *Pheromermis pachysoma* qui éclosent à l'intérieur des organes digestifs.

Les pré-parasites traversent la paroi stomacale, s'installent dans la cavité générale, mais ne s'y développent pas. Ces larves d'insectes parasitées sont capturées par les adultes de *Vespuła sp.* et servent à la nourriture de leurs propres larves. Les parasites passent alors chez ces dernières et s'y développent normalement. Les post-parasites sortent des *Vespuła* adultes (au moment où ceux-ci viennent chasser ou boire) dans des lieux humides propres à la poursuite de leur développement (phase libre).

Chez les simulies, de grandes divergences existent entre les auteurs ayant traité du mode de pénétration. Welch (1963a) et Welch et Rubtsov (1965) estiment que la larve de simulie avale les pré-parasites et que ceux-ci traversent ensuite la paroi stomacale pour gagner la cavité générale. Ce mode de pénétration semble être confirmé par Phelps et DeFoliart (1964) qui, au cours d'une infestation expérimentale en laboratoire, observent la présence de pré-parasites dans l'estomac, attachés parfois par leurs stylets à la paroi stomacale. Rubtsov (1964) note simplement que "les larves de *Simulium nölleri* avalent les pré-parasites de *Gastromermis sp.*".

Molloy et Jamback (1975) ont observé *de visu* la pénétration de pré-parasites de *Neomesomermis fluminalis* chez les larves de *Simulium vittatum* au cours d'infestations expérimentales dans des gouttières (méthodes d'élevage des larves de simulies très proches des conditions naturelles). Les pré-parasites s'accrochent à la larve de simulie, souvent autour du pseudopode et pénètrent, par perforation de la cuticule, principalement au niveau du thorax. Les Mermithidae ingérés sont, selon ces auteurs, détruits et digérés. C'est ce qu'observent également Bailey et Gordon (1977) qui estiment, de plus, que les tailles relatives des premiers stades larvaires de simulies et des pré-parasites rendent difficiles, sinon impossibles, l'ingestion.

D'une manière très générale, les Mermithidae se développent dans la cavité générale de leurs hôtes. Certains auteurs ont cependant observé le passage de Mermithidae pré-parasites dans les ganglions du système nerveux où peut avoir lieu un développement plus ou moins important du parasite. Ce passage est obligatoire pour une espèce, *Filipjevimermis leipsandra*, qui séjourne 12 jours (sur les 22 en moyenne de sa phase parasitaire) dans un ganglion nerveux de la larve de chrysomélide (Poinar, 1968). Le passage est parfois facultatif, dépendant de l'endroit où le pré-parasite pénètre.

Empidomermis riouxi passe dans les ganglions proto-cérébraux des larves d'*Aedes detritus* si l'infestation a lieu au niveau de la tête et il n'y reste que 8 jours sur les 80 environ que dure sa phase parasitaire (Doucet, 1979). Le passage par le système nerveux, toujours sans lésion des organes, a été également signalé chez les parasites d'*Aedes stimulans* (Hagan et Hoopingarner, *in* Poinar, *op. cit.*) et chez *Filipjevimermis singularis* parasite de *Tendipes plumosus* (Strelkov, 1964).

Une autre localisation au cours du développement, très particulière, et qui semble unique, a été signalée par Couturier (1963) chez *Tunicamermis melolonthae* qui se développe enfermé dans un kyste formé par la larve du hanneton et qui consiste en une sorte de sac à paroi fine et transparente dont le prolongement en pédicelle se rattache à différentes parties du corps. Le Mermithidae y passe l'intégralité de sa phase parasitaire.

V.1.2. MODE D'INFESTATION ET LOCALISATION D'*Isomermis lairdi* CHEZ *Simulium damnosum* s.l.

N'ayant jamais observé la pénétration des pré-parasites chez les simuliés, nous avons tenté d'établir le mode d'infestation en étudiant la répartition dans le corps des larves de simuliés des jeunes stades d'*Isomermis lairdi* (tableau I). Les "jeunes stades" sont, ici, ceux dont la taille est inférieure à 500 μm . Parmi ceux-ci, les pré-parasites ont moins de 300 μm de longueur. Ces derniers se rencontrent, en nombre à peu près égal, dans la tête et à la base de l'abdomen, entre les fibres musculaires. Un seul pré-parasite (sur 28) a été trouvé au niveau du thorax. (planche I)

TABLEAU I. Localisation des jeunes parasites en fonction de leur longueur dans le corps des larves de *S. damnosum* s.l.

longueur du parasite	nombre de parasites	localisation			
		tête	%	abdomen	%
200-300 μm	27	13	48	14	52
300-400 μm	39	17	43	22	57
400-500 μm	46	18	39	28	61
+ de 500 μm	21	0	0	21	100
- de 3 000 μm					

Le fait que les pré-parasites semblent se localiser pareillement au niveau de la tête et de l'abdomen d'une part et que nous n'ayons jamais trouvé d'oeufs ou de larves d'*I. lairdi* à l'intérieur de l'oesophage des simulies d'autre part (1), nous permet d'envisager deux possibilités concernant le mode d'infestation :

- le pré-parasite, s'accrochant aux substrats (ou à la larve de simulie elle-même) pénètre à travers la cuticule de préférence au niveau de l'abdomen,

- le pré-parasite, capté par les éventails pré-mandibulaires de la larve de simulie entre, toujours en traversant la cuticule, mais au niveau de la tête, sans doute à la jonction des pièces buccales.

Le parasite poursuit son développement au niveau de la base de l'abdomen, chez les larves comme chez les adultes de *S. damnosum* s.l. (voir planche III). Il arrive que le parasite atteigne le thorax et puisse parfois pénétrer la tête, si son développement est important. Il se développe toujours dans la cavité générale.

L'observation attentive et systématique des ganglions nerveux des larves de *S. damnosum* s.l. ne nous a jamais permis de trouver de parasites. Cette possibilité de passage dans les ganglions nerveux n'est cependant pas à exclure car elle semble exister pour une autre espèce de Mermithidae (*Mesomermis* sp.) parasitant *S. unicornutum*. Dans ce cas, le phénomène semble lié à la présence d'un nombre élevé de parasites (plus de dix dans la même larve de simulie) ce qui n'a jamais été observé chez les larves de *S. damnosum* parasitées par *I. lairdi*.

(1) cela ne veut pas dire que la possibilité de pénétration par ingestion soit impossible, mais seulement qu'elle semble très peu probable. Les seuls parasites trouvés à l'intérieur de l'oesophage ou de l'estomac sont des Kathlanidae (Bain et Philippon, 1969) dont la longueur et la largeur (200 x 8 µm) sont inférieures (à ce stade de développement) à celles des pré-parasites (300 x 15 µm). Ces parasites se trouvent d'ailleurs en général dans les tubes de Malpighi et ne traversent donc pas la paroi stomacale.

V.2. CYCLE BIOLOGIQUE

V.2.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

D'une manière très générale, les Mermithidae, terrestres ou aquatiques, ont un cycle biologique simple. Les oeufs sont pondus dans le sable ou la terre où vivent les adultes, parfois sur la végétation (cas de *Mermis nigrescens*). Après l'éclosion, les pré-parasites pénètrent leur insecte hôte qui se trouve à l'état larvaire. Après la phase parasitaire, les post-parasites muent et se transforment en adultes, menant, alors, une vie libre. Le cycle biologique se compose d'une phase libre et d'une phase parasitaire. Les cycles des diverses espèces connues présentent souvent de nombreuses particularités dans les détails.

Obiamiwe et MacDonald (1973) notent que *Octomyomermis muspratti* se développe, à 25-27°C, chez les larves de *Culex* en 10-14 jours. La phase libre est deux à trois fois plus longue. *Gastromermis* sp. se développe chez *Anopheles* sp. en 6 à 8 jours, avec une phase libre également deux à trois fois plus longue, ce qui donne un cycle complet très rapide (Petersen et Chapman, 1970). Le cycle d'*Agamomermis culicis* s'effectue en 5 à 6 semaines chez *Aedes sollicitans* (Petersen et al., 1967).

La copulation peut avoir lieu immédiatement après la dernière mue qui a lieu très souvent aussitôt après la sortie des post-parasites du corps de leurs hôtes : 1 à 2 jours chez *Neomesomermis fluminalis* parasite de simuliés (Ebsary et Bennett, 1973). Elle ne se réalise parfois qu'après un mois, comme chez *Hydromermis churchillensis* parasite d'*Aedes communis* (Welch, 1960).

La même espèce peut se développer plus ou moins rapidement selon la durée de développement de l'hôte. Ainsi *N. fluminalis* a une phase parasitaire de 4 à 5 mois chez *Prosimulium* sp. (espèces passant l'hiver sous forme de larves) et 2 à 4 semaines chez *Simulium* sp. (dont le développement s'effectue en été et qui passent l'hiver sous forme d'oeufs) (Bruder, 1975).

Parfois le développement du parasite s'effectue uniquement dans les stades larvaires de l'hôte, comme chez *Hydromermis churchillensis* (Welch, 1960). Dans ce cas, l'infestation se réalise essentiellement chez les jeunes stades larvaires d'*Aedes communis* qui meurt toujours avant la nymphose. Parfois le développement du parasite s'effectue en partie chez la larve, en partie chez l'adulte. La nymphose se réalise, alors, dans tous les cas, le développement complet du parasite s'effectuant chez les insectes adultes. C'est le cas d'*Aganomermis culicis* (Petersen *et al.*, 1967) ou encore d'*Empidomermis riouxi* (Doucet, 1979). Dans ce cas, il semblerait que l'hôte soit susceptible d'être parasité à tous les stades larvaires aussi facilement. Enfin, la phase parasitaire peut s'effectuer soit chez la larve (si l'infestation a lieu dans un jeune stade larvaire) soit chez l'adulte (si l'infestation a lieu dans un stade larvaire âgé). C'est le cas d'*Octomyomermis muspratti* (Obiamiwe et MacDonald, 1973).

Chez les simulies néarctiques, l'infestation survient de préférence chez les jeunes stades larvaires, les parasites achevant leur développement avant que l'insecte ne se nymphose. Certains auteurs (Phelps et DeFoliart, 1964; Mokry et Finney, 1977; Colbo, 1979) ont cependant observé la présence de parasites chez les adultes, sous-entendant que l'infestation des stades larvaires âgés des simulies par les Mermithidae reste possible.

Le mode habituel de reproduction est de type amphimictique. On a signalé une parthénogenèse chez *Tunicamermis melolonthae* (Couturier, 1963). Chez *Filipjevimermis leipsandra*, la parthénogenèse est de règle quoique les mâles existent encore. Ils sont très rares et possèdent des organes sexuels qui semblent non fonctionnels (Poinar et Welch, 1968).

V.2.2. CYCLE BIOLOGIQUE D'*Isomermis lairdi* CHEZ *Simulium damnosum* s.l.

V.2.2.1. Introduction

Dans les foyers de parasitisme étudiés on note toujours la présence de Mermithidae (*Isomermis lairdi* en particulier) chez les larves comme chez les adultes de simules (*Simulium damnosum* s.l.). Dans les deux cas, l'infestation se réalise chez les insectes au stade larvaire, les Mermithidae parasites de simules étant aquatiques. Le développement d'*I. lairdi* est possible chez les larves, comme chez les adultes, de *S. damnosum* s.l. et en élevant au laboratoire les insectes parasités, après leur récolte ou leur capture, il est possible d'obtenir des Mermithidae post-parasites viables (cf. II.2.).

Les larves de simules de dernier stade (stade 7), pour se nymphoser, ne doivent pas abriter de parasites dont la taille dépasse les 500 µm environ (forme "croissant"). Le parasite augmente de taille chez la nymphe et termine alors sa croissance chez l'adulte (cf. VI.2.3.). Nos études du développement d'*I. lairdi* chez la larve de *S. damnosum* s.l. montrent que cette forme croissant est atteinte en 1 à 2 jours en cas de développement optimal (cf. VI.2.2.). On estime donc, dans le cas où le parasite se trouve chez l'adulte de simule, que l'infestation a lieu chez une larve de stade 7. Si l'infestation a lieu chez une larve plus jeune, le développement du parasite s'effectue alors au détriment de celui de son hôte qui ne peut plus se nymphoser. Dans ce cas, la totalité du développement (phase parasitaire) se fait chez la larve de simule, et le post-parasite sort dans l'eau.

Le cycle biologique d'*Isomermis lairdi* chez *Simulium damnosum* s.l. doit donc s'étudier selon deux éventualités : soit phase parasitaire uniquement chez la larve, soit phase parasitaire chez la larve, la nymphe, puis l'adulte de simule. Si la durée de la phase parasitaire peut s'établir chez la larve de simule qui s'élève, parasitée ou non, assez facilement au laboratoire, il n'en est pas de même chez l'adulte. Il faudra, dans ce cas, établir la durée de la phase parasitaire par recoupement de diverses observations effectuées dans la nature ou au laboratoire.

V.2.2.2. Phase parasitaire chez la larve
de *Simulium damnosum* s.l. (figure 1)

L'étude a été réalisée au laboratoire en infectant des larves de *Simulium damnosum* s.l. (*S. damnosum* s.s. et *S. siribanum*) par des pré-parasites d'élevage (Mondet *et al.*, 1977a). Pour obtenir ces pré-parasites, nous avons récolté des larves de simuliés naturellement infestées dans des gîtes larvaires de la Marahoué. Ces larves, mises en élevage au laboratoire, ont fourni des Mermithidae post-parasites (*Isomeremis lairdi*). Ces derniers, après leurs mues, ont donné des adultes qui ont fourni les oeufs nécessaires à la poursuite de l'expérimentation (cf. II.3.).

Au cours de la principale infestation expérimentale, 600 pré-parasites environ ont été mis en présence d'une cinquantaine de larves de *S. damnosum* s.l. (stades 3 à 7) dans un cristallin contenant 125 cc d'eau, pendant deux heures. Les larves de simuliés ont été ensuite élevées dans un plus grand volume d'eau (un litre) jusqu'à ce qu'elles soient toutes mortes ou nymphosées.

Une partie des larves a été disséquée pour suivre la croissance des parasites (cf. VI.2.2.), une autre élevée pour obtenir des post-parasites. Dix post-parasites de sexe mâle ont ainsi été obtenus entre le dixième et la quinzième jour suivant l'infestation, deux de sexe femelle les quinzième et seizième jours. On peut estimer que les conditions d'élevage des larves de simuliés (température, oxygénation, vitesse de l'eau et nourriture) ont permis un développement proche de ce qu'il est dans la nature. L'apparition des post-parasites de sexe mâle avant ceux de sexe femelle a été notée par Bailey *et al.* (1977) chez *Neomesomeris fluminalis* parasite de *Simulium* sp. et *Prosimulium* sp. ainsi que par Baylis (1947) chez *Mermis nigrescens*, parasite de *Forficula auricularia*.

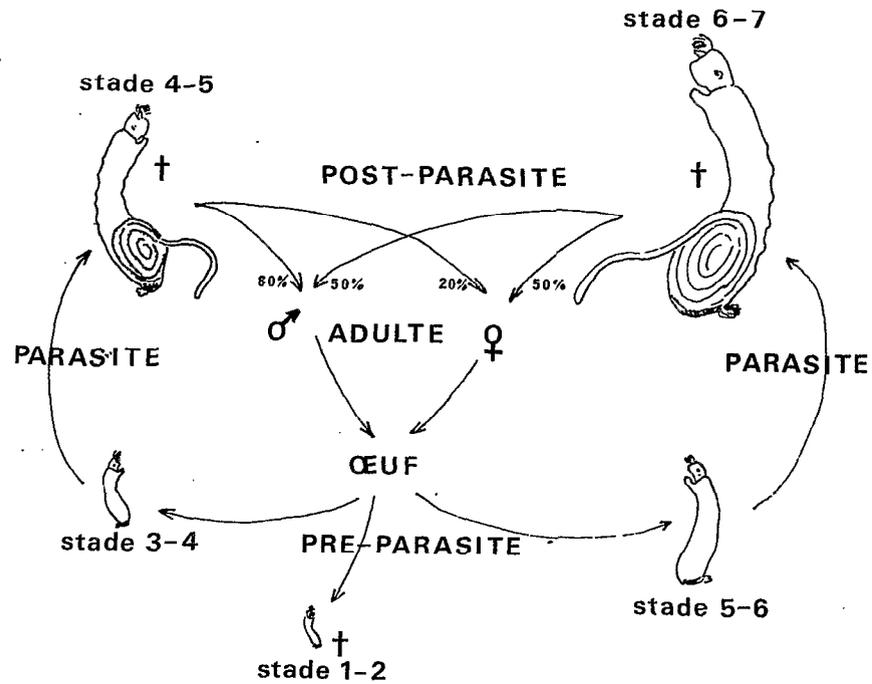


Figure 1 : Cycle biologique d'*Isomermis lairdi* chez *Simulium damnosum* s.l. (phase parasitaire chez les larves). Phase de 10 à 15 jours dans les deux cas. (les pourcentages sont donnés à titre indicatif, voir le chapitre sur le déterminisme du sexe, VII.2.2.).

La dissection des larves de *S. damnosum* s.l. récoltées dans le foyer de la Marahoué ont permis d'étudier le devenir des stades pré-parasites après leur pénétration chez la larve. Les résultats sont présentés en détail dans un autre chapitre (cf. VII.2.2.), mais l'importance du stade larvaire au moment de l'infestation doit être mis, ici, en évidence, car jouant un rôle dans le déterminisme du sexe des post-parasites. Nous pouvons ainsi préciser que :

- si le pré-parasite pénètre une jeune larve de simulie (stade 1 ou stade 2), il semble qu'il ne puisse pas y avoir de possibilité de développement, ni pour le parasite, ni pour l'hôte,

- si le pré-parasite pénètre une larve plus âgée (stade 3-4), il donnera un post-parasite de sexe mâle de préférence et la simulie ne dépassera pas le stade 4-5,

- si le pré-parasite pénètre une larve de simulie âgée (stade 5-6), il se développera de préférence en post-parasite de sexe femelle et sortira de son hôte qui aura atteint le stade 6-7 mais pas la nymphose.

Ces différentes possibilités sont schématisées sur la figure 1 présentant le cycle biologique d'*Isomermis lairdi* chez les larves de *Simulium damnosum* s.l.

Enfin, si le pré-parasite pénètre une larve de stade 7, la nymphose de la simulie est possible et la phase parasitaire se termine chez l'hôte adulte (cf. V.2.2.3.).

V.2.2.3. Phase parasitaire chez la larve, la nymphe puis l'adulte de *Simulium damnosum s.l.* (figure 2)

L'impossibilité d'élever des adultes de simulies en laboratoire, à partir de l'émergence des nymphes, nous oblige à estimer la durée du cycle d'*Isomermis lairdi* chez la femelle de *Simulium damnosum s.l.* de manière indirecte. Nous possédons diverses informations pour établir la durée de cette phase :

- les femelles, capturées gorgées sur un onchocerquien, mises en survie au laboratoire, parasitées par des Mermithidae, ont une durée de vie statistiquement plus courte que celles parasitées uniquement par *Onchocerca volvulus* (Berl et al., 1977) et, à plus forte raison, que celles non parasitées. On observe la mort des femelles parasitées, entraînée par la sortie du Mermithidae post-parasite, entre 1 et 6 jours (espèce inconnue, Bellec, *com. pers.*), entre 5 et 7 jours (sans doute *I. lairdi*, Philippon, 1977a), entre 3 et 5 jours (*I. lairdi*, Berl et al., *op. cit.*). Le maximum de mortalité, dans les trois cas, se situe entre 3 et 4 jours. Dans le foyer du Mounongo, nous avons établi cette durée de survie de la femelle de *S. damnosum s.l.* parasitée par *I. lairdi* à 4-5 jours après le repas de sang.

- il est extrêmement rare, dans la nature, de trouver des femelles parasitées par Mermithidae abritant des larves infectantes d'*Onchocerca volvulus* (un cas sur 200 dans le foyer de la Marahoué). On sait que le développement des larves d'onchocerque chez la femelle de *Simulium damnosum s.l.* demande une semaine environ et que la présence du Mermithidae n'affecte pas le développement des larves d'*O. volvulus* (Philippon, *op. cit.*).

- les femelles parasitées par des Mermithidae capturées sur homme, donc avant leur repas de sang, et disséquées sont, dans 98% des cas des femelles physiologiquement nullipares (qui n'ont jamais pondu), dans 2% des cas des femelles pares (présence de reliques folliculaires ou d'oeufs résiduels) (cf. IX).

- la prise de repas sanguin par la femelle non parasitée a lieu 1 à 2 jours après l'émergence de la nymphe.

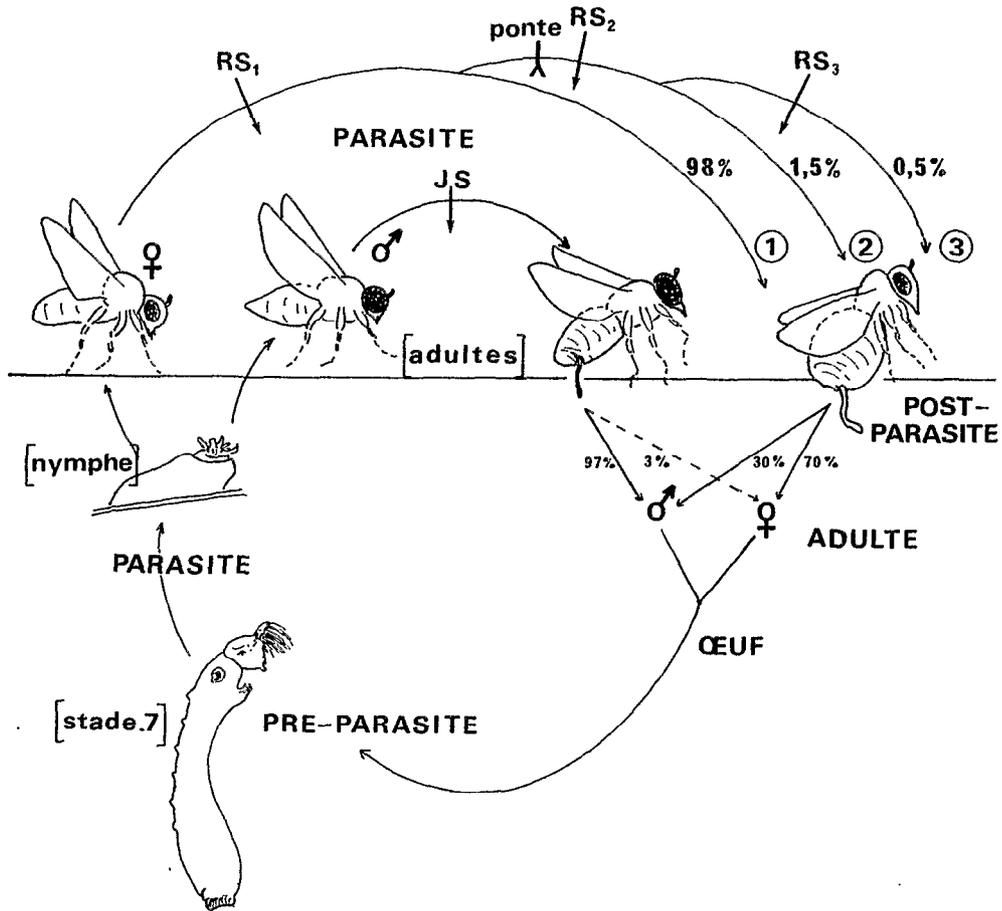


Figure 2 : Cycle biologique d'*Isomermis lairdi* chez *Simulium damnosum s.l.* (phase parasitaire chez la larve, la nymphe et l'adulte). R1, R2, R3 : premier, second et troisième repas sanguin JS : repas de jus sucré

- 1 Phase parasitaire chez la femelle de 4 à 9 jours. Pas de ponte ni de transmission de l'onchocercose. 98 % des cas.
 - 2 Phase parasitaire chez la femelle de 7 à 9 jours. Ponte possible mais pas de transmission de l'onchocercose. 1,5 % des cas.
 - 3 Phase parasitaire chez la femelle de 9 à 12 jours. Ponte et transmission de l'onchocercose possibles. 0,5 % des cas.
- (les autres pourcentages sont donnés à titre indicatif, voir le chapitre sur le déterminisme du sexe, VII.2.3.).

Nous pouvons donc déjà conclure que la phase parasitaire d'*I. lairdi* chez les femelles de *S. damnosum* s.l. ne dépasse que rarement une semaine, en admettant, à priori, que la présence du parasite ne modifie pas la durée entre l'émergence de la nymphe et la prise du repas de sang. Cependant, sachant le temps de survie des femelles parasitées après leur repas de sang, la durée de développement des larves d'onchocerque, les pourcentages des femelles pares parmi les femelles parasitées par *I. lairdi* et le temps séparant l'émergence de la nymphe du premier repas sanguin, nous pouvons étudier, plus en détail, trois possibilités.

1er cas. La femelle prend un repas de sang, mais le parasite détourne à son profit la quasi-totalité des réserves destinées au développement ovarien. Il se développe, alors, rapidement chez la femelle qui meurt dans les 7 jours suivant le repas de sang. Les microfilaires d'*O. volvulus*, éventuellement ingérées, n'ont pas le temps de se développer jusqu'au stade infectant. C'est le cas de 98 % des femelles parasitées : pas de ponte, pas de transmission d'onchocercose. La durée de la phase parasitaire chez la femelle est de 1 à 2 jours avant le repas de sang, 3 à 7 jours après, soit 4 à 9 jours au total.

2nd cas. La femelle utilise son premier repas de sang pour la maturation ovarienne (elle pondra cependant un nombre d'oeufs réduit par rapport à une femelle saine, cf. IX). Après la ponte, un second repas de sang est sans doute nécessaire pour que le parasite atteigne son plein développement (chez la femelle non parasitée, 3 jours environ séparent deux repas de sang consécutifs). Si la femelle parasitée meurt avant que les microfilaires n'atteignent le stade infectant, la durée de la phase parasitaire sera alors de 7 à 9 jours. Dans ce cas, il y a ponte mais pas transmission d'onchocercose (1,5 % des femelles parasitées).

3ème cas. La femelle est capable de pondre, prend sans doute un second repas de sang et vit suffisamment longtemps pour être capable de transmettre l'onchocercose au cours d'un éventuel troisième repas (lequel pourrait alors être plus rapproché du second que le second du premier). C'est le cas le plus rare (0,5 % des femelles parasitées) où il y a possibilité, à la fois, de ponte et de transmission de microfilaires. La durée de la phase parasitaire est, de ce fait, la plus longue et dure de 9 à 12 jours.

L'infestation ayant lieu, nous l'avons vu, chez la larve âgée, juste avant la nymphose (0-2 jours) et la nymphose durant 3 jours (en admettant que la présence du parasite, qui débute son développement, n'allonge pas la durée de la nymphose), la durée totale de la phase parasitaire d'*Isomermis lairdi* chez la larve, la nymphe puis la femelle de *Simulium damnosum s.l.*, est donc de 7 à 19 jours (avec une durée moyenne de 7 à 11 jours, une phase parasitaire excédant 11 jours étant exceptionnelle).

Ces différentes possibilités de développement ont été schématisées sur la figure 2. Comme pour le cycle biologique chez les larves de *S. damnosum s.l.*, les pourcentages de post-parasites mâles ou femelles (provenant des simulies mâles ou femelles) sont indiqués sur le schéma. La détermination du sexe n'est pas liée, comme chez les larves, au stade du développement de la simulie chez qui a lieu la pénétration du pré-parasite (puisque l'infestation se réalise au stade 7 uniquement) mais dépend, à la fois, du sexe de l'hôte et du nombre de parasites par hôte (cf. VII.2.3.).

La durée de la phase parasitaire d'*Isomermis lairdi* chez le mâle de *Simulium damnosum s.l.* n'a pu être établie en raison des difficultés de leur élevage en captivité ou des méthodes de capture (essentiellement les plaques d'aluminium) qui ne permettent pas une estimation de leur âge. Les mâles de simulies ne prennent pas de repas sanguin, comme les femelles, mais cela n'empêche pas leurs parasites d'atteindre un développement complet. Notons que les parasites des simulies mâles sont surtout de sexe mâle et qu'ils sont plus petits que les parasites des simulies femelles (cf. VI.2.3.). Chez les larves de *S. damnosum s.l.* les post-parasites mâles apparaissent plus tôt que les post-parasites femelles (cf. VI.2.2.) mais il n'y a pas, chez les larves, deux modes d'alimentation comme chez les adultes. Le repas de jus sucré apporte, peut-être, au parasite des ressources moindres que ne le fait un repas sanguin, ce qui pourrait, alors, allonger la durée du développement parasitaire. Le fait que la taille définitive des parasites des simulies mâles reste inférieure à celle des parasites des simulies femelles pourrait, par contre, sous-entendre un temps de développement plus court.

La durée de la phase parasitaire d'*Isomermis lairdi* chez les mâles de *Simulium damnosum* s.l. reste donc inconnue (comme, d'ailleurs, la durée de vie des mâles non parasités). Elle ne doit pas, cependant, être très différente, à priori, de ce qu'elle est chez la majorité des femelles de simuliés, soit 7 à 11 jours.

V.2.2.4. Phase libre

La suite du cycle biologique d'*Isomermis lairdi* se poursuit dans le sable et l'eau. Au laboratoire, les post-parasites sortis librement du corps de leurs hôtes s'enfoncent dans le sable (cf. II.3.) où ils muent. Les adultes sont sexuellement mûrs au bout de 8 à 10 jours, après la mue. La ponte a lieu 2 jours après la rencontre des sexes et les oeufs mettent entre 3 et 6 jours à se développer et renfermer des larves de premier stade. La première mue a lieu dans l'oeuf et les pré-parasites éclosent 1 à 2 jours après cette mue. Au laboratoire, la durée de la phase libre est, ainsi, comprise entre 14 et 20 jours. Elle peut être considérablement allongée si les post-parasites mâles sont séparés des post-parasites femelles. La ponte a toujours lieu 2 jours après la réunion des sexes (séparés durant un mois au cours d'une expérience).

Nous avons observé que dans la nature les femelles pondent leurs oeufs dans le sable et meurent dans le mois qui suit, leurs réserves s'épuisant plus rapidement que celles des mâles qui peuvent survivre trois mois environ. Les oeufs passent la période défavorable en quiescence et n'éclosent que six mois plus tard. La durée de la phase libre peut donc énormément varier, selon que le cours d'eau abritant le foyer de parasitisme coule ou ne coule pas.

Au laboratoire, les femelles d'*Isomermis lairdi* peuvent pondre jusqu'à 3 000 oeufs dont plus de 90% sont capables d'éclore.

V.2.2.5. Discussion

Le cycle biologique d'*Isomermis lairdi* est proche de celui de la majorité des Mermithidae aquatiques, plus particulièrement de ceux parasites des simuliés. La possibilité de pénétration qui semble égale chez les différents stades larvaires (au moins les cinq premiers) le différencie, cependant, de cycles de Mermithidae parasites de simuliés néarctiques chez qui les possibilités d'infestation se réduisent avec l'âge (Molloy et Jamnback, 1975).

Dans la nature les oeufs n'éclosent qu'au moment de la reprise de l'écoulement de la rivière, soit parfois plus de six mois après avoir été pondus. La durée du cycle biologique d'*Isomermis lairdi* chez *Simulium damnosum* s.l. est donc très variable en raison de la phase libre. La période de recherche du partenaire d'une part, la possibilité de quiescence des oeufs d'autre part, permettent un allongement considérable de la durée du cycle qui est, dans les meilleures conditions (au laboratoire), chez les larves de simuliés de 24 à 36 jours, chez les adultes de simuliés de 21 à 31 jours.

Le phénomène de quiescence des oeufs de Mermithidae a été, sinon expliqué, du moins mis de nombreuses fois en évidence. Muspratt (1947) a obtenu l'éclosion d'oeufs (sans doute de l'espèce *Octomyomermis muspratti*) après une année passée dans du sable simplement humide, en ajoutant de l'eau au milieu d'élevage. Ce phénomène est utilisé comme procédé de stockage de *Romanomermis culicivora* au cours des productions de masse (Petersen et Willis, 1972): le sable est conservé, simplement humide, entre un et quatre mois et l'éclosion peut être obtenue dans ce laps de temps avec un maximum de rendement en recouvrant simplement d'eau le sable. L'opération peut être répétée plusieurs fois et certains oeufs n'éclosent qu'après deux ou trois séries de mise en eau/assèchement.

VI. CROISSANCE DES MERMITHIDAE

VI. CROISSANCE DES MERMITHIDAE

VI.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

La plupart des auteurs signalent un développement, chez les Mermithidae, qui peut se diviser en deux étapes : une première au cours de laquelle la longueur n'augmente pas ou augmente peu et la largeur beaucoup, une seconde au cours de laquelle la longueur augmente énormément. La phase parasitaire de *Romanomer-
mis culicivora*x chez *Aedes aegypti* ne dure que 6 à 8 jours (Gordon *et al.*, 1974). Si les trois premiers jours la longueur du parasite ne varie pas beaucoup, la largeur, elle, est multipliée par 10. A partir du quatrième jour, le taux de croissance augmente brusquement et se maintient jusqu'à la sortie de l'hôte. La longueur passe alors de 3 à 18 mm, la largeur de 100 à 160 µm. Chez *Mermis nigrescens* (Baylis, 1947), les neuf premiers jours, la longueur ne varie pas (elle baisserait même les premiers jours pour revenir ensuite à sa mesure originale) et reste vers 240 µm alors que la largeur passe de 10 à 20-28 µm. A partir du dixième jour, l'accroissement est rapide et continu et la longueur atteint, le trente-septième jour, 50 000 µm. Ce mode de croissance a été également signalé chez *Agameremis decaudata* par Christie (1936), chez *Filipjevimermis leipsandra* par Poinar (1968), etc.

Les seules études que nous ayons trouvées dans la littérature mettant en évidence les rapports entre la longueur et la largeur (et pas uniquement l'évolution en fonction du temps de la longueur d'une part et de la largeur d'autre part) sont celles concernant *Tunicameremis melolonthae* et *Pseudomeremis hagmeieri*. Encore ne

s'agit-il que de rapports existants chez les adultes chez qui "les dimensions du diamètre et celles de la longueur sont unies entre elles par une relation d'allométrie qui peut s'exprimer par une loi simple dite de dysharmonie de taille" (Couturier, 1963).

Chez les Nématodes, qu'ils soient libres, phytophages ou parasites d'animaux, on distingue quatre mues au cours du développement. Les propriétés d'élasticité de leur cuticule formant l'exosquelette font que la croissance réelle observée est souvent éloignée de la forme théorique "en marches d'escalier", celle que l'on trouve chez les insectes dont la cuticule, rigide, ne permet qu'un accroissement de taille limité entre deux mues consécutives (Lee et Atkinson, 1977).

Chez les Mermithidae, la première mue a lieu dans l'oeuf. Divers auteurs ont observé une exuvie, par transparence, chez *Agamermis decautata* (Christie, 1936) ou *Romanomermis culicivora* (Poinar et Otieno, 1974) ou encore *Empidomermis riouxi* (Doucet, 1979).

La seconde mue a été plus rarement observée, car la cuticule de l'exuvie est très fine. Elle est mise en évidence, indirectement, par la perte du stylet buccal (onchiostyle) et par l'augmentation subite de la croissance à un certain moment de la phase parasitaire. Il arrive cependant que certains Mermithidae conservent leur stylet tout au long de leur vie chez l'insecte, comme *Empidomermis riouxi* (Doucet, 1979), *Mermis nigrescens* (Baylis, 1947). La seconde mue est toujours située au cours du développement parasitaire. Chez *Romanomermis culicivora* elle se situerait au milieu de la phase (de 6 à 8 jours chez *Aedes aegypti*) comme le notent Gordon *et al.* (1974). Obiamiwe et MacDonald (1973) ont observé une exuvie chez *Octomyomermis muspratti*, parasite de *Culex* et d'*Aedes*, au huitième jour de la phase parasitaire qui dure environ 14 jours. De même Doucet (1979), Poinar et Otieno (1974), observent une exuvie sur une partie ou même sur la totalité du corps du parasite.

Les troisième et quatrième mues se suivent et les exuvies se détachent simultanément. Ces mues se situent, en général, après la sortie du Mermithidae du corps de son hôte. Les exceptions connues concernent *Capitomermis crassiderma* et *Hydromermis angusticauda* (Rubtsov, 1972b), ainsi que *Hydromermis contorta* (Poinar

et Tourenq, 1972), chez qui les exuvies se détachent à l'intérieur de l'hôte. Ces mues s'observent facilement et ont été signalées par tous les auteurs. La troisième donne une cuticule très épaisse, la quatrième une cuticule très fine (Poinar et Otieno, 1974; Ross et Smith, 1976).

VI.2. CROISSANCE D'*Isomermis lairdi*

VI.2.1. Introduction

L'étude de la croissance d'*Isomermis lairdi* a été basée sur l'évolution des rapports entre la longueur et la largeur des parasites de larves de *Simulium damnosum s.l.*, en fonction du temps, au cours d'une infestation expérimentale puis dans l'ensemble d'une population de larves récoltées dans la nature. On peut, en effet, disposer à chaque récolte de larves de simuliés de tous les stades du développement de l'insecte, comme de tous les stades de celui du parasite. L'évolution de ces rapports a été également suivie chez les parasites des adultes de *S. damnosum s.l.*

L'étude des rapports longueur/largeur chez les exemplaires post-parasites et adultes en notre possession nous a permis de constater un phénomène de croissance post-parasitaire qui, à notre connaissance, n'avait encore jamais été signalé chez les Mermithidae. L'ensemble des résultats sur la croissance a été repris sur un schéma final sur lequel figurent les mues, la seconde ayant pu être située grâce à une étude fine de la courbe de croissance obtenue chez les larves de simuliés.

VI.2.2. Croissance chez les larves de *Simulium damnosum s.l.*

(figures 3, 4, 5 et 6)

Parmi les larves de *S. damnosum s.l.* disséquées, au cours d'une infestation expérimentale, entre le jour 0 (jour de l'infestation) et le jour 16 (arrêt de l'expérience), 20 abritaient de 1 à 8 parasites dont 13 avaient 1 ou 2 parasites. Les mesures représentées sur les figures 3, 4 et 5 sont celles des parasites ayant suivi une évolution optimale. En effet, dans les cas de

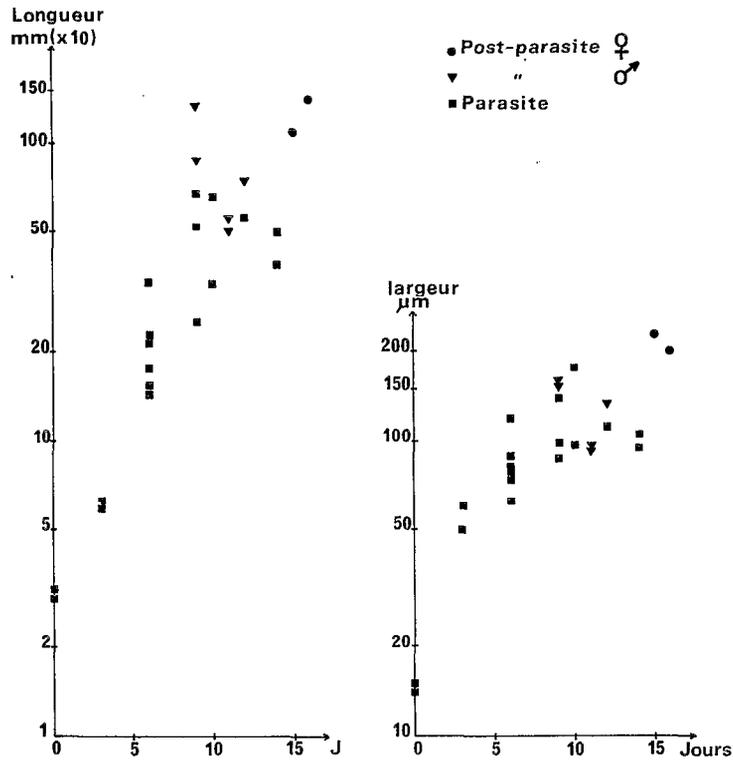


Fig.3 : Evolution de la longueur Fig.4 : Evolution de la largeur

Figures 3 et 4 : Evolution de la longueur et de la largeur d'*Isomermis lairdi*, en fonction du temps, au cours de sa phase parasitaire chez les larves de *Simulium damnosum s.l.*

pluri-parasitisme, un certain nombre de parasites n'évoluent pas ou peu et il n'en a pas été tenu compte dans l'évolution de la longueur et de la largeur en fonction du temps. A ces mesures de parasites sont ajoutées celles des quelques post-parasites libres, récoltés dans l'eau d'élevage, aussitôt après leur sortie du corps de leurs hôtes.

Les résultats mettant en évidence l'évolution de la longueur (figure 3) et de la largeur (figure 4) en fonction du temps sont, en tous points, comparables à ce qu'ils sont pour la très grande majorité des Mermithidae. La longueur évolue régulièrement, en accélération constante, alors que la largeur subit une augmentation plus rapide les premiers jours que les jours suivants.

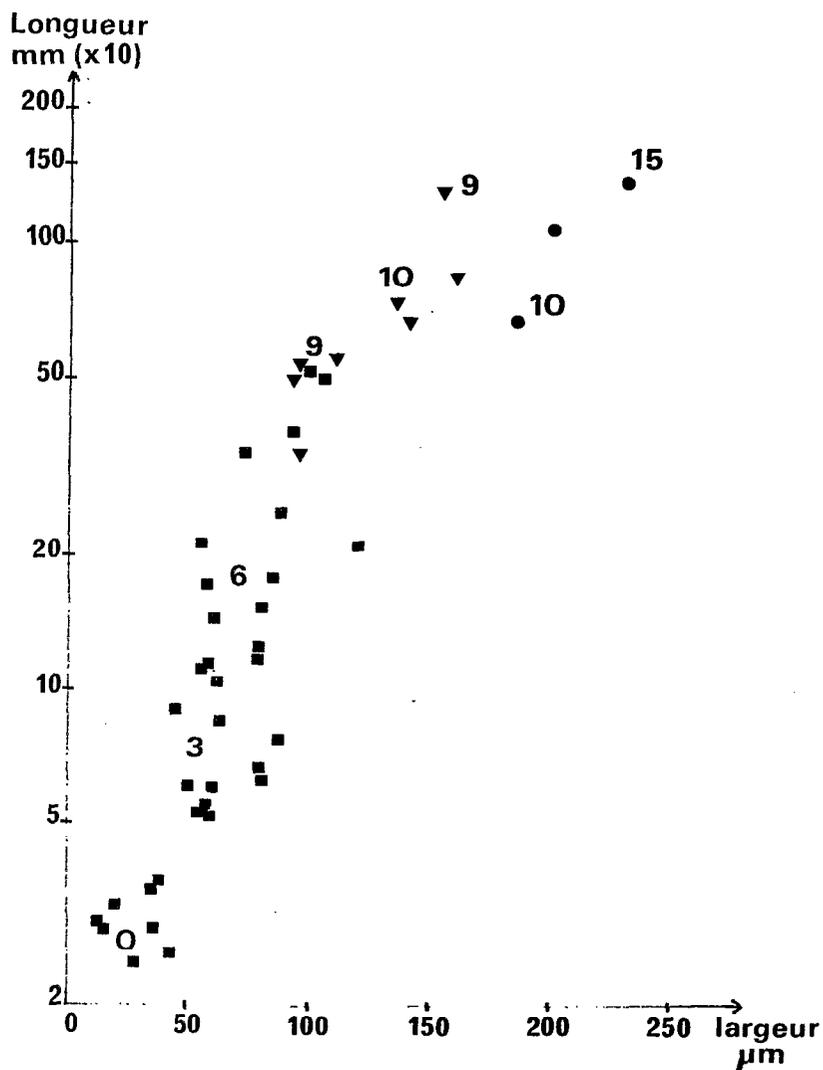


Figure 5 : Relations Longueur/largeur chez *Isomermis lairdi* en fonction du temps, au cours de sa phase parasitaire chez les larves de *Simulium damnosum* s.l. Infestation expérimentale (mêmes symboles que figures 3 et 4)

0, 3, 6, 9, 10, 15 : nombre de jours après l'infestation au jour 0

Les rapports entre la longueur et la largeur évoluent selon des modalités mises en évidence sur le graphique de la figure 5. Cette courbe en "S" caractérise la croissance d'*Isomermis lairdi* au cours de sa phase parasitaire. Nous la retrouvons, identique, chez les larves naturellement infestées, comme chez les adultes de *Simulium damnosum* s.l. (cf. VI.2.3.)

La croissance d'*Isomermis lairdi* a été étudiée chez des parasites de larves de *Simulium damnosum* s.l. récoltées dans un gîte larvaire du foyer de la Marahoué. Cette espèce de Mermithidae était la seule présente au moment de la récolte. Un seul couple de cytotypes était également présent : *Simulium damnosum/sirbanum*, déterminé selon la taille et la forme des écailles du revêtement cuticulaire (Quillévéré, 1979). La détermination des 7 stades larvaires est basée essentiellement sur la surface recouverte par les écailles et la taille des antennes (Grenier et Feraud, 1960).

La présence de Mermithidae parasites chez les larves de simules, contrairement à ce qui se passe chez les adultes, est visible sans dissection, dès que le parasite a commencé son développement (à condition qu'il atteigne, quand même, au moins 800 µm de longueur). La présence de parasites plus petits ne peut se noter sans dissection que chez les larves des premiers stades, par observation au microscope. Chez les stades 4 à 7 la dissection est obligatoire, comme chez les adultes.

Les résultats présentés sur la figure 6 concernent l'ensemble des parasites existant chez les larves de simules (stades 3 à 7) dont au moins un parasite a commencé son développement (situé après la forme "croissant"). Celles-ci représentent donc, au moment de la récolte, la partie de la population qui n'atteindra pas la nymphose en raison de la présence d'un parasite âgé.

La croissance a été mise en évidence en étudiant les rapports entre la longueur et la largeur des parasites sans tenir compte du stade larvaire de l'hôte. L'influence du stade ne se manifeste qu'au niveau de la taille des parasites (et de son sexe) mais cette influence n'a pas été étudiée.

On retrouve une courbe en "S", mais plus précise que dans le cas de l'infestation expérimentale (figure 5) car basée sur un plus grand nombre d'exemplaires. On peut aussi noter que, aux stades post-parasites, la largeur se met à augmenter proportionnellement plus que la longueur surtout chez les exemplaires de sexe femelle.

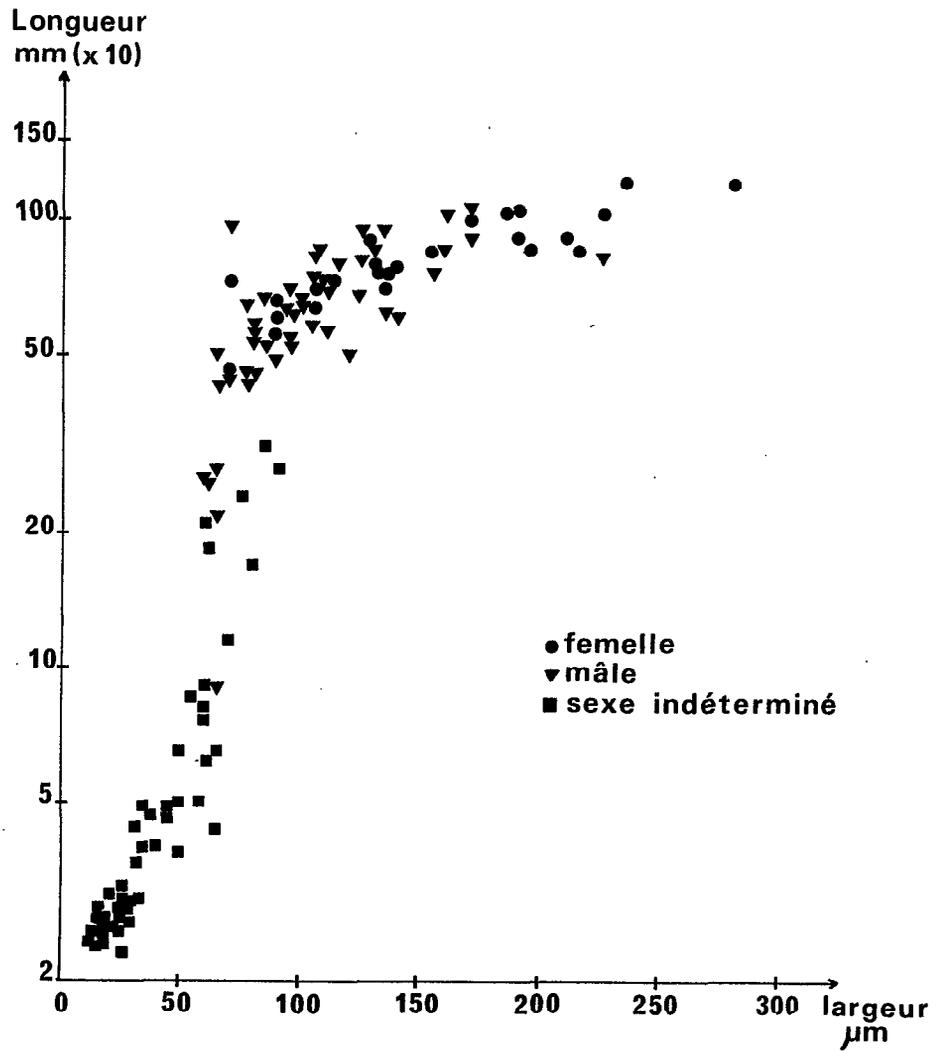


Figure 6 : Relations Longueur/largeur chez *Isomermis lairdi* au cours de sa phase parasitaire chez les larves de *Simulium damnosum* s.l. Infestation naturelle

VI.2.3. Croissance chez les adultes de *Simulium damnosum* s.l.
(figure 7 et 8)

Les résultats présentés ici sont basés sur des captures de mâles et de femelles de *Simulium damnosum* s.l. (cytotypes *S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum*), obtenues grâce à l'utilisation de pièges constitués de plaques d'aluminium enduites de glu (cf. II.1). Ces récoltes ont été effectuées au Mali, en fin de saison des pluies, sur la rivière Baoulé. Deux espèces de Mermithidae sont présentes : *Isomermis lairdi* et *Gastromermis* sp.

Les mâles et les femelles de *S. damnosum* s.l. pouvant abriter simultanément les deux espèces de Mermithidae nous n'avons pas établi de distinction entre les exemplaires d'*Isomermis lairdi* seuls ou associés à *Gastromermis* sp., pour les études sur le développement du parasite. L'évolution, à l'intérieur de l'hôte, du parasite au post-parasite, de l'une des espèces n'est, semble-t-il, pas perturbée par la présence d'individus appartenant à l'autre espèce.

Nous obtenons toujours une courbe de croissance en "S", dont le bas est occupé par les mesures des jeunes parasites, ceux provenant des nymphes et des jeunes adultes. Certains de ces parasites ont déjà des tailles importantes (jusqu'à 10 mm de longueur). Le haut de la courbe est occupé uniquement par les mesures des parasites des femelles de simuliés (ils atteignent 23 mm de longueur). Ils sont de sexe femelle. Au milieu de la courbe, se situe le reste des parasites, de sexe mâle ou femelle chez le mâle de simulie, de sexe mâle surtout chez la femelle.

Les parasites des adultes récoltés sur piège sont, en majorité, de grande taille et environ les deux tiers d'entre eux ont atteint la fin de leur phase parasitaire. On retrouve d'ailleurs des post-parasites libres, englués, sur les plaques d'aluminium. Cette méthode de piégeage montre que les post-parasites émergeant des simuliés mâles ou femelles ont, naturellement, la possibilité de retrouver le milieu aquatique pour y poursuivre leur cycle biologique.

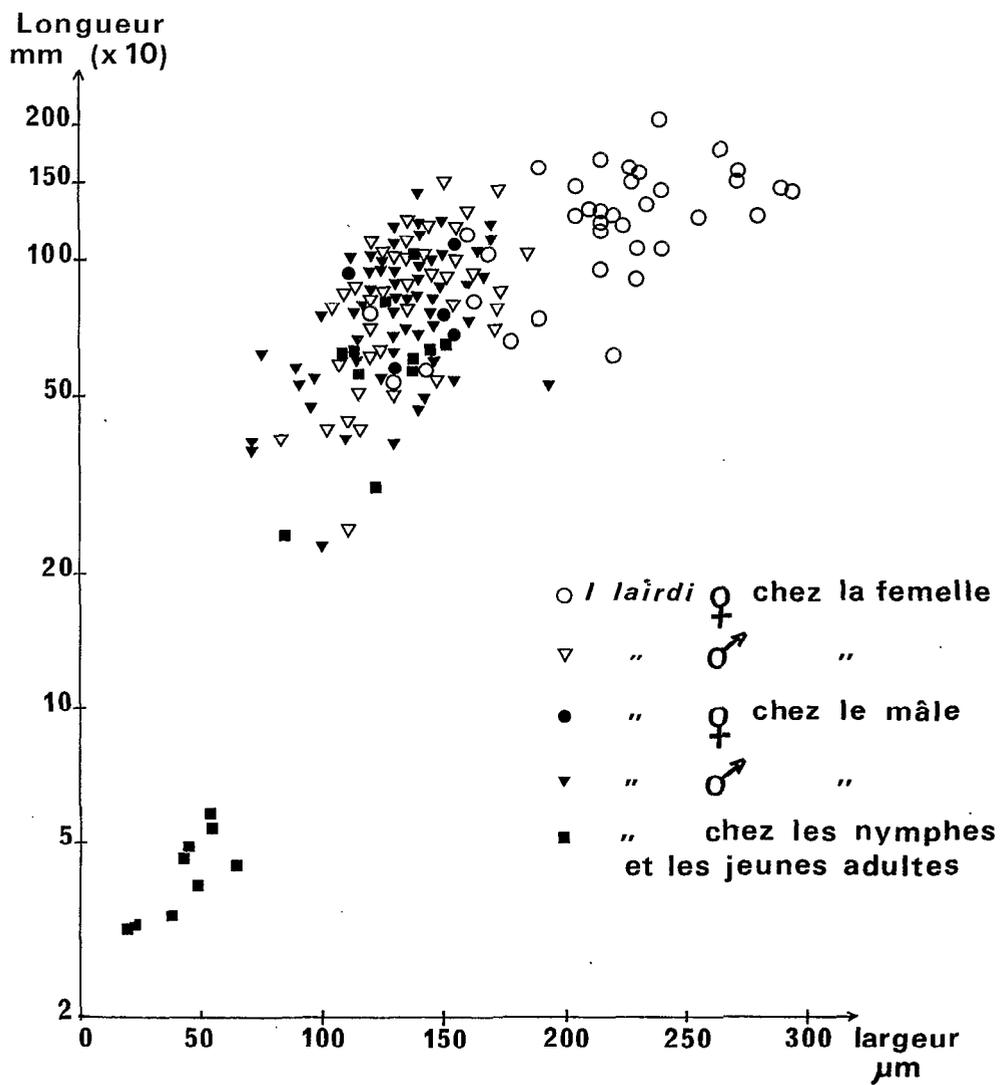


Figure 7 : Relations Longueur/largeur chez *Isomermis lairdi* au cours de sa phase parasitaire chez les nymphes, les jeunes adultes, les mâles et les femelles de *Simulium damnosum* s.l.

On a comparé les relations existant entre la longueur et la largeur des parasites des femelles de *S. damnosum s.l.* de deux catégories : celles capturées sur appât humain et celles capturées sur piège (plaques d'aluminium). Les femelles capturées sur homme, avant leur repas de sang, sont plus jeunes que la majorité de celles capturées sur piège qui contiennent, très souvent, des parasites ayant atteint la fin de leur développement. Chez ces derniers, le sexe est parfaitement déterminable, alors qu'il l'est plus difficilement chez les parasites des jeunes femelles. Nous présentons ces résultats bien que les femelles capturées sur homme proviennent du foyer de la Marahoué alors que les captures sur piège du foyer de la Baoulé. Ils concernent, dans les deux cas, *Isomermis lairdi* uniquement.

La figure 8 montre que les parasites les plus longs et les plus larges sont de sexe femelle chez les femelles de simulies capturées sur plaque. L'exemplaire le plus petit (sexe indéterminé) a été trouvé chez une femelle capturée sur homme. Entre ces deux extrêmes on trouve :

- d'une part les parasites des femelles de simulies capturées sur homme et la majorité des parasites de sexe mâle trouvés chez les femelles de simulies capturées sur plaque

- d'autre part les parasites de sexe femelle chez les femelles de simulies capturées sur plaque qui tiennent ainsi les positions les plus extrêmes.

La longueur moyenne des parasites des femelles capturées sur homme (37 exemplaires) est de 7,24 mm, variant de 0,75 (sexe indéterminable) à 15,2 (sexe femelle). La longueur moyenne des parasites des femelles capturées sur piège (43 exemplaires) est de 10,02 mm, variant de 3,59 (sexe mâle) à 20,67 (sexe femelle).

Dans le cas des parasites de sexe femelle, le repas de sang pris par l'hôte serait donc effectivement détourné pour permettre un développement maximum (accroissement de la taille et développement de la cuticule des dernières mues). Dans le cas des parasites de sexe mâle, leur développement semble, déjà, comparativement à celui des femelles, très avancé, et les éléments nutritifs apportés par le repas sanguin seraient donc utilisés essentiellement pour le développement de la cuticule des dernières mues (Baccam, 1977).

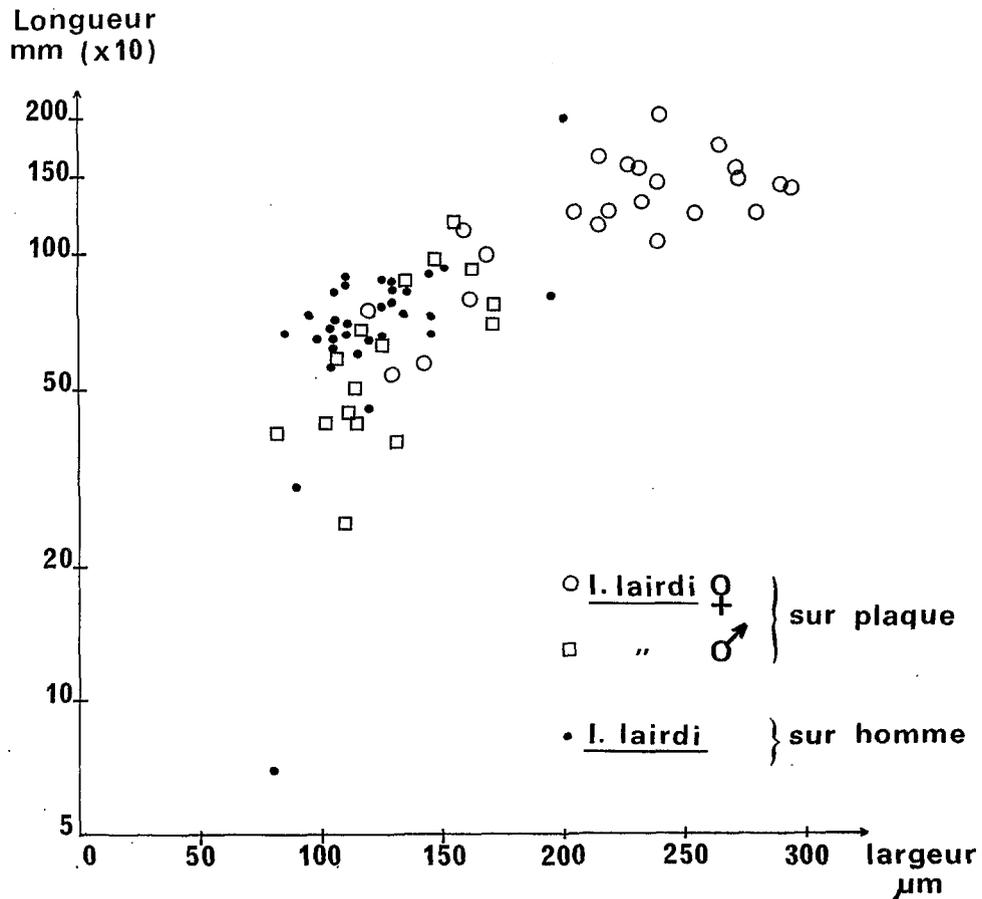


Figure 8 : Relations Longueur/largeur chez *Isomermis lairdi* parasites des femelles de *Simulium damnosum* s.l. capturées sur homme (avant le repas de sang) et sur piège (après le repas de sang).

La nécessité du repas de sang pour le développement complet des Mermithidae parasites a été mis en évidence chez certains insectes hématophages. L'obtention de post-parasites à partir des femelles adultes n'est alors possible qu'après le repas sanguin : chez *Aedes sollicitans* parasité par *Aganomermis culicis* (Chapman *et al.*, 1970), chez *Anopheles funestus* parasité par *Empidomermis coxii* (Poinar, 1977a). Chez *A. sollicitans* le temps de maturation ovarienne, chez une femelle saine, correspond à celui nécessaire au parasite pour atteindre le stade post-parasite chez une femelle parasitée.

VI.2.4. Croissance post-parasitaire
(figure 9)

La croissance des Nématodes après leur dernière mue est un fait très général chez les phytophages ou les entomophages. Bird (1971) estime que la cuticule, de par sa structure particulière, est capable de croître considérablement entre les mues et après la dernière. Nous n'avons pas trouvé de remarques à ce sujet, dans la littérature, concernant les Mermithidae. Bien que ne se nourrissant pas au cours de leur vie libre (ils ne vivent que des réserves accumulées durant leur phase parasitaire) il semblerait, cependant, que cette croissance post-parasitaire puisse avoir lieu, au moins chez *I. lairdi*.

En étudiant les relations longueur/largeur chez des adultes sexuellement mûrs, nous avons remarqué que les mesures obtenues se plaçaient à un niveau supérieur de la courbe établie pour caractériser le développement au cours de la phase parasitaire chez les larves (cf. VI.2.2.). Les adultes étudiés proviennent d'élevages de post-parasites obtenus d'après des récoltes de larves de *S. damnosum* s.l. effectuées dans le foyer de la Marahoué. Les origines des deux populations étudiées (parasites et post-parasites d'une part, adultes d'autre part) sont identiques. Une partie de la courbe de croissance chez les larves (figure 6) a été reprise sur la figure 9. L'adulte d'*Isomermis lairdi* semble bien capable d'augmenter de taille d'une manière importante, en largeur, mais surtout en longueur (qui double presque). Les post-parasites, au moment de la sortie des larves de simules, possèdent leur double cuticule dont ils se débarrassent au début de leur vie libre. Après les mues, les adultes mettent une dizaine de jours pour être sexuellement mûrs (cf. V.2.2.4.), ce qui correspond, en durée, à environ deux tiers de leur phase parasitaire.

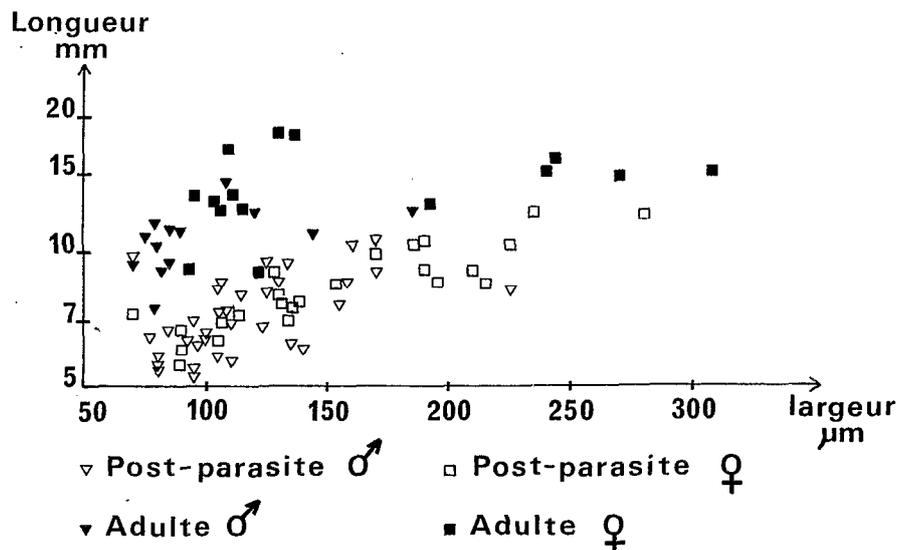


Figure 9 : Relations Longueur/largeur chez *Isomermis lairdi*, post-parasites émergeant des larves de *Simulium damnosum* s.l. et adultes.

VI.2.5. Les mues

(figure 10, planche III)

La première mue d'*Isomermis lairdi* a lieu dans l'oeuf où elle s'observe souvent, par transparence, à travers le chorion. La seconde mue n'a jamais été observée. Pour tenter de la localiser, nous avons repris le début de la courbe de croissance des parasites des larves de *S. damnosum* s.l. (figure 6) en modifiant l'échelle des largeurs pour obtenir un début d'évolution plus détaillé. Sur la figure 10 les pré-parasites sont groupés au début de la courbe (moins de 20 µm de largeur). Aussitôt après, on note une augmentation de la largeur correspondant au début de la forme "croissant" (de 350 µm x 35 µm) qui se termine quand le parasite a atteint environ 1 000 µm de longueur (et 60-70 µm de largeur). L'évolution des rapports longueur/largeur est régulière. Vers 1 000 µm de longueur, on observe un changement, la longueur augmentant beaucoup plus que la largeur. Ce changement d'orientation correspond à la fin de la forme croissant et à la perte du stylet buccal. Nous situons donc la seconde mue que subit le parasite à ce moment du développement qui correspond au cinquième jour

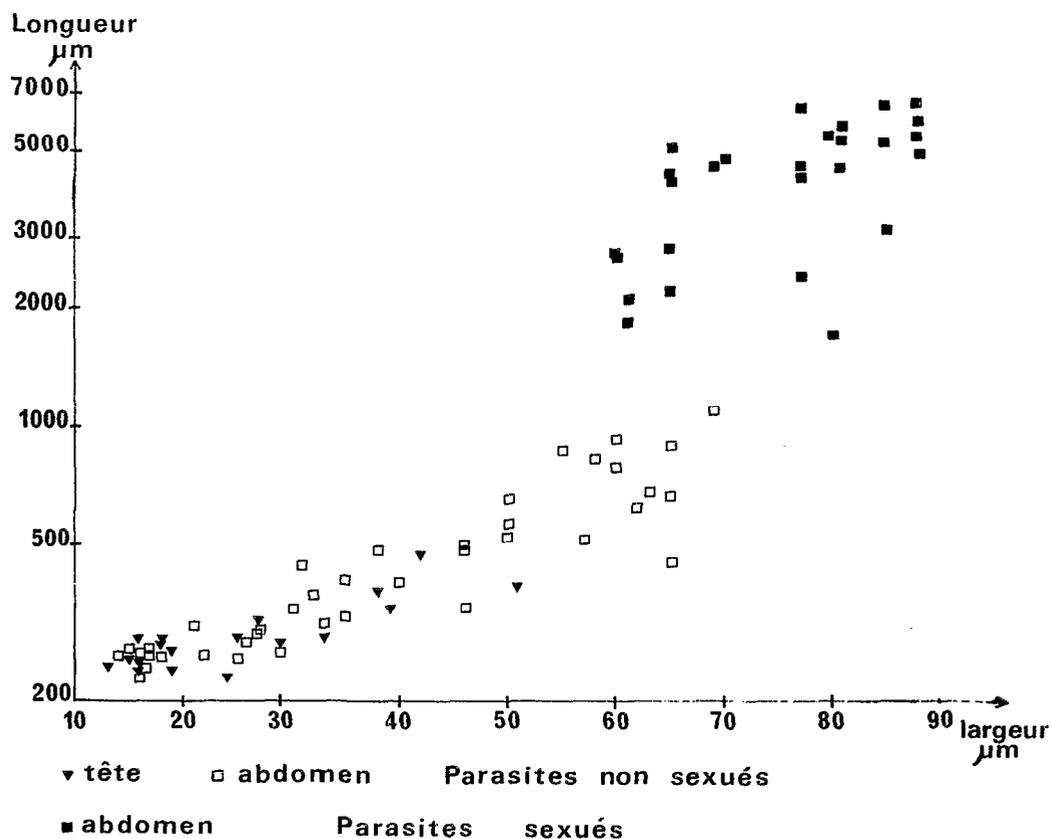


Figure 10 : Relations Longueur/largeur chez *Isomermis lairdi* au début de sa phase parasitaire chez la larve de *Simulium damnosum* s.l.

Mise en évidence de la seconde mue et localisation des parasites

 de la phase parasitaire chez les larves de simules (cf. VI.2.2. et figure 5). Sur la figure 10, nous avons noté l'emplacement des jeunes parasites (tête ou abdomen) (cf. V.1.2. et tableau I).

Les deux dernières mues ont lieu une fois le post-parasite en dehors de son hôte et elles se détachent simultanément. La cuticule s'ouvre vers le tiers antérieur du corps, cette partie de l'exuvie entraîne avec elle la mue de l'oesophage. On note facilement la présence de la quatrième exuvie, très mince (voir planche

I) qui se détache en même temps que la troisième, beaucoup plus épaisse. Ces mues correspondent parfaitement aux descriptions faites par les différents auteurs qui les ont observées.

VI.2.6. Discussion (figure 11 et Planche I)

Les relations entre la longueur et la largeur des parasites portées sur des graphiques aux coordonnées semi-logarithmiques permettent une visualisation de la croissance en fonction du temps et la comparaison aisée des résultats obtenus dans les différentes catégories de parasites étudiés. Les courbes obtenues au cours de l'infestation expérimentale (figure 5) et de l'étude d'une infestation naturelle (figure 6) sont parfaitement superposables. Dans le cas des larves naturellement infectées, la croissance des parasites est plus régulière, ce qui peut sous-entendre un développement moins homogène au laboratoire que dans la nature, différence sans doute due aux modalités d'élevage des larves de simuliés.

Si l'on compare les courbes de croissance obtenues chez les larves (figure 6) et chez les adultes (figure 7) on note quelques différences. Le départ de la courbe n'est pas le même car il existe de jeunes parasites ("pré-parasites" et formes "croissants") chez les larves mais pas chez les adultes et qui sont rares chez les nymphes, la croissance du parasite ayant déjà commencé à ce stade du développement de l'insecte. Les tailles extrêmes des parasites trouvés chez les adultes (en particulier chez les femelles de *S. damnosum* s.l.) sont beaucoup plus grandes que celles des parasites trouvés chez les larves. Ces différences de taille peuvent provenir de l'alimentation des simuliés, car Colbo et Porter (1979) signalent l'importance de la nourriture sur le développement des simuliés. Si les larves étudiées ici proviennent toutes d'un même gîte larvaire et ont été récoltées le même jour, les origines des mâles et des femelles de simuliés capturés au piège sont différentes. Quant aux parasites trouvés chez les femelles de simuliés, ils ont la possibilité d'utiliser le repas de sang pris par l'hôte dont l'abdomen est capable d'une grande dilatation.

Isomermis lairdi est donc capable d'une très grande variation de taille (entre individus de même sexe ou entre individus de sexe différent) et cette possibilité, plus ou moins grande selon l'hôte, est en relation avec l'alimentation et la place disponible au développement.

Les résultats obtenus au cours des études sur le cycle biologique, la croissance et les mues, ont été repris sur un schéma (figure 11) de développement théorique moyen d'*Isomermis lairdi* (phase parasitaire chez les larves de *Simulium damnosum s.l.*).

La première mue (M1) a lieu dans l'oeuf et c'est la larve de second stade (L2) qui pénètre chez l'insecte. Le pré-parasite (planche I, photographie 1) possède un stylet. Il prend rapidement la forme "croissant" (planche I, photographie 2) qui se caractérise, outre par sa forme, par la permanence du stylet (ou onchiostyle) et la grande importance relative de certaines cellules (les stichocytes) formant le stichosome. Après la seconde mue (M2) le stylet n'existe plus et l'organe de réserves (le trophosome) commence son développement (planche I, photographie 3), occupant une place de plus en plus importante au détriment du stichosome. La différenciation des organes sexuels se manifeste également après la seconde mue et l'on observe des ébauches jusqu'au stade post-parasite (planche I, photographie 4).

Après la différenciation sexuelle, qui a lieu vers le neuvième jour (cinquième jour de l'infestation), mâles et femelles vont suivre des courbes de croissance différentes. Les mâles sortent plus tôt que les femelles du corps de leurs hôtes, leurs tailles définitives (fin de croissance) correspondent, approximativement, à celles des post-parasites femelles. Les deux dernières mues (M3+4) étant quasiment simultanée, la larve de quatrième stade (L4) n'a qu'une existence virtuelle. Le Mermithidae passe ainsi directement de la larve L3 (stade parasite puis post-parasite) au stade adulte. A ce stade de développement, les organes, puis les produits sexuels, vont apparaître chez le mâle et la femelle, prenant la place du trophosome dont les réserves vont, alors, en s'épuisant de plus en plus, pour disparaître presque totalement chez les adultes âgés, entraînant ainsi leur mort.

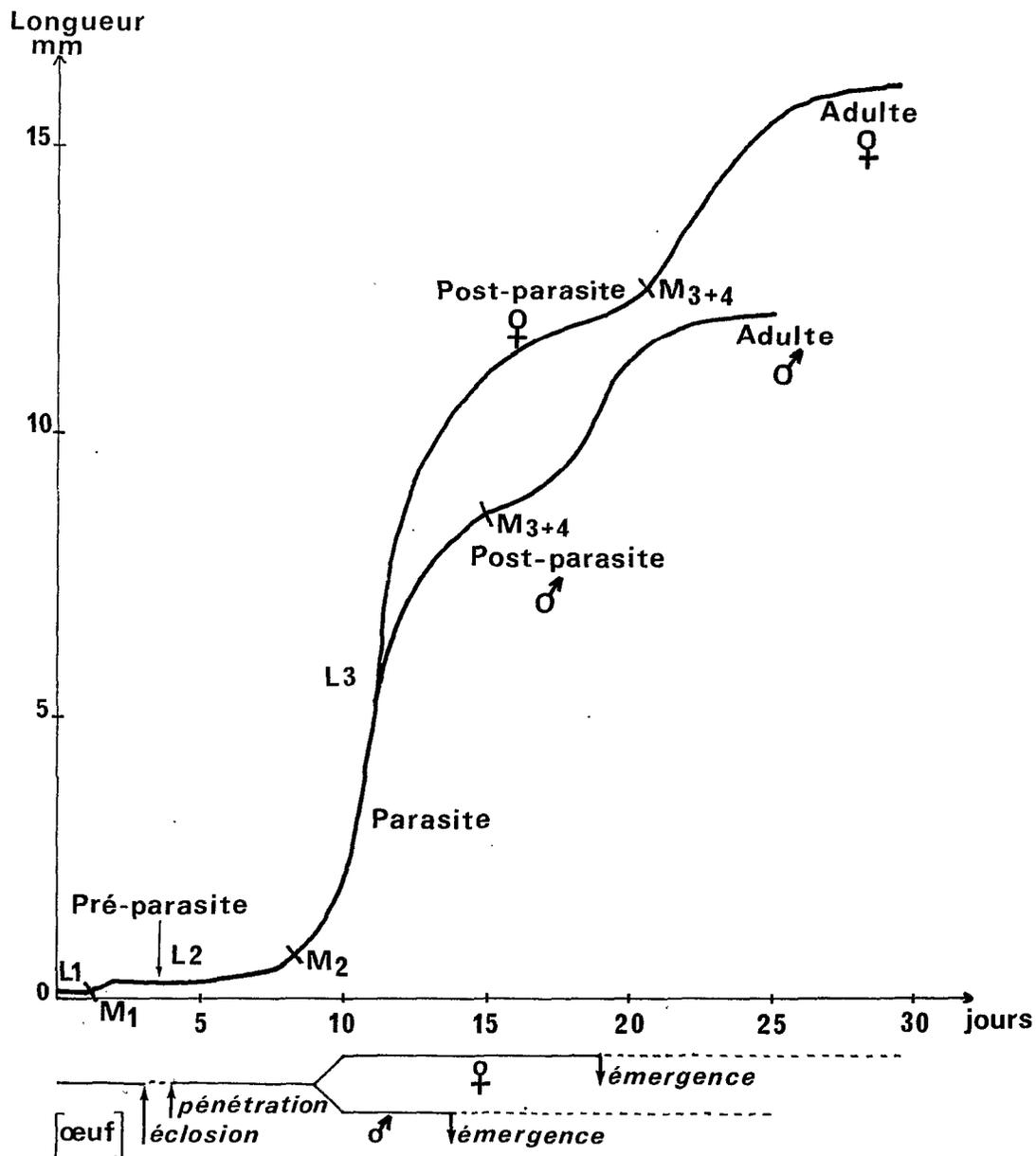


Figure 11 : Croissance théorique moyenne d'*Isomeris lairdi* (phase parasitaire chez les larves de *Simulium damnosum s.l.*)

L1, L2, L3 : stades du développement larvaire

M1, M2, M3+4 : première, seconde, troisième et quatrième mues

VII. DÉTERMINISME DU SEXE

CHEZ LES MERMITHIDAE

VII. DETERMINISME DU SEXE CHEZ LES MERMITHIDAE

VII.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Les premières observations effectuées sur le sexe des Mermithidae concernent l'évolution de la sex-ratio (pourcentage d'individus de sexe mâle sur l'ensemble de la population) en fonction du nombre de parasites par hôte. Christie (1929) observe chez *Mermis subnigrescens*, espèce terrestre, l'apparition de femelles quand le nombre de parasites par hôte varie de 1 à 3, d'un mélange des deux sexes entre 3 et 23 parasites, de mâles uniquement entre 24 et 72 parasites. Chez les Mermithidae aquatiques, le nombre de parasites par hôte n'est pas aussi important, mais les mêmes phénomènes se retrouvent. Chez des Mermithidae parasites de *Chironomus thummi* la sex-ratio est équilibrée en considérant l'ensemble des insectes ayant entre 1 et 17 parasites, mais elle est de 6,6 quand il n'y a qu'un parasite par hôte (Caullery et Comas, 1928).

Parenti (1964) a approfondi ces observations en infestant au laboratoire des larves de *Chironomus tentans* par *Paramermis contorta*. Les larves ne contenant qu'un seul parasite donnent une sex-ratio de 84. Une seconde infestation est alors réalisée, avec des larves déjà parasitées une première fois. Parmi les larves ayant deux parasites on distingue celles dont le premier parasite est une femelle et celles dont le premier parasite est un mâle. Dans le premier cas on obtient 95 % de mâles, dans le second cas seulement 62 % de mâles. Si une larve de chironome contient un parasite de sexe femelle, le second parasite aura une très forte tendance à être de sexe mâle

(95 % des cas). Si le premier parasite est déjà de sexe mâle, le second parasite aura plus tendance à être de sexe femelle (38 % des cas) que s'il est seul et unique parasite (16 % des cas). Parenti conclut donc que "le mâle sexuellement différencié de *P. contorta* agit sur les larves pas encore différenciées de la seconde infestation en orientant leur différenciation dans le sens féminin".

L'augmentation de la sex-ratio avec le nombre de parasites par hôte se retrouve chez les Mermithidae parasites de Simuliidae. Chez *Simulium venustum* d'une part et *S. mixtum/fuscum* d'autre part, la sex-ratio de *Neomesomeris fluminalis* est, respectivement, de 11 et 13 pour 1 parasite, de 42 et 44 pour 2 parasites, de 80 et 87 pour 3 parasites et de 100 et 92 pour 4 parasites (Ezenwa et Carter, 1975).

On retrouve encore ce phénomène chez les adultes d'insectes parasités, mais il s'y ajoute souvent un rôle joué par le sexe de l'insecte lui-même. Strelkov (1964) note que les post-parasites de *Filipjevimeris singularis* sortant de *Tendipes plumosus* de sexe mâle sont essentiellement des mâles, ceux sortant des adultes de sexe femelle sont essentiellement des femelles. Doucet (1979) observe également une variation de la sex-ratio d'*Empidomeris riouxi* plus rapide chez les mâles d'*Aedes detritus* que chez les femelles quand le nombre de parasites par hôte augmente de la même manière.

Parmi les facteurs influençant le déterminisme du sexe des Mermithidae, l'état de nutrition des insectes hôtes joue également un rôle important. Petersen (1973b) montre que des larves mal nourries de moustiques donnent des post-parasites de sexe mâle prédominants, les larves normalement nourries donnent des post-parasites de sexe femelle en majorité.

Le déterminisme du sexe chez les Mermithidae est donc un phénomène épigénique, complexe, dépendant largement des facteurs externes. Le fait de trouver, dans certaines espèces, des intersexués (comme par exemple *Romanomeris hermaphrodita* Ross et Smith, 1976) dont Christie (1929) avait établi la liste à l'époque, montre que le sexe n'est pas génotypiquement déterminé. L'unique référence que nous possédons sur les chromosomes de Mermithidae concerne *Hexameris albicans* (Goncharova et Romanenko, 1976). Cette espèce possède huit paires de chromosomes, en forme de baguettes, dont la longueur varie de 1,1 à 2,6 μm . L'absence d'hétérochromosomes laisse penser que les gènes sexuels

sont répartis sur différents chromosomes, ce qui est à mettre en corrélation avec une différenciation sexuelle peu marquée et une possibilité d'inversion. L'existence d'intersexués montre que, non seulement le sexe se détermine tardivement, mais qu'un changement de sexe reste possible encore longtemps après que les nématodes aient pris une certaine direction dans la maturation sexuelle.

VII.2. DETERMINISME DU SEXE CHEZ *Isomermis lairdi*

VII.2.1. Introduction

Le déterminisme du sexe chez *Isomermis lairdi* a été étudié chez les parasites des larves et ceux des adultes de *Simulium damnosum s.l.* Ne pouvant mesurer l'importance de certains facteurs comme la nourriture ou d'éventuelles actions hormonales de la part de l'hôte, nous avons basé nos études sur l'influence de la taille de l'hôte, de son sexe et du nombre de parasites par hôte. Nous avons choisi un lot de larves de simulies provenant de récoltes effectuées le même jour, au même endroit, dans le foyer de la Marahoué. Par conséquent, le rôle joué par l'alimentation des larves de simulies sur le sexe de leurs parasites est, à priori, le même pour tous les exemplaires. Ces mêmes larves avaient permis l'établissement de la courbe de développement des parasites (cf. VI.2.2.). Les adultes de *S. damnosum s.l.* chez qui la sex-ratio des parasites a été étudiée ont été capturés, sur piège, dans le foyer de la Baoulé (cf. VI.2.3.).

VII.2.2. Déterminisme du sexe chez les parasites des larves de *Simulium damnosum s.l.*

Les larves des stades mentionnés dans les tableaux de résultats possèdent, toutes, au moins un parasite évolué et ont ainsi peu de chances de pouvoir muer et changer de stade. Nous verrons, en effet, que la présence d'un parasite ayant commencé son développement ralenti considérablement celui de son hôte (cf. IX.2.2.). Les catégories de larves, basées sur leur stade, sont donc comparables entre elles. Les larves de stade 3 ne sont pas mentionnées, car trop peu nombreuses mais aussi, et surtout, parce qu'elles ne sont parasitées que par de très jeunes stades larvaires.

On a, tout d'abord, séparé les larves ayant un unique parasite de celles en ayant plus d'un. On obtient le tableau suivant :

TABLEAU II. Pluriparasitisme selon le stade larvaire
(*Isomermis lairdi* chez *Simulium damnosum s.l.*)

stade larvaire	nombre de larves	larves avec un parasite		larves avec plusieurs parasites	
		nombre	%	nombre	%
7	16	4	25	12	75
6	14	6	43	8	57
5	25	14	56	11	44
4	14	10	71	4	29

Malgré un nombre relativement faible d'exemplaires on note une augmentation du nombre de larves de simulies pluriparasitées avec l'âge de l'hôte. Le nombre de parasites étant compris entre 1 et 4, on peut répartir les larves selon leur nombre de parasites:

TABLEAU III. Répartition des larves parasitées (*Simulium damnosum s.l.*) selon le nombre de parasites (*Isomermis lairdi*) par hôte

stade larvaire	nombre de larves	nombre de parasites par hôte			
		un	deux	trois	quatre
7	16	4	5	4	3
6	14	6	4	2	2
5	25	14	6	4	1
4	14	9	3	2	0

Plus la larve est âgée, plus il semble qu'elle ait de chances de contenir un nombre élevé de parasites. On peut classer ces parasites en deux catégories : sexués ou non sexués. Le sexe peut se noter en se basant sur la présence des ébauches génitales, par une observation attentive chez les parasites ayant atteint deux millimètres de longueur. Comme il n'existe pas d'intersexués chez *I. lairdi*, une fois les ébauches observées, le devenir sexuel du parasite est assuré. Chez le mâle les ébauches sont plus facilement visibles que chez

la femelle, car situées à l'extrémité postérieure, à un niveau où le trophosome ne remplit pas le corps du Mermithidae. On a porté, sur le tableau IV le nombre de parasites, sexués ou non sexués, selon les stades larvaires.

TABLEAU IV. Nombres et moyennes de parasites (*Isomermis lairdi*) par larve (*Simulium damnosum s.l.*) selon le stade larvaire

stade larvaire (nombre)	Parasites sexués		Parasites non sexués		Total	nombre moyen par larve
	nombre	moyenne	nombre	moyenne		
7 (16)	23	1,44	15	0,95	38	2,37
6 (14)	14	1	14	1	28	2
5 (25)	28	1,12	14	0,56	42	1,68
4 (14)	12	0,86	9	0,64	21	1,5

Dans les infestations expérimentales de larves de *Simulium damnosum s.l.* (cf. VI.2.2.), certaines larves, vivantes, possédaient jusqu'à huit parasites. Il ne semble donc pas qu'un nombre important de parasites soit un facteur de sur-mortalité, au moins dans les stades 4 à 7. Dans la nature les larves récoltées ne possèdent que très rarement 5 parasites et l'on peut donc dire, d'après les résultats présentés sur les tableaux III et IV, que le nombre moyen de parasites par larve de similie augmente avec le stade larvaire. Ceci montre que la pénétration du pré-parasite peut s'effectuer à n'importe lequel des quatre derniers stades larvaires (en plus du stade 3), comme nous l'avions remarqué dans les infestations expérimentales, et que les infestations sont échelonnées dans le temps. Remarquons que c'est une situation très différente de ce qu'elle est chez les adultes de similies chez qui la pénétration de deux à cinq parasites est pratiquement simultanée, car précédant de peu la nymphose (cf. V.1.2.). L'importance du nombre de parasites par hôte ne sera donc pas la même chez les larves et chez les adultes de *S. damnosum s.l.* En effet, si un Mermithidae pénètre une larve déjà parasitée et que ce parasite préexistant a son sexe déterminé, il restera, bien entendu, de ce sexe, quel que soit nombre de parasites venant s'ajouter (l'absence d'intersexués le confirme). Ce n'est qu'en cas d'infestations simultanées que le nombre de parasites (qui ont alors la possibilité de se développer simultanément) aura une influence sur le sexe.

En ne tenant compte que des parasites sexués on observe une variation de la sex-ratio selon le stade larvaire, comme l'indique le tableau V.

TABLEAU V. Variation de la sex-ratio des parasites (*Isomermis lairdi*) selon le stade larvaire de l'hôte (*Simulium damnosum s.l.*)

stade larvaire	nombre de parasites		Total	Sex-ratio (% de mâles)
	mâles	femelles		
7	8	15	23	35
6	10	4	14	71
5	24	4	28	85
4	11	1	12	92

On observe une majorité de femelles chez les larves de stade 7 (elles représentent 65 % des parasites sexués). A ce stade larvaire, la sex-ratio est de 35 et elle augmente progressivement pour atteindre 92 chez les larves de stade 4. La variation de la sex-ratio est en relation inverse avec l'évolution du nombre moyen de parasites par hôte (tableau IV) selon le stade larvaire considéré. Ce nombre moyen varie, en effet, de 2,37 chez les larves de stade 7 à 1,5 chez les larves de stade 4.

Si l'on reprend les résultats exprimés globalement dans le tableau V et qu'on les présente en considérant pour chaque stade larvaire le nombre de parasites sexués selon le nombre de parasites par hôte, on obtient une variation, présentée dans le tableau VI.

TABLEAU VI. Variation des sexes des parasites (*Isomermis lairdi*) selon leur nombre par hôte (*Simulium damnosum s.l.*) pour chaque stade larvaire

stade larvaire	sexe des parasites	nombre de parasites par hôte		
		un	deux	trois
7	mâle	0	3	5
	femelle	10	3	2
6	mâle	7	3	-
	femelle	4	0	-
5	mâle	17	4	3
	femelle	4	0	0
4	mâle	9	2	-
	femelle	1	0	-

Malgré de faibles quantités de parasites sexués développés présents dans la population des larves de *Simulium damnosum* s.l. étudiée, on s'aperçoit que dans chaque stade (plus visiblement dans les stades 7 et 5), plus le nombre de parasites par hôte augmente, plus le nombre de mâles par rapport aux femelles augmente. L'accroissement du nombre de parasites sexués se développant simultanément chez une larve favorise l'apparition de parasites de sexe mâle.

Si l'on considère la population de larves dans son ensemble, on observe une sex-ratio très forte chez les jeunes stades larvaires, qui baisse dans les stades plus âgés et qui est en relation inverse avec le nombre global de parasites (c'est-à-dire le nombre de parasites, développés et sexués, associé à celui des jeunes parasites, non développés et non sexués). La sex-ratio serait donc directement en relation avec l'âge de l'hôte, en fait, avec sa taille. Si l'on considère un stade larvaire particulier, la sex-ratio est alors fonction du nombre de parasites sexués se développant simultanément : quand le nombre de parasites augmente, le nombre de mâles augmente également. La présence supplémentaire des jeunes stades de développement des Mermithidae n'a donc pas d'influence sur le sexe des parasites développés qui se trouvent déjà dans l'hôte.

Chez les larves de *Simulium damnosum* s.l. nous retrouvons donc une influence, sur la sex-ratio, du nombre de parasites se développant simultanément, phénomène observé par de nombreux auteurs. L'influence du stade larvaire sur la sex-ratio est, par contre, un phénomène qui, à notre connaissance, n'avait jamais été signalé.

VII.2.3. Déterminisme du sexe chez les parasites des adultes de
Simulium damnosum s.l.

Deux espèces de Mermithidae sont présentes chez les adultes de simulies capturés dans le foyer de la Baoulé : *Isomermis lairdi* et *Gastromermis* sp., associés ou non chez le même hôte. La capture des simulies sur plaque d'aluminium permet d'obtenir des mâles qui représentent, régulièrement, environ 5% des insectes (Bellec, 1976). Rappelons (Philippon, 1977a) que l'on considère les simulies de sexe mâle comme volant très peu par rapport aux simulies de sexe femelle. Ils proviennent des gîtes larvaires situés à proximité des lieux de capture. Les femelles, après leur repas de sang, remontent les cours d'eau vers l'amont à la recherche d'un lieu favorable à l'oviposition. Elles peuvent parcourir, ainsi, des dizaines, parfois des centaines de kilomètres d'une manière alors plus passive, poussées par les vents (Le Berre *et al.*, 1977). Il semblerait que les femelles parasitées puissent également se déplacer de plusieurs kilomètres, peut-être des dizaines sinon des centaines. Les origines des mâles et des femelles capturés et étudiés ici sont donc différentes, celles des femelles entre elles sans doute aussi. Le fait de trouver, comme nous allons le voir, une grosse majorité d'*Isomermis lairdi* chez les mâles de *Simulium damnosum* s.l. par rapport aux femelles peut donc s'expliquer simplement par le fait que les adultes de simulies ont diverses origines et que les foyers de parasitisme dont ils sont issus abritent les deux espèces de Mermithidae dans des proportions variables.

Chez les adultes de simulies, on ne peut mettre en relation le nombre de parasites par hôte et l'âge de l'hôte, comme chez les larves. Tous les adultes de simulies parasités sont infectés au même moment (stade larvaire précédant la nymphose). Tous les parasites pénètrent approximativement en même temps et l'observation montre qu'ils se développent en général simultanément. Leur sexe est toujours déterminé chez les adultes âgés de simulies. La situation est donc, à priori, plus simple que ce qu'elle est chez les larves de simulies.

Nous étudierons donc la sex-ratio des parasites des adultes de *Simulium damnosum* s.l. selon le sexe de l'hôte puis selon le nombre de parasites par hôte.

En considérant tout d'abord l'ensemble des individus parasités uniquement par *I. lairdi*, et sans tenir compte du nombre de parasites par hôte, nous obtenons les résultats suivants :

- chez les mâles, sur un total de 110 parasites, 107 sont de sexe mâle (97,3 %) et 3 de sexe femelle (2,7 %),

- chez les femelles, sur un total de 26 parasites, 8 sont de sexe mâle (30,8 %) et 18 de sexe femelle (69,2 %).

Les femelles de *S. damnosum s.l.* abritent donc environ deux-tiers de parasites de sexe femelle alors que les mâles n'abritent pratiquement que des parasites de sexe mâle.

Si l'on reprend ces résultats, en tenant compte du nombre de parasites par hôte, on obtient le tableau VII.

TABLEAU VII. Variation de la répartition des sexes des parasites (*Isomermis lairdi*) selon le nombre de parasites par hôte

A. Chez les mâles de *Simulium damnosum s.l.*

	Nombre de parasites par hôte				Total
	un	deux	trois	quatre	
<i>I. lairdi</i> mâles	42	42	15	8	107
<i>I. lairdi</i> femelles	3	0	0	0	3

B. Chez les femelles de *Simulium damnosum s.l.*

<i>I. lairdi</i> mâles	0	2	2	4	8
<i>I. lairdi</i> femelles	17	0	1	0	18

Quand il n'y a qu'un parasite par hôte, on trouve chez les mâles de *S. damnosum s.l.* les seuls parasites de sexe femelle et aucun parasite de sexe mâle chez les femelles de *S. damnosum s.l.* Que l'insecte hôte soit de sexe mâle ou femelle, plus le nombre de parasites par hôte augmente, plus les chances de voir apparaître des parasites de sexe mâle sont grandes. Pour préciser les rapports entre sex-ratio et nombre de parasites par hôte (selon le sexe de l'hôte), nous avons repris ces résultats en leur associant les cas de parasitisme par *Gastromermis sp.* ou par les deux espèces de Mermithidae simultanément. Ces résultats sont présentés sur le tableau VIII.

Ils précisent et confirment ceux obtenus avec les exemplaires de simulies parasités uniquement par *I. lairdi*. Pour les deux espèces de Mermithidae, la sex-ratio est fonction du nombre de parasites par hôte, elle augmente en même temps que ce nombre et beaucoup plus rapidement chez les hôtes de sexe mâle que chez ceux de sexe femelle.

Le sexe du parasite, qui n'est pas déterminé au moment de la pénétration à l'intérieur de la larve de simulie, pourrait dépendre de la place disponible à son développement. Chez les simulies adultes (peut-être chez la nymphe déjà ?), la place disponible est différente selon le sexe de l'hôte. La femelle possède, en effet, un abdomen dont les possibilités de dilatation sont beaucoup plus importantes que celles de l'abdomen du mâle. Un parasite se développant chez un hôte de sexe femelle aura donc une place maximum disponible pour son développement et aura tendance à être de sexe femelle. A cette première influence sur le déterminisme du sexe, pourrait s'ajouter celle de la qualité des éléments nutritifs mis à la disposition du parasite. Il ne s'agit pas du repas de sang car, à ce moment, le sexe du parasite, vu la taille atteinte, serait déjà déterminé (cf. VI.2.3.). Il ne s'agit donc que des réserves de graisse accumulées pendant la vie larvaire et qui se retrouvent chez la nymphe puis le jeune adulte, mâle ou femelle.

A l'influence du sexe de l'hôte (en fait, de sa taille) sur le déterminisme du sexe du parasite s'ajoute celle du nombre de parasites par hôte qui, chez la simulie mâle ou femelle, entraîne un volume disponible plus réduit et une quantité d'éléments nutritifs également plus réduite par individu parasite.

TABLEAU VIII. Variation de la répartition des sexes des parasites
(*Isomermis lairdi* et *Gastromermis sp.*) selon le nombre
de parasites par hôte

A. Chez les mâles de *Simulium damnosum s.l.*

	nombre de parasites par hôte				
	un	deux	trois	quatre	cinq
<i>I. lairdi</i>	42	49	32	19	7
<i>Gastromermis sp.</i>	2	10	10	5	3
mâles					
<i>I. lairdi</i>	3	2	0	0	0
<i>Gastromermis sp.</i>	0	1	0	0	0
femelles					
TOTAL	47	62	42	24	10
Sex-ratio	93,6	95,2	100	100	100

B. Chez les femelles de *Simulium damnosum s.l.*

<i>I. lairdi</i>	0	3	3	7	4
<i>Gastromermis sp.</i>	5	10	8	12	6
mâles					
<i>I. lairdi</i>	18	5	5	0	0
<i>Gastromermis sp.</i>	52	6	2	1	0
femelles					
TOTAL	75	24	18	20	10
Sex-ratio	6,6	54,2	61,1	95	100

VII.2.4. Discussion

Les résultats de nos études semblent montrer la grande influence de la place disponible au développement sur le déterminisme du sexe d'*Isomermis lairdi* chez *Simulium damnosum* s.l. Si l'on ne peut résumer à un seul facteur le déterminisme sexuel des parasites, il est indéniable qu'il joue un rôle primordial chez les larves comme chez les adultes de simuliés. Chaque fois que l'hôte est de petite taille : jeune larve ou adulte mâle, le parasite aura une forte tendance à évoluer vers le sexe mâle. A l'influence de la taille de l'hôte s'ajoute celle du nombre de parasites par hôte qui, quand il augmente, réduit également la place disponible (ainsi que la quantité des éléments nutritifs). Les réactions hormonales de la part de l'hôte ne sont pas à exclure mais il semble difficile de leur faire jouer un rôle important dans le déterminisme du sexe des parasites des jeunes larves de simuliés.

L'estimation du moment où le sexe du parasite se détermine est difficile à faire. Chez les larves de simuliés; on peut essayer de la situer. Nous avons vu que la seconde mue semblait se situer quand le parasite atteint environ 1 000 μm de longueur (cf. VI. 2.5.) et que chez les larves, dans le meilleur des cas, le sexe pouvait s'établir par l'observation des ébauches sexuelles quand le parasite a atteint 2 à 3 000 μm . Le sexe serait donc déterminé peu de temps après la seconde mue. Chez les larves de simuliés, ce moment serait atteint, dans des conditions de croissance optimale, vers le cinquième jour suivant l'infestation (cf. VI.2.2.). Le nombre de pré-parasites pénétrant après le cinquième jour n'aurait donc plus d'influence sur le sexe du ou des parasites existant déjà dans la larve. Il n'est pas certain que le sexe des parasites se détermine au même moment de leurs développements, chez la larve ou l'adulte de simulie, surtout s'il existe chez ce dernier des facteurs hormonaux. Mais si le sexe se détermine au même moment du développement, on pourrait alors le situer, chez les adultes de simuliés, entre le milieu de la nymphose et le premier jour de la vie imaginale.

VIII. ÉVOLUTION DU PARASITISME

PAR LES MERMITHIDAE

VIII. EVOLUTION DU PARASITISME PAR LES MERMITHIDAE

VIII.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

De très nombreuses références existent sur les pourcentages d'infestation dans la nature parmi toutes sortes d'insectes parasités par les Mermithidae et nous nous contenterons de quelques exemples. D'une manière générale, on observe toujours de grandes variations d'un gîte à l'autre et dans un gîte, d'une année sur l'autre. Les pourcentages réels d'infestation ne sont pas toujours faciles à établir. Par exemple, *Hydromermis churchillensis* empêche la nymphose de son hôte et retarde son développement. Comme les larves d'*Aedes communis* non parasitées se nymphosent avant les larves parasitées, le pourcentage d'infestation de la population larvaire peut être, ainsi, sur-estimé (Welch, 1960). Dans la région étudiée par cet auteur, environ la moitié des gîtes sont infestés, avec un pourcentage de parasitisme variant de 5 à 15. Les caractères physico-chimiques (température, pH, composition chimique des fonds de gîtes) ne diffèrent pas significativement entre les gîtes qui abritent des Mermithidae et ceux qui en sont dépourvus. Certains foyers sont situés dans des gîtes qui s'assèchent, d'autres dans des gîtes permanents, certains disparaissent d'une année sur l'autre ou apparaissent dans un autre gîte.

Coz (1966), en Haute-Volta, remarque que le maximum d'infestation d'*Anopheles funestus* par *Empidomermis cozi* se situe au mois d'août, environ un mois après que les gîtes larvaires soient mis en eau. L'infestation baisse ensuite, quand la surface inondée des gîtes augmente. Brengues (1975) note, chez le même insecte, dans une région voisine, aussi un décalage entre le pic de fréquence maximum de parasitisme et le pic de densité anophélienne.

Les variations de parasitisme dans l'espace se retrouvent également chez les simuliés. Bailey et Gordon (1977), au Canada, remarquent que les pourcentages d'infestation des larves varient de l'amont (1-2 %) vers l'aval (5-8 %) mais aussi à l'intérieur même du gîte larvaire (1-11 %). Environ la moitié des 95 rivières étudiées sont des foyers de parasitisme où les pourcentages d'infestation varient de 1 à 11 chez *Prosimulium mixtum/fuscum* et de 1 à 32 chez *Simulium venustum*. Dans certaines rivières de Terre-Neuve, où les post-parasites sortent essentiellement des larves de *Prosimulium mixtum*, Colbo (1979) montre que le pourcentage d'infestation augmente régulièrement de l'amont vers l'aval, tout comme le nombre moyen de parasites par hôte. Les parasites de *Simulium venustum* sortant essentiellement des simuliés femelles, les pourcentages d'infestation des larves du foyer ne varient pas, dans leur ensemble, de l'amont vers l'aval, mais varient selon les points de récolte.

Welch (1963) note que la distribution des foyers de parasitisme chez les simuliés est liée au hasard, avec des pourcentages d'infestation variant de 0 à 50 et atteignant parfois 100. C'est ainsi que Welch et Rubtsov (1965) prétendent qu'en raison d'un très fort pourcentage de parasitisme, *Simulium argyreatum* a disparu, pendant deux années consécutives, de certaines rivières d'U.R.S.S.

Certains auteurs relient la répartition des foyers de parasitisme chez les simuliés à certaines caractéristiques des rivières. En Suède, Carlsson (1962) trouve plus de foyers dans des rivières eutrophiques que dans des rivières oligotrophiques, ce qui correspond aux remarques d'Anderson et DeFoliart (1962) qui ne trouvent de foyers, au Canada, que dans de petites rivières au lit boueux.

VIII.2. EVOLUTION DU PARASITISME PAR *Isomermis lairdi* CHEZ LES
FEMELLES DE *Simulium damnosum s.l.*

VIII.2.1. Introduction

L'étude de l'évolution du parasitisme chez *Simulium damnosum s.l.* a été, tout naturellement, faite chez les femelles capturées sur appât humain. Les femelles parasitées capturées sont, dans 98 % des cas (cf. V.2.2.3.), des femelles nullipares n'ayant pas pris de repas de sang et proviennent de gîtes larvaires proches des points de capture. Les femelles qui sont capturées sur des pièges de plaques d'aluminium (cf. VI.2.3.) sont âgées, elles ont pris un repas de sang et leurs parasites sont prêts à émerger. Leurs origines géographiques sont donc situées plus ou moins loin des gîtes larvaires des foyers étudiés (cf. VII.2.3.). L'échantillonnage des populations larvaires des gîtes d'un foyer est longue et difficile à réaliser, surtout d'une manière régulière. La recherche des parasites chez les larves des diverses espèces de simuliés (qu'il faut déterminer) demande plus de temps que celle chez les femelles de *S. damnosum s.l.* Pour ces raisons, l'évolution du parasitisme n'a été suivie que chez les femelles. Comme elles proviennent de gîtes proches, leur parasitisme est un reflet de celui des populations larvaires. La méthode de capture des femelles sur appât humain se réalise dans des conditions similaires et permet un échantillonnage précis et journalier de la population des femelles piqueuses. Les résultats de capture obtenus sont ainsi parfaitement comparables entre foyers, d'une année à l'autre.

Dans une précédente publication (Mondet *et al.*, 1976), nous avons présenté un schéma de l'évolution dans le temps du parasitisme par Mermithidae d'une population de femelles de *Simulium damnosum s.l.* dans le foyer du Mounongo, au cours de l'année 1973. Plus tard, nous avons également suivi cette évolution dans le foyer de la Marahoué au cours des années 1976 et 1977. La dernière année, la rivière a subi une série de traitements insecticides, du 20 juin au 10 août. Les résultats obtenus nous ont permis de suivre l'évolution naturelle du parasitisme, de la comparer entre ces deux foyers et d'étudier l'influence des traitements insecticides sur les populations de Mermithidae.

Les Mermithidae présents au Mounongo étaient *Gastromermis philipponi*, *Isomermis sp.* et *Isomermis lairdi*, cette dernière espèce étant la plus fréquente. Dans le foyer de la Marahoué, *I. lairdi* était très courant et *G. philipponi* très rare. Les cytotypes de *Simulium damnosum s.l.* étaient ceux habituellement trouvés en zone de savane, correspondant aux espèces *S. damnosum s.s.* et *S. sirbanum*.

Parmi les femelles capturées, parasitées, 2 % d'entre elles étaient pares. Nous n'en avons pas tenu compte pour le calcul des pourcentages d'infestation. Les résultats sont présentés sur trois figures (figure 12 : Mounongo 1973; figure 13 : Marahoué 1976; figure 14 : Marahoué 1977) où sont notés la quantité de femelles nullipares capturées (N), la quantité de femelles nullipares parasitées capturées (M) et le rapport des deux, c'est-à-dire le pourcentage de femelles nullipares parasitées (% M/N). Les comparaisons de l'évolution du parasitisme entre les deux foyers et l'étude de l'influence des traitements insecticides sont basées sur la comparaison de ces données.

VIII.2.2. Evolution dans le temps et dans l'espace

(tableaux IX et X, figures 12 et 13)

Au niveau de l'évolution des quantités de femelles nullipares capturées, nous pouvons distinguer différentes périodes, marquées A, B, C et D sur les figures 12 et 13. La première période (A) correspond à une apparition massive de femelles nullipares suite à la mise en eau de la rivière et la formation des gîtes larvaires. Puis le nombre de nullipares baisse (période B), correspondant à une époque d'instabilité du régime des eaux. De nombreuses pluies, irrégulières, vont entraîner des crues, plus ou moins importantes, modifiant la répartition des gîtes larvaires, favorisant une certaine mortalité dans les populations larvaires de simulies. Ensuite (période C), le débit de la rivière, stabilisé, favorise l'accroissement des populations larvaires, d'où une production soutenue et un nombre de femelles nullipares en augmentation. Cette production se met, de nouveau, à baisser, au moment de la décrue (période D), les gîtes larvaires devenant de plus en plus rares ou peu propices à un bon développement des larves de simulies. Ce schéma de l'évolution des quantités de femelles nullipares, capturées sur appât humain, au niveau d'une rivière temporaire, se retrouve en dehors des foyers de parasitisme.

TABLEAU IX. Résultats des dissections (regroupés par périodes)
des femelles de *Simulium dammosum* s.l. nullipares
capturées dans le foyer du Mounongo (année 1973)

N : nombre moyen de femelles nullipares capturées par jour

M : nombre moyen de femelles nullipares parasitées capturées par jour

%(M/N) : pourcentage moyen de femelles nullipares parasitées capturées
par jour

Périodes	N	M	%(M/N)
24-26 VII	102	8,5	7,8
27-29 VII	189	15	7,9
30 VII-1 VIII	60	20	33,3
2-5 VIII	12	2	16,6
11-14 VIII	21	0,6	2,8
15-16 VIII	45	3	6,6
17-19 VIII	57	9	16
5-7 IX	146	107	73
8 IX	246	78	32
21-24 IX	113	97	86
25-27 IX	92	69	75
29 IX-1 X	48	18	37,5

TABLEAU X. Résultats des dissections (regroupés par périodes)
des femelles de *Simulium dammosum* s.l. nullipares
capturées dans le foyer de la Marahoué (année 1976)

Périodes	N	M	%(M/N)
19-20 V	150	0	0
25-27 V	150	0	0
2-4 VI	160	0	0
8-10 VI (1)	130	0	0
15-18 VI	215	0	0
29 VI-1 VII	220	0	0
6-7 VII	220	12	5,5
8-9 VII	162	41	25,2
13 VII	144	28	19,4
20-22 VII	140	14	10
28 VII	130	6	4,6
10-12 VIII	75	16	21,3
31 VIII-2 IX	128	66	51,6
7-9 IX	158	62	39,2
14-16 IX	68	9	13,2
29-30 IX	76	37	48,6
3-4 XI	77	16	20,8
29-30 XI	12	1,5	12,5
14-16 XI	26	2	7,6

(1) mise en eau de la rivière

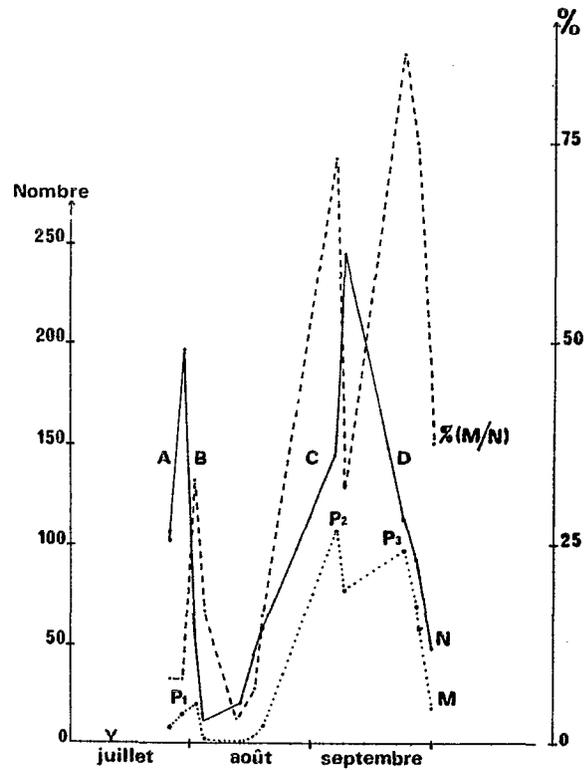


Figure 12 : Evolution du parasitisme par *Isomermis lairdi* chez les femelles de *Simulium damnosum* s.l. capturées sur appât humain au cours de la saison des pluies dans le foyer du Mounongo (année 1973).

P1, P2, P3 : premier, second et troisième pics

M : nombre de femelles parasitées capturées par jour (moyenne)

N : nombre de femelles capturées par jour (moyenne)

% (M/N) : pourcentage de femelles nullipares parasitées

A, B, C, D : périodes (voir texte)

Y : début approximatif de l'écoulement de la rivière

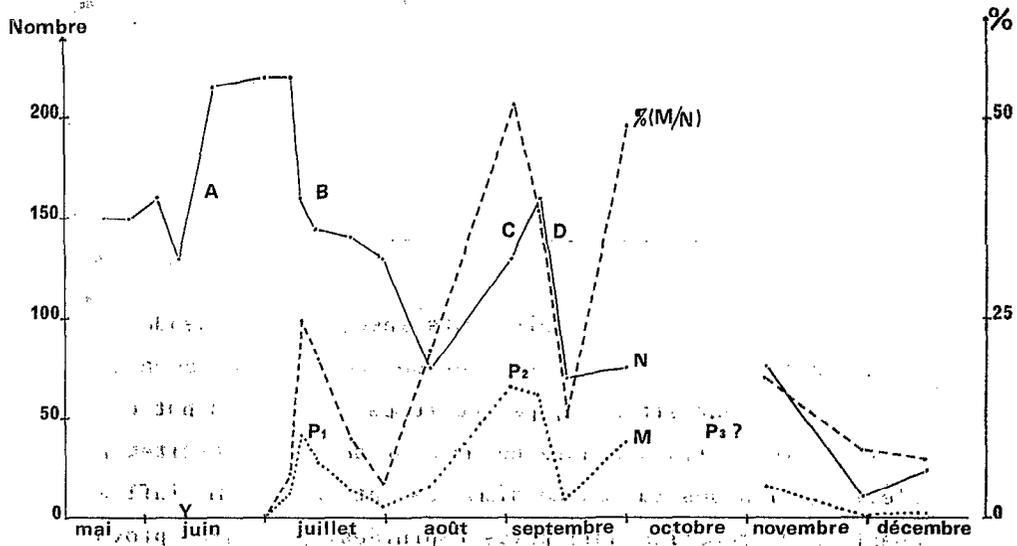


Figure 13 : Evolution du parasitisme par *Isomeris lairdi* chez les femelles de *Simulium damnosum* s.l. capturées sur appât humain au cours de la saison des pluies dans le foyer de la Marahoué (année 1976) (même légende que figure 12)

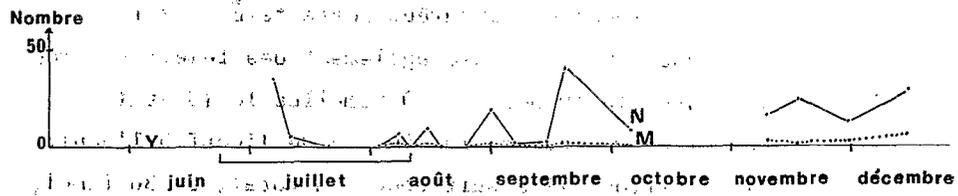


Figure 14 : Evolution du parasitisme par *Isomeris lairdi* chez les femelles de *Simulium damnosum* s.l. capturées sur appât humain au cours de la saison des pluies dans le foyer de la Marahoué (année 1977) (même légende que figure 12)

— : traitements insecticides

L'étude de l'infestation des femelles nullipares de *Simulium damnosum* s.l. et la comparaison entre les foyers (Mounongo 1973 et Marahoué 1976) montrent que le parasitisme suit un même schéma évolutif. On note, après la mise en eau de la rivière, l'apparition d'un premier pic (P1) atteignant, respectivement, 33 et 25 % des femelles nullipares. Ce pic est suivi d'une baisse, puis d'une reprise, formant un second pic (P2), d'intensité cette fois plus importante (73 et 52 % des femelles). Il est possible qu'un troisième pic (P3) suive, il atteint 85 % des femelles du Mounongo, mais il n'est pas clairement visible à la Marahoué.

Dans ces deux foyers, l'évolution du parasitisme peut se caractériser, schématiquement, par deux pics (peut-être trois), le premier de faible intensité, le second (et le troisième) d'intensité plus importante. Ces pics sont séparés par des périodes de moindre infestation.

VIII.2.3. Relations entre l'évolution du parasitisme et le cycle biologique d'*Isomermis lairdi*.

Les études effectuées au laboratoire sur la biologie d'*Isomermis lairdi* ont montré que le cycle pouvait se dérouler entre 25 et 30 jours environ. Il s'agissait, cependant, d'une durée minimale, les Mermithidae étant dans les meilleures conditions possibles pour que le cycle s'accomplisse rapidement (cf. V.2.2. et V.2.2.4.).

Dans les foyers étudiés, ce sont les Mermithidae pré-parasites qui, sortant des oeufs pondus plusieurs mois auparavant, pénètrent les premières larves de simules, formant ainsi le premier des pics observés dans l'évolution du parasitisme chez les femelles de *Simulium damnosum* s.l., quand les larves sont parasitées au dernier stade. Après la phase parasitaire, les post-parasites se transforment en adultes et pondent les oeufs de première génération. De ces oeufs sortiront les pré-parasites qui entraînent l'apparition du second pic d'infestation. La pente est moins prononcée que celle du premier pic, (du fait du plus grand étalement des éclosions, du temps de maturation, recherche du partenaire, copulation variables) mais son intensité est plus importante. Les maxima des deux pics sont séparés d'une durée d'environ un mois et demi, ce qui peut correspondre à la durée du premier cycle biologique de saison des pluies, sans quiescence.

Si l'on admet l'existence du troisième pic, il correspondrait alors au second cycle biologique, seconde génération sans quiescence.

On retrouve ces pics dans les deux foyers de parasitisme, mais ils sont plus étalés dans le temps à la Marahoué qu'au Mounongo. Cela signifie que les cycles biologiques s'effectuent plus rapidement dans le second cas. La durée des cycles des autres espèces de Mermithidae présentes (*Isomermis* sp. et *Gastromermis philipponi*), d'après nos observations personnelles (non publiées), est pratiquement équivalente, au laboratoire, à celle d'*I. lairdi* et les trois peuvent être confondues dans la nature. Une explication peut être basée sur le fait que ces foyers sont situés dans deux rivières "morphologiquement" très différentes. Le Mounongo, peu large, peu profond, aux flancs abrupts, très rapidement après la mise en eau, une surface inondée de fond et de berges maximum qui ne variera pas beaucoup. Au contraire, dans le cas de la Marahoué, la grande largeur du lit, l'irrégularité de son profil ainsi que celle du débit font que l'éclosion des oeufs de Mermithidae, plus ou moins disséminés dans le sable, est plus en relation avec la montée des eaux et, de ce fait, plus étalée dans le temps. Selon le type de rivière, il y a donc un recouvrement plus ou moins important des différents cycles biologiques des Mermithidae. Ceci entraîne, de plus, dans le foyer du Mounongo, des pourcentages d'infestation plus élevés que dans celui de la Marahoué.

Le parasitisme pourrait être également ré-introduit dans les gîtes larvaires par des Mermithidae sortant des femelles de simulies venant de l'aval. Ces femelles n'apparaissent pas dans nos résultats, car elles ne sont pas capturées sur appât humain. Dans ce cas, le développement nécessaire, entre la sortie des post-parasites et l'éclosion des oeufs, demande, dans les meilleures conditions, 14 à 20 jours (cf. V.2.2.4.). Cependant, au cours de l'année 1973, le Mounongo était parfaitement isolé en raison des traitements insecticides qui avaient lieu sur la Léraba (dont il est un affluent). Le parasitisme observé, ne pouvant être importé de l'aval, provenait donc bien du foyer lui-même. Dans le cas de la Marahoué, il n'est pas improbable que le foyer puisse réapparaître en partie grâce à un apport de Mermithidae sortant des femelles de simulies venant de l'aval. Mais cette influence, si elle existe, semble réduite, les pics observés dans

l'évolution du parasitisme, que l'on peut relier au cycle biologique des Mermithidae, ne semblent pas être modifiés d'une manière évidente. Un apport constant de Mermithidae aurait tendance à affaiblir les pics d'intensité et rendre l'évolution moins nettement caractéristique.

VIII.2.4. Action de traitements insecticides

(tableau XI et figure 14)

Des traitements insecticides, hebdomadaires, ont eu lieu, en 1977, sur la partie amont de la Marahoué (zone correspondant au foyer de parasitisme), peu de temps après le début de l'écoulement de la rivière. Ils ont duré un mois et demi. Ces traitements, visant l'élimination des larves de simulies ont une énorme influence sur la quantité de femelles nullipares capturées, celles-ci provenant des gîtes larvaires proches.

Les premières femelles apparaissent avant l'arrêt des traitements et certaines d'entre elles sont parasitées. La seule explication que l'on puisse fournir, en admettant la totale efficacité des traitements, est que ces femelles proviennent de gîtes larvaires situés soit en aval de la zone traitée, soit d'affluents non traités. La quantité de femelles capturées reste faible (2 le 2 et 3 août, 14 le 6 et 7 août). On a capturé également des femelles après l'arrêt des traitements (le 10 août) : 20 femelles le 13 et 14 alors que le temps nécessaire au cycle de la simulie de l'oeuf à l'adulte demande une semaine environ. Il s'agit donc, au total, de 36 femelles dont 6 étaient parasitées.

Pendant le traitement insecticide et après son arrêt, le faible nombre de femelles capturées ne permet pas le calcul de pourcentages valables. On ne peut observer une évolution comparable à celle de l'année précédente sans traitements, c'est-à-dire une évolution caractérisée par des pics nets, d'intensité variable. Le nombre de femelles parasitées capturées reste faible, mais il n'est jamais nul. Une première hypothèse est que l'éclosion des oeufs de Mermithidae présents dans les gîtes larvaires est très étalée dans le temps (cf. V. 2.2.5.). Les pré-parasites apparaissent aussitôt après la remise en eau de la rivière, ou plus ou moins longtemps après l'arrêt du traitement insecticide. Une seconde hypothèse est que le parasitisme serait importé par des femelles de simulies et qu'il ne puisse pas facilement s'installer

TABLEAU XI. Résultats des dissections (regroupés par périodes)
des femelles nullipares de *Simulium damnosum* s.l.,
capturées dans le foyer de la Marahoué (année 1977)

N : nombre moyen de femelles nullipares capturées par jour

M : nombre moyen de femelles nullipares parasitées capturées par jour

Périodes	N	M
5-6 VII	35	0
14-15 VII	6	0
19-20 VII	0	0
26-27 VII	0	0
2-3 VIII	1	0
6-7 VIII	7	2
9-10 VIII (1)	0	0
13-14 VIII	10	1
17-18 VIII	0	0
23-24 VIII	1	0
30-31 VIII	19	2,5
6-7 IX	2	1
13-14 IX	3	0,5
17-20 IX	40	2
5 X	9	1
8-9 XI	17	3
15-16 XI	24	2
29-30 XI	13	3,5
13-14 XII	29	6

(1) arrêt des traitements insecticides

dans des gîtes larvaires dépeuplés, ce qui entraîne le maintien du parasitisme à un faible niveau et l'absence d'évolution particulière.

VIII.2.5. Discussion

Le parasitisme par *Isomermis lairdi* des femelles de *Simulium damnosum* s.l., dans un foyer naturel, semble suivre une évolution que l'on retrouve d'un foyer à l'autre en zone de savane guinéenne. Les résultats obtenus en 1975 dans le foyer de la Marahoué, qui n'ont pas été rapportés car trop incomplets, laissent penser que l'évolution est également comparable, dans le même foyer, d'une année à l'autre. Cette évolution peut s'expliquer en accord avec le cycle biologique de l'espèce de Mermithidae concernée. La quiescence des

oeufs, si elle est constatée indirectement, reste inexpliquée, tout comme la permanence de foyers de parasitisme dans des rivières qui, elles, sont temporaires.

Les deux foyers de parasitisme, Mounongo et Marahoué, ont été particulièrement étudiés, mais nos recherches nous avaient amenés à prospecter différentes rivières, situées dans le Centre ou le Nord de la Côte d'Ivoire (voir carte et chapitre III). De nombreux foyers y existaient, toujours dans des rivières temporaires. Les recherches ont été moins approfondies dans le Sud du pays (région forestière) mais l'étude de nombreuses récoltes, au laboratoire, de larves de simuliés ou de captures de femelles de *S. damnosum s.l.* sur appât humain, n'a montré qu'exceptionnellement la présence de foyers de parasitisme. Il semblerait que les Mermithidae (*Isomermis lairdi* en particulier) ne puissent s'établir sous forme de populations importantes dans ces rivières de forêt, très souvent permanentes ou irrégulièrement temporaires (c'est-à-dire où l'assèchement est fonction d'un déficit occasionnel en précipitations et non, comme c'est le cas dans les zones de savane, fonction d'une saison des pluies et une saison sèche bien définies). Peut-être, dans le cas d'*I. lairdi*, faudrait-il alors parler de diapause des oeufs et non plus de quiescence. Le fait d'avoir, en forêt, affaire à d'autres espèces du complexe *S. damnosum s.l.* qu'en savane peut être une autre raison de la non existence de foyers de parasitisme dans ces zones.

Certains auteurs (Mitchell *et al.*, 1974; Levy et Miller, 1977b) ont testé la susceptibilité des pré-parasites de *Romanomermis culicivora* à divers insecticides chimiques. Si certains d'entre eux peuvent réduire la capacité d'infestation des pré-parasites, sans cependant les tuer, le téméphos, à des concentrations léthales pour des larves de moustiques, ne semble pas avoir d'action sur ces Mermithidae. Aucun test de sensibilité aux insecticides n'a été effectué sur *Isomermis lairdi*. De simples observations ont simplement montré que les post-parasites semblent ne pas être affectés par des concentrations léthales pour des larves de simuliés. Dans un foyer de parasitisme, les insecticides n'ont donc peut-être pas d'influence directe sur les Mermithidae présents, mais il suffit qu'ils détruisent les insectes hôtes pour que, à plus ou moins brève échéance, le foyer de parasitisme disparaisse. Un facteur biologique de régulation naturelle, parfois important, peut ainsi totalement et définitivement disparaître des gîtes de simuliés où il était présent.

IX. EFFETS DES MERMITHIDAE

SUR LEURS HÔTES

IX. EFFETS DES MERMITHIDAE SUR LEURS HOTES

IX. I. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Les effets des Mermithidae sur leurs insectes hôtes (larves ou adultes) sont généralement plus importants quand le parasite arrive à la fin de son développement. La disparition des réserves (corps gras) semble générale, rendant la présence du parasite âgé souvent visible par transparence à l'intérieur du corps de l'insecte (sauf en cas de cuticule très épaisse) qui est souvent déformé (Welch, 1960; Phelps et DeFoliart, 1964; Condon et Gordon, 1977; etc.).

Un ralentissement du développement de l'hôte a souvent été observé. Couturier (1963) note un retard dans la métamorphose des larves du hanneton commun parasitées par *Pseudomermis hagmeieri*, Galloway (1977) un retard dans les mues successives d'*Aedes vexans* parasité par *Romanomermis culicivora*. Welch (1963) indique que, d'une manière générale, la croissance et la nymphose des simuliés sont retardées par la présence des Mermithidae, ce que confirment Phelps et DeFoliart (*op. cit.*).

Chez les insectes adultes, on observe de nombreux effets dus au parasitisme, très variables selon les hôtes et les parasites. Il est très rare que l'on n'observe aucun effet, comme c'est le cas chez des espèces du genre *Glossina*, en Afrique de l'ouest, parasitées par un Mermithidae : les réserves de graisse existent, le repas de sang est possible, les organes de reproduction fonctionnent normalement, etc. (Gouteux, *com. pers.*).

Wülker (1964), dans une revue des effets entraînés par la présence de différents organismes note que, dans les cas des Nématodes, les gonades des insectes sont toujours touchées. C'est ce qui est le plus souvent noté chez les insectes adultes, essentiellement femelles, les effets étant certainement moins visibles chez les mâles. Les femelles parasitées sont considérées comme incapables d'avoir de descendance. Coz (1966) et Brengues (1975) indiquent que les femelles parasitées d'*Anopheles funestus* sont souvent nullipares et que l'influence exercée par le parasite peut beaucoup varier d'un individu à l'autre. La possibilité de ponte, si elle existe, reste exceptionnelle. Les femelles de simuliées étudiées par Phelps et DeFoliart (1964) n'ont jamais montré une présence simultanée d'oeufs et de Mermithidae.

Les Mermithidae peuvent agir également sur les organes sexuels externes des insectes. Doucet (1979) note une version hypopigiale inexistante ou réduite de moitié chez les mâles d'*Aedes detritus* parasités par *Empidomermis riousi*. L'influence du parasitisme peut aussi se manifester sur les caractères sexuels secondaires, entraînant l'apparition d'intersexués chez certains insectes, comme les chironomides (Rempel, 1940; Wülker, 1964) ou les cératopogonides (Callot et Kremer, 1963). Chez les fourmis, comme *Pheidole pallidula*, l'action des Mermithidae est complexe et Passera (1976) détermine trois possibilités dans le devenir de la larve de fourmi parasitée, selon la différenciation et le nombre de parasites par hôte. Il observe ainsi l'apparition d'insectes "mermithisés" : intercastes, ouvrières ("mermithergates"), soldats ("mermithostratiotes"). Chez les simuliées, Edwards (1931) a signalé un cas de gynandromorphisme, sans doute dû à la présence d'un Mermithidae. Rubtsov (*in* Welch, 1963) estime qu'il s'agit, dans le cas des simuliées, plutôt d'intersexes.

Au niveau du comportement, Welch (1960) indique que les larves d'*Aedes communis* ont une activité réduite, Coz (1966) que les femelles d'*Anopheles funestus* se nourrissent moins quand elles sont parasitées (nombre de repas de sang limité). Hewitt et Kok (1979) expliquent la différence qu'ils constatent entre les pourcentages d'infestation des nymphes et des adultes d'*Aedes caballus* capturés à proximité des gîtes larvaires (respectivement 40 et 80 %) par une dispersion plus rapide des femelles non parasitées.

On peut aussi rattacher à la présence de Mermithidae arrivés à la fin de leur développement, le comportement des simulies (*Prosimulium hirtipes*) de sexe mâle qui font preuve, au niveau des gîtes larvaires, d'un comportement de "simulation de ponte", permettant ainsi aux post-parasites de retrouver le milieu aquatique qui leur est nécessaire pour la poursuite de leurs cycles biologiques (Grünin, *in* Phelps et DeFoliart, 1964). De nombreux auteurs ont observé des femelles de simulies "pondre" des Mermithidae au niveau des gîtes larvaires.

Enfin, la présence de Mermithidae abrège toujours ou presque, la vie de l'insecte qui l'héberge. Hewitt et Kok (*op. cit.*) notent, au bout de dix jours après l'éclosion, 99 % de mortalité parmi les femelles d'*Aedes caballus* parasitées, contre 6 % parmi les femelles non parasitées. La sortie du post-parasite entraîne la mort de l'hôte, larve ou adulte, par perte de l'hémolymphe à travers la déchirure laissée par le Mermithidae s'échappant (Phelps et DeFoliart, *op. cit.*; Welch, 1963; etc.). Exceptionnellement la mort ne suit pas systématiquement la sortie du nématode. Au laboratoire, 40 % des larves de *Cybister fimbriolatus* survivent plusieurs jours après la sortie de *Drilomerms leioderma* et quelques insectes dans la nature peuvent même poursuivre leur développement (Poinar et Petersen, 1978).

Chez *Simulium damnosum s.l.*, Ovazza *et al.* (1965) signalent des ovaires atrophiés chez des femelles parasitées (avec de très rares exceptions). Le Berre (1966) observe une "castration parasitaire". Il estime que la présence du parasite n'empêche pas la prise du repas de sang et que la dispersion n'est pas affectée (au moins jusqu'à 8 kilomètres du gîte larvaire d'origine). Il note également qu'il n'y a pas d'influence des Mermithidae sur les pièces génitales externes des mâles de *S. damnosum s.l.* parasités. Philippon (1977a) note une durée de vie réduite chez les femelles parasitées ainsi que l'atrophie des ovaires.

IX.2. EFFETS D'*Isomermis lairdi* SUR *Simulium damnosum* s.l.

(planche III)

IX.2.1. Introduction

Les effets des Mermithidae sur *Simulium damnosum* s.l. ont toujours été particulièrement remarquables chez la femelle qui est le stade médicalement important dans l'épidémiologie de l'onchocercose puisque transmettant les microfilaires d'*Onchocerca volvulus*. La présence du Mermithidae parasite réduit l'espérance de vie, empêchant dans la plupart des cas la transmission de la maladie et réduisant la descendance des femelles (voir Introduction). Des études, basées sur du matériel récolté en Côte d'Ivoire, dans le foyer de la Marahoué essentiellement, ont permis dans le cadre de notre convention de recherche CRDI/OCCGE/ORSTOM l'étude des effets d'*Isomermis lairdi* sur le développement ovarien des femelles de *Simulium damnosum* s.l. par des techniques histologiques (Baccam, 1977). Nous avons ajouté nos propres observations à ces résultats que nous présentons succinctement ici.

Certains auteurs ont signalé des réactions de défense provoquées par la pénétration d'un Mermithidae chez un insecte, chez des larves de moustiques (Singh, 1978) comme *Culex quinquefasciatus* parasité par *Aganomermis culicis* (Petersen et Willis, 1969), comme *Anopheles funestus* parasité par *Gastromermis* sp. (*Empidomermis cozi* ?) (Brengues, 1975). Poinar *et al.* (1979) déterminent deux types de réaction contre *Romanomermis culicivora* : une mélanisation complète chez les larves d'*Aedes triseriatus*, une encapsulation (avec présence d'une faible quantité de pigments) chez les larves de *Culex territans*.

Isomermis lairdi se développe chez les larves et les adultes de *Simulium damnosum* s.l., dans la cavité générale, sans provoquer de réactions de défense visibles de la part de son hôte. Il semble que personne n'ait signalé de réactions de défense de la part des Simuliidae vis à vis de leurs propres Mermithidae.

IX.2.2. Effets sur les larves

Dans les récoltes de larves de *S. damnosum s.l.* effectuées dans le foyer de la Marahoué, nous n'avons pas trouvé de larves des deux premiers stades infectées. Cela peut vouloir dire soit que l'infestation n'est pas possible, soit que le développement de la larve, comme du parasite, est impossible.

Le développement de *S. damnosum s.l.* de l'oeuf à l'adulte dure entre 6-8 jours et 13-14 jours (Philippon, 1977b). La durée de la phase parasitaire d'*I. lairdi* est compris entre 10 et 18 jours (cf. V.2.2.5.). Comme les parasites, ayant atteint la fin de leur développement, se rencontrent dès le stade 5 de la larve de similie, le développement de la similie parasitée est donc fortement ralenti.

Quand la phase parasitaire s'effectue en totalité chez la larve de similie (cf. V.2.2.2.), la disparition des réserves de graisse de l'hôte commence à s'observer quand le parasite a atteint un certain développement, correspondant au début de la période d'accroissement qui suit la seconde mue (cf. VI.2.5.). A la fin de la phase parasitaire, les réserves de l'hôte sont totalement absentes et la présence du parasite est immanquablement observée (planche III, photographie 9). Dans ce cas la nymphose est rigoureusement impossible. La larve de dernier stade ne possède jamais d'histoblastes et Baccam (*op. cit.*) note que les disques imaginaires (futurs pattes et ailes de l'adulte) ne sont pas développés. La larve meurt toujours après la sortie du parasite et prend alors une allure caractéristique : le cadavre a une taille réduite et une forme fripée (Phelps et DeFoliart, (1964) ont fait cette observation, également.

Nous n'avons pas fait d'études précises sur le comportement des larves parasitées, mais il semble que la présence des parasites n'ait pas d'influence sur la dérive des larves de similies (observations non publiées). Les larves mourantes ne sont pas entraînées par le courant ce qui permet aux post-parasites de rester au niveau des substrats végétaux ou minéraux où il est possible de les récolter. Ceci avait également été observé par Phelps et DeFoliart (*op. cit.*).

Quand *I. lairdi* pénètre une larve âgée, non parasitée, le cycle va se poursuivre à travers la nymphose et se terminer chez l'adulte de *S. damnosum s.l.* (cf. V.2.2.3.). Les larves

semblent ne pas encore subir de troubles dûs à la présence du parasite. Les histoblastes et les disques imaginaux sont présents et normaux et la nymphose est possible. Les effets du parasitisme seront alors essentiellement visibles chez les adultes.

IX.2.3. Effets sur les nymphes

Les nymphes parasitées possèdent uniquement de jeunes parasites, de taille réduite. L'influence du parasite semble se limiter au niveau des organes génitaux et Baccam (*op. cit.*) observe que les ébauches génitales sont réduites.

IX.2.4. Effets sur les adultes

Nous n'avons pas noté d'influence du parasite sur les organes génitaux externes ou sur les caractères sexuels secondaires du mâle de *S. damnosum s.l.* chez qui aucune étude histologique n'a été effectuée. Il est cependant possible que la vésicule séminale et les testicules soient de taille réduite (cf. planche III, photographie 12) par rapport à ceux d'un mâle non parasité (cf. planche III, photographie 11), mais cela ne veut pas forcément dire qu'ils soient touchés et qu'ils ne fonctionnent pas normalement.

Chez la femelle parasitée, comme chez le mâle, nous n'avons pas vu d'influence du parasite sur les caractères sexuels secondaires ou les organes sexuels externes. Baccam (*op. cit.*) note qu'il n'y a pas de modification de structure de la spermathèque, ni des canaux, ni des glandes annexes.

Chez les femelles jeunes, capturées sur appât humain, les réserves de graisse apparaissent, à la dissection, très souvent réduites : 1,15 % des réserves sont normales, 12,35 % sont inférieures à la normale, 54,3 % quasiment nulles et 32,2 % totalement absentes (pourcentages calculés sur 800 femelles). Au cours du développement suivant le repas de sang, Baccam (*op. cit.*) observe des ovaires parfois rudimentaires, parfois proches de la normalité. Plus tard, dans chaque ovaire, certains oocytes sont à des stades de maturation variés et l'on trouve parfois des cas de résorption dans les follicules en pré-vitellogenèse ou vitellogenèse. Les effets du parasite sur le développement ovarien sont très variables d'une femelle à l'autre.

Dans certains cas, la femelle de *S. damnosum* s.l. est donc capable d'avoir un cycle gonotrophique. Le développement des ovaires est possible, quoique limité dans le nombre des ovarioles (parfois 9-10 seulement) réduisant ainsi la taille des ovaires. Baccam (*op. cit.*) note que les oeufs présentent des anomalies (en coupe histologique) comme de larges vacuoles, qu'ils ont une forme ovale, moins anguleuse que des oeufs provenant de femelles non parasitées. Parmi les femelles capturées dans le foyer de la Baoulé, certaines, gravides et parasitées, contenaient entre 125 et 512 oeufs (moyenne de 280, calculée sur 14 femelles, ce qui correspond à environ la moitié du nombre d'oeufs pondus au premier cycle gonotrophique par une femelle saine).

Ces femelles peuvent être récupérées gravides, avec leurs parasites, sur plaque d'aluminium, ou après la ponte, donc pares, sur appât humain. Elles forment 1,07 % des femelles gravides récoltées dans le foyer de la Baoulé et un peu moins de 2 % des femelles capturées sur homme dans le foyer de la Marahoué (pourcentages calculés respectivement sur 1 300 et 800 femelles). On peut remarquer que ces pourcentages correspondent à peu près à ceux des jeunes femelles ayant des réserves de graisse intactes. Les 98 % des femelles chez qui la maturation ovarienne ne se réalise pas vont avoir, après le repas de sang, une durée de vie réduite à quelques jours (cf. V.2.2.3.). Comme dans le cas des larves, la mort suit toujours la sortie du parasite du corps de l'hôte.

Les femelles capturées sur homme ont des parasites de taille réduite et nous n'avons pas observé de modification du comportement au cours de la prise de repas de sang qui est, d'ailleurs, indispensable au développement complet du parasite (cf. VI.2.3.).

Le Berre (1966) note un pourcentage d'infestation identique des femelles capturées sur homme sur le gîte larvaire et à 8 kilomètres de la rivière. Nous avons, quand à nous, noté un pourcentage réduit de moitié à 20 kilomètres des gîtes larvaires de la Marahoué. Cependant l'origine des femelles nullipares n'était pas certaine, les petits cours d'eau, nombreux dans la région, ont pu favoriser un apport de femelles non parasitées ne provenant pas de gîtes larvaires où se situaient les foyers de parasitisme. La présence de Mermithidae doit avoir une certaine influence sur les grands déplacements, surtout quand le parasite est développé (voir planche III, photographie 10).

Les captures sur piège montrent que les femelles parasitées ont un comportement à peine différent de celui des femelles saines. Le maximum de capture se situe une heure avant celui des femelles gravides non parasitées (Mondet *et al.*, 1979). Les deux-tiers de ces femelles, capturées au niveau des gîtes larvaires possèdent des parasites arrivés à la fin de leur développement et prêts à mener une vie libre. Les mâles parasités sont pratiquement tous dans ce cas.

IX.2.5. Discussion

On peut distinguer les effets dûs au parasitisme produits chez les larves et ceux produits chez les adultes de similie, mais dans les deux cas, la sortie du parasite entraîne la mort de l'hôte. Concernant les insectes à intérêt médical, comme c'est le cas de *Simulium dammosum s.l.*, les effets les plus importants sont la réduction de la population larvaire (mortalité accrue), l'impossibilité de transmission de l'onchocercose et une descendance nulle (par castration ou réduction de la durée de vie) chez les femelles. Comme dans la plupart des cas cités dans la littérature, les effets dûs au parasitisme sont très variables d'un individu à l'autre et leur importance augmente avec l'âge du parasite. Chez *S. dammosum s.l.* parasité par *I. lairdi* nous n'avons pas remarqué d'influence sur les caractères sexuels de l'hôte comme chez d'autres Diptères. Le développement du parasite s'effectue au détriment de celui de l'insecte (réserves de graisse, formation des histoblastes et nymphose chez les larves, réserves de graisse également, mais surtout maturation ovarienne chez les femelles).

Les captures d'adultes des deux sexes sur les pièges (plaques d'aluminium) a, d'une manière évidente, confirmé l'intérêt, pour la permanence du parasitisme, de l'infestation des similies adultes. Ces observations rejoignent celles de nombreux auteurs cités par Welch (1963) ou celles, plus récentes, de Mokry et Finney (1977). En Afrique de l'ouest, le parasitisme des adultes semble plus courant que dans les régions néarctiques, permettant le maintien des foyers de parasitisme dans certains cours d'eau où les conditions de survie au cours de la saison défavorable (saison sèche) sont très aléatoires pour les stades libres d'*Isomermis lairdi*.

X. DISCUSSION GÉNÉRALE
ET CONCLUSION

X. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION

Les Mermithidae parasites de simulies sont bien représentés en Afrique de l'ouest, plus particulièrement en zone de savane, guinéenne ou soudanienne, où ils peuvent former d'importants foyers de parasitisme dans certaines rivières temporaires (1). Parmi les espèces recensées, une s'est montrée commune et, semble-t-il, relativement spécifique à *Simulium dammosum* s.l. car existant préférentiellement dans les gîtes larvaires de ces simulies. Il s'agit d'*Isomermis lairdi* dont nous avons étudié quelques aspects de la biologie, de l'écologie et des rapports réciproques hôte/parasite. Dans cette discussion, nous ne reprendrons pas tous les résultats acquis, mais uniquement ceux qui semblent avoir une importance particulière au niveau de l'utilisation éventuelle des Mermithidae dans une lutte biologique contre les simulies en Afrique de l'ouest. Parmi les résultats de nos études, on peut citer les modalités de développement, le cycle biologique (phase parasitaire chez les larves, ou chez les larves, les nymphes puis les adultes; phase libre dans le sable) et surtout le déterminisme du sexe. En effet, la manière tout à fait particulière et complexe avec laquelle le sexe d'*Isomermis lairdi* se détermine nous apparaît d'une grande importance, aussi bien pour leur élevage de masse que pour leur utilisation sur le terrain.

(1) ou, tout au moins, étaient assez bien représentés, jusqu'aux débuts des traitements insecticides de la campagne de lutte contre l'onchocercose réalisée par l'Organisation Mondiale de la Santé.

Rappelons, tout d'abord, les différentes possibilités de développement qui s'offrent, dans la nature, aux Mermithidae après leur éclosion. Les pré-parasites pénètrent les larves de simulies de stade 3 à 7. La possibilité de pénétrer les deux premiers stades existe aussi, sans doute, mais n'a pas été observée, ce qui pourrait vouloir dire que, dans ce cas, il n'y a pas de développement possible, ni pour le parasite ni pour l'insecte. Les pré-parasites pénétrant les stades 3 et 4 donnent essentiellement des post-parasites de sexe mâle, ceux pénétrant les stades 5 et 6 un mélange de post-parasites de sexe mâle et de sexe femelle. Enfin, les pré-parasites qui pénètrent les stades 7 et derniers se développent essentiellement chez les adultes de simulies. Chez les insectes mâles, les parasites sont de sexe mâle (et sortent de leurs hôtes au niveau du gîte larvaire), chez les insectes femelles, les parasites sont de sexe mâle ou femelle (et sortent de leurs hôtes plus ou moins loin des gîtes larvaires d'où ils sont issus).

Dans la nature, les conditions offertes au développement des foyers de parasitisme sont en constante évolution, en raison des conditions chimiques et physiques changeantes, telles que celles advenant durant la période d'écoulement de la rivière (débit et niveau d'eau variables en raison des crues et des décrues) qui entraînent des variations dans les populations de larves de simulies (mortalité accrue, dispersion, etc.). Le parasitisme suit une évolution en relation avec celles des populations larvaires et des conditions physico-chimiques du milieu. En simplifiant, il se présente deux situations extrêmes que nous allons tenter d'approfondir.

Quand les chances de rencontre des pré-parasites avec les larves de simulies sont faibles (grande dilution, population larvaire diffuse), la sex-ratio des parasites est à peu près équilibrée, car il n'y a qu'une faible chance de rencontrer plus d'un parasite par larve de simulie. Les jeunes larves parasitées donnent des post-parasites mâles, les larves âgées des femelles. Quand les chances de rencontre des pré-parasites avec les larves de simulies augmentent (faible dilution, populations larvaires denses et concentrées) la probabilité de voir des larves de simulies pluri-parasitées s'élève et la sex-ratio des parasites aura tendance à se déséquilibrer. Les jeunes larves de simulies produisent toujours des post-parasites mâles, mais les larves âgées en donnent alors également, la sex-ratio augmentant avec le nombre de parasites par hôte.

On peut ainsi parler d'un phénomène naturel d'auto-régulation, car plus le parasitisme est intense, plus les femelles de Mermithidae deviennent rares et, par conséquent, moins le nombre d'oeufs est important ce qui entraîne un affaiblissement du taux de parasitisme des larves de simulies.

Cette même influence du nombre de parasites par hôte se retrouve chez les adultes de simulies, mais elle y a plus d'importance que chez les larves en ce qui concerne le sexe des parasites. Dans le cas du développement chez les adultes, les parasites pénètrent pratiquement simultanément, au dernier stade larvaire, alors que dans le cas du développement chez les larves, les infestations sont possibles au cours de tous les stades de la vie larvaire. C'est ainsi que, chez les larves, les parasites pénétrant les derniers, d'une part, ne modifient pas le sexe du parasite pré-existant s'il est déjà déterminé et, d'autre part, n'ont pas la possibilité de se développer et d'atteindre le stade post-parasite. Chez les adultes de simulies, au contraire, les parasites se développent simultanément, et leur nombre influera toujours sur le déterminisme de leur sexe.

Quand le parasitisme est faible, chez les larves, les simulies de sexe mâle donnent des parasites mâles, celles de sexe femelle des parasites femelles. Quand le parasitisme larvaire augmente, celui des adultes augmente également, tout comme le nombre de parasites par hôte. Les simulies mâles abritent toujours des mâles, mais les femelles vont donner des parasites en partie de sexe mâle, en partie de sexe femelle. Quand le foyer de parasitisme a tendance à prendre trop d'ampleur, l'auto-régulation apparaît dans la population de larves de simulies, alors qu'un autre phénomène se manifeste chez les femelles de simulies, celui de la propagation possible du parasitisme. Car les parasites ont alors une sex-ratio équilibrée à l'intérieur même de la population de femelles de simulies. On assiste donc, simultanément, d'un côté à la protection de la permanence du foyer grâce à une sex-ratio élevée, d'un autre côté, à la possibilité de création de nouveaux foyers par les femelles de simulies grâce à une sex-ratio équilibrée des parasites sortant de leurs hôtes après un certain trajet de migration.

Il est bien entendu que ce schéma d'évolution des foyers de parasitisme reste théorique et la complexité des relations hôtes/parasites, le rapport entre le pourcentage d'infestation générale et le nombre de parasites par hôte, les conditions biologiques et physico-chimiques des milieux écologiques permettant l'apparition, le maintien des foyers, le rôle des animaux prédateurs (de Mermithidae libres comme de larves ou d'adultes de simulies parasitées), tout ceci reste pratiquement inconnu. Nous ne pouvons que nous faire une idée générale des relations complexes existant entre les Mermithidae, leurs hôtes et leur milieu.

Les phénomènes de déterminisme épigénique du sexe d'*Isomermis lairdi* sont également importants pour la production de masse, dans le but d'une utilisation comme agent de lutte. Si on l'envisage *in vivo* (en admettant les problèmes d'élevage des simulies résolus), il faut d'abord arriver à une production de post-parasites parfaitement contrôlée au niveau de la sex-ratio. Dans la nature, une sex-ratio équilibrée correspond, nous a-t-il semblé, à une infestation générale des larves de simulies de 30 % environ. Si c'est ce que l'on observe dans un élevage de masse au laboratoire, cela donne une rentabilité très faible. Pour augmenter cette rentabilité, on peut envisager une seconde introduction de pré-parasites dans le système d'élevage. Si l'on ne veut pas modifier la sex-ratio des parasites ayant déjà pénétré, ce traitement serait à effectuer au moins 5 jours après le premier, le sexe des parasites étant fixé à cette date.

Dans la nature, les mêmes conséquences sont à craindre en ce qui concerne les traitements des gîtes larvaires. Si l'on cherche à obtenir un fort pourcentage d'infestation, les chances de voir s'installer le parasitisme dans le gîte sont réduites, l'augmentation du pourcentage d'infestation générale entraînant une quantité de plus en plus importante de larves pluri-parasitées. Cependant, les pontes, donc les éclosions et l'apparition de jeunes larves de simulies étant journalières dans les gîtes larvaires, la situation est plus complexe qu'au laboratoire. En réalisant des épandages quotidiens de Mermithidae, il serait possible peut-être d'obtenir un fort pourcentage d'infestation générale sans forcément obtenir une sex-ratio élevée. Mais ce ne sont que supputations, l'expérimentation seule pourrait le confirmer ou l'infirmier.

Isomermis lairdi a pu être considéré, à juste titre, comme un agent potentiel de lutte biologique contre *Simulium damnosum* s.l. car il présente des avantages certains au cours de sa phase libre (en plus des effets sur l'hôte au cours de sa phase parasitaire). L'élevage est aisé, le cycle biologique rapide, le taux de survie des post-parasites important, la fécondité des femelles grande, le taux d'éclosion des oeufs très fort, le stockage du matériel vivant possible en séparant les adultes selon leur sexe ou en les maintenant au froid, etc. Mais de nombreux problèmes, d'ordre entomologique, logistique ou stratégique restent à résoudre avant d'envisager une utilisation pratique de ce Mermithidae. Parmi ces problèmes on peut citer ceux rattachés à la production de masse et à l'élevage des simuliés hôtes, à la rentabilité de l'élevage, ou ceux rattachés aux quantités (sans doute importantes) de Mermithidae à utiliser, aux modalités d'épandage, à la périodicité des traitements, à l'établissement de la distance sur laquelle ces traitements sont efficaces par rapport aux zones d'étal, etc. Il faudrait d'abord résoudre les premiers (élevage de masse) avant de s'attaquer aux seconds (traitements).

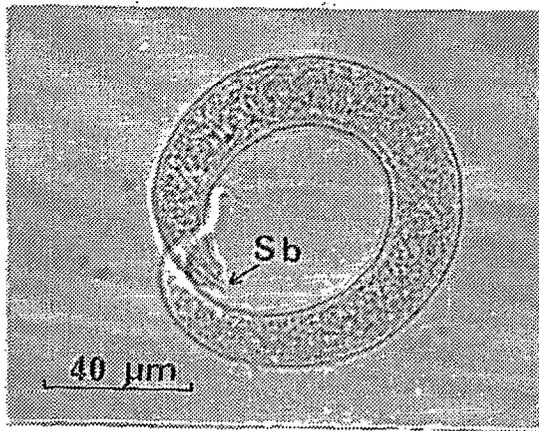
Or il est nécessaire, si l'on veut arrêter la transmission de l'onchocercose de contrôler à un très fort pourcentage (99,9 %) les populations d'insectes vecteurs. Un tel contrôle, en utilisant des agents de lutte biologique, est toujours, quel que soit l'agent et l'insecte visé, impossible à obtenir. C'est pourquoi, en plus des raisons déjà mentionnées plus haut, l'utilisation des Mermithidae ne paraît guère pouvoir s'envisager pour la lutte contre *S. damnosum* s.l.

Il n'est cependant pas impossible, vu les avantages cités plus haut, de considérer les Mermithidae comme des agents régulateurs de populations de simuliés, rôle qu'ils jouent, normalement dans la nature. Ne cherchant plus à obtenir la disparition des insectes, les problèmes d'utilisation se posent alors différemment. La création de foyers de parasitisme pourrait s'envisager, en déversant dans les gîtes larvaires des quantités appropriées de Mermithidae pour voir apparaître un certain pourcentage d'infestation, nécessaire et suffisant, qui entraînerait une sex-ratio équilibrée et permettrait l'installation d'un nouveau foyer de parasitisme. On pourrait, ainsi, obtenir un certain contrôle des populations larvaires de simuliés et, simultanément, des adultes.

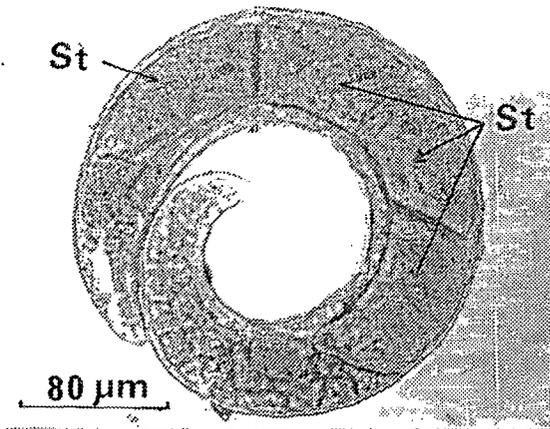
Les études effectuées sur *Isomermis lairdi* ont permis d'approfondir nos connaissances sur certains aspects de la biologie et de l'écologie de ce parasite et de mettre en évidence le remarquable niveau d'adaptation atteint par cet organisme dans la nature. Mais c'est cette adaptation même qui, par sa subtilité et sa complexité, semble rendre, en fait, cet organisme difficile à utiliser, d'une manière efficace, pour la lutte contre les espèces vectrices de l'onchocercose en Afrique de l'ouest.

PLANCHES HORS TEXTE

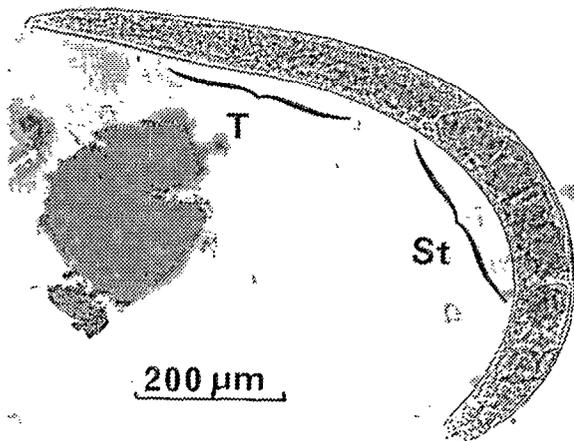
PLANCHE I. DEVELOPPEMENT D'*Isomermis lairdi*



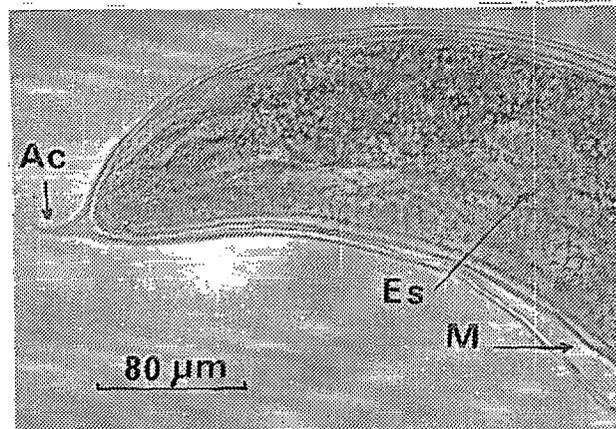
1. Stade "pré-parasite" après la pénétration chez la larve de *S. damnosum* s.l. On remarque la présence du stylet buccal.



2. Stade parasite, forme "croissant". Le stichosome est nettement visible et remplit pratiquement tout le corps.



3. Stade parasite, jeune, après la seconde mue. Le stichosome ne remplit plus qu'un tiers du corps et le trophosome commence à devenir important.



4. Stade parasite, âgé, peu de temps avant sa sortie de la larve, donc du stade "post-parasite". On remarque l'appendice caudal, caractère spécifique et le début de la troisième mue.

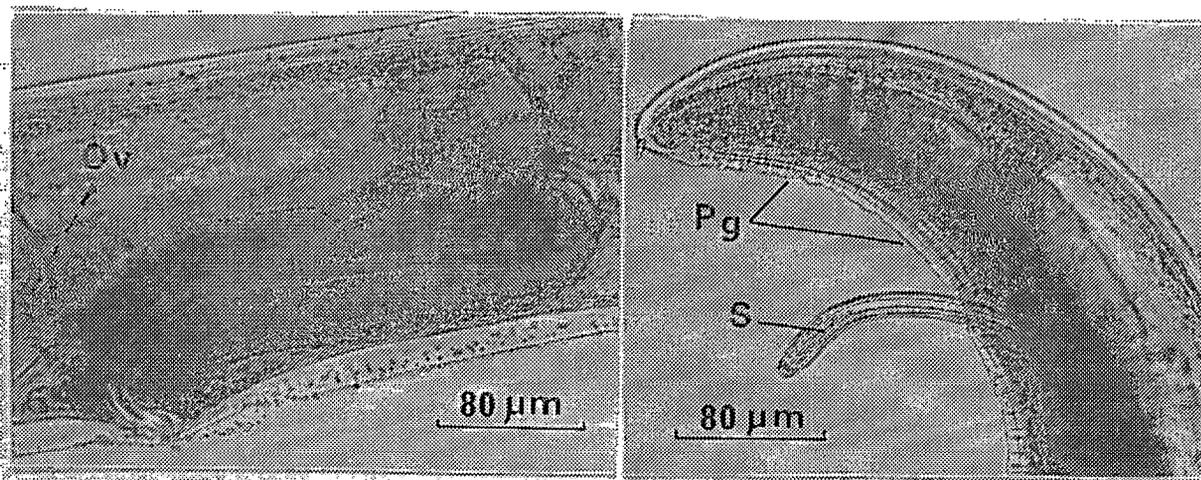
Ac. Appendice caudal

Es. Ebauches sexuelles mâles

M. mue Sb. Stylet buccal

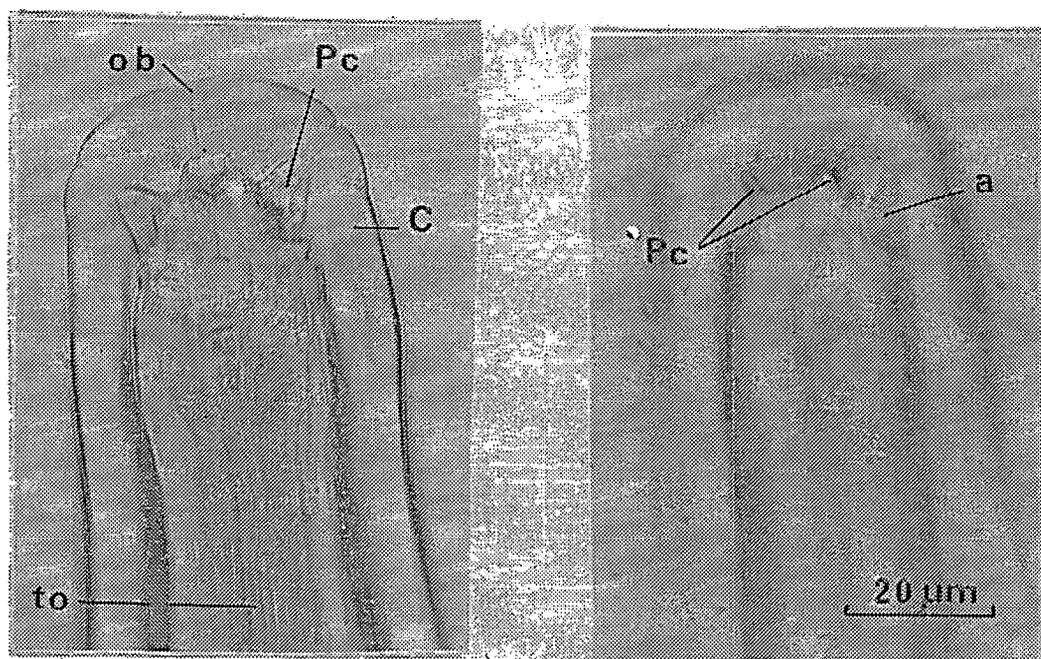
St. Stichocytes (l'ensemble forme le stichosome)

T. Trophosome

PLANCHE II. MORPHOLOGIE DES ADULTES D'*Isomermis lairdi*

5. Vagin en "S" de la femelle
(coupe optique)

6. Extrémité postérieure du mâle
(spicules à demi sortis)

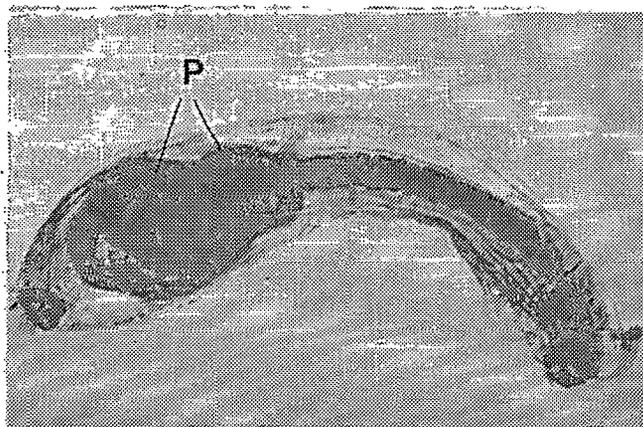


7. Extrémité antérieure du mâle
(coupe optique)

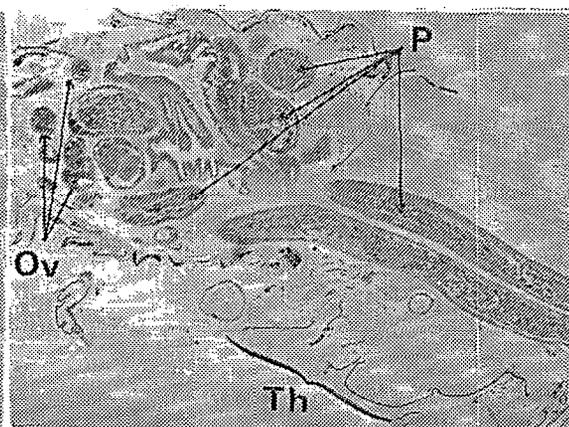
8. Extrémité antérieure du mâle
(vue latéro-ventrale en surface)

a. ouverture de l'amphide C. Cuticule ob. ouverture buccale
Ov. ovaire Pc. papilles céphaliques Pg. papilles génitales
S. Spicules to. tube oesophagien

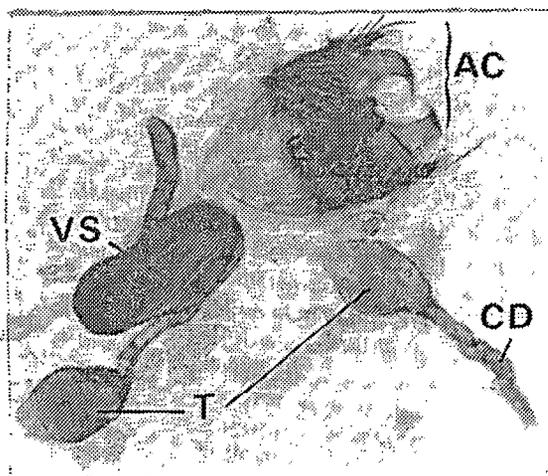
PLANCHE III. EFFETS D'*Isomermis lairdi* SUR *Simulium damnosum* s.l.



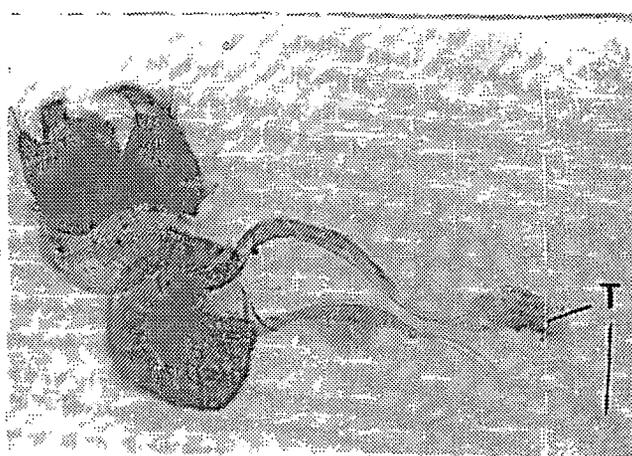
9. Larve de stade 6 chez qui *I. lairdi* a terminé sa phase parasitaire. On remarque l'absence totale de réserves.



10. Coupe longitudinale d'une femelle parasitée, après avoir été mise en survie. On remarque les ovaires réduits et le grand développement du parasite.



11. Mâle non parasité



12. Mâle parasité

AC. Appareil copulateur CD. Canal déférent Ov. Ovaires
 P. Parasite T. Testicule Th. Thorax VS. Vésicule séminale

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (J.R.) et DEFOLIART (G.R.), 1962. Nematode parasitism of Black-fly (Diptera : Simuliidae) larvae in Wisconsin. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 55 : 542-546
- BACCAM (D.), 1977. Biologie et écologie de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). Recherches sur le fonctionnement ovarien et sur l'influence des Mermithidae parasites (Nematoda). *Thèse 3ème cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 1994.* 99 pp.
- BAILEY (C.H.) et GORDON (R.), 1977. Observations on the occurrence and collection of mermithid nematodes from Blackflies (Diptera : Simuliidae). *Can. J. Zool.*, 55 (1) : 148-154
- BAILEY (C.H.), GORDON (R.) et MILLS (C.), 1977. Laboratory culture of the free-living stages of *Neomesomermis fluminalis*, a mermithid nematode parasite of Newfoundland blackflies (Diptera : Simuliidae). *Can. J. Zool.*, 55 (2) : 391-397
- BAIN (O.) et PHILIPPON (B.), 1969. Recherche sur les larves de Nématodes Ascaridida trouvées chez *Simulium damnosum*. *Ann. Parasit. hum. comp., Paris*, 44 (2) : 147-156
- BAYLIS (H.A.), 1947. The larval stages of the nematode *Mermis nigrescens*. *Parasitol.*, 38 (1/2) : 10-16
- BELLEC (C.), 1976. Capture d'adultes de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) à l'aide de plaques d'aluminium en Afrique de l'ouest. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. Parasit.*, 14 (3) : 209-217
- BERL (D.) et PRUD'HOM (J.M.), 1978. Un nouveau système d'élevage de masse de *Simulium damnosum* s.l. I. Description et premières expériences. *Doc. roneo., ORSTOM/OCCGE, 15/Oncho/Rap./78.* 17 pp.
- BERL (D.), BERNADOU (J.) et VIDAL (G.), 1977. Etude de la survie de femelles gorgées de *Simulium damnosum* s.l. Theobald, 1903, parasitées par *Isomermis* sp. Coman, 1953 et *Onchocerca volvulus* Leuckart, 1893. *Doc. roneo., ORSTOM/OCCGE, 33/Oncho/Rap./77.* 8 pp.
- BIRD (A.F.), 1971. The structure of Nematodes. *Academic Press, New-York*, 318 pp.
- BLACKLOCK (D.B.), 1926. The development of *O. volvulus* in *S. damnosum* Theo. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 20 (1) : 1-48

- BRENGUES (J.), 1975. La filariose de Bancroft en Afrique de l'ouest. *Mémoires ORSTOM*, 79. 300 pp.
- BRUDER (K.W.), 1975. The Blackflies (Simuliidae : Diptera) of the Stony Brook watershed of New Jersey with emphasis on parasitism by Mermithid nematodes (Mermithidae : Nematoda). *Diss. Abstr. Intern.* 35 B (10) : 4925
- CALLOT (J.) et KREMER (M.), 1963. Intersexués chez des Culicoides (Diptera : Ceratopogonidae). *Ann.Parasit. Paris*, 38 (1) : 113-120
- CARLSSON (G.), 1967. Environmental factors influencing blackfly populations. *Bull. Wld. Hlth. Org.* 37 : 139-150
- CAULLERY (M.) et COMAS (M.), 1928. Le déterminisme du sexe chez un Nématode (*Paramermis contorta*), parasite des larves de Chironomes. *Bull. Acad. Sci., Paris*, 646-648
- CHAPMAN (H.C.), CLARK (T.B.) et PETERSEN (J.J.), 1970. Protozoans, Nematodes and Viruses of Anophelines. *Miscellaneous Publ. Ent. Soc. Amer.*, 7 (1) : 134-139
- CHRISTIE (J.R.), 1929. Some observations on sex in the Mermithidae. *J. Expt. Zool.*, 55 : 59-76
- CHRISTIE (J.R.), 1936. Life history of *Agamermis decaudata*, a nematode parasite of Grasshoppers and other insects. *J. Agric. Res.*, 52 (3) : 161-198
- COLBO (M.H.), 1979. Simuliid Mermithidae : Effect of host stage parasitized on the distribution of infected Simuliids in a stream with considerations for biological control. *Progress in Invert. Pathol., Proc. Intern. Coll. Invert. Pathol., XIth Ann. Meet. Soc. Invert. Pathol., Prague, 1979*
- COLBO (M.H.) et PORTER (G.N.), 1979. Effects of the food supply on the life history of Simuliidae (Diptera). *Can. J. Zool.*, 57 (2) : 301-306
- COLBO (M.H.) et THOMPSON (B.H.), 1978. An efficient technique for laboratory rearing of *Simulium verecundum* S. et J. (Diptera : Simuliidae). *Can. J. Zool.*, 56 : 507-510
- CONDON (W.) et GORDON (R.), 1977. Some effects of Mermithid parasitism on the larval Blackflies *Prosimulium mixtum/fuscum* and *Simulium venustum*. *J. Invert. Pathol.*, 29 : 56-62
- COUTURIER (A.), 1963. Recherches sur des Mermithidae, Nématodes parasites du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L. Coleopt. Scarab.). *Ann. Epiphyties*, 14 (3) : 203-267

- COZ (J.), 1966. Contribution à l'étude du parasitisme des adultes d'*Anopheles funestus* par *Gastromermis* sp. (Mermithidae). *Bull. Soc. Pathol. exot.*, 59 (5) : 881-889
- C.R.D.I., 1972. La lutte contre la mouche noire pour la prévention de l'onchocercose. Proposition de recherches afro-canadiennes sur l'emploi possible de mermithides comme agents de lutte biologique contre les mouches noires vectrices de l'onchocercose. *Monographie du CRDI, IDRC-006 f*, 12 pp.
- CROSSKEY (R.W.), 1954. Infection of *Simulium damnosum* with *Onchocerca volvulus* during the wet season in Northern Nigeria. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 48 : 152-159
- DOUCET (M.M.), 1979. Contribution à l'étude d'*Empidomermis riouxi* n. sp. (Nematoda : Mermithidae). *Thèse 3ème cycle, Univ. Sc. Tech. du Languedoc, Montpellier*. 97 pp.
- DUKE (B.O.L.), 1962a. Studies on factors influencing the transmission of Onchocerciasis. I. The survival rate of *Simulium damnosum* under laboratory conditions and the effect upon it of *Onchocerca volvulus*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 56 (2) : 130-135
- DUKE (B.O.L.), 1962b. Studies on factors influencing the transmission of Onchocerciasis. II. The intake of *Onchocerca volvulus* microfilariae by *Simulium damnosum* and the survival of the parasites in the fly under laboratory conditions. *Ann. trop. Med. Parasit.* 56 (3) : 255-263
- DUNBAR (R.W.), 1966. Four sibling species included in *Simulium damnosum* Theobald (Diptera : Simuliidae) from Uganda. *Nature, London*, 209 (5023) : 597-599
- EBSARY (B.A.) et BENNETT (G.F.), 1973. Molting and oviposition of *Neomesomermis fluminalis* (Welch, 1962) Nickle, 1972, a mermithid parasite of blackflies. *Can. J. Zool.*, 51 (6) : 637-639
- EBSARY (B.A.) et BENNETT (G.F.), 1974. Redescription of *Neomesomermis fluminalis* (Nematoda) from blackflies in Newfoundland. *Can. J. Zool.*, 52 (1) : 65-68
- EDWARDS (A.J.), 1975. Parasitism of Blackflies (Simuliidae) by Mermithid Nematodes at the beginning of the rainy season in the Ivory Coast. *Doc. roneo. OCCGE/ORSTOM, 9/Oncho/Rap./75* : 33 pp.
- EDWARDS (F.W.), 1931. Gynandromorphs and mermithogynes in nematoceros Diptera. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.*, 6 : 40

- EZENWA (A.O.) et CARTER (N.E.), 1975. Influence of multiple infections on sex ratios of Mermithid parasites of Blackflies. *Environment. Ent.*, 4 (1) : 142-144
- GABE (M.), 1968. Techniques histologiques. *Masson et Cie, ed., Paris.* 1113 pp.
- GALLOWAY (T.D.), 1977. Application of the mermithid nematode, *Romanomermis culicivora* Ross and Smith, 1976, for mosquito control in Manitoba and taxonomic investigations in the genus *Romanomermis* Coman, 1961. *Ph. D. Univ. Manitoba (Canada)*, 1977. *Diss. Abstr. Intern. B.* 38 (10), 4628
- GALLOWAY (T.D.) et BRUST (R.A.), 1976. Field application of the mermithid nematode, *Romanomermis culicivora* Ross and Smith, for the control of mosquitoes, *Aedes spp.*, in spring in Manitoba. *The Manitoba Ent.*, 10 : 18-25
- GALLOWAY (T.D.) et BRUST (R.A.), 1979. Review of the genus *Romanomermis* (Nematoda : Mermithidae) with a description of *R. communensis* sp. n. from Canada. *Can. J. Zool.*, 57 (2) : 281-289
- GONCHAROVA (S.N.) et ROMANENKO (L.N.), 1976. (Preliminary studies on the chromosomes of *Hexameris albicans* (Mermithidae)). (en russe) *Byull. Vsesoyuznogo Inst. Gel'mintol. im. K.I. Skryabina* (1976), 17 : 30-31. *Helmintol. Abstr.*, B 1711, 46 (4). 1977
- GORDON (R.), BAILEY (C.H.) et BARBER (J.M.), 1974. Parasitic development of the mermithid nematode *Recsimermis nielseni* in the larval mosquito *Aedes aegypti*. *Can. J. Zool.*, 52 (11) : 1293-1302
- GORDON (R.), EBSARY (B.A.) et BENNETT (G.F.), 1973. Potentialities of Mermithid Nematodes for the Biocontrol of Blackflies (Diptera : Simuliidae). A Review. *Expt. Parasitol.*, 33 : 226-238
- GRENIER (P.) et FERAUD (L.), 1960. Etude biométrique et morphologique de la croissance larvaire chez *Simulium danmosum* Theobald. *Bull. Soc. Path. exot.*, 53 (3) : 563-581
- GUILLET (P.), MONDET (B.) et SANGARE (S.), 1978. L'onchocercose dans le cercle de Kenieba (République du Mali). Compte-rendu d'une mission d'étude sur la transmission onchocerquienne et la localisation des gîtes larvaires des vecteurs le long de la rivière Falémé. *Doc. roneo. OCCGE/ORSTOM, 7/Oncho/Rap./78.* 16 pp.

- GUILLET (P.), ESCAFFRE (H.), OUEDRAOGO (M.) et QUILLEVERE (D.), 1980. Note préliminaire sur une résistance à l'Abate chez *Simulium damnosum* s.l. en Côte d'Ivoire (Zone du Programme de Lutte contre l'Onchocercose dans le région du Bassin de la Volta). *Doc. roneo. OCCGE/OMS, I.R.O., Bouaké*. 10 pp.
- HEWITT (P.H.) et KOK (D.J.), 1979. Parasitization of *Aedes* mosquitoes in the western Orange Free State by a mermithid nematode. *J. ent. Soc. sthrn. Afr.*, 42 (1) : 51-54
- JACOB (J.J. s') et BEZOOIJEN (J.v.), 1975. A manual for practical work in nematology. *Doc. Agric. Univ., Wageningen (Pays-Bas)*. 65 pp.
- LAIRD (M.), 1971. The biological control of vectors. *Science*, 171 : 590-592
- LANGERON (M.), 1949. Précis de microscopie. *Masson et Cie, ed., Paris*. 1430 pp.
- LE BERRE (R.), 1966. Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae). *Mémoire ORSTOM*, 17. 204 pp.
- LE BERRE (R.), 1971. Parasitisme de *Simulium damnosum* par les Mermithidae. *1er Multicoll. europ. Parasitol., Rennes*, 1971.
- LE BERRE (R.), WALSH (J.F.), DAVIES (J.B.), PHILIPPON (B.) et GARMS (R.), 1977. Control of onchocerciasis : medical entomology - a necessary prerequisite to socio-economic development. Patrick Manson 1844-1922 Medical Entomology Centenary, London, 1977. *Symp. Proc. R. Soc. trop. Med. Hyg., London*, 1978 : 70-75
- LEE (D.L.) et ATKINSON (H.J.), 1977. Physiology of Nematodes. *Columbia Univ. Press, New-York*. 215 pp.
- LEVY (R.) et MILLER (T.W.), 1977a. Experimental release of a mermithid nematode to control mosquitos breeding in sewage settling tanks. *Mosq. News*, 37 : 410-414
- LEVY (R.) et MILLER (T.W.), 1977b. Susceptibility of the mosquito nematode *Romanomermis culicivora* (Mermithidae) to pesticides and growth regulators. *Environment. Ent.*, 6 : 447-448
- LEWIS (D.J.), 1953. *Simulium damnosum* and its relation to onchocerciasis in the Anglo-Egyptian Sudan. *Bull. ent. Res.*, 43 : 597-644
- LEWIS (D.J.), 1958. Observations on *Simulium damnosum* Theo. at Lakoja in Northern Nigeria. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, 52 : 216-231

- MITCHELL (C.J.), CHEN (P.S.) et CHAPMAN (H.C.), 1974. Exploratory trials utilizing a mermithid nematode as a control agent for *Culex* mosquitos in Taiwan. *J. Formosan Med. Assoc.*, 73 (5) : 241-254
- MOKRY (J.E.) et FINNEY (J.R.), 1977. Notes on mermithid parasitism of Newfoundland blackflies, with the first record of *Neomesomermis fluminalis* from adult hosts. *Can. J. Zool.*, 55 : 1370-1372
- MOLLOY (D.) et JAMNBACK (H.), 1975. Laboratory transmission of Mermithid parasitic stages in Blackflies (Simuliidae). *Mosq. News*, 35 : 337-342
- MONDET (B.), 1979. Mermithidae parasites de Simulies. 1. Morphologie et techniques d'études. *Doc. roneo., OCCGE/ORSTOM, 5/Oncho/rap./79.* 15 pp.
- MONDET (B.) et POINAR Jr. (G.O.), 1980. Description de *Mesomermis acaudata*, n. sp., (Nematoda : Mermithidae), parasite de *Simulium alcocki* Pomeroy, 1922 (Diptera : Simuliidae) en Afrique de l'ouest. *Can. J. Zool.* (à paraître)
- MONDET (B.), BERL (D.) et BERNADOU (J.), 1977a. Etude du parasitisme des Simulies (Diptera : Simuliidae) par des Mermithidae (Nematoda) en Afrique de l'ouest. III. Elevage de *Isomermis* sp. et infestation en laboratoire de *Simulium damnosum*. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. Parasitol.*, 15 (3) : 265-269
- MONDET (B.), PENDRIEZ (B.) et BERNADOU (J.), 1976. Etude du parasitisme des Simulies (Diptera : Simuliidae) par des Mermithidae (Nematoda) en Afrique de l'ouest. I. Observations préliminaires sur un cours d'eau temporaire de savane. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. Parasitol.*, 14 (2) : 141-149
- MONDET (B.), POINAR Jr. (G.O.) et BERNADOU (J.), 1977b. Etude du parasitisme des Simulies (Diptera : Simuliidae) par des Mermithidae (Nematoda) en Afrique de l'ouest. II. Description de deux nouvelles espèces de *Gastromermis*. *Can. J. Zool.*, 55 (8) : 1275-1283
- MONDET (B.), POINAR Jr. (G.O.) et BERNADOU (J.), 1977c. Etude du parasitisme des Simulies (Diptera : Simuliidae) par des Mermithidae (Nematoda) en Afrique de l'ouest. IV. Description de *Isomermis lairdi* n. sp., parasite de *Simulium damnosum*. *Can. J. Zool.*, 55 (12) : 2011-2017

- MONDET (B.), BELLEC (C.), HEBRARD (G.) et PRUD'HOM (J.M.), 1979. Mermithidae parasites de Simulies. Relations hôte-parasite chez les adultes de *Simulium damnosum* s.l., déterminisme du sexe des parasites et comportement de vol des adultes parasités. *Doc. roneo.*, OCCGE/ORSTOM, 7/Oncho/Rap./79. 26 pp.
- MONDET (B.), PRUD'HOM (J.M.), BELLEC (C.) et HEBRARD (G.), 1980. Etude du parasitisme des Simulies (Diptera : Simuliidae) par des Mermithidae (Nematoda) en Afrique de l'ouest. V. Croissance et sex-ratio de deux espèces parasites d'adultes de *Simulium damnosum* s.l. *Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. Parasitol.* (à paraître)
- MULVEY (R.H.) et NICKLE (W.R.), 1978. Taxonomy of mermithids (Nematoda : Mermithidae) of Canada and in particular of the Mackenzie and Porcupine river systems and Somerset Island, N.W.T., with descriptions of eight new species and emphasis on the use of the male characters in identification. *Can. J. Zool.*, 56 (6) : 1291-1329
- MUSPRATT (J.), 1947. The laboratory culture of a nematode parasite of mosquito larvae. *J. ent. Soc. sthrn. Africa*, 10 : 131-132
- NELSON (G.S.), 1966. The pathology of filarial infections. *Helminthol. Abstr.*, 35 (4) : 311-336
- NICKLE (W.R.), 1972. A contribution to our knowledge of the Mermithidae (Nematoda). *J. Nematol.*, 4 : 113-146
- OBIAMIWE (B.A.) et MACDONALD (W.W.), 1973. A new parasite of mosquitoes, *Reesimermis muspratti* sp. nov., (Nematoda : Mermithidae), with notes on its life-cycle. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, 67 (4) : 439-444
- O.M.S., 1973. Contrôle de l'onchocercose dans la région du bassin de la Volta. *Doc. PNUD/FAO/BIRD/OMS, OCP/73.1.* 90 pp.
- O.M.S., 1980. Data sheet on a biological control agent : *Romanomeremis culicivora*. *Doc. roneo.* WHO/VBC/80. VBC/BCDS/10. 22 pp.
- OVAZZA (M.), COZ (J.) et OVAZZA (L.), 1965. Etudes des populations de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae) en zone de gîtes non permanents. I. Observations sur les variations de quelques-uns des caractères utilisés dans l'estimation de l'âge physiologique. *Bull. Soc. Pathol. exot.*, 58 (5) : 938-950

- PARENTI (U.), 1964. Facteurs de l'environnement dans le rapport des sexes de *Paramermis contorta* parasite de *Chironomus tentans*. *Proc. 1st Intern. Ccng. Parasitol., Rome, 1964.*
- PASSERA (L.), 1976. Origine des intercastes dans les sociétés de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera Formicidae) parasitées par *Mermis* sp. (Nematoda Mermithidae). *Insectes Sociaux*, 23 (4) : 559-575
- PENDRIEZ (B.) et SECHAN (Y.), 1971. Enquête entomologique sur l'onchocercose dans le bassin du fleuve Gambie au Sénégal oriental. *Doc. roneo. OCCGE/ORSTOM, 198/Oncho/71.* 16 pp.
- PETERSEN (J.J.), 1973a. Role of Mermithid Nematodes in Biological Control of Mosquitoes. *Expt. Parasitol.*, 33 (2) : 239-247
- PETERSEN (J.J.), 1973b. Factors affecting mass production of *Reesimermis nielseni*, a nematode parasite of mosquitoes. *J. Med. Ent.*, 10 (1) : 75-79
- PETERSEN (J.J.) et CHAPMAN (H.C.), 1970. Parasitism of *Anopheles* mosquitoes by a *Gastromermis* sp. in Southwestern Louisiana. *Mosq. News*, 30 (3) : 420-424
- PETERSEN (J.J.) et WILLIS (O.R.), 1969. Incidence of *Aganomermis culicis* in *Aedes sollicitans* in Louisiana in 1967. *Mosq. News*, 29 (1) : 87-92
- PETERSEN (J.J.) et WILLIS (O.R.), 1972. Procedures for the mass-rearing of a mermithid parasite of mosquitoes. *Mosq. News*, 32 : 226-230
- PETERSEN (J.J.) et WILLIS (O.R.), 1976. Experimental release of a mermithid nematode to control floodwater mosquitos in Louisiana. *Mosq. News*, 36 : 339-342
- PETERSEN (J.J.), CHAPMAN (H.C.) et WOODARD (D.B.), 1967. Preliminary observations on the incidence and biology of a mermithid nematode of *Aedes sollicitans* (Walker) in Louisiana. *Mosq. News*, 27 (4) : 493-498
- PETERSEN (J.J.), WILLIS (O.R.) et CHAPMAN (H.C.), 1978a. Release of *Romanomermis culicivora* for control of *Anopheles albimanus* in El Salvador. 1. Mass production of nematode. *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, 27 : 1265-1267
- PETERSEN (J.J.), WILLIS (O.R.), CHAPMAN (H.C.) et FUKUDA (T.), 1978b. Release of *Romanomermis culicivora* for control of *Anopheles albimanus* in El Salvador. 2. Application of nematode. *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, 27 : 1268-1273

- PHELPS (R.J.) et DEFOLIART (G.R.), 1964. Nematode parasitism of Simuliidae. *Univ. Wisconsin Res. Bull.*, 245. 78 pp.
- PHILIPPON (B.), 1977a. Etude de la transmission d'*Onchocerca volvulus* (Leuckart, 1893) (Nematoda, Onchocercidae) par *Simulium dammosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) en Afrique tropicale. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, 63. 308 pp.
- PHILIPPON (B.), 1977b. L'onchocercose humaine en Afrique de l'ouest. Vecteurs. Agent pathogène. Epidémiologie. Lutte. *Initiations Doc. Tech. ORSTOM*, 37. 197 pp.
- PHILIPPON (B.), SECHAN (Y.), CHAUVIN (M.) et BERNADOU (J.), 1968. Etude d'une population de *Simulium dammosum* dans une zone inhabitée d'un foyer d'onchocercose de savane guinéenne en saison sèche. *Doc. roneo., OCCGE/Centre Muraz/ Section Onchocercose*, 140/Oncho. 10 pp.
- PHILIPPON (B.), SECHAN (Y.), PENDRIEZ (B.), et PANGALET (P.), 1971. Contribution à l'étude du foyer d'onchocercose du bassin du fleuve Sénégal en République du Mali (Résultats de quatre enquêtes entomologiques). *Doc. roneo., OCCGE/ORSTOM*, 138/Oncho/71. 18 pp.
- POINAR Jr. (G.O.), 1968. Parasitic development of *Filipjevimermis leipsandra* Poinar et Welch (Mermithidae) in *Diabrotica u. undecimpunctata* (Chrysomelidae). *Proc. Helminth. Soc., Washington*, 35 (2) : 161-169
- POINAR Jr. (G.O.), 1975. Entomogenous Nematodes. *E.J. Brill, ed., Leiden (Pays-Bas)*. 317 pp.
- POINAR Jr. (G.O.), 1977a. *Empidomermis cozi* n. gen., n. sp., (Mermithidae : Nematoda), a parasite of *Anopheles funestus* (Culicidae : Diptera) in West Africa. *Can. J. Zool.*, 55 : 1475-1479
- POINAR Jr. (G.O.), 1977b. A synopsis of the nematodes occurring in blackflies (Diptera : Simuliidae). *Bull. Wld. Hlth. Org.* 55 (4) : 509-515
- POINAR Jr. (G.O.) et HESS (R.), 1974. Structure of the pre-parasitic juveniles of *Filipjevimermis leipsandra* and some other Mermithidae (Nematoda). *Nematologica*, 20 (2) : 163-173
- POINAR Jr. (G.O.) et OTIENO (W.A.), 1974. Evidence of four molts in the Mermithidae. *Nematologica*, 20 : 370

- POINAR Jr. (G.O.) et PETERSEN (J.J.), 1978. *Drilomermis leioderma* n. gen., n. sp. (Mermithidae : Nematoda) parasitizing *Cybister fimbriolatus* (Say) (Dysticidae : Coleoptera). *J. Nematol.*, 10 (10) : 20-23
- POINAR Jr. (G.O.) et TAKAOKA (H.), 1979. *Isomermis benevolus* sp. n. (Mermithidae: Nematoda), a parasite of *Simulium metallicum* (Diptera: Simuliidae) in Guatemala. *Jap. J. Sanit. Zool.*, 30 (4) : 305-307
- POINAR Jr. (G.O.) et TOURENQ (J.N.), 1972. On the occurrence of *Hydromermis contorta* (Kohn) (Nematodea) parasitizing Midges (Chironomidae) in the Camargue. *Ann. Limnol.*, 8 (1) : 41-48
- POINAR Jr. (G.O.) et WELCH (H.E.), 1968. A new nematode, *Filipjevimermis leipsandra* sp. n. (Mermithidae), parasitic in Chrysomelid larvae (Coleoptera). *J. Invert. Pathol.*, 12 (3) : 259-262
- POINAR Jr. (G.O.), HESS (R.T.) et PETERSEN (J.J.), 1979. Immune responses of mosquitoes against *Romanomermis culicivora* (Mermithidae : Nematoda). *J. Nematol.*, 11 (1) : 110-116
- POINAR Jr. (G.O.), LANE (R.S.) et THOMAS (G.M.), 1976. Biology and re-description of *Pheromermis pachysoma* (v. Linstow) n. gen., n. comb. (Nematoda, Mermithidae), a parasite of Yellowjackets (Hymenoptera, Vespidae). *Nematologica*, 22 : 360-370
- QUILLEVERE (D.), 1979. Contribution à l'étude des caractéristiques taxonomiques, bioécologiques et vectrices des membres du complexe *Simulium damnosum* présents en Côte d'Ivoire. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, 109. 304 pp.
- RAYBOULD (J.N.), 1967. A method of rearing *Simulium damnosum* Theobald (Diptera : Simuliidae) under artificial conditions. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 37 : 447-453
- RAYBOULD (J.N.), 1979. A new simple technique for rearing F1 progeny from single females of the *Simulium damnosum* Teobald complex. *Doc. roneo., Wld. Hlth. Org., WHO/VBC/79.714*. 9 pp.
- REMPEL (J.G.), 1940. Intersexuality in the Chironomidae induced by nematode parasitism. *Expt. Zool.*, 84 : 261-289
- ROSS (J.F.) et SMITH (S.M.), 1976. A review of the mermithid parasites (Nematoda : Mermithidae) described from North American mosquitoes (Diptera : Culicidae) with descriptions of three new species. *Can. J. Zool.*, 54 (7) : 1084-1102

- RUBTSOV (I.A.), 1964. Observations of Mermithid Nematodes parasitizing Blackflies. *Doc. roneo., Wld. Hlth. Org., WHO/EBL/19*. 6 pp.
- RUBTSOV (I.A.), 1966. (Contribution à l'étude de l'ontogenèse des *Mermis* parasites de Diptères suceurs de sang). (en russe). *Trudy Gel'min. Labor.*, 27 : 128-156
- RUBTSOV (I.A.), 1972a. New and little-known species of fresh-water mermithids (Nematoda, Mermithidae) from the Pechora Basin. *Trudy Zoolgich. Inst.*, 52 : 11-93. (traduction du Nat. Res. Council, Canada).
- RUBTSOV (I.A.), 1972b. (Aquatic Mermithids. Part 1). *Izdatel'stvo "Nauka". Zool. Inst., Leningrad, URSS*. (traduction Amer. Pub. Co., New Delhi, 1977. 280 pp.)
- RUBTSOV (I.A.), 1974. (Aquatic Mermithids. Part 2) (en russe). *Izdatel'stvo "Nauka". Zool. Inst., Leningrad, URSS*. 222 pp.
- RUBTSOV (I.A.) et DOBY (J.M.), 1970. Mermithides parasites de Simulies (Diptera) en provenance du nord et de l'ouest de la France. *Bull. Soc. Zool. France*, 95 (4) : 803-836
- SINGH (M.), 1978. Melanotic encapsulation of mermithids by mosquito larvae. *Southeast asian J. trop. Med. publ. Hlth.*, 9 (3) : 455-456
- STEINER (G.), 1929. Mermithids from the basin of the Volga River. *Zool. Jähr.*, 57 : 303-328
- STRELKOV (A.), 1964. (Biology of a new mermithid from *Tendipes plumosus* in the Rybinsk water reservoir). (en russe). *Vestn. Leningrad Univ.*, 19 (3) : 55-69
- WELCH (H.E.), 1960. *Hydromermis churchillensis* n. sp. (Nematoda : Mermithidae), a parasite of *Aedes communis* (DeG.) from Churchill, Manitoba, with observations of its incidence and bionomics. *Can. J. Zool.*, 38 : 465-474
- WELCH (H.E.), 1962. New species of *Gastromermis*, *Isomermis* and *Mesomermis* (Nematoda : Mermithidae) from Black Fly larvae. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 55 (5) : 535-542
- WELCH (H.E.), 1963. Mermithid parasites of Blackflies. *Doc. roneo., Wld. Hlth. Org., WHO/EBL/16*. 16 pp.
- WELCH (H.E.) et RUBTSOV (I.A.), 1965. Mermithid (Nematoda) parasitic in Blackflies (Insecta : Simuliidae). Taxonomy and bionomics of *Gastromermis boophthorae* sp. n. *Canad. Ent.*, 97 (6) : 581-596

- WEISER (J.), 1963. Advances in Biological Control in Relation to Vectors of Human Diseases. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 29 (suppl.) : 107-113
- WEISER (J.), 1964. Parasitology of Blackflies. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 31 : 483-485
- WÜLKER (W.), 1964. Parasite-induced changes of internal sex characters in Insects. *Expt. Parasitol.*, 15 : 561-597

RÉSUMÉ

ETUDES SUR *Isomermis lairdi* (NEMATODA : MERMITHIDAE)
PARASITE DE *Simulium damnosum* s.l. (DIPTERA : SIMULIIDAE)
EN AFRIQUE DE L'OUEST

CHAPITRE I.

L'onchocercose humaine est une filariose aveuglante qui touche plus d'un million de personnes en Afrique de l'ouest. Ce sont les femelles, hématophages, antropophiles, de *Simulium damnosum* s.l. qui transmettent les microfilaires d'*Onchocerca volvulus* (Nematoda : Onchocercidae). La lutte contre l'onchocercose est actuellement menée par l'Organisation Mondiale de la Santé, dans de nombreux pays d'Afrique de l'ouest, par l'intermédiaire d'un insecticide chimique, le téméphos. Des recherches sur d'éventuels agents de lutte biologique sont cependant poursuivies et nous présentons les résultats obtenus sur l'un d'eux : *Isomermis lairdi* (Nematoda : Mermithidae).

CHAPITRE II.

Les principales techniques de récolte des simulies sont celles concernant le ramassage des larves dans les gîtes larvaires, la capture sur homme des femelles de *S. damnosum* s.l. et l'utilisation de pièges (plaques d'aluminium enduites de substance adhésive) retenant les adultes de simulies mâles et femelles.

La récolte des Mermithidae se réalise d'après des larves ou des adultes de simulies parasités en les maintenant en survie au laboratoire, celle des Mermithidae libres peut s'effectuer à partir du sable du lit des rivières. L'élevage des stades libres est réalisé selon des techniques classiques, dans des boîtes de Pétri contenant du sable et de l'eau. On rappelle également les procédés de fixation et de montage du matériel sur lame microscopique.

CHAPITRE III.

Les principaux foyers connus de parasitisme des simuliés (larves ou adultes) sont indiqués sur une carte de l'Afrique de l'ouest. Une description est donnée des trois principaux foyers étudiés, situés sur des rivières temporaires, en zone de savane guinéenne : Mounongo, Marahoué et Baoulé.

CHAPITRE IV.

Quelques commentaires sont donnés sur la taxonomie des Mermithidae. En Afrique de l'ouest on connaît quatre espèces appartenant aux genres *Gastromermis*, *Isomermis* et *Mesomermis*.

Isomermis lairdi est l'espèce la plus commune parasitant les larves et les adultes de *S. damnosum* s.l.

CHAPITRE V.

L'étude du cycle biologique d'*I. lairdi* est abordée par celle du mode d'infestation. Le pré-parasite semble pénétrer soit au niveau de la tête (capté par les éventails pré-mandibulaires de la larve de simulie) soit au niveau de l'abdomen (en s'accrochant à la larve elle-même ou aux substrats la supportant). Le cycle biologique a été établi, au laboratoire, en infestant, par des pré-parasites d'élevage, des larves de *S. damnosum* s.l. des stades 3 à 7. La présence d'un parasite ralentit le développement des larves de simulie et empêche la nymphose, sauf si l'infestation se réalise dans un stade 7. Dans ce cas, la phase parasitaire se déroule chez la nymphe puis l'adulte, mâle ou femelle. Les post-parasites sortent après 10 à 15 jours s'ils sont de sexe mâle, après 15 ou 16 jours s'ils sont de sexe femelle.

La durée de la phase parasitaire chez la femelle de *S. damnosum* s.l. est variable. Cependant 98 % des femelles meurent avant d'avoir la possibilité de transmettre l'onchocercose et d'avoir de descendance. Ainsi, dans ce cas, de loin le plus courant, la durée de la phase parasitaire est de 4 à 9 jours.

La phase libre, enfin, dure un minimum de temps au laboratoire en raison des conditions favorisant la rencontre des sexes. L'éclosion des oeufs a lieu 14 à 20 jours après la sortie des post-parasites du corps de leurs hôtes.

CHAPITRE VI.

La croissance d'*I. lairdi* a été suivie chez les larves et les adultes de simulies. Elle se caractérise par une courbe en "S" (en coordonnées semi-logarithmiques) mettant en évidence une croissance en trois étapes : faible augmentation de la longueur et importante augmentation de la largeur durant les cinq premiers jours, accélération de la croissance en longueur essentiellement, les jours suivants, et, enfin, une nouvelle augmentation de largeur à la fin de la phase parasitaire, surtout chez les parasites femelles des simulies femelles. Il a été montré également que les adultes d'*I. lairdi* semblaient capables d'augmenter de taille au cours de leur phase libre.

Cette courbe de croissance a permis de situer la seconde mue du parasite au 5ème jour de l'infestation (phase parasitaire chez la larve de simulie) au moment où le parasite atteint environ 1 000 µm de longueur.

On a pu mettre aussi en évidence l'importance du repas de sang pour le développement du parasite chez la femelle de *S. damnosum s.l.*

CHAPITRE VII.

Le déterminisme du sexe d'*I. lairdi* est épigénique, comme celui de tous les Mermithidae. Il a été étudié selon la taille de l'hôte et on a défini diverses catégories correspondant à des sex-ratio différentes : jeunes larves de simulies (essentiellement des parasites de sexe mâle), larves âgées (mélange des deux sexes), adultes mâles (très grande majorité de parasites de sexe mâle) et adultes femelles (sex-ratio à peu près équilibrée). La sex-ratio est également fonction du nombre de parasites par hôte, elle s'élève quand le nombre de parasites augmente.

CHAPITRE VIII.

L'évolution du parasitisme a été suivie chez les femelles de *S. damnosum s.l.* parasitées par des Mermithidae (essentiellement *I. lairdi*) au Mounongo et à la Marahoué. Cette évolution se caractérise, dans les deux foyers, par la présence de deux pics, d'intensité importante, séparés par des courbes de moindre infestation. On peut faire concorder le cycle biologique d'*I. lairdi* avec cette

évolution : le premier pic correspondrait à une infestation par des pré-parasites ayant éclos des oeufs pondus l'année précédente en fin d'écoulement de la rivière (qui auraient donc passé la saison sèche en quiescence), le second pic serait formé par les Mermithidae provenant de la première génération sans quiescence.

Les traitements insecticides qui ont eu lieu sur la Marahoué, durant un mois et demi, n'ont pas réussi à faire disparaître le foyer de parasitisme peut-être en raison d'une éclosion des oeufs de Mermithidae très étalée dans le temps. Il est également possible que le foyer ait pu se maintenir grâce à l'apport de post-parasites par des femelles de simulies venant de rivières situées hors de la zone du traitement insecticide. C'est pourquoi l'évolution du parasitisme n'a rien de caractéristique.

Les Mermithidae semblent ne pas être tués par l'insecticide utilisé mais les pré-parasites disparaissent rapidement s'ils ne trouvent pas de simulie hôte dans les deux ou trois jours suivant leur éclosion.

CHAPITRE IX.

Les effets d'*I. lairdi* chez les larves et les adultes de *S. damnosum* s.l. sont variables, en intensité, d'un individu à l'autre et selon l'âge du parasite. D'une manière générale, le développement de la larve infectée est sensiblement ralenti, les réserves de graisse disparaissent et la mort suit toujours la sortie du post-parasite. Quand la larve de simulie est infectée tardivement, c'est-à-dire au stade 7, la nymphose est possible et les effets du parasitisme se notent chez les adultes de simulie. Chez les mâles et les femelles, les organes génitaux externes ne sont pas touchés. Chez le mâle les testicules et la vésicule séminale sont de taille réduite. Parmi les femelles, 2 % d'entre elles seulement ont la possibilité d'avoir un cycle gonotrophique, mais le nombre d'oeufs pondus est environ la moitié de celui des oeufs pondus par une femelle saine. Les autres femelles (la grande majorité), ont des ovaires atrophiés et une durée de vie très réduite. La sortie du post-parasite entraîne la mort de l'hôte, mâle ou femelle.

CHAPITRE X.

Les connaissances acquises sur la biologie et l'écologie d'*Isomermis lairdi* nous permettent d'envisager l'évolution possible des foyers de parasitisme dans la nature. Quand le niveau d'infestation d'une population de simulie augmente, un phénomène d'auto-régulation apparaît, dû à une sex-ratio des parasites de plus en plus élevée. Simultanément, on observe un phénomène de colonisation d'autres gîtes larvaires, par les femelles migrantes de simulies qui possèdent, elles, des parasites dont la sex-ratio est en équilibre quand le niveau d'infestation de la population est élevée. Ces deux phénomènes montrent le haut niveau d'adaptation atteint par *I. lairdi*.

Le problème d'élevage des simulies en captivité reste à résoudre avant d'envisager un élevage de masse des Mermithidae *in vivo*. La manière dont le sexe se détermine poserait alors le problème d'obtenir de grandes quantités de post-parasites ayant une sex-ratio équilibrée. On pourrait envisager, dans le cadre d'un programme de lutte biologique, la création de nouveaux foyers de parasitisme dans des rivières qui en étaient dépourvus jusqu'à présent, permettant ainsi un certain contrôle des populations de larves et d'adultes de simulies. Mais il semble difficile d'utiliser *Isomermis lairdi* pour lutter contre *Simulium damnosum* s.l. , son efficacité serait sans doute insuffisante pour arrêter la transmission de l'onchocercose par les femelles de simulies qui ne seront jamais parasitées à un assez fort pourcentage.

ABSTRACT

STUDIES ON *Isomermis lairdi* (NEMATODA : MERMITHIDAE)
PARASITE OF *Simulium damnosum* s.l. (DIPTERA : SIMULIIDAE)
IN WEST AFRICA

CHAPTER I. INTRODUCTION

Isomermis lairdi is one of the most common mermithid parasite of blackflies, particularly *Simulium damnosum* s.l., females of which transmit human onchocerciasis. This parasite has been studied as a potential biological control agent.

CHAPTER II. MATERIAL, TECHNICS AND METHODOLOGY

The two main technics of catching adulte blackflies are based on human bait and on aluminium traps. Mermithids are collected from larvae or adult hosts, as post-parasites, or from the sand of the river bed, as adults (free-living stages). The rearing of the mermithids is realized in Petri dishes containing sand and water.

CHAPTER III. PRESENTATION OF PARASITISM FOCUSES

The most important parasitism focuses are presented on a map of west african countries, and descriptions of three of them (Mounongo, Marahoué and Baoulé) are given.

CHAPTER IV. TAXONOMY

Some general comments on the taxonomy of the Mermithidae are given. In West Africa there are four known species, belonging to three genera : *Gastromermis*, *Isomermis* and *Mesomermis*.

CHAPTER V. BIOLOGICAL CYCLE

Pre-parasites can penetrate by two ways into the larvae, always through the cuticule : into the head, if the mermithid is caught by fans, into the abdomen, if the mermithid clings to the larva or the substrate.

In the laboratory, male post-parasites emerge after 10 to 15 days after penetration and females after 15 to 16 days.

Pupation of the larva is possible only if the pre-parasite penetrates an old larva. In this case, parasite develops inside adults, male or female. Parasites spend 4 to 9 days in 98 % of the females of *Simulium damnosum s.l.*, and 7 to 12 days in 2 % of them.

In the laboratory, free-living stages are in good conditions to mature, meet and copulate. Eggs hatch between 14 and 20 days after post-parasites emerge from the hosts.

CHAPTER VI. GROWTH

Relations between length and width of parasites are studied when they develop in the larvae and in the adults of *Simulium damnosum s.l.* The growth is characterized by a "S" shaped curve, with three steps : during the first five days, there is a great augmentation of width, between 5 and 15 days, a great augmentation of length, after 15 days (for the female parasites of female blackflies) there is some increase of width again. The adults of *I. lairdi* seem to be able to grow considerably after the last molts.

After studying this curve, it is estimated that the second molt takes place after 5 days in the host, when the parasite is about 1 mm. long. Blood meal is important for the parasites (mainly females) of the female blackfly to achieve their development.

CHAPTER VII. SEX DETERMINATION

Sex-ratio of the parasites is in relation with host volume : males are predominant inside young larvae and males of blackflies, females are predominant in old larvae and females of blackflies. Sex-ratio depends also on the number of parasites per host, it increases simultaneously with this number.

CHAPTER VIII. PARASITISM EVOLUTION

Variations of parasitism are studied among populations of *S. damnosum s.l.* females during the wet season in two focuses (Mounongo in 1973 and Marahoué in 1976). Two (perhaps three) intensive levels are present. There is a relation between intensity of parasitism and biological cycle of *I. lairdi*. Eggs are laid in November/December and they hatch at the beginning of the following rainy season,

in May/June. These pre-parasites involve the first intensive level (first generation, with quiescence). Post-parasites mature, adults mate and produce eggs. These new pre-parasites involve the second intensive level of parasitism (first generation without quiescence). It is not certain that there is a third generation.

After insecticide treatment of the Marahoué river, in 1977, during one month and a half, at the beginning of the rainy season, parasitism is still present in the female blackflies, but it stays at a low level. Two explanations are possible : eggs laid in the sand can hatch during a very long period of time after the river began to run, or post-parasites are introduced in the breeding sites by blackfly females coming from another focus of parasitism.

CHAPTER IX. EFFECTS OF PARASITISM

Duration of parasitized blackfly larvae development is elongated, grease reserves are absent and death comes when the parasite leaves its host. The external sex organs of adults are not influenced by the parasitism. The testicles and seminal vesicle are reduced in size, like the ovaries of the females. 98 % of the females cannot transmit onchocerciasis nor lay eggs, 2 % of them can lay eggs, but about half reduced in number. Death of the host occurs when the parasite escapes from it.

CHAPTER X. DISCUSSION AND CONCLUSION

The results of these studies on biology and ecology of *Isomermis lairdi* allow us to imagine what can happen in a natural parasitism focus. When the general level of parasitism increases, sex-ratio of parasites in larvae increases also and that shows the possibility of a natural self-control of the focus. In the same conditions, sex-ratio of the parasites of the blackfly females is about 50 and these females, leaving their breeding sites, will transmit parasitism elsewhere and create new focuses of parasitism in other rivers. These two phenomenous show the high level of adaptation reached by *Isomermis lairdi*.

It will be necessary to solve problems set by the rearing of blackflies in captivity before trying to produce *in vivo* parasites through mass rearing systems. At this time, another problem can appear, relating to the production of quantities of post-parasites with a balanced sex-ratio. For these reasons, it seems difficult to use *Isomermis lairdi* against *Simulium damnosum* s.l. in West Africa. Also, if we want to stop transmission of onchocerciasis it is necessary to control blackfly larvae at a very high percentage (almost 100 %). Still, we can imagine creation by man of multiple focuses of parasitism to make the level of blackfly populations decreasing to minimum level.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS	7
CHAPITRE I. INTRODUCTION	13
CHAPITRE II. MATERIEL, TECHNIQUES ET METHODES D'ETUDES	19
II.1. RECOLTE ET ELEVAGE DES SIMULIIDAE	19
II.1.1. <u>Récolte des larves</u>	19
II.1.2. <u>Récolte des adultes</u>	19
II.1.3. <u>Elevage des larves</u>	20
II.1.4. <u>Elevage des adultes</u>	20
II.2. RECOLTE DES MERMITHIDAE	21
II.2.1. <u>Récolte à partir des larves de simules</u>	21
II.2.2. <u>Récolte à partir des femelles de</u> <u><i>Simulium damnosum s.l.</i></u>	21
II.2.3. <u>Récolte dans le sable</u>	22
II.3. ELEVAGE DES MERMITHIDAE	23
II.4. FIXATION DU MATERIEL	24
II.5. MONTAGE SUR LAME MICROSCOPIQUE	25
CHAPITRE III. PRESENTATION DES FOYERS DE PARASITISME	29
CHAPITRE IV. TAXONOMIE DES MERMITHIDAE	35
IV.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE	35
IV.2. MERMITHIDAE PARASITES DE <i>Simulium damnosum s.l.</i>	36
CHAPITRE V. CYCLE BIOLOGIQUE DES MERMITHIDAE	41
V.1. MODE D'INFESTATION ET LOCALISATION DU PARASITE	41
V.1.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE	41
V.1.2. MODE D'INFESTATION ET LOCALISATION D' <i>Isomermis</i> <i>lairdi</i> CHEZ <i>Simulium damnosum s.l.</i>	43
V.2. CYCLE BIOLOGIQUE	45
V.2.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE	45

V.2.2. CYCLE BIOLOGIQUE D' <i>Isomermis lairdi</i> CHEZ <i>Simulium damnosum</i> s.l.	47
V.2.2.1. <u>Introduction</u>	47
V.2.2.2. <u>Phase parasitaire chez la larve de</u> <u><i>Simulium damnosum</i> s.l.</u>	48
V.2.2.3. <u>Phase parasitaire chez la larve, la nymphe</u> <u>puis l'adulte de <i>Simulium damnosum</i> s.l.</u>	51
V.2.2.4. <u>Phase libre</u>	55
V.2.2.5. <u>Discussion</u>	56
 CHAPITRE VI. CROISSANCE DES MERMITHIDAE	 59
VI.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE	59
VI.2. CROISSANCE D' <i>Isomermis lairdi</i>	61
VI.2.1. <u>Introduction</u>	61
VI.2.2. <u>Croissance chez les larves de</u> <u><i>Simulium damnosum</i> s.l.</u>	61
VI.2.3. <u>Croissance chez les adultes de</u> <u><i>Simulium damnosum</i> s.l.</u>	66
VI.2.4. <u>Croissance post-parasitaire</u>	70
VI.2.5. <u>Les mues</u>	71
VI.2.6. <u>Discussion</u>	73
 CHAPITRE VII. DETERMINISME DU SEXE CHEZ LES MERMITHIDAE	 79
VII.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE	79
VII.2. DETERMINISME DU SEXE CHEZ <i>Isomermis lairdi</i>	81
VII.2.1. <u>Introduction</u>	81
VII.2.2. <u>Déterminisme du sexe chez les parasites</u> <u>des larves de <i>Simulium damnosum</i> s.l.</u>	81
VII.2.3. <u>Déterminisme du sexe chez les parasites</u> <u>des adultes de <i>Simulium damnosum</i> s.l.</u>	86
VII.2.4. <u>Discussion</u>	90

CHAPITRE VIII. EVOLUTION DU PARASITISME PAR LES	
MERMITHIDAE	93
VIII.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE	93
VIII.2. EVOLUTION DU PARASITISME PAR <i>Isomermis lairdi</i>	
CHEZ LES FEMELLES DE <i>Simulium damnosum</i> s.l.	95
VIII.2.1. <u>Introduction</u>	95
VIII.2.2. <u>Evolution dans le temps et dans l'espace</u>	96
VIII.2.3. <u>Relations entre l'évolution du parasitisme</u>	
<u>et le cycle biologique d'<i>Isomermis lairdi</i></u>	100
VIII.2.4. <u>Action de traitements insecticides</u>	102
VIII.2.5. <u>Discussion</u>	103
CHAPITRE IX. EFFETS DES MERMITHIDAE SUR LEURS HOTES	107
IX.1. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE	107
IX.2. EFFETS D' <i>Isomermis lairdi</i> SUR	
<i>Simulium damnosum</i> s.l.	110
IX.2.1. <u>Introduction</u>	110
IX.2.2. <u>Effets sur les larves</u>	111
IX.2.3. <u>Effets sur les nymphes</u>	112
IX.2.4. <u>Effets sur les adultes</u>	112
IX.2.5. <u>Discussion</u>	114
CHAPITRE X. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION	117
PLANCHES HORS TEXTE	125
BIBLIOGRAPHIE	131
RESUME	145
ABSTRACT	153
TABLE DES MATIERES	159

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER

Direction Générale :

24, rue Bayard - 75008 PARIS

Service des Éditions :

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

O.R.S.T.O.M. Éditeur
Dépôt légal : 4e trim. 1981
I.S.B.N. : 2-7099-0624-4

Imp. SSC.