

ESSAI DE CLASSIFICATION DES TRYPANOSOMES  
DES MAMMIFÈRES ET DE L'HOMME  
BASÉE SUR LEURS CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES  
ET BIOLOGIQUES

Par C. A. HOARE et F. COUTELEN

Nous présentons dans cette note un système de classification des grands groupes de trypanosomes des mammifères dans lequel il est tenu compte, non seulement des divers caractères morphologiques et biologiques des principales espèces, mais encore de leurs affinités naturelles. Désirant exposer cette classification sous une forme particulièrement didactique, nous l'avons condensée en un tableau synoptique auquel ces lignes préliminaires serviront simplement d'introduction.

Ce tableau synoptique, illustré de figures demi-schématiques dessinées à la même échelle, résume en quelque sorte les caractères diagnostiques des trypanosomes de mammifères les plus importants et constitue une véritable clef de détermination. Mais, de plus, il contient en abrégé la somme de nos connaissances actuelles sur l'importance biologique et médicale de ces flagellés : hôtes définitifs, hôtes intermédiaires vecteurs, distribution géographique, action sur les divers animaux de laboratoire, culture et rôle pathogène.

Nous espérons que ce tableau synoptique, ainsi que le court exposé général qui lui sert de préambule, pourront rendre quelque service d'une part aux médecins praticiens et aux vétérinaires auxquels nous les destinons plus particulièrement, d'autre part aux zoologistes susceptibles de s'intéresser à ces importants flagellés parasites (1).

(1) Pour une étude plus complète et plus détaillée sur les trypanosomes, le lecteur est prié de se reporter aux traités généraux ou aux ouvrages spécialisés de BRUMPT (*Précis de Parasitologie*, 1927), LAVERAN et MESNIL (*Trypanosomes et Trypanosomiasés*, 1912), REICHENOW (*Dofleins Lehrbuch der Protozoenkunde*, 1927-1929) et WENYON (*Protozoology*, 1926). Les synonymies que nous avons adoptées dans notre tableau synoptique ont été empruntées au dernier ouvrage cité.

La famille des *Trypanosomidæ*, à laquelle appartient le genre *Trypanosoma*, constitue l'un des groupes les plus naturels de la classe des *Mastigophora*. Il est peu douteux que tous ses membres ne soient en relation étroite les uns avec les autres, car leur structure et leurs modes de développement nous montrent toutes les phases évolutives par lesquelles cette famille a passé.

Avant de nous occuper des trypanosomes proprement dits; il est intéressant de considérer rapidement les cycles évolutifs de ceux des *Trypanosomidæ* qui sont les plus représentatifs des échelons inférieurs de ce groupe, car ils nous permettront par la suite d'interpréter plus facilement l'évolution et les divers modes de transmission des trypanosomes de mammifères.

La famille des *Trypanosomidæ* compte un certain nombre de genres dont toutes les espèces vivent en parasites. Quelques-uns d'entre eux, comme les *Leptomonas*, les *Herpetomonas* et les *Crithidia* sont *monogénétiques* et effectuent leur évolution tout entière chez un seul hôte qui est alors un *invertébré*; les autres, au contraire, sont *digénétiques* et effectuent leur cycle évolutif chez deux hôtes successifs : un *invertébré* d'une part, comme dans le cas précédent, et, d'autre part, soit un *vertébré* (*Trypanosoma*, *Leishmania*), soit une *plante* (*Phytomonas*). Chez le genre *Trypanosoma*, quand le vertébré qui constitue l'hôte définitif est un animal terrestre, l'invertébré, hôte intermédiaire, est habituellement un insecte suceur de sang; lorsque l'hôte définitif est un vertébré aquatique, l'invertébré hôte intermédiaire est le plus souvent une sangsue.

Les divers genres de *Trypanosomidæ* monogénétiques diffèrent sensiblement les uns des autres, principalement par le nombre de types morphologiques (leptomonadien, crithidien, trypanosome, leishmanien) qu'ils peuvent présenter au cours de leur développement. Leur cycle évolutif est cependant semblable : les flagellés se développent dans le tube digestif et produisent des formes infectantes dans l'intestin postérieur (« *posterior station* » des auteurs de langue anglaise).

Ces formes infectieuses sont évacuées avec les fèces et l'infection d'un nouvel hôte se fait par ingestion. C'est le mode d'infection dit *par contamination*.

En ce qui concerne les *Trypanosomidæ* digénétiques, nous ne nous occuperons ici que du genre *Trypanosoma*.

Les trypanosomes sont morphologiquement semblables aux flagellés monogénétiques des invertébrés. En fait, leurs divers stades de développement chez l'hôte invertébré ne peuvent être distingués des stades de développement des genres *Crithidia* et *Herpetomonas*. Tous les trypanosomes présentent des phases morpholo-

giques comparables chez leurs hôtes intermédiaires ; dans chaque cas, le trypanosome, après avoir été ingéré avec le sang du vertébré, se multiplie dans le tube digestif de son hôte intermédiaire et, tôt ou tard, se transforme en une forme crithidienne qui, finalement, aboutit elle-même à un type spécial de petit trypanosome ; ce petit trypanosome est connu sous le nom de *trypanosome métacyclique* et constitue le *stade infectant* du parasite.

Il y a, cependant, dans l'évolution des diverses espèces de trypanosomes, des différences notables, surtout en ce qui concerne les points où ils se trouvent localisés chez leurs hôtes intermédiaires vecteurs et, par suite, dans la façon particulière dont ils sont ultérieurement transmis au vertébré, hôte définitif.

Chez certains trypanosomes, les formes métacycliques se développent dans l'intestin postérieur (« *posterior station* ») de l'hôte intermédiaire et le vertébré s'infecte *par les fèces* mises en contact avec une muqueuse (buccale, nasale, oculaire), suivant un mode de transmission dit *par contamination* (voir tableau synoptique A).

Chez d'autres trypanosomes, ces formes métacycliques prennent naissance dans la trompe ou dans les glandes salivaires de l'insecte hôte intermédiaire (« *anterior station* » des auteurs de langue anglaise) et l'infection du vertébré hôte définitif s'effectue *par piqûre*, au moment où l'insecte se nourrit : c'est le mode de transmission dit *par inoculation* (voir tableau synoptique B).

Le mode de transmission par contamination est surtout l'apanage des trypanosomes non pathogènes, tandis que les trypanosomes pathogènes sont habituellement transmis par inoculation.

Pour la majorité des trypanosomes, le *développement est cyclique* : le parasite ne devient infectieux, chez l'hôte intermédiaire, qu'après l'achèvement complet du cycle évolutif étudié plus haut et après la production finale de trypanosomes métacycliques.

Il y a cependant des exceptions à cette règle. L'une d'elles est le mode de *transmission mécanique* ; dans ce cas, le trypanosome n'effectue aucune évolution chez l'hôte vecteur, un insecte suceur de sang ; il survit simplement dans la trompe et est transmis mécaniquement par l'insecte d'un vertébré infecté à un vertébré sain, au moment de la piqûre ; ce mode de transmission est particulier aux trypanosomes du groupe *evansi*. Une autre exception nous est fournie par *Trypanosoma equiperdum* chez lequel la transmission est directe de mammifère à mammifère et s'effectue simplement *par contact* ; ce mode de transmission dérive probablement du mode de transmission mécanique par perte pure et simple de l'hôte intermédiaire.

Il existe, entre les divers trypanosomes de mammifères, non seulement des différences biologiques, mais encore, en ce qui concerne leurs formes sanguicoles, des différences morphologiques ; ces dernières, que l'on trouvera résumées dans notre tableau synoptique, sont particulièrement marquées entre les membres des deux grandes divisions A et B : la première groupant les trypanosomes dont la transmission s'effectue par contamination, la seconde ceux qui sont transmis par inoculation.

Il est possible, en se basant sur tous ces caractères à la fois biologiques et morphologiques, de réaliser un système naturel de classification des trypanosomes de mammifères. Certes, un système idéal de classification doit avoir une base phylogénétique ; il doit prendre en considération les affinités naturelles de ses membres constituants et ceux-ci doivent être groupés dans un ordre ascendant en partant des formes ancestrales les plus primitives pour aboutir aux formes récentes les plus évoluées. Il est ordinairement difficile de réaliser une classification aussi idéale, mais, fort heureusement, il est permis de l'approcher dans le cas des trypanosomes : ces flagellés, en effet, nous offrent de nombreuses évidences des divers stades par lesquels ils sont passés au cours de leur évolution.

Il est généralement admis que les trypanosomes sont issus des flagellés d'invertébrés et spécialement des flagellés d'insectes. Cette transformation se serait effectuée au moment où certains de ceux-ci, devenant des ectoparasites, auraient contracté l'habitude de se nourrir de sang. Les divers stades du développement des trypanosomes chez leurs hôtes intermédiaires récapitulent les diverses formes de leurs ancêtres monogénétiques. Cette récapitulation s'étend à leur cycle évolutif et à leur mode de transmission. Ainsi, il apparaîtrait que des deux modes de transmission, transmission par contamination et transmission par inoculation, l'infection du vertébré par l'ingestion de parasites, véhiculés avec les fèces de l'hôte intermédiaire, serait la plus ancienne : en effet, ce mode d'infection est identique à celui qu'ont présenté les formes ancestrales et que présentent les formes encore actuellement existantes. L'origine du mode de transmission par inoculation est plus difficile à saisir. Mais on peut concevoir qu'il a eu pour origine la transformation progressive de la transmission mécanique (*T. evansi*) en une transmission cyclique qui a permis au trypanosome de survivre chez l'insecte, devenu hôte intermédiaire, en se développant dans sa trompe (« anterior station »). En d'autres termes, un trypanosome qui originellement se développait dans l'intestin postérieur (« posterior station ») de son hôte intermédiaire et était transmis

par contamination, peut s'être adapté à d'autres insectes suceurs de sang et, au début, avoir été inoculé mécaniquement. Puis, s'adaptant lui-même progressivement à son vecteur mécanique, ce trypanosome a pu effectuer chez son nouvel hôte intermédiaire suceur de sang un véritable cycle d'abord limité à la trompe (groupe *T. vivax*), mais qui, par la suite, s'est étendu à l'estomac (groupe *T. congolense*) et finalement aux glandes salivaires (groupe *T. brucei*, *T. gambiense*). D'après cette hypothèse, les mouches tsé-tsé, à l'origine, auraient pu transmettre mécaniquement leurs trypanosomes.

L'action pathogène des trypanosomes pour leurs hôtes vertébrés est un autre facteur qui entre étroitement en rapport avec leur évolution. Le mode de transmission par contamination, lié tel qu'il est à la non pathogénicité, rappelle ce qui se passe chez les flagellés strictement parasites des insectes : il constituerait un type ancien de parasitisme pour les trypanosomes. Au contraire, le mode de transmission par inoculation, associé à une action réellement pathogène, serait d'origine plus récente. Au demeurant, du point de vue biologique, le pouvoir pathogène indiquerait une adaptation imparfaite entre le parasite et son hôte et plaiderait lui aussi en faveur de leur récente association (1).

(1) L'évolution des trypanosomes, telle qu'elle est exposée ici, a été d'abord suggérée par L. LÉGER (*C. R. Soc. Biol.*, LVII, 1904, p. 615), puis développée par E. BRUMPT (*Bull. Soc. Path. Exot.*, VI, 1913, p. 167 *et alibi*). La présente version est une amplification et une modification de la même hypothèse telle qu'elle a déjà été publiée par l'un de nous, C. A. HOARE (*Arch. Russ. Protist.*, III, 1925, p. 177, et *Parasitology*, XXIII, 1931, p. 449).

Wellcome Research Institution, London.

---