

La trypanotolérance

Revue de connaissances

par Saydil M. TOURE (*)

RÉSUMÉ

Cette synthèse de connaissances sur la trypanotolérance étudie d'abord la zootechnie du bétail trypanotolérant : noyaux actuels d'élevage, caractéristiques morphologiques, productivité. Sont aussi pris en considération, dans un but de comparaison, les animaux issus de croisements entre des taurins trypanotolérants et des zébus ou des races non africaines. Des données se rapportant aux bases biologiques de la trypanotolérance occupent une partie importante de l'exposé et assez souvent il est fait référence à des résultats expérimentaux qui mettent en évidence une bonne résistance des taurins africains. Cette résistance n'est pas absolue et l'incidence de maladies autres que les trypanosomiasés a des effets fâcheux sur le bétail trypanotolérant. Bien qu'il traite surtout des bovins, quelques notes ont trait à la trypanotolérance chez d'autres animaux. Les bases biologiques de la trypanotolérance sont complexes et mal définies, mais vraisemblablement des facteurs génétiques contrôlent des aptitudes immunologiques, pleinement manifestées par des animaux bien entretenus dans un milieu infesté de tsé-tsé.

INTRODUCTION

Le mot *trypanotolérance* a été consacré par l'usage pour traduire l'aptitude de certaines races bovines à survivre et se développer en milieu infesté de glossines qui leur transmettent diverses espèces de trypanosomes pathogènes, alors que d'autres races, à qui l'on ne reconnaît pas cette propriété, succombent habituellement dans un tel milieu et n'y sont pas représentées.

Défini selon cette acception, le terme de *trypanotolérance*, si largement utilisé satisfait *a priori* l'entendement, mais l'expression n'est plus appropriée lorsqu'on considère les phénomènes biologiques qu'elle exprime. Il s'agit, en fait, de l'état d'immunité d'un sujet chez lequel les trypanosomes n'entraînent, le plus souvent, qu'une infection latente, sans signes cliniques manifestes, avec production d'anticorps, à même de prévenir une infection grave ou fatale.

Dès lors, ce n'est pas de tolérance immunitaire qu'il est question, mais de prémunition ou immunité relative, concept introduit en 1924 par E. SERGENT et son équipe et analysé en 1956 dans le cas des trypanosomiasés (61). Quant à la tolérance immunitaire, elle est caractérisée par l'absence de réaction immunologique après l'introduction d'un antigène dans l'organisme, ce qui n'est pas le cas ici puisqu'il y a des anticorps chez les bovins qui supportent la trypanosomiasé dans les régions infestées de glossines. Sans doute faudrait-il préférer au mot *trypanotolérance* celui de *trypanorésistance*. Nombreux sont d'ailleurs les auteurs qui se contentent de parler de « bétail résistant à la trypanosomiasé » : J. STEWART (63) et bien d'autres après lui (56), (57).

La prémunition dans les trypanosomiasés est, par ailleurs, un phénomène complexe puisque les antigènes impliqués sont sujets à variation : nous la considérons comme dynamique du fait que, nécessairement, les anticorps élaborés diffèrent chronologiquement les uns des autres.

(*) Institut sénégalais de Recherches agricoles. Laboratoire national de l'Élevage et de Recherches vétérinaires, B. P. 2057, Dakar, Sénégal.

Le mot *trypanotolérance*, malgré les considérations qui précèdent, ne devrait pas, à notre avis, être remplacé par un autre, principalement pour deux raisons : d'abord à cause de l'ancienneté de cette expression à laquelle beaucoup de personnes se sont habituées ; ensuite et surtout, parce que ce vocable a une valeur pédagogique pour faire concevoir par un large public le phénomène considéré et ses limites : tolérance si telles ou telles conditions sont réalisées, mais pas de résistance absolue et donc nécessité de vigilance.

Nous continuerons donc à parler de *trypanotolérance* pour caractériser l'état de prémunition dynamique de certaines espèces ou races animales pouvant être infectées par des trypanosomes sans en souffrir outre mesure, et de bétail trypanotolérant lorsqu'il s'agit de Bovidés domestiques présentant cette propriété.

I. RACES BOVINES TRYPANOTOLÉRANTES

C'est à dessein que sera limité ce chapitre sur les races bovines trypanotolérantes car celles-ci ont fait l'objet, dans le passé, de nombreuses publications. Leur étude a été récemment approfondie par J. PAGOT *et al.* (49), (50). Une contribution nouvelle est celle de A. M. DOMINGO (15), qui a soutenu à Dakar une thèse de doctorat vétérinaire en présentant une étude de la population bovine des états du Golfe du Bénin (15). Auparavant, P. CHOQUEL avait traité, dans une thèse aussi, de l'intérêt de l'utilisation de bovins trypanotolérants (9). Nous ne reprendrons les observations des divers auteurs en ce domaine que pour souligner des points, jugés importants, ou à discuter dans un contexte général, et sans aborder les considérations historiques sur l'origine des races trypanotolérantes.

BÉTAIL TRYPANOTOLÉRANT

Ethnologie

Les zootechniciens s'accordent à distinguer, en Afrique occidentale, 2 types principaux de populations bovines trypanotolérantes : l'une constituée par le bétail Ndama *, à cornes

longues, l'autre par des animaux plus petits, à cornes courtes, représentés par des noyaux disparates, d'appellation diverse, localisés principalement dans les pays du Golfe du Bénin et secondairement dans d'autres contrées (ainsi les bœufs Bakosi dans les montagnes du Cameroun et les Logone du Tchad).

Si l'on considère le bétail à cornes courtes, élevé dans les régions forestières des côtes d'Afrique occidentale, il apparaît assez vite que leur étude ethnologique est difficile, moins à cause de la variation que pour des raisons qui tiennent dans des appellations. Il y a, pour désigner ces animaux selon les noyaux actuels et leur localisation, une telle profusion de termes qu'il est malaisé d'y voir clair ; citons : bétail des Lagunes ou *Dwarf African Shorthorn*, Muturu ou *Nigerian Dwarf Shorthorn*, Baoulé, Somba ou race de l'Atakora, etc. Ces Bovins à courtes cornes forment dans certaines régions des entités bien individualisées pour lesquelles on pourrait parler de races. Mais bien souvent, il s'agit de croisements complexes entre divers types d'animaux trypanotolérants. Il en est ainsi des Ndama-Lagunaire et Ndama-Somba (15). Ces croisements complexes ne sont pas récents. En 1938, on notait en zone forestière de Côte-d'Ivoire, dans certains villages, des troupeaux composés d'éléments ethniques disparates et présentant des caractéristiques de Ndama, Baoulé et Bambara (85).

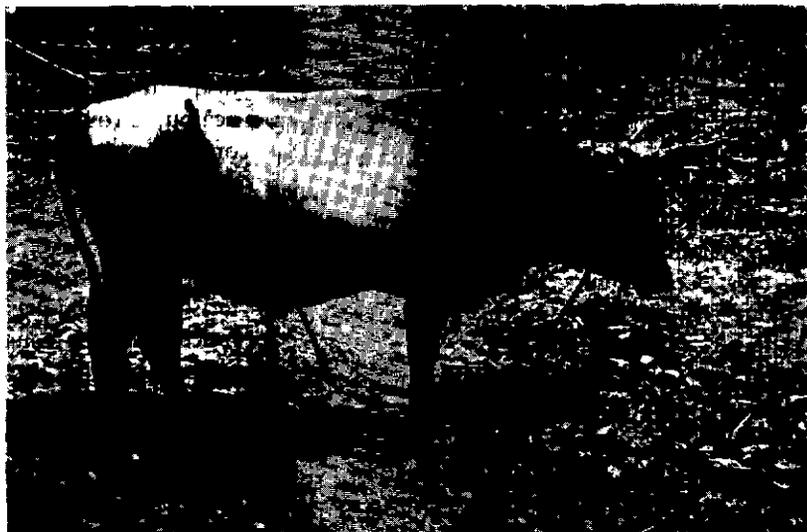
Dans cette étape de nos recherches pour identifier clairement les races trypanotolérantes en vue de leur multiplication pour peupler les régions où les bovins sont rares, il vaut mieux ne retenir qu'une classification commode du cheptel à courtes cornes en distinguant seulement deux groupes :

— le groupe Lagune, représenté en Côte-d'Ivoire, au Bénin (massif de l'Atakora), au Togo : phanérotype variable, noire, pie noire ; petite taille ; animaux rectilignes, brévilignes, ellipométriques ; cornes grosses, courtes, coniques ; orbites saillantes ;

— le groupe Baoulé, présent en Côte-d'Ivoire, Ghana, Togo, Bénin, Nigeria, Cameroun : robe pie noire, noir pie, pie jaune ou jaune ; petite taille ; animaux rectilignes, brévilignes, ellipométriques ; cornes courtes ; arcades orbitaires non saillantes ; oreilles courtes, larges, portées horizontalement.

Les deux groupes sont, au demeurant, très proches et il est certainement plus indiqué, pour

(*) Orthographié *Ndama* au Sénégal, ce mot, pour plusieurs ethnies, signifie « de petite taille, court sur pattes » ; il est écrit différemment dans d'autres pays : N'Dama, N'dama, Dama.



Types de bétail trypanotolérant du Sénégal.

qui n'est pas familiarisé avec leur ethnologie, de parler de bétail trypanotolérant à courtes cornes.

Quant au bétail à cornes longues, constitué par les Ndama, quoique moins difficile à étudier sur le plan ethnologique, il est malgré tout sujet à des variations qu'il est important d'analyser en reprenant les travaux de R. LARRAT *et al.* (37). Ces auteurs distinguent une variété Ndama-Grande et une autre, appelée Ndama-Petite.

La variété Ndama-Grande comporte de nombreux phénotypes se traduisant surtout par des différences dans la coloration de la robe et des muqueuses qui sont très variables : « robe blanche avec muqueuses rosées (blond), robe rouge, noire, aubère, grise, bleue (rappelant la Bordelaise), marron etc. On peut aisément imaginer toute cette gamme de couleurs en supposant les 3 robes : blanche avec muqueuses dépigmentées, noire et rouge, mélangées par 2 ou 3 suivant toutes les combinaisons et associations possibles » (37). Au Sénégal, on retrouve de tels phénotypes dans de nombreux troupeaux, notamment en Basse-Casamance et en Haute-Casamance, de Kolda à Vélingara. Dans ce pays exportateur de bétail Ndama, les animaux décrits ci-dessus ne sont habituellement pas l'objet de transactions commerciales, tout au moins en ce qui concerne ceux dont la robe n'est pas uniforme ; les acheteurs étrangers choisissent de préférence le standard de robe rouge ou fauve et la variété Ndama-Petite plus caractéristique. La classification ethnologique des Ndama-Grande nous paraît discutable : en Basse-Casamance, située à l'ouest et assez proche de l'Océan, certains des animaux n'appartiennent manifestement pas au groupe Ndama mais se rattachent au bétail à courtes cornes (sans doute proches des *Gambia Dwarf* ou *Gambia Shorthorn*). Cependant, le plus grand nombre est constitué par des bêtes dont les cornes sont longues, disposées en lyre ; quelquefois on note l'absence de cornes. La diversité des phénotypes traduit certainement des croisements multiples. Si le Zébu entre dans ces croisements, le degré de sang en cette race semble faible, compte tenu de la morphologie des animaux et de leur excellente trypanotolérance. Les éleveurs appellent ces bovins indistinctement des Ndama mais, pour le zootechnicien, il s'agira de métis dont l'étude est, selon nous, d'un grand intérêt.

La variété Ndama-Petite, elle, est de format

plus petit ; « la robe rouge est la plus fréquente, ce rouge variant depuis le rouge clair, délavé, jusqu'au rouge foncé, en passant par le rouge acajou, le rouge marron. Dans certaines régions on rencontre des animaux à robe noire. Il semble, quand on considère la coloration de la robe et des muqueuses, que la Ndama-Petite résulte du mélange, en proportions variables, de deux variétés ayant par ailleurs les mêmes caractéristiques ethniques : l'une noire à muqueuses foncées, l'autre rouge à muqueuses claires. On trouve, en effet, dans de nombreux troupeaux, des sujets de ces 2 types ainsi que tous les intermédiaires entre l'un et l'autre (38). Dans ce groupe il y a une plus grande homogénéité que dans la variété dite Ndama-Grande et c'est là un critère qui influence le choix des acheteurs étrangers. Le berceau de la race, car on peut parler ici de race bovine, est constitué par le massif du Fouta-Djallon, en Guinée, où se trouvent les troupeaux les plus importants. Les hauts-plateaux qui prolongent ce massif dans le sud du Sénégal hébergent aussi ce bétail. Certains pays en possèdent des souches : la Côte-d'Ivoire, au nord, et le Mali, au sud. Beaucoup d'autres en ont importé.

Sans doute est-il maintenant très indiqué de créer un « herd book » pour un bétail Ndama uniforme dont le type est fixé, la trypanotolérance reconnue, et les exigences connues.

Faits expérimentaux démontrant la trypanotolérance

Ils sont nombreux. CHANDLER, 1952-1958, dans quelques études comparatives sur la résistance aux trypanosomiasés, soumet des zébus, des Ndama et leurs croisements aux piqûres de glossines (*Glossina palpalis* et *G. tachinoïdes*) infectées de trypanosomes (*Trypanosoma vivax*, *T. congolense*) (7, 8). Il constate que les Ndama, au nombre de 8, sont faiblement infectés et survivent tandis que les autres sont sévèrement atteints et 9 zébus sur 12 ainsi que 4 métis sur 12 meurent de trypanosomiasé (7). L'expérience, refaite dans des conditions différentes, donne des résultats similaires : les Ndama résistent à la différence des autres animaux. L'auteur pense que, dans ces conditions, l'immunité naturelle est une propriété raciale héréditaire des Ndama, d'autant que les métis ont tendance à présenter une résistance intermédiaire. Cependant la résistance des Ndama semble moins accusée à l'égard de *T. congolense*. Des tests

sérologiques ont montré que ces taurins produisaient des anticorps agissant sur deux souches de *T. vivax* mais pas sur une souche de *T. congolense*. L'utilisation, dans une autre expérimentation, de sang renfermant *T. congolense*, a entraîné chez les Ndama des infections qui ont rétrocedé tandis que les zébus témoins se sont trouvés cliniquement atteints. L'exposition à l'infection augmente la résistance des Ndama mais est fatale pour les zébus. D'autres épreuves pour sonder les différences de réceptivité entre zébus, Ndama et Muturu conduisent à la même conclusion (13, 19, 75, 55, 56, 57, 62).

Bien que la trypanotolérance de ces taurins soit indubitable lorsque ces animaux sont comparés aux zébus sahéliens, il faut cependant admettre la possibilité, chez eux, de trypanosomiase clinique aiguë. Cela se produit notamment lorsqu'ils sont élevés en zone indemne, puis transférés en milieu infesté de glossines. L'habitat a son importance dans l'expression des facultés de résister à la maladie.

Habitat et distribution du bétail trypanotolérant

L'habitat et la distribution en Afrique du bétail trypanotolérant ont été si bien étudiés qu'il n'y a rien à y ajouter (9, 15, 37, 49). La grande originalité en ces études est la définition de climogrammes des zones de dispersion du bétail taurin trypanotolérant, comparés avec ceux des zébus (PAGOT (49)). Cet auteur tire de ses graphiques de climogrammes deux conclusions importantes :

— « les aires des climogrammes correspondant aux [bovins] Ndama ont une surface plus grande que celles du bétail à courtes cornes et, dans ce dernier cas, la surface de l'aire correspondant au bétail des Lagunes est minimale,

— la localisation montre une nette translation des climogrammes vers les climats chauds et très humides quand on passe du domaine [des] Ndama à celui des Baoulés et des Lagunes ».

Ces constatations doivent guider dans le choix des races à implanter dans les régions actuellement déshéritées, mais aussi dans la détermination des actions sur le milieu pour permettre le développement des races considérées les meilleures.

Il est intéressant de noter, bien que l'auteur ne l'ait pas souligné, que les climogrammes qui nous sont présentés sont en corrélation marquée avec l'écologie des glossines, tant en ce qui

concerne leur diversité spécifique que leurs fluctuations saisonnières. Les climogrammes choisis à titre d'exemple pour le Zébu se rapportent à des zones indemnes de glossines. Ceux indiqués pour les régions forestières concernent des aires infestées, l'infestation étant très marquée là où les températures sont nettement au-dessus de 21 °C et l'humidité relative de plus de 55 p. 100 ; à de tels climats correspondent des régions qui hébergent de nombreuses espèces différentes de glossines, à fluctuations saisonnières peu marquées de leur population : c'est le domaine du bétail nain à courtes cornes. Les climogrammes des Ndama se rapportent assez souvent à des habitats ne renfermant que deux espèces de glossines, à populations abondantes pendant une saison des pluies unique, moins nombreuses en saison sèche.

Ces comparaisons d'ordre écologique permettent de dire que la diffusion des races bovines trypanotolérantes, menée parallèlement à des actions visant à limiter les populations de glossines dans les régions fortement infestées, conduira sans nul doute à d'excellents résultats, surtout si l'on considère le bétail Ndama.

A l'heure actuelle il y aurait près de 8 millions de bovins élevés dans les régions infestées de glossines d'Afrique occidentale et centrale, et la plus grande partie est constituée d'animaux trypanotolérants. Ce total est très faible cependant, comparé au nombre de pays et à la vaste superficie qu'ils occupent.

Productivité du bétail trypanotolérant

— Bétail à courtes cornes

Bien que ce bétail soit de format très petit, il donne de bons rendements en boucherie. La race des Lagunes a un rendement moyen de 54 p. 100 et les Muturu, 52 p. 100 selon DOMINGO (15). Sans doute en est-il de même pour la plupart des autres bovins à courtes cornes. Le poids moyen des carcasses avoisine 100 kg ou le dépasse légèrement : 101 kg pour les bœufs Baoulé de 5 ans et 91 kg pour les vaches (49). Concernant la même race, il est fait état d'un poids moyen de 113 kg chez les mâles de 3 ans et 131 kg à 5 ans (15). E. TIDORI *et al.*, donnent des valeurs similaires à propos de Baoulé élevés en station à Bouaké, Côte-d'Ivoire (66).

La fertilité des animaux est, en certaines occasions, très bonne, avec un premier vêlage à

3 ans et un veau chaque année, mais les données sur ce point ne sont pas nombreuses.

La production laitière est assez faible : de 1,5 l à 2 l par jour d'un lait titrant 62 g/l de matière grasse.

Ces animaux, assez dociles, ne sont généralement pas utilisés pour le travail, bien qu'il soit possible de le faire dans de menus travaux de culture attelée et de corvée d'eau, comme cela est actuellement pratiqué à Sékou et Ouidah au Bénin (15).

— Bétail Ndama

Les performances zootechniques concernant ce bétail sont bien mieux connues, parce que suivies depuis près de 40 ans. P. GAUDEFROY-DEMONBYNES (23), dans une étude menée au Centre de Recherches agronomiques de Bambey, Sénégal, mais hors de l'habitat naturel de la race, considère que « la croissance des Ndama est lente : les bœufs ne sont faits qu'à 5 ans, les femelles à 3 ans, et le développement complet n'est atteint respectivement qu'à 7 et 6 ans. La croissance est irrégulière et présente des périodes favorables (mois de novembre, décembre, janvier) et défavorables (d'avril à août). La phase la plus critique se situe entre 8 et 20 mois ». G. LEGEAY et M. SOW (39), travaillant en Guinée, estiment aussi que les bœufs Ndama ne sont adultes qu'à 5 ou 6 ans. Des études plus récentes montrent que les femelles peuvent être plus précoces, avec un premier vêlage à deux ans environ, en élevage semi-extensif (49). C. J. ROBERTS et A. R. GRAY (56) font la même constatation et ajoutent qu'un vêlage est possible tous les 12 mois.

Le rendement en viande de ces animaux nous paraît bon à travers les différents rapports : 46 à 47 p. 100 pour les femelles de 8 ans et 51 et 52 p. 100 voire 60 p. 100 dans de bonnes conditions.

Pourtant, si ce rendement est satisfaisant en bout de chaîne, les problèmes de rentabilité dans une exploitation moderne restent posés, étant donné le temps de croissance relativement long. Toujours selon ROBERTS et GRAY, le gain quotidien des veaux Ndama jusqu'au sevrage, à six mois, est 0,42 kg puis il chute à 0,27 kg et ce, jusqu'à 18 mois.

En élevage avec des rations d'embouche, les quelques résultats obtenus sont discordants suivant les régimes. Utilisant la graine de coton

en embouche intensive, H. CALVET *et al.* (5), obtiennent chez les animaux Ndama un croît quotidien moyen de 809 g, ce qui est une performance honorable, même si cette valeur est la plus basse observée dans les différents lots, composés, en outre, de zébus et de métis, et suivis pendant 112 jours. Par contre, dans les expériences de J. L. JOUVE et L. LETENNEUR (31), le gain de poids est beaucoup moins élevé : les animaux maintenus en pâturage permanent et ne recevant pas de complément ont un gain moyen journalier de 392 g, contre 330 g s'il s'agit de pâturage diurne complété, 241 g en pâturage diurne non complété et enfin 175 g seulement en stabulation permanente. Les meilleurs résultats sont obtenus sur les animaux laissés en permanence sur un pâturage naturel amélioré par le *Stylosanthes* et sans complémentation aucune.

Il semble, au demeurant, que le temps de pâturage entre pour beaucoup dans la croissance pondérale des Ndama, ce qui est à la fois avantageux et économique (31). Ce temps de pâturage a été bien étudié par R. CADOT (4) travaillant en Côte-d'Ivoire. Cet auteur indique un temps de broutage moyen de 11 h 05 en saison sèche et 9 h 13 en saison des pluies. Il donne en outre pour l'abreuvement, une quantité de 8,6 à 10,4 l d'eau par jour, prise en 2 ou 3 fois. Le temps consacré par ces animaux à la recherche d'ombre n'est guère long : 0 h 57 en moyenne en saison sèche contre 1 h 32 en saison des pluies. Ces détails ne sont cités que parce que nous les jugeons importants dans une productivité du bétail Ndama, sans alourdir les charges d'exploitation par des infrastructures complexes, car ces animaux semblent préférer vivre en permanence dans un pâturage naturel ; et c'est celui-ci qu'il faut rendre excellent : il en résultera alors d'excellents animaux de boucherie. Actuellement l'exploitation en boucherie du bétail trypanotolérant atteint par an, 12 à 13 p. 100 du troupeau, ce qui est du même ordre de grandeur que dans les troupeaux de zébus en zone sahélienne.

Les Ndama, cependant, ne sont pas bonnes laitières, même bien alimentées, et leur production avoisine 2 l par jour. Toutefois, certains sujets exceptionnels pourraient faire l'objet de sélection en vue de cette production, pour ultérieurement les croiser avec de bonnes laitières importées.

Ils sont utilisables pour le travail mais leur format limite les possibilités en ce domaine.

Les qualités de la race sont nombreuses et il est certain qu'une zootechnie bien conduite, procédant par sélection, multiplication en race pure, croisement pour les besoins en lait et le travail, contribuera à développer l'élevage en maints pays d'Afrique occidentale et centrale.

CROISEMENTS PRÉSENTANT UNE TRYPANOTOLÉRANCE RELATIVE

Le bétail Ndama et les taurins à courtes cornes ont souvent été croisés naturellement avec des zébus africains ou, à titre expérimental, avec des animaux améliorés, importés des pays européens. Ces croisements présentent un grand intérêt du fait que les sujets qui en sont issus ont un format toujours supérieur à celui du bétail trypanotolérant ou une production laitière élevée et, de ce fait, doivent continuer à faire l'objet d'études.

Croisements entre taurins trypanotolérants et zébus

Considérant le cas du Sénégal, il apparaît qu'à la limite nord de distribution des glossines et avant d'atteindre les régions d'élevage de zébus, la population bovine est surtout composée de métis Zébu-Ndama, appelés localement *Diakoré* ou race du Sine. Un rapport de 1941 de l'Inspection générale de l'Élevage de l'Afrique occidentale en souligne l'intérêt (89). Le développement de ces Diakoré dans la partie centrale du Sénégal résulte d'une épizootie de peste bovine qui avait décimé le cheptel, 25 ans auparavant, laissant des zones pauvres en bétail, riches en pâturages, mais plus ou moins infestées de glossines. Les caractéristiques ethnologiques de ces métis sont très imprécises : on discerne qu'il s'agit de croisement sans qu'il soit possible de déterminer le degré de sang des souches d'origine, tout comme dans le cas des Ndama-Grande qu'on aurait pu étudier sous cette rubrique, n'était leur grande résistance.

Les Diakoré ont une trypanotolérance relative et, de par leur situation géographique, ils sont plus souvent atteints de trypanosomiase à *Trypanosoma vivax*.

Ils présentent cependant un double intérêt : d'abord, en élevage sous régime d'embouche, ils gagnent rapidement du poids ; ensuite, parce que leur format est compatible avec des travaux agricoles. Dans une expérience d'embouche déjà citée, CALVET et son équipe obtiennent

un croît quotidien moyen de 923 g, assez voisin des performances de zébus Gobra. Pour ce qui est de la traction, des croisements expérimentaux, effectués au Centre de Recherches agronomiques de Bambey, montrent que les résultats sont excellents (90, 91). Les métis de Bambey, à 13/16 de Ndama et 3/16 de Zébu, sont des animaux de grand format, atteignant 480 à 580 kg à l'âge adulte. Ils ont été utilisés pour améliorer la race Ndama dans une exploitation située en région infestée de glossines, mais ont contracté la trypanosomiase car ils provenaient d'un centre indemne. L'étude de leur résistance à long terme est à faire.

Dans d'autres pays d'Afrique de l'Ouest, existent d'autres types de croisements : par exemple les bovins Bambara ou Méré, issus de croisements entre Zébu-Peul et Ndama, et localisés surtout au Mali. D'autres sont plus complexes ou assez mal définis. Il en est ainsi des animaux Borgou au Bénin et Keteku au Nigeria. DOMINGO, citant FAULKNER et EPSTEIN, pense, comme ces auteurs, que les Borgou sont des croisements entre *Dwarf Shorthorn* (Muturu), Ndama et Zébu *White Fulani*, mais il émet des réserves sur la présence de sang Ndama. Il ajoute que la plupart des rapports fournis par les différentes régions d'élevage, au Bénin, font état de la sensibilité du Borgou à la trypanosomiase.

Les bovins Sanga seraient aussi des croisements entre zébus et taurins (15).

Il est à noter que les exportations d'animaux Ndama à partir de leurs régions d'élevage traditionnel remontent à un passé éloigné et qu'il est difficile actuellement de faire le point dans les divers cheptels, à moins de recourir à des travaux de biochimie, complexes et longs à mener. A ce propos, LARRAT *et al.* mentionnent l'exportation, en 1825, de Ndama du Sénégal aux Antilles françaises, puis dans les Iles-Vierges anglaises et américaines (Petites-Antilles vers les années 1870-1880. Il s'en est suivi des croisements avec la race anglaise *Red Polled*, et des résultats remarquables. A notre époque, il est possible, dans certaines régions d'Afrique, d'obtenir d'aussi bons résultats avec des races exotiques à haut rendement.

Croisement des Ndama avec des races étrangères améliorées

Les essais de croisement, réalisés en Afrique avec la race Ndama et des races européennes,

remontent à plusieurs décennies. Des animaux de race tarentaise ont été introduits en Guinée, en décembre 1934, et croisés avec des Ndama (86, 87). A la naissance, le poids des veaux métis est déjà supérieur d'un tiers environ à celui des veaux indigènes et, selon les rapports cités, cette supériorité s'accuse davantage avec l'âge. Une publication de M. DOUTRESSOULLE (16), fait le point des premières tentatives de croisement déjà entrepris avec des reproducteurs importés (Charollais, Normand, Montbéliard, Breton) et marque sa préférence pour la race tarentaise. Par cette dernière, bien que l'amélioration conduise à un type non perfectionné, les résultats sont meilleurs que chez les Ndama de race pure. Les géniteurs importés se sont montrés sensibles à la trypanosomiase et ont dû être traités. Mais les métis ont présenté une assez grande résistance. Le rapport des Services de l'Élevage de l'Afrique occidentale de 1939 relate aussi ces essais avec la race tarentaise mais mentionne des mortalités par trypanosomiase chez les veaux métis (88). Ce même document fait état de croisements Ndama-métis Charollais en la ferme de Korhogo, en Côte-d'Ivoire, mais cette modalité a été abandonnée au profit de croisements Ndama-Breton pur sang pie noire dont les produits se sont révélés meilleurs.

Il est regrettable qu'il n'ait pas été possible de poursuivre ces diverses tentatives d'amélioration du cheptel africain, surtout du fait de la seconde guerre mondiale. Toutefois LE-GEAY (38) a essayé de suivre en Guinée le devenir des animaux issus de croisements avec la Tarentaise. Chez les métis retrouvés, il constate que les femelles ont les mêmes performances reproductrices que les Ndama bien nourries : elles sont fécondables vers l'âge de 2 ans et peuvent donner des veaux tous les 12 à 20 mois ; les mâles métis se sont développés de façon exceptionnelle. Certaines des bêtes ont été retrouvées dans des régions à glossines avec un comportement similaire à celui de la Ndama et on peut leur reconnaître une bonne trypanotolérance.

Des tentatives de croisements, cette fois avec des bovins Jersiais, pratiquées plus récemment en Côte-d'Ivoire, ont conduit à de bons résultats. COULOMB *et al.* (10), dans un programme commencé en 1965 à Bouaké-Minankro, obtiennent des métis se comportant comme les Ndama mais avec des performances plus élevées : production laitière des vaches supérieure de plus du double, croissance rapide des jeunes se tra-

duisant par une précocité de l'ordre d'un an chez les mâles et 18 mois chez les femelles, poids final des adultes beaucoup plus grand. En embouche intensive de demi-sang Jersiais × Ndama, maintenus en stabulation libre, J. L. JOUVE et L. LETENNEUR (32), ont obtenu sur 82 jours un croît quotidien moyen de 593 g ; le gain de poids est plus accusé après le 2^e mois : 750 g en moyenne, et la rentabilité de l'embouche tend à devenir nulle après le 3^e mois.

TRYPANOTOLÉRANCE PROBABLE DE TAURINS NON AFRICAINS

La faculté de devenir trypanotolérant n'est sans doute pas propre aux seuls taurins africains. Des races étrangères, même hautement améliorées, pourraient présenter cette propriété. Celle-ci suppose, pour qu'elle se manifeste, que les animaux naissent dans un milieu où existe la trypanosomiase et ses vecteurs et que leurs mères aient séjourné dans ce milieu assez longtemps pour développer des anticorps qui seront présents dans le colostrum et le lait. C'est une hypothèse certes, mais l'étude des groupes sanguins des taurins en général donne des arguments en sa faveur.

TRYPANOTOLÉRANCE DE BOVINS AUTRES QUE TAURINS

Il s'agit ici de zébus africains qui pourraient manifester une trypanotolérance mais le phénomène demande des études plus poussées pour distinguer, chez ces animaux, une trypanosomiase chronique d'une tolérance induite à la suite d'infections répétées suivies de traitements. C'est un point qu'il nous semble important de discuter plus loin.

II. ANIMAUX TRYPANOTOLÉRANTS AUTRES QUE LES BOVINS

Parmi les animaux domestiques autres que les bovins, les mentions de trypanotolérance sont rares parce que le phénomène a été peu étudié. Au Sénégal, il existe, dans les mêmes aires d'élevage que le bétail Ndama, des moutons et des chèvres de petite taille : moutons Djallonké et chèvres de Casamance, tous considérés comme trypanotolérants. Ici encore, il y a certainement une corrélation entre le format des animaux et les climogrammes de leurs régions d'élevage. On ne trouve pas, dans ces régions,

de moutons ou de chèvres du Sahel de plus grande taille et ce n'est certainement pas sans rapport avec les trypanosomiasés. Des prélèvements sur mouton Djallonké ont révélé, en certaines occasions, des trypanosomes, mais des enquêtes plus poussées sont nécessaires en ce domaine.

Moutons et chèvres Djallonké descendent jusqu'au Cameroun. F. VALLERAND et R. BRANCKAERT (74), rapportent qu'en 9 ans d'études du mouton Djallonké à la station Nkolbisson, située à 10 km de Yaoundé, Cameroun, il n'a pas été observé de cas de trypanosomiase malgré la présence de glossines.

Près de 30 millions de petits ruminants habitent les régions à glossines d'Afrique de l'Ouest et d'Afrique centrale.

Selon E. W. ALLONBY, les chèvres Galla d'Afrique orientale ainsi que les moutons Somali à tête noire résistent bien aux trypanosomiasés (comm. pers.).

La trypanotolérance n'est pas fréquente chez le cheval et l'âne domestiques. On connaît cependant quelques cas : le cheval du Moyen-Logone ou poney Kirdi qui vit dans les régions à glossines du sud-ouest du Tchad et du nord-est du Cameroun où il est élevé par les tribus Moussay.

Les souris de laboratoire, elles-mêmes, pour certaines lignées, résistent à l'infection par des trypanosomes pathogènes et offrent incidemment la possibilité d'étudier génétiquement la trypanotolérance et son héritabilité dans cette espèce.

Les animaux sauvages ne se comportent pas différemment. R. N. T. W. FIENNES note l'absence de symptômes chez les ongulés sauvages vivant dans les régions d'Afrique infestées de glossines qui hébergent des trypanosomes pathogènes pour les animaux domestiques (20). Dans un ouvrage magistral, C. HOARE souligne les mêmes faits et considère les animaux sauvages comme réservoirs de trypanosomes du cheptel domestique (27). Cela est directement en rapport avec la trypanotolérance de la faune sauvage. HOARE produit dans son traité une longue liste d'animaux et les diverses espèces de trypanosomes trouvées chez eux ; les Artiodactyles y sont très nombreux. La trypanotolérance des animaux sauvages n'est certainement pas absolue. Il a été constaté récemment que de nombreux Carnivores sauvages, en Afrique de l'Est, hébergent à l'état cryptique des

trypanosomes du sous-genre *Trypanozoon*. Mais en captivité dans les zoos, de tels animaux sont susceptibles de manifester une maladie aiguë. Les antilopes peuvent être complètement réfractaires ou succomber de trypanosomiase (14).

Et même quand il s'agit de trypanosomiase humaine, on relève certains faits qui se rattachent à la trypanotolérance : il en est ainsi dans les infections par des espèces américaines comme *Trypanosoma rangeli*, souvent, et *T. cruzi* quelquefois, bien que ces trypanosomes soient des *Stercoraria* (27). La notion de spécificité parasitaire permet d'expliquer, en partie, la résistance à l'infection. Il n'en est pas de même dans quelques observations étranges, faites chez l'Homme, en Afrique. Ainsi A. G. ROSS et D. M. BLAIR (58), ont constaté en Rhodésie plusieurs cas de « porteurs en bonne santé » de trypanosomiase ; de même que J. CECALDI et M. VAUCEL (6) qui relatent le cas d'un patient porteur de trypanosomes pendant 16 ans. Dans une deuxième note, parue en 1960, J. LAPEYSSONIE (36) présente une personne extraordinaire qui, ayant hébergé *T. gambiense* pendant 21 ans, a pu vivre normalement tout ce temps, se marier et avoir des enfants normaux. Ces 3 mentions plaident en faveur d'une trypanotolérance, même s'il est difficile d'en expliquer l'origine ou le mécanisme. Mais cela n'a rien de naturel, pensons-nous, et l'induction du phénomène a pu procéder des aléas de la thérapeutique (*).

III. BASES BIOLOGIQUES DE LA TRYPANOTOLÉRANCE

Il faut entendre par bases biologiques de la trypanotolérance l'ensemble des données de biologie expérimentale par lesquelles, qualitativement ou quantitativement, les animaux trypanotolérants se distinguent de ceux qui ne le sont pas, données qu'on peut supposer *a priori* être en corrélation avec la résistance aux trypanosomes. Certains résultats d'études fondamentales, réalisées *in vitro*, mais à même d'être utiles pour élucider les mécanismes de la trypanotolérance, seront, malgré tout, pris en considération. Les faits expérimentaux sont nombreux, certes, mais insuffisants et disparates, si bien que beaucoup de recherches sont encore indispensables pour augmenter les observations et dégager des théories.

(*) Toutefois des auteurs estiment que les Pygmés, ethnotype de petite taille, résistent assez à la maladie du sommeil.

TRYPANOTOLÉRANCE NATURELLE

R. L. CHANDLER (8), pense que la trypanotolérance du bétail Ndama résulte d'une aptitude de cette race à produire plus d'anticorps pour s'immuniser que les autres races. Les veaux Ndama, à leur naissance, reçoivent de leurs mères des anticorps présents dans le colostrum et le lait, et, subissant l'assaut des tsé-tsé infestées, développent progressivement leur propre immunité. Donc, il y a, à la base de cette résistance aux trypanosomiasés, des causes d'ordre génétique se traduisant par des données biochimiques particulières et un comportement immunologique particulier, sous la dépendance de facteurs écologiques et physiopathologiques.

Génétique

L'étude caryotypique de zébus (*Bos indicus*), de race Gobra du Sénégal, faite par J. MONNIER-CAMBON (44), montre que le nombre modal $2n$ est égal à 60 (soit 58 autosomes et 2 gonosomes). C'est ce même nombre qu'on trouve chez *Bos taurus* dans d'autres pays. Dans les deux espèces, les chromosomes sont tous acrocentriques, sauf le chromosome sexuel X qui est submédian ; le chromosome Y acrocentrique est le plus petit.

Il est dit ailleurs que le chromosome Y du Zébu est différent de celui du taurin (15).

Le support génétique des différences entre les deux espèces n'est pas encore précisé mais les différences d'aptitude sont bien prouvées. De plus, les croisements entre animaux trypanotolérants et animaux sensibles donnent des descendants dont la résistance est intermédiaire. On retiendra toute l'importance, en matière de génétique appliquée, d'une évaluation de la résistance et d'une sélection portant sur les taurins de plus grande trypanotolérance, parallèlement au choix des formats et des standards (29).

C'est le lieu de relever, à cet endroit, que les taurins trypanotolérants ainsi que les chèvres et moutons Djallonké sont de petite taille, sans pour autant dire que cette constatation revêt une grande importance pour expliquer l'acquisition de la propriété de résister. Ce moindre format n'est, sans doute, qu'une traduction de l'influence du milieu. En effet, de façon semblable, nous voyons que, dans la race humaine mélando-africaine, les ethnotypes sahéliens correspondant à la sous-race soudanaise sont de taille plus élevée que dans la sous-race gui-

néenne qui peuple le Golfe de Guinée et la sous-race congolaise des forêts équatoriales et subéquatoriales (80).

Aux différences génétiques entre zébus et taurins trypanotolérants sont associées des différences que révèlent des études de biochimie fondamentale, de physiologie et d'immunologie.

Traduction biochimique de différences génétiques

1) Différences dans les hémoglobines de zébus et de taurins

Les études les plus récentes en ce domaine sont dues à J. P. PETIT (51, 52) ; M. BRAEND (3) ; F. VOHRADSKY et C. MAZZANTI (79) ; DOMINGO (15). Les Ndama de race pure n'ont que l'hémoglobine de type A. Il en est de même des taurins Muturu et Lagune. Pour les Baoulé, apparemment moins purs, la fréquence génique est de 0,96 pour l'hémoglobine A et 0,04 (ce qui est très faible) pour l'hémoglobine B. Par contre chez les zébus, on trouve toujours au moins deux hémoglobines : A et B ; quelquefois trois, avec l'hémoglobine C. Chez le zébu Gobra du Sénégal, la fréquence génique des allèles d'hémoglobine A est égale à 0,674 et celle d'hémoglobine de type B à 0,326. PETIT observe, incidemment, une fréquence génique de 100 p. 100 pour l'hémoglobine A chez la race montbéliarde dont le croisement avec les races africaines est intéressant.

Il ne semble pas y avoir de race bovine trypanotolérante en dehors des taurins à hémoglobine AA et la corrélation est certaine. La principale conséquence pratique à tirer de cela consistera dans l'élimination, lors d'une sélection, des animaux hétérozygotes AB ou A B C.

Des études portant sur d'autres espèces animales sont actuellement menées dans plusieurs laboratoires et méritent d'être suivies avec attention (17).

2) Hypothèse d'une corrélation avec des activités enzymatiques différentes

On peut émettre des hypothèses qui sont à vérifier *in vivo* concernant le rôle de la glucose-6-phosphate déshydrogénase. H. FROMENTIN (22), dans ses conclusions, après de nombreux essais de culture de trypanosomes *in vitro*, pense que « la phosphorylation et la glycolyse des hématies entrant dans la composition des milieux classiques sont intimement liées à la mul-

tiplication des trypanosomes dont le métabolisme doit s'intégrer au cycle du glucose, au niveau où intervient la glucose-6-phosphate déshydrogénase. La déficience de celle-ci rompt à la fois le déroulement du cycle du glucose et le déroulement de la culture » (22).

Les études de PETIT et QUEVAL (53), n'avaient pas permis de retenir comme différence biologique, entre zébus et taurins, la déficience en glucose-6-phosphate déshydrogénase mais leur conclusion concernant les Kouris trypanotolérants n'était pas définitive.

Ces exemples indiquent des voies pour d'autres recherches. Les quelques résultats acquis par FROMENTIN ne sont pas généralisables car les expériences n'ont porté que sur *T. brucei gambiense* de l'homme et *T. rotatorium* de la grenouille. Du fait de la spécificité parasitaire, les processus diffèrent certainement suivant les trypanosomes et le terrain. C'est ce qu'il faut élucider sur la base hypothétique d'une corrélation entre la résistance (ou la sensibilité) et des activités enzymatiques, sous contrôle génétique chez les hôtes parasités.

3) Différences entre zébus et Ndama dans leur métabolisme digestif

Des recherches, menées au Laboratoire de Physiologie de Dakar par ARCHAMBAULT de VENCAY *et al.* (1), montrent que les Ndama ont une supériorité marquée sur les zébus quant à la digestibilité de tous les composants de fourrage constitué par la paille de riz. Les résultats obtenus avec du foin de *Panicum* sont assez comparables. Les Ndama utilisent mieux que les zébus les rations contenant peu de cellulose et des quantités importantes d'extractif non azoté. L'utilisation de rations à base de coque d'arachide mélassée, supplémentée, montre une supériorité nette des Ndama dans la production des acides gras volatils, surtout manifeste pour l'acide acétique. Il faut faire une liaison entre ces études et les observations de physiopathologie (*vide infra*).

4) Autres différences relevées dans les études biochimiques portant sur zébus et Ndama

— Selon C. LABOUCHE *et al.* (34), l'urémie moyenne mensuelle des vaches à bosse (race Zébu maure) est significativement moins élevée que celle des vaches sans bosse (race Ndama), d'âge sensiblement égal ; chez ces der-

nières, l'urémie moyenne mensuelle est plus accusée chez les animaux âgés que chez les sujets jeunes.

— Concernant la protéinémie, LABOUCHE et P. AMALOU (35), observent que celle du Ndama est significativement supérieure à celle des zébus, pendant la saison humide et la première partie de la saison sèche. Ensuite le phénomène s'inverse mais les différences ne sont pas significatives. Les zébus paraissent donc stabiliser leurs protéines sériques avec plus de succès que les Ndama. Les modalités d'élevage des deux races au cours de l'expérience permettent de dire qu'il s'agit de propriété intrinsèque des animaux étudiés, sans grand rapport avec l'habitat.

La possibilité de maintenir une protéinémie élevée nous conduit à considérer son incidence dans les phénomènes immunologiques.

Immunologie

a) Facteurs séro-immunologiques

Si la protéinémie est souvent plus élevée chez les bovins Ndama, les taux d'anticorps circulants le sont aussi. Les explications de R. S. DESOWITZ (13), sont à retenir. Selon cet auteur, les stimuli antigéniques reçus dès le jeune âge influent sur la réponse immunologique que fournira le bovin adulte. Le veau Ndama, déjà rendu partiellement immun par le colostrum maternel, deviendra hyperimmun s'il est soumis très tôt aux piqûres de glossines infectées. En l'absence de celles-ci, il ne fournira pas de réaction anamnésique plus importante que celle d'un zébu, même après plusieurs épreuves infectantes. La différence essentielle entre les races sensibles (zébus) et les races résistantes (Ndama) tiendrait au fait que ces dernières sont capables de maintenir un taux d'anticorps très élevé. De plus, les fractions d'immunoglobulines seraient moindres qualitativement et quantitativement chez les zébus et Ndama partiellement immuns comparés aux Ndama hyperimmuns.

Il faut cependant déplorer la rareté des expériences tendant à justifier ces raisonnements sur des bases immunochimiques incontestables. Les animaux utilisés dans la plupart des épreuves ont un passé incertain et sont peu nombreux, ce qui peut induire en erreur dans l'interprétation des faits immunologiques. En comparant des lots de Ndama avec des zébus et les produits de leur croisement, CHANDLER constate en

particulier que le niveau des anticorps dirigés contre *T. vivax* est plus élevé quand il s'agit des Ndama mais du même ordre pour les trois types de bovins en ce qui concerne *T. congolense* (7, 8). Selon DESOWITZ, lorsque Ndama et zébus sont infectés pour la première fois, les réponses immunitaires sont similaires et le taux d'anticorps reste faible. Des bovins Muturu jamais trypanosomés ont même succombé à une primo-infection par *T. vivax*, sans produire d'anticorps appréciables. Cependant les Ndama, soumis à des épreuves infectantes renouvelées, deviennent hyperimmuns à l'égard de *T. congolense* (13).

Des anticorps agglutinants et précipitants ont été mis en évidence chez des animaux trypanotolérants. GRAY (26), dans une étude portant sur 96 Ndama et métis Ndama-Muturu, élevés dans une région à enzootie trypanosomienne, constate que les sérums de 33 des bovins renferment des anticorps agglutinant *T. brucei*, le plus souvent à une dilution inférieure à 1/80, mais quelquefois jusqu'à 1/320. Dans une autre épreuve, il a mis en évidence chez 21 Keteku sur 25 des anticorps précipitants dirigés contre *T. vivax* ou bien *T. brucei*, voire les deux espèces à la fois.

La caractérisation des fractions immunigènes n'est pas très avancée. Dans les expériences de DESOWITZ, relatées ci-dessus, l'analyse micro-électrophorétique révèle que chez les zébus et les Ndama partiellement immuns il y a 2 fractions de gamma-globulines, alors qu'il en existe 3 chez les Ndama hyperimmuns.

Dans une étude électrophorétique quantitative menée en Haute-Volta et portant sur 15 sérums de taurins et 20 de zébus, animaux en bonne santé mais vivant dans des régions enzootiques, GIDEL (24) constate en particulier que les globulines bêta sont en pourcentage plus élevé chez les taurins. Enfin, des enquêtes par immunofluorescence sur sérums de Diakoré et de Ndama du Sénégal, il ressort que les Ndama ont un taux global d'anticorps plus élevé (71).

Ces différentes publications ne précisent pas la nature exacte des fractions de globulines selon la nomenclature actuelle (59) et à travers elles, on n'a que peu de renseignements sur les séquences successives de globulines induisant la résistance sous l'influence des cellules à compétence immunitaire.

D'autres facteurs, comme le complément, ont aussi un rôle important (33).

S'agissant de ruminants sauvages, on peut penser que la trypanotolérance procède de faits similaires. A. G. LUCKINS (40, 41), après analyses de sérums de Guib harnaché (*Tragelaphus scriptus*), constate que les changements dans la composition des IgM et IgG chez ces antilopes, lorsqu'elles sont infectées, sont semblables à ceux observés chez les bovins. De plus, les protéines totales sont en quantité plus importante chez les Guibs infectés que chez ceux qui ne le sont pas.

Les faits, en tout cas, sont loin d'être simples et de nombreuses études sont encore nécessaires pour élucider le mécanisme de la trypanotolérance. Il y a, sans nul doute, des séquences successives d'anticorps, élaborés conformément aux différents types d'antigènes qui varient dans le temps.

On ne saurait passer sous silence le phénomène d'immunosuppression relaté dans les trypanosomiasés bovines (28). Expérimentalement, il est démontré chez des souris infectées de *T. brucei brucei* que les réponses immunitaires, perturbées par les trypanosomes, sont restaurées après traitement trypanocide (47). On peut se demander si l'immunosuppression revêt la même ampleur chez les taurins et les zébus.

b) Facteurs cellulaires

Ce point doit faire l'objet d'une synthèse précise car il y a de nombreuses données dispersées dans la littérature. Une étude comparée des formules leucocytaires chez zébus et Ndama est à entreprendre dans le détail. Si la trypanosomiase peut être accompagnée de lymphocytose (11), il y a sans doute des changements au niveau de ces lymphocytes et des conséquences sur la réponse immunitaire (47). D. NAYLOR (48), note une éosinopénie dans la trypanosomiase des bovins.

Les résultats acquis, pour expliquer le rôle des cellules immunologiquement compétentes dans l'élaboration des anticorps au cours des trypanosomiasés, proviennent surtout d'expériences sur de petits animaux. Nous ne pensons pas nous éloigner du sujet en prenant en considération les trypanosomes du groupe des *Stercoraria*, dont les antigènes sont moins variables, car ils peuvent constituer des modèles pour appréhender la biologie plus complexe des espèces pathogènes transmises par les glossines. Pour quelques-uns de ces trypanosomes donc (*T. lewisi*, *T. musculi*), l'antigène ou ablastino-

gène, provenant de la surface de la membrane des parasites à la phase initiale de l'infection, suscite la formation d'anticorps ou ablastine qui inhibe la division des trypanosomes. Un autre antigène serait à l'origine de l'élaboration d'anticorps agglutinants qui entraînent la disparition des trypanosomes au niveau du sang. Dans le cas de *T. musculi*, l'ablastine est probablement une immunoglobuline IgG sécrétée par les lymphocytes B avec la médiation des lymphocytes T, tandis que l'anticorps trypanocide est une IgM directement sécrétée par les cellules B (2). La séquence immunologique consisterait, à une étape primaire, dans la stimulation des cellules B par les parasites en division, ce qui entraîne la formation d'anticorps trypanosomicide (IgM) ou l'augmentation de l'activité des macrophages : secondairement les cellules T, stimulées elles aussi, activent les cellules B pour leur production d'ablastine (IgG) (65).

Les résultats obtenus dans le groupe *Stercoraria* semblent de même nature que dans celui des *Salivaria* qui renferment les espèces de trypanosomes pathogènes africains. C'est ainsi que A. C. ZAHALSKY et R. L. WEINBERG (82), ont pu démontrer l'élaboration d'IgM chez des rats infectés par une souche monomorphe de *T. brucei*. Cette souche pathogène tue normalement ces rongeurs en 4 jours mais lorsque les rats sont traités par l'acéturate de Diminazène (Bérénil) avant que les trypanosomes entreprennent de varier antigéniquement, il y a production d'anticorps agglutinants correspondant à l'IgM. Lors d'une seconde épreuve infectante, 60 jours après la première, il y a production d'anticorps IgG. Les auteurs concluent que l'interdépendance des lymphocytes T et B dans la production secondaire d'IgG n'est alors pas altérée, comme c'est le cas dans les infections naturelles. Celles-ci, en effet, sont caractérisées par des vagues parasitémiques dues à des populations successives de trypanosomes qui varient antigéniquement et par la suppression de la synthèse de l'IgG. Cela nous conduit à nouveau au phénomène d'immunosuppression. Selon MURRAY *et al.* (46, 47), ce phénomène serait dû à la présence des trypanosomes vivant chez l'hôte et probablement à une défaillance des lymphocytes B de celui-ci (47). Il nous paraît certain que la résistance contre les trypanosomes est liée à des cellules qui élaborent des anticorps sélectifs, notamment les cellules des complexes lymphocytes-macrophages

T. TAKAYANAGI et Y. NAKATAKE (64), par un transfert passif de cellules spléniques prélevées sur des souris immunisées contre *T. gambiense*, arrivent à conférer ultérieurement la résistance à la réinfection. Des faits similaires avaient été constatés par VIENS *et al.* (77, 78).

Sans doute y a-t-il une corrélation entre tous ces faits et le degré d'immunité et, par extension, la trypanotolérance dont le mécanisme est à élucider en prenant comme modèles les bovins eux-mêmes, en plus d'animaux de laboratoire.

Facteurs écologiques

L'habitat, en particulier, tient pour beaucoup dans la manifestation de la trypanotolérance : les races à qui l'on reconnaît des qualités de résistance ne développent une prémunition qu'à la condition de vivre dans une région infestée de glossines. Cela a été mentionné ci-dessus (13). Lorsque des bovins Ndama, élevés en région indemne de trypanosomiase, ont été transférés en zone infestée, ils ont contracté la maladie et n'ont survécu que grâce à des traitements. Si des taurins trypanotolérants sont déplacés de leur aire d'origine dans une autre, tout aussi enzootique, ils peuvent présenter des signes de trypanosomiase au début de leur transfert. Cela tient au fait que les souches de trypanosomes ne sont pas les mêmes d'une région à une autre et qu'il faut un délai pour que les bêtes élaborent de nouveaux types d'anticorps. Mais en général il n'y a pas de maladie grave. FERGUSON (19), rapporte le comportement excellent de taurins Muturu, provenant de diverses localités infestées, situées à une grande distance les unes des autres, et rassemblés dans une zone à faible densité de *Glossina palpalis* ; ces animaux ont bien résisté. La conséquence principale qui découle de ces observations est qu'il est indispensable que les animaux destinés aux régions infestées soient élevés dans un habitat propre à induire une résistance et non hors des zones à tsé-tsé.

Facteurs physiopathologiques

Le résistance aux trypanosomiasés est amoindrie par la malnutrition et les carences alimentaires. Bien que les études aient plus souvent porté sur les petits animaux de laboratoire, on sait que l'alimentation joue un grand rôle chez les bovins. K. J. R. MACLENNAN (42), rapporte l'exemple frappant de zébus maintenus à l'Uni-

versité d'Ibadan, avec risques de trypanosomiase, mais qui n'ont présenté qu'occasionnellement des signes de maladie alors que leurs congénères vivant dans un environnement similaire n'ont pas résisté, parce que mal nourris. G. POJER (54), pense que l'un des facteurs primordiaux du maintien de l'équilibre entre les trypanosomes et leur hôte se trouve dans une alimentation riche et abondante, à base de sucre, de préférence.

Le stress diminue aussi la résistance, de même que la fatigue, notamment chez les animaux de trait, et les maladies intercurrentes.

INDUCTION DE RÉSISTANCE

En dehors de toute considération de particularités ethniques, il est possible d'induire un certain degré de résistance à la trypanosomiase. Il est en effet assez souvent observé que des animaux, sujets à la maladie dans les régions enzootiques, finissent par résister s'ils sont soumis à des traitements périodiques. Dans des essais que nous avons pratiqués sur chèvres, en les infectant par *T. vivax* ou *T. congolense*, puis en les traitant par l'acéturate de Diminazène, il ressort qu'après trois ou quatre épreuves, la parasitémie est faible et la survie prolongée. D'autres ont pu constater des faits similaires avec ce même trypanocide. Des tentatives d'induction de résistance chez le zébu sont à citer : entre autres celles de I. M. SMITH (61) et de M. P. CUNNINGHAM (12). Dans les expériences de SMITH, des zébus reçurent, à intervalles de deux mois, sept doses de *T. congolense* et 7 de Quinapyramine. Six mois après que la dernière dose eut été administrée, les animaux furent soumis 5 fois, à intervalles d'un mois, à des injections de la même souche de trypanosomes : ils ont bien résisté, contrairement aux témoins. CUNNINGHAM, après avoir infecté des zébus par *T. brucei*, puis traité les animaux 14 jours plus tard avec le Bérénil, constate la production d'anticorps neutralisants ; ce lot a résisté aux infections pendant une période allant jusqu'à 8 mois, tandis que les bêtes témoins devenaient parasitémiques en moins de 7 jours.

Toutefois, il semble que la résistance induite ne puisse pas s'établir dans des situations où les risques de trypanosomiasés sont très élevés du fait de l'abondance et de la diversité des gloses et des souches de trypanosomes. Ainsi,

A. J. WILSON *et al.*, 1972, n'ont constaté chez des zébus d'Afrique de l'Est aucune augmentation de résistance en deux ans d'observation pendant lesquelles les animaux devaient être constamment traités dans une région d'hyperenzootie trypanosomienne (92). Les mêmes auteurs, par une étude portant sur des bovins de race Boran, prouvent que les animaux développent une résistance partielle au bout de 2 ans s'ils reçoivent du Bérénil chaque fois qu'ils présentent des signes cliniques de trypanosomiase. Par contre, lorsqu'ils sont traités uniquement après constatation d'une parasitémie patente, l'immunité ne se manifeste pas. Sur le plan de l'induction de l'immunité, dans ces expériences, l'Isomémidium semble l'emporter sur le Bérénil (81).

Le mécanisme de l'induction de résistance après des traitements trypanocides renouvelés doit pouvoir être expliqué, tout comme dans la trypanotolérance naturelle, par la compétence immunitaire des cellules de la lignée lymphoïde de l'hôte. Il y a lieu, ici, de revenir aux travaux de MURRAY *et al.* qui constatent que chez la souris l'infection par *T. brucei* est suivie d'une altération de la réponse immunitaire vis-à-vis de certains autres antigènes, sans doute à cause d'altérations dans la population de lymphocytes B. Cependant les réponses immunitaires sont rétablies après chimiothérapie. Ces auteurs accordent une grande importance au traitement trypanocide dans les régions où la trypanosomiase est endémique (46).

Et nous arrivons, par la force des choses, aux phénomènes de pharmacorésistance, d'infection cryptique, de parasitémie sans signes cliniques, etc... qui comportent une part de résistance artificielle de l'hôte. C'est dire la complexité du sujet du fait de l'intrication de phénomènes disparates obéissant à des lois biologiques encore mal connues.

IV. ÉPIZOOTIOLOGIE ET PATHOLOGIE DE LA TRYPANOSOMIASÉ CHEZ LES ANIMAUX TRYPANOTOLÉRANTS

Si l'avis presque unanime est que le bétail taurin trypanotolérant se comporte très différemment des zébus en ce qui concerne la résistance à la trypanosomiase, tout le monde n'est pas convaincu que cette maladie est inoffensive pour le bétail dit résistant. En vérité, il s'agit d'une parasitose et, même en admettant une

innocuité pour l'hôte tolérant, l'action spoliatrice est certaine : c'est dire que, sur le plan économique, il y a des pertes dans les productions et qu'en élevant ces races trypanotolérantes on se contente, en maintes situations, d'un « mieux que rien », là où il n'est pas possible d'introduire des animaux de grand format.

C. J. ROBERTS et A. R. GRAY, dans leurs études comparatives portant sur zébus, Ndama et Muturu, montrent la résistance de ces derniers en zone infestée : les zébus perdent du poids tandis que les Ndama, en particulier, continuent à croître. Cela avait été observé par R. L. CHANDLER (7, 8) ; de même que VAN HOEVE (75), chez des animaux naturellement infectés par *T. vivax* ou par *T. congolense*. Dans cette dernière observation, les groupes Ndama comme les Muturu ne présentent pas de symptômes cliniques évidents, à la différence des zébus, mais cependant ils accusent une perte de poids en saison sèche. Cet amaigrissement est attribuable à la pénurie de pâturage. Les Muturu sont par ailleurs sujets, pendant la saison des pluies, à une nécrobacillose du pied pouvant entraîner la mort.

On note quelquefois une forte incidence de trypanosomiase chez le bétail taurin (25). L'incidence serait, selon nous, saisonnière et liée à l'alimentation. J. MARTIGNOLLES et ADJOVI (43), avaient noté au Fouta-Djallon que beaucoup de bovins présentaient des signes cliniques de trypanosomiase, confirmée parfois par la microscopie. La maladie était favorisée par la pénurie de pâturage en fin de saison des pluies et la situation n'avait pu être améliorée que grâce à des trypanocides. Les observations faites par K. IGE et A. A. AMODU (30), sur des femelles de Ndama, exposées à des infections naturelles de *T. vivax*, *T. congolense* et *T. brucei* ou des infections mixtes, montrent que malgré la résistance des animaux, leur fertilité est affectée.

En général, on trouve chez le bétail tolérant les principales espèces de trypanosomes pathogènes du bétail africain : *T. vivax*, *T. congolense*, *T. brucei* ou les espèces voisines de même sous-genre.

MARTIGNOLLES et ADJOVI avaient relevé à Labé les fréquences suivantes chez les animaux positifs : groupe de *T. congolense* : 24 ; de *T. brucei* : 65 ; infection mixte *T. congolense-T. brucei* : 134.

Dans une étude faite en Casamance, Sénégal,

et qui remonte à 1968 (68), nous avons trouvé les fréquences suivantes chez des animaux Ndama au sens large :

— infection mixte à <i>T. vivax</i> et <i>T. theileri</i>	1
— infection mixte à <i>T. vivax</i> , <i>T. theileri</i> et Microfilaires	1
— infection mixte à <i>T. congolense</i> et Microfilaires	1
— infection à <i>T. congolense</i> seule	3
— infection à <i>T. theileri</i> et Microfilaires ..	4
— infection à <i>T. theileri</i> seule	30
— infection par Microfilaires seules	45
— Lames sans parasites apparents	245

Comme on le constate, les porteurs de trypanosomes pathogènes sont peu nombreux, à la lecture des lames. Par hémoculture, on trouve que 72,6 p. 100 des Ndama hébergent *T. theileri*. Lors d'une enquête menée pendant la saison des pluies de 1975, dans une autre région de Casamance (Ziguinchor), je n'ai trouvé, sur 179 analyses de lames, que deux animaux à parasitémie lisible de *T. congolense* ; un grand nombre, comme précédemment hébergent *T. theileri*. Plus récemment, une autre série d'analyses indique deux infections apparentes de *T. congolense* et 34 de *T. theileri* sur 189 bovins (73).

En faisant le bilan d'observations portant sur cinq années, il apparaît qu'au Sénégal, dans l'aire d'élevage des Ndama, lorsque la parasitémie est lisible sur lames, le pourcentage d'infection par *T. congolense* est nettement supérieur à celui des autres espèces de trypanosomes pathogènes (70). A titre d'exemple, relevons les résultats obtenus en mai 1974 sur 298 Ndama : 33 ont une parasitémie lisible soit 11,4 p. 100 ; 29 de ces animaux hébergent *T. congolense*, soit 88 p. 100 des cas positifs, 3 *T. vivax*, soit 9 p. 100 et 1 présente une infection mixte *T. congolense-T. vivax*.

« Il a été observé quelquefois, en particulier au Nigeria, que le bétail exposé pour la première fois au risque des tsé-tsé, présente plus fréquemment des infections à *T. vivax*, alors que chez celui qui est né, ou a été élevé dans les régions contaminées, les infections à *T. congolense* prédominent. La nature de la réponse immunitaire chez l'animal pourrait être la principale cause de cette réponse à l'infection. » Telle est une conclusion du rapporteur de la section *Epizootologie de la Trypanosomiase*, lors du Colloque de Paris de mars 1974 (*loc. cit.* 22). Cela explique en partie nos observations. Mais on peut penser

aussi que les Ndama résistent moins bien contre *T. congolense*. Ainsi, des ânes et des bovins, placés dans le même habitat, dans la province du Niombato, Sénégal, ont des pourcentages d'infection différents : sur 31 analyses pratiquées sur des Ndama suspects, 12 sont positives avec 11 fois *T. congolense* et une seule fois *T. vivax* ; par contre sur 12 ânes examinés, on trouve, sur 8 infectés : 5 fois *T. vivax*, 1 fois *T. congolense*, 1 fois *T. vivax-T. congolense* et 1 fois *T. vivax-T. brucei* (73).

Les statistiques sur les pourcentages d'animaux Ndama présentant une parasitémie lisible, donnent des résultats variables suivant les localités et les époques de l'année. Le pourcentage peut atteindre 11 à 15 p. 100 dans les cas de moyenne infestation. Cependant, nous avons observé des valeurs de 22 à 40 p. 100 en décembre, période qui suit l'hivernage et où les glossines sont encore très nombreuses. Dans l'aire d'élevage des métis Diakoré, le nombre de bêtes infectées est généralement élevé, jusqu'à 55 p. 100, comme indiqué dans une note antérieure (69).

Il arrive que les bovins trypanotolérants manifestent une trypanosomiase clinique mortelle, aiguë ou chronique. Les symptômes de maladie sont alors les mêmes que ceux classiquement observés : accès parasitémiques accompagnés d'hyperthermie, nonchalance, larmolement, hypertrophie ganglionnaire, anémie sévère. Les faits pathologiques et les causes de la mort ne diffèrent pas dans ces cas de la maladie des zébus. L'évolution chronique peut entraîner la mort mais si les conditions s'améliorent les animaux trypanotolérants peuvent se rétablir de façon satisfaisante.

Les statistiques épizootiologiques sont rares concernant les chèvres et les moutons trypanotolérants. Il semble, ici aussi, que les infections par *T. congolense* l'emportent sur celles par *T. vivax*.

Il y a lieu de compléter les enquêtes d'épizootiologie concernant la trypanosomiase chez les races trypanotolérantes dans les différents pays où vivent ces animaux. Certes, des données existent en ce domaine mais la plupart ne sont pas actuelles et l'épizootiologie est une science dynamique dont les sujets d'étude sont soumis à des variations dans le temps et suivant les régions. Nécessaires aussi sont les recherches sur les maladies des bovins trypanotolérants autres que la trypanosomiase car les affections

intercurrentes diminuent la résistance à cette maladie et compromettent certainement un bon rendement dans les élevages. C'est pourquoi nous tenons à signaler quelques-unes des maladies les plus fréquentes dans les régions d'élevage de Ndama au Sénégal.

V. MALADIES AUTRES QUE LES TRYPANOSOMIASSES

Au premier rang les parasitoses. Cela parce que la lutte contre les grandes épizooties bactériennes ou virales a fait ses preuves et les résultats sont excellents. Certaines parasitoses, par contre, limitent les productions animales par mortalité des jeunes en bas âge et retard dans leur croissance, du fait de polyparasitisme. Cela peut être dit à propos de toutes les régions d'élevage.

Concernant les helminthoses, la situation n'est pas, semble-t-il, très grave en Casamance, sauf pour quelques affections particulières. La raison en est, sans doute, que les animaux trouvent toute l'année suffisamment de ressources fourragères et d'eau pour entretenir un bon état général de leur organisme et résister ainsi efficacement à l'agression des parasites intestinaux. Cependant la fasciolose due à *Fasciola gigantica* cause des pertes. Les jeunes, du fait du pullulement des mouches, souffrent de thélaziose oculaire due à *Thelazia rhodesi*. Telles sont quelques-unes des observations de G. VASILIADES (76).

Les eimerioses (coccidioses) ajoutent leurs effets.

Au parasitisme gastro-intestinal dû à des helminthes et des coccidies il faut ajouter l'action des ectoparasites et des maladies qu'ils peuvent transmettre. Les tiques sont souvent nombreuses ; de même que les diptères vulnérants autres que les glossines. Mais les actions néfastes des parasites qui nous paraissent les plus dommageables sont celles des hémoparasites, tels que les *Babesia*, les *Theileria* et les Microfilaires de *Filaroidea*. Dans une récente tournée en Casamance, les animaux examinés étaient pour la plupart en mauvais état, sans qu'on puisse en rattacher la cause à la trypanosomiase. L'analyse des lames révèle une infestation, chez un grand nombre de bêtes, par *Babesia bigemina*, *Theileria mutans* et des Microfilaires.

Ces quelques relations de faits sont pour attirer l'attention sur la nécessité d'un plan de zootechnie des animaux trypanotolérants qui accorderait une aussi grande importance à l'ethnologie des races, leur élevage, leur sélection, leur multiplication, leur croisement avec d'autres souches, qu'à tous les problèmes de pathologie qui pourraient constituer un obstacle dans ces efforts.

Pour les différentes activités de recherche et de production portant sur les animaux trypanotolérants, on ne peut que recommander ici la lecture d'un rapport de la F. A. O. à ce sujet (18).

La sélection de la résistance naturelle et l'induction de la résistance grâce aux recherches sont parmi les actions prioritaires pour développer l'élevage dans tous les pays d'Afrique concernés par les trypanosomiasés animales.

SUMMARY

Trypanotolerance. Review on actual knowledge

In reviewing the actual knowledge on trypanotolerance, as synthesized in the present paper, the author presents some zootechnical data dealing with the actual breeds of african humpless cattle, their morphological feature and productivity. Some cross-breeds between trypanotolerant cattle and zebu (or foreign animals) are also examined for comparison purposes. Concerning the biological fundamentals of trypanotolerance, an important part of this paper refers to some experimental results indicating increased resistance in african humpless breeds as the NDama and the dwarf shorthorn. Such a resistance is not an absolute one and it has been observed in several occasions sensitivity to diseases other than trypanosomiasis. Some other species of trypanotolerant animals, among which goats, sheep and horses, are briefly presented. Biological bases of trypanotolerance are even ill defined due to the complexity of the phenomenon. However there is some evidence that immunological capabilities of trypanotolerant animals are related to genetic factors and are fully expressed when the breeds living in tsetse-infested areas have the benefit of a good husbandry.

RESUMEN

La tripanotolerancia. Revista de los conocimientos

Este sintesis pasa revista de la zootecnia del ganado tripanotolerante : razas criadas, características morfológicas, productividad. Se comparan los animales proviniendo de cruzamientos entre taurinos tripanotolerantes y cebues o razas no africanas. Se dan indicaciones concerniendo a las bases biologicas de la tripanotolerancia y a menudo, como referencias, resultados experimentales que evidencian una buena resistencia de los taurinos africanos. Dicha resistencia no está absoluta y la incidencia de otras enfermedades que la tripanosomiasis tiene consecuencias enfadosas sobre el ganado tripanotolerante. Sobretudo se trata de los bovinos pero tambien de otros animales. Las bases biologicas de la tripanotolerancia son complejas y mal definidas, pero verosimilmente factores geneticos compronan aptitudes inmunologicas, enteramente manifestadas por animales bien mantenidos en un medio infestado por moscas tse tse.

BIBLIOGRAPHIE (*)

1. Ablastin : the phenomenon. *Expl. Parasit.*, 1975, **38** (3) : 303-369.
2. CECCALDI (J.), VAUCEL (M.). Concerning a sleeping sickness patient observed at irregular intervals during 16 years (Chronic infection or reinfection). I. S. C. T. R., 6^e Réunion, Salisbury, 1956, p. 185-191.
3. CHANDLER (R. L.). Etude comparative sur la résistance aux trypanosomiasés du Ndama de l'ouest africain. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 1952, **46** (2) : 127-134.
4. CHANDLER (R. L.). Studies on tolerance of NDama cattle to trypanosomiasis. *J. comp. Path. Ther.*, 1958, **68** : 253-260.
5. DESOWITZ (R. S.). Studies on immunity and host parasite relationships. 1. The immunological response of resistant and susceptible breeds of cattle to trypanosomal challenge. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 1959, **53** (3) : 293-313.
6. DOMINGO (A. M.). Contribution à l'étude de la population bovine des Etats du Golfe du Benn. Thèse Doct. d'Etat vét. Ecole inter-Etats des Sciences et Médecine vétérinaires de Dakar, 1975-1976, n° 1, 148 p. polycopié.
7. F. A. O. Rapport de la première consultation d'experts sur la recherche concernant la trypanotolérance et l'élevage du bétail trypanotolérant. Rome, F. A. O., 1976 (AGA-820), 42 p.

28. HOLMES (P. H.), MAMMO (E.) *et al.* Immunosuppression in bovine trypanosomiasis. *Vet. Rec.*, 1974, **95** : 86-87.
31. JOUVE (J. L.), LETENNEUR (L.). Etude en Côte-d'Ivoire, de la croissance de taurillons Ndama entretenus suivant divers modes d'embouche, p. 191-198. In : L'embouche bovine en Afrique tropicale et à Madagascar. Colloque de Dakar, Sénégal 4-8 déc. 1973. Maisons-Alfort, I. E. M. V. T.
36. LAPEYSSONNIE (L.). Deuxième note concernant un cas exceptionnel de trypanosomiase. Parasitémie observée depuis 21 ans sans signes cliniques appréciables chez une malade traitée inefficacement pendant les dix premières années. *Bull. Soc. Path. exot.*, 1960, **53** (1) : 28-32.
37. LARRAT (R.), CAMARA (A.), CHALUMEAU (P.). Les bovins Ndama du Sénégal. *Bull. Serv. Elev. Ind. anim. A. O. F.*, 1948, **1** (4) : 15-21.
38. LEGEAY (G.). Quelques observations sur le croisement Tarentais-Ndama en guinée française. *Bull. Serv. Elev. Ind. anim., A. O. F.*, 1949, **2** (1) : 7-11.
44. MONNIER-CAMBON (J.). Etude des chromosomes de *Bos indicus*. *C. R. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 1964, **259** : 3840-3843.
49. PAGOT (J.). Les races trypanotolérantes. Colloque sur les moyens de lutte contre les trypanosomes et leurs vecteurs, Paris, 12-15 mars 1974, p. 235-248.
51. PETIT (J. P.). Détermination de la nature des hémoglobines chez 982 bovins africains et malgaches (taurins et zébus) par électrophorèse sur acétate de cellulose. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1968, **21** (3) : 405-413.
57. ROBERTS (C. J.), GRAY (A. R.). Studies on trypanosome-resistant cattle. II. The effect of trypanosomiasis on Ndama, Muturu and Zebu cattle. *Trop. anim. Hlth. Prod.*, 1973, **5** (4) : 220-233.
62. STEPHEN (L. E.). Observations on the resistance of West African Ndama and Zebu cattle to trypanosomiasis following challenge by wild *Glossina morsitans* from an early age. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 1966, **60** : 230-246.
81. WILSON (A. J.), PARIS (J.) *et al.* Observations on a herd of beef cattle maintained in a tsetse area. II. Assessment of the development of immunity in association with trypanocidal drug treatment. *Trop. anim. Hlth. Prod.*, 1976, **8** (1) : 1-11.

(*) La bibliographie complète (92 réf.) sera communiquée aux personnes qui en feront la demande auprès de la Rédaction de la Revue.