

Influence de l'intervalle du repas d'entretien sur la compétence vectorielle de *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) vis-à-vis de *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 - Morphologie et cycle du parasite

J.M. Kazadi ¹ P. Kageruka ¹ B. Losson ²

M. Jochems ¹ J. Van Hees ¹

Mots-clés

Glossina palpalis palpalis - Fréquence des repas - Vecteur de la maladie - *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 - Rat - Analyse statistique.

Résumé

La compétence vectorielle (CV) de *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) a été évaluée en nourrissant une seule fois 1 304 mouches ténérales sur un rat infecté avec *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125. Les niveaux d'infection de l'intestin moyen, du proventricule et des glandes salivaires diffèrent significativement entre les sexes, mais non avec la longueur du jeûne entre les repas d'entretien. Chez les mouches nourries, par la suite, sur des rats non infectés, à intervalle de trois jours, la CV des mâles est significativement plus élevée que celle des femelles. La métacyclogenèse se traduit par l'invasion successive des trypomastigotes dans l'intestin moyen, le proventricule et les glandes salivaires. L'invasion parasitaire reste permanente dans chaque site colonisé.

■ INTRODUCTION

Pour évaluer le risque de la trypanosomose humaine et animale, il est nécessaire de déterminer le taux d'infection des glossines (28).

Les notions de capacité vectorielle et de compétence vectorielle (CV) ont beaucoup évolué et demeurent, de manière générale, appliquées à la dissémination des infections causées par des arthropodes. Reisen (41) définit la capacité vectorielle comme étant le nombre de nouvelles infections disséminées journalièrement chez un sujet par un vecteur. Elle reste, *a posteriori*, estimée à partir des paramètres qui décrivent la densité du vecteur, son taux de survie et son hôte. Meyer (30) appréhende la compétence vectorielle comme une interaction entre des variables extrinsèques et intrinsèques basée sur le mécanisme de transmission du parasite par le vecteur.

Contrairement à la capacité vectorielle, la compétence vectorielle est très souvent mesurée expérimentalement en laboratoire, après une période d'incubation suivant laquelle le vecteur s'infecte après s'être gorgé sur un hôte parasité. Le Ray (22) a défini la capacité vectorielle intrinsèque (CVI) des glossines comme l'aptitude phy-

siologique qu'elles possèdent à acquérir et transmettre le trypanosome, c'est-à-dire, une quantification du taux de colonisation intestinale et de migration du trypanosome vers les glandes salivaires ou le proboscis du vecteur, ainsi que l'étude objective des facteurs modulant la susceptibilité vectorielle.

Dans cette étude, le concept de compétence vectorielle s'inscrit conformément à la terminologie et à la définition énoncées par Meyer (30). Pour éviter toute confusion chez le lecteur, un seul des trois termes a été employé. L'expression compétence vectorielle a été utilisée à la place de capacité vectorielle et capacité vectorielle intrinsèque.

La modélisation de l'association entre le vecteur, le trypanosome et le mammifère exige la mise en évidence des facteurs endogènes et exogènes susceptibles d'influencer cette compétence vectorielle. Les recherches, entamées au début de ce siècle, ont déjà été approfondies par plusieurs auteurs, notamment par Baker (2), Black (3), Duke (8), Fairbairn et Culwick (11), Harmsen (13), Langley (19), Mihok (31), Welburn et Maudlin (51).

Cependant, l'étude de la compétence vectorielle ne peut être envisagée sans une sélection préalable d'un bon couple constitué par cette association. Un des facteurs peu expliqué jusqu'à présent est l'influence de l'intervalle des repas d'entretien dans le maintien de la métacyclogenèse.

Le présent travail a donc pour but de vérifier cette influence sur la compétence vectorielle de *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-

1. Institut de médecine tropicale Prince Léopold, Département de santé animale, Nationalestraat 155, 2000 Antwerpen 1, Belgique

2. Service de parasitologie, Faculté de médecine vétérinaire, B-43, Sart-Tilman, Université de Liège, 4000 Liège, Belgique

Bemba, Zaïre) infectée par *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125.

■ MATERIEL ET METHODES

Glossines

Des mouches ténérales (n = 1 304) de *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) provenant de modules d'élevage de l'Institut de médecine tropicale d'Anvers (IMT) ont été utilisées pour cette expérience. La population comprenait 766 femelles et 538 mâles âgés de 6 à 32 h avec un rapport entre les sexes de 1,4 : 1. L'historique de la dynamique de cette lignée a déjà été décrite par Elsen et coll. (10).

Trypanosomes

Le pedigree de *T. b. brucei* MAVUBWE/66/EATRO 1125 a déjà fait l'objet d'une description détaillée (21). La caractérisation infraspécifique de cette souche a été réalisée par sérologie (9), l'hybridation de l'ADN (39) et l'électrophorèse isoenzymatique (45).

Son stabilat, cryopréservé sous le code ITMAV 240792, a été utilisé après des essais de transmission cyclique réalisés avec succès sur cobaye par *G. palpalis gambiensis* (Maisons-Alfort) et ultérieurement par *G. palpalis gambiensis* (Bobo-Dioulasso).

Hôte-animal

T. b. brucei EATRO 1125 a été réactivé sur des rats Wistar albinos de 200 g. Les animaux ont été inoculés par voie intrapéritonéale avec 0,5 ml de ce stabilat montrant une parasitémie d'antilog 7,5 selon l'échelle d'évaluation d'Herbert et Lumsden (14). Pour favoriser l'évolution parasitémique, les rats ont reçu ensuite une injection intrapéritonéale de cyclophosphamide (Endoxan®, ASTA MEDICA S.A./N.V./A.G.), à la dose de 80 mg/kg P.V.

Le second passage mécanique a été effectué sur trois rats et, sous l'induction de cyclophosphamide, leur parasitémie a été maintenue pendant 8 jours à un plateau compris entre l'antilog 8,1 et 8,4.

Repas infectieux

Des femelles et des mâles de *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) ont été nourris simultanément, pendant 20 min, sur un rat parasitémique anesthésié au pentobarbital sodique (Nembutal®, CEVA), à la dose de 25 mg/kg P.V.

La parasitémie du rat a été enregistrée au cours du repas et la formule pléomorphique a été établie sur la base d'un comptage de 500 trypanosomes, après coloration des frottis sanguins par la méthode panoptique de Pappenheim (46).

Après une anesthésie de 3 min réalisée sous une cloche contenant une atmosphère d'azote, les glossines gorgées sont séparées des mouches non repues qui ont été écartées de l'expérience.

Repas d'entretien

Le repas d'entretien, d'une durée de 10 min, a été pris sur un lot de rats indemnes selon les modes d'intervalle suivants :

- groupe A : glossines recevant le repas d'entretien tous les jours ;
- groupe B : glossines recevant le repas d'entretien à intervalle de deux jours ;
- groupe C : glossines recevant le repas d'entretien à intervalle de trois jours.

Les rats ont été utilisés une seule fois afin de déterminer la période de maturation de l'infection des glossines. La méthode du *buffy coat* a été utilisée pour détecter la parasitémie subclinique des rats nourriciers. Puis, les animaux infectés ont été remplacés par des sujets sains.

Maintenance des mouches

Les mouches ont été maintenues pendant 30 j dans un local aménagé pour les transmissions cycliques où la température moyenne atteignait $25 \pm 0,5^\circ\text{C}$ et 80 ± 5 p. 100 d'humidité relative avec un rythme alterné de 12 h de lumière artificielle (lampes à néon) et d'obscurité.

Dissection

Toutes les mouches mortes ou survivantes ont été disséquées à partir de J_{30} (Moyenne = $32 \pm 1,58$ j) de l'expérience ainsi que les glossines mortes précocement, selon la technique de Kazadi et coll. (16). Les organes de prédilection des trypanosomes chez la mouche, à savoir l'intestin moyen, le proventricule et les glandes salivaires ont été examinés séparément.

La recherche des trypanosomes a été effectuée sur des préparations montées entre lame et lamelle observées au microscope à contraste de phase (x 400).

Compétence vectorielle et analyse statistique

La compétence vectorielle (CV) a été calculée selon la formule proposée par Le Ray (22).

$CV = p \times m$ dans laquelle :

- l'indice procyclique $p = n'/n$ avec n' : nombre de mouches infectées au stade procyclique et n : nombre de mouches disséquées ;

- l'indice métacyclique $m = n''/n'$ avec n'' : nombre de mouches infectées au stade métacyclique et n' : nombre de mouches positives aux infections intestinales.

Les données de l'expérience relatives à la CV, telles que les taux de gorgement et de mortalité, l'influence du sexe et le jeûne, ont été analysées d'après la table des contingences du test du χ^2 de Pearson.

■ RESULTATS

Le taux de gorgement des femelles et des mâles de *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) enregistré au cours du repas infectieux est présenté dans le tableau I. Il existe une différence très significative entre les femelles et les mâles ($\chi^2 = 41,94$; $P = 0,00$), les femelles se sont relativement moins gorgées que les mâles.

Tableau I

Taux de gorgement des femelles et des mâles de *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) au moment du repas infectieux

	Gorgées		Non-gorgées	
	n	(%)	n	(%)
Femelle	517	(67.49)	249	(33.51)
Mâle	449	(83.45)	89	(16.55)
Total	966	(74.07)	338	(25.93)

Tableau II

Taux de mortalité précoce avant J₃₀ des femelles et des mâles de *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre)

Intervalle de repas	1 j		2 j		3 j	
	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle
Nombre initial	182	147	186	140	177	148
Mortalité (n) (%)	22 (12,08)	12 (8,16)	15 (8,06)	68 (44,28)	n=32 (18,07)	n=68 (45,94)

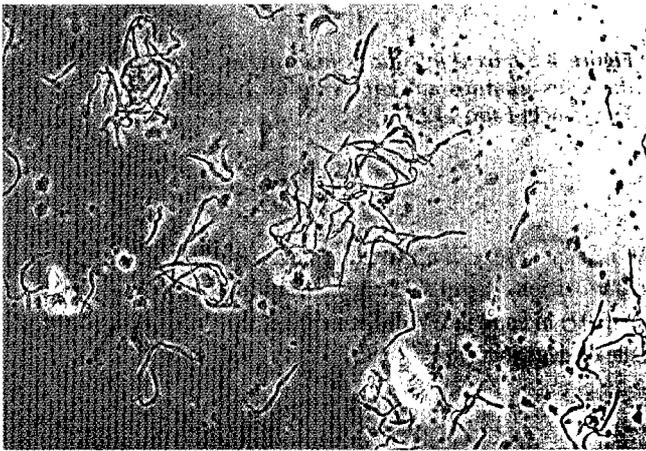


Figure 1 : formes mésocycliques.

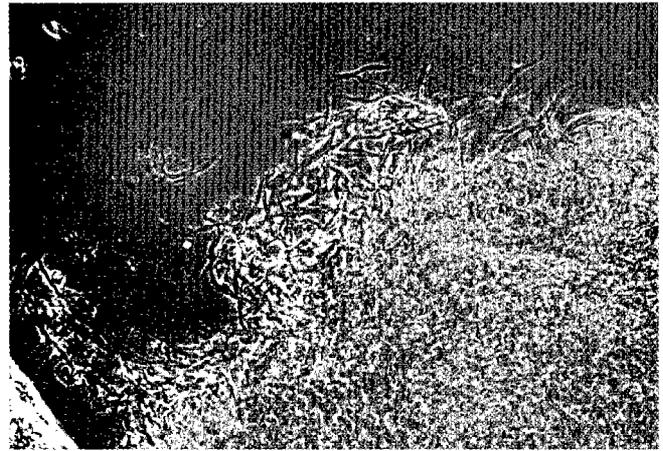


Figure 2 : formes mésocycliques après rupture du proventricule.

Le critère d'appréciation du gorgement des mouches est la distension de l'abdomen par du sang rouge vif. Le ventre plat ou rempli du méconium indique des mouches non gorgées.

L'anesthésie des rats avec le Nembutal® induit un bon relâchement musculaire favorisant la prise du sang par les glossines.

Les taux de mortalité suivis jusqu'à J₃₀ sont présentés dans le tableau II. Il n'y a pas de différence significative observée entre les mâles et les femelles ($\chi^2 = 1,35$; $P = 0,24$) nourris quotidiennement. En revanche, il existe une différence très significative entre les sexes ($\chi^2 = 69,06$; $P = 0,00$) chez les mouches nourries à intervalle de deux jours, ainsi qu'à trois jours ($\chi^2 = 29,38$; $P = 0,00$). Les taux de mortalité des mâles sont plus élevés que ceux des femelles. Toute modalité de nutrition confondue, on observe une différence très significative ($\chi^2 = 64,00$; $P = 0,00$) entre les femelles et les mâles concernant leur taux de mortalité. Il y a, de plus, une influence significative des modes du régime sur le taux de mortalité des femelles ($\chi^2 = 8,30$; $P = 0,01$) et celui des mâles ($\chi^2 = 66,36$; $P = 0,00$).

Des observations faites sur 16 glossines mortes précocement entre J₁₀ et J₁₄ ont révélé que deux d'entre elles présentaient des infections du tractus digestif et des glandes salivaires sans installation au niveau du cibarium. Une autre mouche a montré, après neuf jours, la présence de trypanosomes dans les glandes salivaires.

L'examen de l'hémolymphe a permis de mettre en évidence des trypanosomes chez trois glossines mortes respectivement à J₁₆, J₂₀ et J₂₇.

Des examens microscopiques d'organes de mouches mortes précocement ont montré que le proventricule héberge parfois, en dehors des formes mésocycliques typiques ou proventriculaires (figures 1,

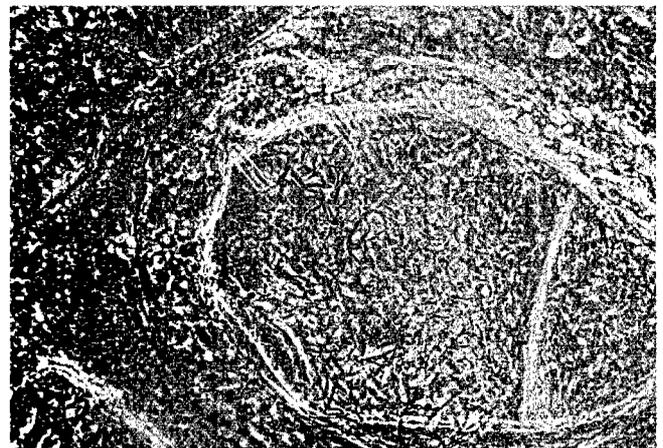


Figure 3 : formes mésocycliques dans la lumière du proventricule.

2 et 3), des formes épimastigotes, des formes en têtard et/ou sphéromastigotes. Les formes proventriculaires ont souvent été observées au niveau du cibarium et du proboscis. Les glandes salivaires renfermaient à la fois des formes sphéromastigotes, épimastigotes et métacycliques.

Les formes procycliques, dérivant des formes courtes du sang circulant, ont été observées dans des replis de l'espace ectopéritrophique. Elles étaient grêles ou effilées avec un flagelle libre et se

caractérisaient par une grande multiplication. Les formes mésocycliques se localisaient dans la lumière et dans l'espace ectopéritrophique du proventricule. Elles étaient plus développées que les formes procycliques et possédaient une membrane ondulante peu apparente. Leur présence semblait permanente dans cet organe et indiquait, dans tous les cas, celle des formes procycliques.

La figure 4 résume les taux d'infection des femelles et des mâles de *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) vis-à-vis de *T. b. brucei* EATRO 1125. Elle montre les grandes différences existant entre l'infection des glandes salivaires et celle du proventricule, selon les espacements des repas de sang. Bien que plusieurs formes coexistent dans le proventricule et les glandes salivaires, cette figure 1 révèle surtout les trois principales formes présentes, respectivement dans l'intestin moyen, le proventricule et les glandes salivaires.

Les tableaux III, IV et V indiquent les résultats de la CV en relation avec les intervalles des repas d'entretien. Les rats nourriciers sont devenus positifs, à partir de J₁₈, avec une parasitémie de l'ordre de l'antilog 7,5 et 7,8.

Chez les femelles, il n'existe pas de différence significative ($\chi^2 = 3,04$; $P = 0,21$) entre la CV des mouches gorgées à intervalles allant d'un à trois jours (tableau III).

Chez les mâles, il n'existe pas de différence significative ($\chi^2 = 1,47$; $P = 0,47$) entre la CV des mouches gorgées, soit quotidiennement, soit à intervalle de deux ou trois jours (tableau IV).

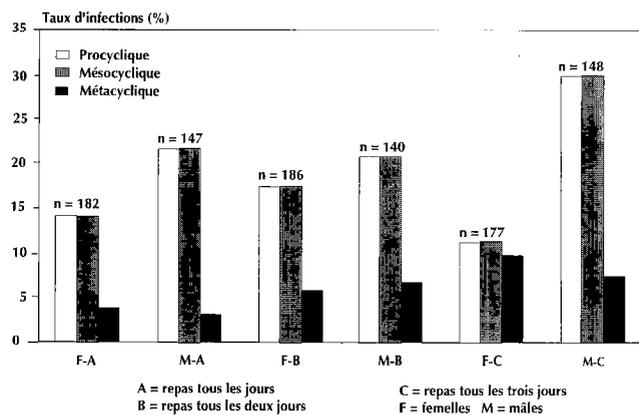


Figure 4 : taux d'infections intestinales, proventriculaires et dans les glandes salivaires de *G. p. palpalis* (Zaïre) par *T. b. brucei* Eatro 1125.

Au niveau du sexe, il n'existe pas de différence significative entre la CV des femelles et des mâles nourris tous les jours ($\chi^2 = 3,13$; $P = 0,07$) ni entre la CV des femelles et des mâles nourris à intervalle de deux jours ($\chi^2 = 0,45$; $P = 0,49$) (tableau IV).

Tableau III

Compétence vectorielle (CV) des femelles de *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) en relation avec la période de jeûne

Intervalle de repas	1 j			2 j			3 j			
	Indice	PRO	MESO	META	PRO	MESO	META	PRO	MESO	META
n		26	26	1	33	33	2	20	20	2
(%)		(14,30)	(14,30)	(3,8)	(17,65)	(17,65)	(6,06)	(11,36)	(11,36)	(10,0)
CV		0,0054			0,0107			0,0113		

PRO : procyclique ; MESO : mésocyclique ; META : métacyclique

Tableau IV

Compétence vectorielle (CV) des mâles de *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) en relation avec la période de jeûne

Intervalle de repas	1 j			2 j			3 j			
	Indice	PRO	MESO	META	PRO	MESO	META	PRO	MESO	META
n		32	32	1	29	29	2	39	39	3
(%)		(21,77)	(21,77)	(3,13)	(20,86)	(20,86)	(6,90)	(30,00)	(30,00)	(7,69)
CV		0,0068			0,01439			0,0230		

PRO : procyclique ; MESO : mésocyclique ; META : métacyclique

Tableau V

Compétence vectorielle de *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre), sexes confondus

Intervalle de repas	1 j			2 j			3 j		
	Indice	PRO	MESO	META	PRO	MESO	META	PRO	MESO
n	58	58	2	62	62	4	59	59	5
(%)	(17,68)	(17,68)	(3,45)	(19,02)	(19,02)	(6,45)	(19,28)	(19,28)	(8,47)
CV	0,0060			0,0122			0,0167		

PRO : procyclique ; MESO : mésocyclique ; META : métacyclique

Il existe une différence très significative imputable au sexe ($\chi^2 = 11,86$; $P = 0,00$) entre la CV des mouches gorgées à intervalle de trois jours : les mâles sont plus infectés que les femelles (tableau IV).

Il n'existe pas de différence significative ($\chi^2 = 0,21$; $P = 0,645$) entre la CV des glossines nourries quotidiennement et celle des mouches nourries à intervalle de deux jours (tableau V).

Il n'existe pas de différence significative ($\chi^2 = 0,03$; $P = 0,861$) entre la CV des glossines nourries tous les jours et celles des mouches nourries à intervalle de trois jours (tableau V).

La formule pléomorphique, en fonction de l'antilogarithme parasitémiq, est consignée dans le tableau VI. Elle montre que les formes longues, intermédiaires et courtes sont bien représentées aux différents degrés de la parasitémie.

■ DISCUSSION

Gorgement

Dans cette expérience, le taux de gorgement obtenu après le repas infectieux paraît satisfaisant ; il est notamment influencé par l'avidité des mouches ténérales liée à l'épuisement de leurs réserves alimentaires et par la relaxation musculaire des rats sous l'influence de l'anesthésie.

On constate, toutefois, que 25,92 p. 100 des mouches ténérales ($n = 338$) ont été écartées de l'expérience, faute d'avoir absorbé le repas infectieux. Ce refus peut être imputé aux manipulations précédant l'expérimentation et au niveau de leurs réserves au moment du repas.

Lors de leur sexage, les mouches subissent, par nécessité, un traitement assez drastique consistant à une mise au froid entre 0 et 2°C pendant 5 min environ. Ce procédé peut ralentir ou supprimer le métabolisme des tsé-tsé et entraîner de l'inappétence.

Age

La transmission cyclique du sous-genre *Trypanozoon* dépend de plusieurs conditions ; l'une d'elles exige que les mouches restent ténérales pour s'infecter (20). Chez la glossine, l'âge de moins de 30 h est admis par beaucoup d'auteurs (18, 24, 38, 53) comme étant le plus susceptible à l'infection. Cependant, Gingrich et coll. (12) ont montré qu'une proportion faible de glossines parvient quand même à s'infecter au-delà de 48 h.

Taux d'infection

Des essais de transmission cyclique de *T. b. brucei* EATRO 1125 par *G. p. palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) ont déjà été réalisés par

Tableau VI

Pléomorphisme de *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 chez le rat en fonction de la parasitémie

Parasitémie (antilog)	Formes longues		Formes intermédiaires		Formes courtes	
	n	(%)	n	(%)	n	(%)
8,4	194	(38,80)	165	(33,00)	141	(28,20)
8,4	254	(50,80)	181	(36,20)	65	(13,00)
8,25	150	(30,00)	185	(37,00)	165	(33,00)
8,25	81	(16,20)	186	(37,20)	233	(46,60)
8,1	59	(11,80)	150	(30,00)	291	(58,20)
8,1	87	(17,40)	189	(37,80)	224	(44,80)
8,1	57	(11,40)	226	(45,20)	217	(43,40)
8,1	137	(27,40)	152	(30,40)	211	(42,20)

Le Ray (22) qui a observé que seulement 3 p. 100 des mouches acquerraient une infection intestinale.

L'analyse des résultats du tableau V montre, selon les modes d'intervalle du repas d'entretien, que moins de 20 p. 100 de mouches ténérales ont été infectées à la fois dans l'intestin moyen et le proventricule. Maudlin et Welburn (26) ont démontré que le caractère réfractaire des mouches ténérales à l'infection trypanosomienne est sous l'influence de plusieurs lectines de l'intestin moyen. Selon ces auteurs et selon Wijers (50), leur susceptibilité est contrôlée par l'activité de l'endochitinase induite par les bactéries de l'intestin moyen. Cette susceptibilité n'exclut pas la différence des taux de maturation observée chez les deux sexes.

Infection du proventricule

L'infection proventriculaire est une éventualité dont il faut tenir compte au cours des expériences de transmission. Van Hoof et coll. (47) soulignent que dans toutes ces observations, l'invasion des glandes salivaires n'est possible que lorsque l'intestin et, généralement, le proventricule sont envahis par les trypanosomes.

Le Ray (22) a proposé la formule de la compétence vectorielle des glossines, partant des observations de deux sites parasitaires connus, l'intestin moyen et les glandes salivaires pour l'infection à

Trypanosoma brucei ou l'intestin moyen et le proboscis pour l'infection à *T. congolense*. Les observations de cette étude révèlent qu'il existe, entre ces deux sites, le proventricule qui héberge des trypanosomes méso-cycliques et des formes apparentées. Le proventricule serait donc un lieu de développement des trypanosomes entre les formes procycliques et métacycliques.

En examinant attentivement des préparations fraîches provenant du proventricule, on peut constater que plusieurs formes (méso-cycliques, épimastigotes et sphéromastigotes) cohabitent dans cet organe, mais avec une nette prédominance des formes méso-cycliques. De nombreux cas rencontrés au cours de dissection des glossines appuient ces observations. Des formes épimastigotes et sphéromastigotes peuvent coexister dans le proventricule, sans infection des glandes salivaires. Ceci indique que le proventricule est également un site d'initiation de ces deux formes au même titre que les glandes salivaires.

Le rôle des formes épimastigotes et sphéromastigotes dans le proventricule n'est pas connu. D'aucuns pensent que les sphéromastigotes sont des formes de dégénérescence. Des signes de cette dégénérescence, tels que la disparition du contenu protoplasmique, la désintégration et le manque de motilité de la cellule, n'ont pas été observés dans ce travail.

La détection des formes méso-cycliques dans le proboscis et parfois dans la lumière des glandes salivaires permet d'affirmer que les trypanosomes subissent des migrations ascendantes au cours de leur évolution cyclique.

Si l'insertion de ce stade dans la formule de Le Ray (22) ne contribue pas à améliorer l'indice de la CV, il s'avère nécessaire de le maintenir pour mieux saisir le cheminement cyclique. En effet, Vickerman et coll. (48) affirme que le développement des trypanosomes chez le vecteur consiste en une série de stades, dont chacun est intimement adapté à son environnement immédiat et au rôle qu'il joue dans l'avancement de l'infection. Le présent travail met en évidence la simultanéité d'infections procycliques et méso-cycliques.

Contrairement à ce qu'affirment Van Hoof et coll. (47), les formes méso-cycliques n'occupent pas de position passagère dans le proventricule. Les observations faites dans cette étude montrent qu'elles y sont inféodées ; la persistance de ces organismes dans ce site milite en faveur de l'hypothèse de leur multiplication.

A part quelques informations fournies par Vickerman et coll. (48), Steiger (44), Moloo et coll. (32), le stade méso-cyclique est resté longtemps mal connu, notamment en raison du manque de technique appropriée pour extraire le proventricule. Celle décrite récemment par Kazadi et coll. (16) permet un accès et une exploration plus faciles de cet organe.

Les formes épimastigotes ne se développent pas seulement dans les glandes salivaires. Des populations hétérogènes constituées de formes méso-cycliques, sphéromastigotes et épimastigotes ont été détectées dans le proventricule des mouches infectées. Des observations similaires ont été rapportées par Steiger (44). Ces résultats s'opposent à l'assertion d'Okolo et coll. (35) qui nient leur présence dans le proventricule.

Malgré l'échec de certains auteurs pour permettre une installation de trypanosomes du sang du mammifère dans l'intestin moyen de la mouche (5, 18), nos résultats montrent une corrélation entre les infections de l'intestin moyen et celles du proventricule. A l'opposé, il n'existe pas de correspondance stricte entre les infections du proventricule et celles des glandes salivaires, les glandes étant moins infectées que le proventricule. Cette observation suggère

que d'une façon ou d'une autre, le proventricule joue un rôle régulateur dans un des maillons de la chaîne cyclique.

Pléomorphisme

La transformation des formes longues en formes courtes est une caractéristique essentielle du cycle de vie des trypanosomes du sous genre *Trypanozoon* mise en évidence par Seed et Sechelski (43) ; la morphologie des trypanosomes examinée dans cette étude (tableau VI) révèle que le taux des formes courtes (entre 33 et 58 p. 100) est relativement élevé après la phase aiguë de la parasitémie, contrairement aux observations d'Ashcroft (1), Lumsden (23), Oehler (34), Reichenow (40), Robertson (42) et Wijers (52).

Pour plusieurs auteurs (4, 8, 42, 44, 48, 54), leur présence est indispensable à l'accomplissement du cycle biologique du complexe *brucei* chez la glossine. Travaillant avec *T. b. rhodesiense*, Corson (6) a émis des doutes sur l'idée de Robertson (42) qui soutient que seules les formes courtes sont infectieuses pour la glossine. Des recherches effectuées par Ormerod (36) montrent que les formes longues et intermédiaires sont capables d'infecter la mouche. A leur tour, Wijers et Willet (54) affirment que le taux d'infectivité des glossines est en relation avec le nombre absolu des formes courtes au moment du repas.

Intervalle du repas d'entretien

L'influence de l'espacement des repas d'entretien sur l'infection des mouches n'a pas été observée dans la présente étude. Mais Gingrich et coll. (12), Maudlin et Welburn (27) ont noté que la durée de la diète pouvait être un facteur influant.

Infection hémocélique

Kaddu et Mutiga (15) ont observé une faible fréquence de trypanosomes dans les cellules épithéliales du segment antérieur de l'intestin moyen. La possibilité d'une infection de l'hémocèle par des trypanosomes ayant traversé l'épithélium intestinal n'est pas à exclure. Ladikpo et Seureau (17) estiment que la faible fréquence des trypanosomes et l'existence des formes de dégénérescence laissent à penser que l'épithélium de l'intestin moyen est un site inhabituel de localisation de ces parasites qui est peu favorable à leur développement.

Bien que des trypanosomes aient été observés dans l'hémolymphe de trois glossines et malgré leur présence déjà citée dans l'hémocèle (6, 7, 33, 37, 49), ces localisations sont probablement d'ordre erratique et résultent de la rupture du jabot (5, 29, 31) ou d'une solution de continuité accidentelle dans le tractus digestif.

■ CONCLUSION

Ce travail démontre la plus grande susceptibilité des mouches mâles à l'infection par rapport à celle des femelles. Il tend à confirmer l'hypothèse de Maudlin et coll. (25) en faveur d'un facteur génétique lié au chromosome X qui expliquerait la maturation plus importante des trypanosomes chez les mâles que chez les femelles.

L'indice de la CV montre que la lignée de *G. p. palpalis* (Mongobemba, Zaïre) possède un pouvoir vecteur non négligeable vis-à-vis de *T. b. brucei* EATRO 1125.

Le jeûne de deux et trois jours ne se traduit pas par une compétence vectorielle statistiquement différente. De plus, il semble avoir un impact néfaste sur le taux de survie des mouches. Enfin,

le rat est un hôte nourricier convenable, tant pour le repas infectieux que pour le repas d'entretien.

Les formes procycliques sont observées dans l'espace ectopéritrophique de l'intestin moyen, tandis que des formes hétérogènes sont rencontrées dans le proventricule (formes mésocycliques, sphéromastigotes et épimastigotes) et dans les glandes salivaires (formes sphéromastigotes, épimastigotes et métacycliques). La signification de ce polymorphisme mérite d'être élucidée.

Remerciements

Ce travail a bénéficié du support financier de l'Administration générale à la coopération et au développement du Gouvernement belge. Les auteurs tiennent à remercier le Prof. Dr. S. Geerts et les lecteurs anonymes de la *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux* pour la pertinence de leurs remarques lors de la rédaction de ce manuscrit. Ils remercient également le Prof. Dr. G. Torreele pour l'analyse statistique des données, ainsi que Madame Cl. Mattelaere pour la mise en page de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHCROFT M.T., 1957. The polymorphism of *Trypanosoma brucei* and *T. rhodesiense*, its relation to relapses and remission of infections in white rats and the effect of cortisone. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, **51**: 301-312.
- BAKER J.R., 1977. Factors affecting transmission of vector-borne blood parasites. *Acta Trop.*, **34**: 7-19.
- BLACK S.J., JACK R.M., MORRISON W.I., 1983. Host-parasite interactions which influence the virulence of *Trypanosoma (Trypanozoon) brucei brucei* organisms. *Acta Trop.*, **40**: 11-18.
- BOWMAN I.B.R., SRIVASTAVA H.K., FLYNN I.W., 1972. Adaptations in oxidative metabolism during the transformation of *Trypanosoma rhodesiense* from bloodstream into culture form. In: Van der Bossche H. ed., Comparative biochemistry of parasites. New York/London, USA/UK, Academic Press, p. 329-342.
- BURTT E., 1944. A note on variation in living *Glossina brevis palpalis* Newstead (Diptera), with particular reference to a red-colored form found in nature. *Proc. R. Soc. Med. (A)*, **19**: 137.
- CORSON J.F., 1935. A high rate of salivary gland infection of *Glossina morsitans* with *Trypanosoma rhodesiense*. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **28**: 501-504.
- CROFT S.L., EAST J.S., MOLYNEUX D.H., 1982. Antitrypanosomal factor in the haemolymph of *Glossina*. *Acta Trop.*, **39**: 293-302.
- DUKE H.L., 1933. Studies on the factors that may influence the transmission of the polymorphic trypanosomes by tsetse. V. On the effects of temperature. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, **17**: 437-450.
- ELDIRDIRI A.B., 1981. Studies on *Trypanosoma brucei gambiense*: parasitology, antigenic variation and serodemology. Thèse doct., Université Catholique de Louvain, Belgique, 287 p.
- ELSEN P., VAN HEES J., DE LIL E., 1993. L'histoire et les conditions d'élevage des lignées de glossines (Diptera, Glossinidae) maintenues à l'Institut de médecine tropicale Prince Léopold d'Anvers. *J. Afr. Zool.*, **107**: 439-449.
- FAIRBAIRN H., CULWICK A.T., 1950. The transmission of the polymorphic trypanosomes. *Acta Trop.*, **7**: 19-47.
- GINGRICH J.B., WARD R.A., MACKEN L.M., SCHOENBECHLER M.J., 1983. *Trypanosoma brucei rhodesiense* (Trypanosomatidae): Factors influencing infection rates of a recent human isolate in the tsetse *Glossina morsitans* (Diptera: Glossinidae). *J. med. Entomol.*, **19**: 268-274.
- HARMSSEN R., 1973. The nature of the establishment barrier for *Trypanosoma brucei* in the gut of *Glossina pallidipes*. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **67**: 364-373.
- HERBERT W.J., LUMSDEN W.H.R., 1976. *Trypanosoma brucei*: a rapid "matching" method for estimating the host parasitaemia. *Exp. Parasitol.*, **40**: 427-431.
- KADDU J.B., MUTINGA M.J., 1980. *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* in the anterior midgut cells of *Glossina pallidipes*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **74**: 255-256.
- KAZADI J.M., ELSEN P., JOCHEMS M., VAN HEES J., VAN DEN ABEELE J., KAGERUKA P., 1994. Amélioration de la technique de dissection du tractus digestif et des glandes salivaires des glossines pour la mise en évidence des divers stades de développement des trypanosomes. *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **47**: 89-92.
- LADIKPO E., SEUREAU C., 1988. *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* Broden, 1904 (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) dans les cellules épithéliales du segment antérieur de l'intestin moyen de *Glossina morsitans morsitans* Westwood, 1850 (Diptera, Glossinidae). *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **41**: 165-167.
- LAMBRECHT F.L., 1980. Ecological and physiological factors in the cycle transmission of African trypanosomiasis. *Insect. Sci. Appl.*, **1**: 47-54.
- LANGLEY P.A., 1975. Pathogen transmission in relation to feeding and digestion by haemotophagous arthropods. *Acta Trop.*, **32**: 116-122.
- LAVEISSIERE C., SANE B., MEDA H.A., 1994. Measurement of risk in endemic areas of human African trypanosomiasis in Côte d'Ivoire. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **88**: 645-648.
- LE RAY D., 1975. Structures antigéniques de *Trypanosoma brucei* (Protozoa, Kinetoplastida). *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **55**: 129-311.
- LE RAY D., 1989. Vector susceptibility to African trypanosomes. *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **69** (suppl. 1): 165-171.
- LUMSDEN W.H.R., 1972. Infectivity of salivarian trypanosomes to the mammalian host. *Acta Trop.*, **29**: 301-320.
- MAKUMYAVIRI M.A., 1987. Contribution à l'étude de la trypanotolérance. I. Mise au point d'un modèle d'infection par trypanosomes métacycliques. II. Evaluation des paramètres cliniques, histologiques et immunocytologiques au cours de l'infection. Thèse doct., Vrije Universiteit Brussel, Belgique, 227 p.
- MAUDLIN I., WELBURN S.C., MILLIGAN P., 1991. Salivary gland infection: a sex-linked recessive character in tsetse? *Acta Trop.*, **48**: 9-15.
- MAUDLIN I., WELBURN S.C., 1987. Lectin mediated establishment of midgut infections of *Trypanosoma congolense* and *Trypanosoma brucei* in *Glossina morsitans*. *Trop. Med. Parasitol.*, **38**: 167-170.
- MAUDLIN I., WELBURN S.C., 1994. Maturation of trypanosome infections in tsetse. *Exp. Parasitol.*, **79**: 202-205.
- MEHLITZ D., TIETJEN U., 1988. Trypanosome infection rates in tsetse midguts using a short-term *in vitro* culture technique. *Acta Trop.*, **45**: 183-184.
- MEWS A.R., 1968. A digestive disturbance in *Glossina*. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **62**: 125-126.
- MEYER R.P., 1989. Estimation of vectorial capacity: pathogen extrinsic incubation and vector competence. *Bull. Soc. Vector Ecol.*, **14**: 60-66.
- MIHOK S., OTIENO L.H., DARJI N., MUNYINYI D., 1992. Influence of D (+)-glucosamine on infection rates and parasite loads in tsetse flies (*Glossina* spp.) infected with *Trypanosoma brucei*. *Acta Trop.*, **51**: 217-228.
- MOLOO S.K., STEIGER R.F., HECKER H., 1970. Ultrastructure of peritrophic membrane formation in *Glossina* Wiedemann. *Acta Trop.*, **17**: 378-383.
- MSHELHWALA A.S., 1972. *Trypanosoma brucei* in the haemocoel of tsetse flies. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **66**: 637-643.
- OEHLER R., 1914. Untersuchungen über den dimorphismus von *Trypanosoma brucei*. *Z. Hyg. Infektr.*, **77**: 356.
- OKOLO C.J., JENNI L., MOLYNEUX D.H., WALLBANKS K.R., 1990. Surface carbohydrate differences of *Glossina* salivary glands and infectivity of *Trypanosoma brucei gambiense* to *Glossina*. *Ann. Soc.*

belge *Méd. trop.*, **70**: 39-47.

36. ORMEROD W.E., 1979. Development of *Trypanosoma brucei* in the mammalian host. In: Lumsden W.H.R., Evans D.A. eds., *Biology of the Kinetoplastida*, Vol. 2. New York, USA, Academic Press, p. 340-395.

37. OTIENO L.H., DARJI N., ONYANGO P., 1976. Development of *Trypanosoma (Trypanozoon) brucei* in *Glossina morsitans* inoculated into the tsetse haemocoel. *Acta Trop.*, **33**: 143-150.

38. OTIEONO L.H., DARJI N., ONYANGO P., MPANGA E., 1983. Some observations on factors associated with the development of *Trypanosoma brucei brucei* infections in *Glossina morsitans morsitans*. *Acta Trop.*, **40**: 113-120.

39. PAINDAVOINE P., PAYS E., LAURENT M., GELTMEYER Y., LE RAY D., MEHLITZ D., STEINERT M., 1986. The use of DNA hybridization and numerical taxonomy in determining relationship between *Trypanosoma brucei* stocks and subspecies. *Parasitology*, **92**: 31-50.

40. REICHENOW E., 1921. Untersuchungen ueber das verhalten von *Trypanosoma gambiense* im menschlichen körper. *Z. Infektr.*, **94**: 266.

41. REISEN W.K., 1989. Estimation of vectorial capacity: relationship to disease transmission by malaria and arbovirus vectors. *Bull. Soc. Vector Ecol.*, **14**: 67-70.

42. ROBERTSON M., 1913. Notes on the life history of *Trypanosoma gambiense* with a brief references to the cycles of *T. nanum* and *T. pecorum* in *Glossina palpalis*. *Philos. Trans. B*, **203**: 161-184.

43. SEED J.R., SECHELSKI J.B., 1989. Mechanism of Long Slender (LS) to Short Stumpy (SS) transformation in the African trypanosomes. *J. Protozool.*, **36**: 572-577.

44. STEIGER R.F., 1973. On the ultrastructure of *Trypanosoma (Trypanozoon) brucei* in the course of its life cycle and some related aspects. *Acta Trop.*, **30**: 65-168.

45. TAIT A., ELDIRDIRI A.B., LE RAY D., 1984. Enzyme variation in *Trypanosoma brucei* spp. I: Evidence for the subspeciation of *Trypanosoma brucei gambiense*. *Parasitology*, **84**: 311-326.

46. UNDRITZ E., 1972. Planches d'hématologie Sandoz, 2^e ed. Bâle, Suisse, Sandoz, 234 p.

47. VAN HOOF L., HENRARD C., PEEL E., 1937. Influences modificatrices de la transmissibilité cyclique de *Trypanosoma gambiense* par *Glossina palpalis*. *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **17**: 1-24.

48. VICKERMAN K., TETLEY L., HENDRY K.A.K., TURNER C.M.R., 1988. Biology of African trypanosomes in the tsetse fly. *Biol. Cell.*, **64**: 109-119.

49. WEBBER W.A.F., 1961. Intrahaemocoelic inoculation of *G. pallidipes* and *G. morsitans* with trypanosomes of the *T. brucei* subgroup. Tororo, Uganda, East African Trypanosomiasis Research Organisation (EATRO), p. 17-18. (Report: January-December 1961)

50. WELBURN S.C., ARNOLD K., MAUDLIN I., GOODAY G.W., 1993. Rickettsia-like organisms and chitinase production in relation to transmission of trypanosomes by tsetse flies. *Parasitology*, **107**: 141-145.

51. WELBURN S.C., MAUDLIN I., 1992. The nature of the teneral state in *Glossina* and its role in the acquisition of trypanosome infection in tsetse. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, **86**: 529-536.

52. WIJERS D.J.B., 1957. Polymorphism in human trypanosomiasis. *Nature*, **180**: 391.

53. WIJERS D.J.B., 1958. Factors that may influence the infection rate of *Glossina palpalis* with *Trypanosoma gambiense*. I. The age of the fly at the time of the infected feed. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, **52**: 385-390.

54. WIJERS D.J.B., WILLET K.C., 1960. Factors that may influence the infection rate of *Glossina palpalis* with *Trypanosoma gambiense*. II. The number and morphology of the trypanosomes present in the blood of the host at the time of the infected feed. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, **54**: 341-350.

Reçu le 3.5.94, accepté le 13.11.96

Summary

Kazadi J.M., Kageruka P., Losson B., Jochems M., Van Hees J. Influence of upkeep meal intervals on *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaire) vectorial competence in relation with *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 - Morphology and parasite cycle

The vectorial competence (VC) of *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaire) was evaluated after a single feeding of 1304 teneral flies on a rat infected with *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125. The infection levels of the mid-gut, the proventriculus and the salivary glands differ significantly between both sexes. The interval between meals does not affect the infection levels. For flies subsequently fed on uninfected rats at three days' interval, male VC is significantly higher than that of females. Metacyclogenesis is expressed by the successive invasion of trypomastigotes in the mid-gut, the proventriculus and the salivary glands. Parasite invasion is permanent in all colonised sites.

Key words: *Glossina palpalis palpalis* - Feeding frequency - Vector - *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 - Rat - Statistical analysis.

Resumen

Kazadi J.M., Kageruka P., Losson B., Jochems M., Van Hees J. Influencia del intervalo entre alimentaciones de mantenimiento sobre la capacidad vectorial de *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaire), con respecto al *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 - Morfología y ciclo del parásito

Se evaluó la capacidad vectorial (CV) de *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaire), alimentando una sola vez a 1304 moscas tenerales sobre una rata infectada con el *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125. Los niveles de infección en el intestino medio, el proventrículo y las glándulas salivales, difieren significativamente entre los sexos, pero no con la longitud del ayuno entre las comidas de mantenimiento. En el caso de las moscas alimentadas posteriormente sobre ratas no infectadas, a un intervalo de tres días, la CV de los machos fue significativamente más elevada que la de las hembras. La metaciclogénesis se tradujo por la invasión sucesiva de los trypomastigotos en el intestino medio, el proventrículo y las glándulas salivales. La invasión parasitaria es permanente en todos los sitios colonizados.

Palabras clave : *Glossina palpalis palpalis* - Frecuencia de las comidas - Vector - *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 - Rata - Análisis estadístico.