L'ORNITHODORUS ERRATICUS (LUCAS 1849)

MULTIPLICITÉ DES RACES

Par Alain G. CHABAUD

Introduction.

But du travail.
Souches étudiées.

Chapitre I. — Morphologie. Comportement au laboratoire.

Chapitre II. — Mensurations.

I. Étude des causes d'erreur et méthode de travail.

- 1° Choix du stade le plus favorable aux mensurations.
- 2° Importance du nombre des mues qui précèdent le stade adulte.
- 3° Méthode d'élevage.
- 4° Technique des mensurations.
- 5° Erreurs dues au hasard.
- 6° Choix des reproducteurs.
- 7° Conclusion et vérifications.

II. Résultat des mensurations.

III. Conclusions.

Chapitre III. — Hybridations.

I. Méthode de travail et causes d'erreurs.

II. Résultat des hybridations.

III. Conclusions.

Chapitre IV. — Caractère des hybrides.

- 1° Hybrides femelles.
- 2° Hybrides mâles :
 - a) cas où les parents sont de taille très différente ;
 - b) cas où les parents sont de taille peu différente.
- 3° Proportion des sexes.
- 4° Conclusions.

Chapitre V. — Discussion et conclusions générales.

I. L'Ornithodore.

II. Le Spirochète.

III. L'Ornithodore et le Spirochète : conclusion taxonomique.

RÉSUMÉ.

BIBLIOGRAPHIE.

ANN. DE PARASITOLOGIE, T. XXIX, N° 1-2. — 1954.

Introduction

Historique.

Le problème de l'*Ornithodoros erraticus* (Lucas 1849) et de son rôle pathogène est resté simple tant qu'on a vécu sur les données classiques acquises par Sadi de Buen. Cet auteur montre, en 1926, que l'Ornithodore espagnol transmet la fièvre récurrente due à *Borrelia hispanica* (Sadi de Buen 1926). Brumpt (1927) confirme ces résultats et réussit à transmettre le germe par une souche d'Ornithodores marocains ; Nicolle et Anderson (1928) prouvent l'existence d'Ornithodores naturellement infectés au Maroc et Colas-Belcour (1930) montre que l'*O. maroccanus* Velu 1919 utilisé dans ces expériences est identique à l'*O. erraticus* d'Algérie décrit par Lucas. Alors que la maladie est très facile à mettre en évidence en Espagne et au Maroc, elle est plus difficile à trouver en Tunisie (Nicolle, Anderson et Le Chuiton, 1931) et en Algérie (Sergent, Monceaux et Balliste, 1933). *O. erraticus* est fréquemment récolté et bien étudié en Tunisie, mais l'infection naturelle par *B. hispanica* paraît rare, car ce n'est qu'en 1935 qu'elle est découverte par Anderson. Par la suite, la maladie est signalée chez l'homme dans d'autres pays méditerranéens (Portugal, Grèce) ; l'Ornithodore est connu également d'Égypte (Hirst, 1914) et l'on peut admettre à cette époque que le couple *O. erraticus*-*B. hispanica* forme une association simple et que l'extension de la maladie coïncide avec la répartition géographique du vecteur.

Cependant, il existe déjà quelques faits qui laissent entrevoir un problème plus complexe et des éléments nouveaux s'accumulent peu à peu.

Les *O. erraticus* de Tunisie sont fréquemment infectés avec un spirochète, qui, contrairement à l'*hispanica*, n'est pas pathogène pour le cobaye.

Borrelia crociduræ (Léger 1917), spirochète proche de *B. duttoni* centre-africain, est fréquent à Dakar, mais le vecteur de *B. duttoni*, l'*O. moubata*, n'existe pas dans cette région, et c'est finalement l'*O. erraticus* découvert à Dakar en 1932 par Durieux qui est le vecteur naturel du spirochète. Le même phénomène se produit en 1937 dans le Sud-marocain, où Baltazard isole d'*O. erraticus* un autre spirochète qui s'éloigne de *B. hispanica* et se rapproche de *B. duttoni*. Ce spirochète sera désigné ensuite sous le nom de *B. merionesi* (Blanc et Maurice 1948).

En 1944, à Gao, Sautet, Marneffe et Witkowski signalent la présence de l'*erraticus*, cette fois non infecté de spirochètes. Sautet et

Witkowski (1944), se basant surtout sur les différences de taille avec les souches marocaines, décrivent les spécimens sous le nom de *O. erraticus*, var. *sonraï*.

C'est ensuite en Iran que la description de *B. microti* (Rafyi 1946) est suivie de la découverte de l'*erraticus* faite par Delpy (1947). Baltazard et ses collaborateurs (1948) montrent que l'*O. erraticus* est le vecteur naturel de ce nouveau spirochète, qui doit être lui aussi rapproché de *B. crociduræ*.

Enfin, ultérieurement, Heisch (1950) va trouver au Kenya un *O. erraticus* infecté d'un nouveau spirochète du même groupe : *B. dipodilli* Heisch 1950.

Donc, l'*O. erraticus* a, en réalité, une répartition beaucoup plus vaste qu'on ne le pensait primitivement, et son rôle pathogène est complexe. D'une part, il transmet la fièvre récurrente hispano-marocaine, maladie fréquente chez l'homme, et dont le germe, *B. hispanica*, est très pathogène pour le cobaye. D'autre part, il est le vecteur de toute une série de borrelioses de rongeurs qui, en dehors de *B. crociduræ* de Dakar, n'ont pas encore été signalés chez l'homme ; l'étude comparative de ces germes de rongeurs a montré à Baltazard qu'ils ont tous un pouvoir pathogène absolument comparable et qu'ils sont plus proches de *B. duttoni*, non pathogène pour le cobaye, que de *B. hispanica*.

En 1950, les travaux de l'Institut Pasteur de l'Iran apportent à ces questions une réponse remarquablement claire et satisfaisante : Baltazard, Bahmanyar et Safavi (1950) montrent qu'entre les élevages d'Ornithodores du littoral nord-africain, d'une part, et ceux du Sud-marocain et d'Iran, d'autre part, existe une différence de taille absolument stable. Les premiers correspondent à l'espèce type, les seconds à la variété *sonraï* de Sautet et Witkowsky. Ce point étant acquis, Baltazard, Bahmanyar et Mofidi (1950) montrent que les deux variétés ont toujours été trouvées dans la nature infectées par des spirochètes différents : la grande variété par *B. hispanica*, la petite variété par les spirochètes du groupe *B. crociduræ*. « L'expérimentation montre que chacune des variétés possède une spécificité élevée pour le spirochète qu'elle transmet dans la nature et est pratiquement inapte, sinon à transmettre, du moins à assurer la conservation du spirochète transmis par l'autre variété. »

En collaboration avec Blanc et Bruneau, nous pouvions l'année suivante apporter une véritable confirmation naturelle à ces travaux. En cherchant à préciser la répartition de l'*O. erraticus* au Maroc, nous trouvions une zone de contact étendue où existe un mélange des deux variétés, et, à Marrakech, dans un même terrier, nous

récoltions un lot mixte. Le triage de ce lot devait montrer que, malgré cette étroite association, la grande variété était seule infectée de *B. hispanica*.

Souches étudiées.

Pour chercher à élucider le problème posé par la coexistence de formes aussi proches dans le même terrier, nous décidions, sur le

FIG. 1. — Aire de dispersion de l'*O. erraticus*. Les points noirs indiquent les lieux où l'espèce a été signalée (cf. Leeson 1953) ; les chiffres de 1 à 9 les lieux de récolte des souches que nous avons étudiées.

1 : Casablanca (Vellozo) ; 2 : Oujda (Oujda) ; 3 : Cordoue (Cor.) ; 4 : Tunis (Bal.) ; 5 : Marrakech (Saa.) ; 6 : Sud Marocain (Tagh.) ; 7 : Dakar (Dak.) ; 8 : Teheran (Hes.) ; 9 : Golfe Persique (Bou.).

conseil de M. Blanc, de faire une étude zoologique comparée de deux souches marocaines. Baltazard, qui avait, avec beaucoup de prudence, reculé devant la séparation en espèces avant d'en avoir une confirmation zoologique précise, nous confiait libéralement dans le même but toutes les souches d'*Ornithodoros* qu'il avait utilisées et qu'il continuait à étudier de son côté du point de vue de leur pouvoir vecteur.

Notre étude s'est donc étendue finalement à la comparaison des souches suivantes :

1° Vellozo (Maroc-Nord), récolté en août 1949, avec G. Blanc, dans

une grotte des environs de Casablanca, à quelques centaines de mètres de la mer (même lieu de récolte que les élevages de l'Institut Pasteur de l'Iran).

2° Saada (Maroc-Central), récolté en septembre 1949, avec G. Blanc, dans un terrier de Mérions, à quelques kilomètres de Marrakech (même provenance, à quelques mètres près, que les élevages de l'Institut Pasteur de l'Iran nommés « Marrakech »).

3° Cordoue (Espagne), à partir d'un important lot envoyé par le P^r D. Jordano avec l'étiquette « *O. erraticus* Luc. « Arenal » Cordoba. Legit. R. Pozo. 29-9-51. »

4° Oujda (Maroc-frontière algérienne).

5° Taghjicht (Maroc-Sud).

6° Hessarek (Iran-Nord).

7° Bouchir (Iran-Sud).

8° Balozet (Tunisie). Ces cinq dernières souches envoyées par M. Baltazard à partir des élevages de l'Institut Pasteur de l'Iran et dont le lieu de récolte exact est indiqué dans la note Baltazard, Bahmanyar et Safavi (1950).

9° Dakar (A.O.F.), récolté par notre amie Y. Campana-Rouget aux environs de Dakar en mai 1951 (1).

La carte (fig. 1) indique par des points les lieux où a été signalé l'*O. erraticus* (cf. Leeson, 1953) et par des chiffres de 1 à 9 les provenances des souches étudiées dans ce travail.

CHAPITRE I

MORPHOLOGIE. COMPORTEMENT AU LABORATOIRE

Avant tout, nous avons cherché une différence morphologique permettant une différenciation des souches.

Malgré un examen attentif des pièces buccales, des tarses, des orifices génitaux et de la chétotaxie, nous n'avons pu découvrir un seul caractère différentiel, ni chez les larves, ni chez les adultes.

Heisch et Guggisberg (1952) ont cru pouvoir distinguer facilement la « petite variété » (du Maroc, d'Iran et du Kenya) du « grand *erraticus* » de Casablanca, car celui-ci aurait des protubérances subapicales dorsales sur les tarses II-IV (fig. 2) et un hypostome diffé-

(1) Nous adressons ici nos vifs remerciements au Professeur Jordano et à Mme Campana-Rouget. Nous remercions aussi M. C. Vermeil pour une souche récoltée à Carthage, que nous n'avons finalement pas utilisée car elle s'est trouvée faire double emploi avec la souche Balozet de l'Institut Pasteur de l'Iran et provenant du même point.

rent (fig. 3). Nous n'avons pas pu différencier nos souches en nous servant de ce caractère. Il y a une allométrie qui fait que les grands spécimens prennent les caractères décrits par Heisch et Guggisberg, mais ces caractères dépendent uniquement de la taille du spécimen et non de la souche. Nous avons envoyé à Heisch une quinzaine de spécimens de différentes souches pures, choisis parmi les plus

FIG. 2. — *O. erraticus*. Tarses de femelles d'après Heisch et Guggisberg, 1952.

A : Grande variété de Casablanca, tarsi IV-I.

B : Petite variété du Kenya, tarsi I-IV.

grands pour les petites variétés et parmi les plus petits pour les grandes variétés, et Heisch a reconnu très loyalement qu'il était impossible de les différencier.

Nous ne pouvons donc prendre aucune base morphologique pour distinguer les souches entre elles.

Au cours des élevages, aucune souche n'a présenté un comportement particulier susceptible de la caractériser. Les pontes sont toujours plus abondantes chez les gros spécimens que chez les petits, et les grandes variétés sont en général plus faciles à élever, surtout les larves, qui paraissent un peu moins sensibles à l'inanition.

M. Colas-Belcour (1952) nous a aimablement signalé que, dans ses élevages, la souche Gao s'élevait difficilement et en particulier se nourrissait beaucoup plus lentement que les autres souches. A la

suite de cette remarque, nous avons constaté un phénomène du même ordre avec l'élevage Dakar ; les Ornithodores récemment reçus de Dakar étaient difficiles à élever ; certains se nourrissaient dans un temps normal, alors que près de la moitié restaient fixés parfois plus de 24 heures sur le cobaye avant d'être gorgés. Cette

FIG. 3. — *O. erraticus*. Hypostome de femelles d'après Heisch et Guggisberg, 1952.
A : Grande variété de Casablanca.
B : Petite variété du Kenya.

particularité s'est cependant progressivement atténuée au fur et à mesure de repas successifs, et les générations actuellement en élevage sont devenues presque normales. Nous ne pouvons pas donc faire état de cet élément pour caractériser la souche.

CHAPITRE II

MENSURATIONS

Le premier élément qui ait attiré l'attention de Baltazard et de ses collaborateurs a été précisément les différences de taille entre les souches. Il était donc naturel d'aborder le problème par ce côté ; mais il est devenu tout de suite évident que les résultats des mensurations ne pourraient être lisibles que si l'on se plaçait dans des conditions choisies arbitrairement de façon très stricte. Les causes d'erreur sont en effet multiples, et nous devons les passer en revue pour pouvoir exposer notre méthode de travail.

I. — Étude des causes d'erreur et méthode de travail

1° Choix du stade le plus favorable aux mensurations

A) *Larves*. — Il nous a paru, à première vue, plus simple de mesurer les larves. On évite ainsi l'élevage laborieux de toute une génération, et les formes nouvelles-nées sont plus facilement comparables entre elles, que les *Ornithodores* âgés soumis aux aléas de l'élevage.

Les mensurations obtenues avec des larves tuées dans l'éther et placées dans l'eau entre lame et lamelle donnent des résultats incohérents (le poids de la lamelle peut augmenter la longueur de la larve de près de 10 p. 100). Nous avons dû plonger les larves d'*Ornithodores* dans de l'alcool à 70° bouillant, et les mesurer ensuite, en les transférant dans de l'eau, à l'intérieur d'une cellule formée par deux morceaux d'un carton déterminé, épais d'environ 140 μ , pour soutenir la lamelle.

Dans ces conditions, en mesurant environ une vingtaine de spécimens de chaque souche, et en prenant leur moyenne arithmétique, nous avons obtenu les résultats suivants :

a) <i>Souches pures</i> :		Vel. $\times$ Taghj.	846*
Vellozo	837* (1)	Vel. $\times$ Hessar.	832*
Cordoue	650*	(Vel.-Hess.) $\times$ (Vel.) ...	751*
Oujda	795	Cord. $\times$ Vel.	695*
Taghjicht	663*	Oujd. $\times$ Bal.	775*
Saada	685*	Taghj. $\times$ Vel.	689
Hessareck	693	Tagh. $\times$ Hess.	663*
Bouchir	709	Saada $\times$ Vel.	629*
Petits Vellozo	760*	Saada $\times$ Oujda	647*
		Hess. $\times$ Vel.	687
b) <i>Souches hybrides</i> :		Hess. $\times$ Oujda	833
Vel. $\times$ Cord.	854*	Hess. $\times$ Saada	657*
Vel. $\times$ Oujda	865	Hess. $\times$ Bouchir	715*
Vel. $\times$ Bal.	791*	Bouch. $\times$ Taghj.	691*
		Bouch. $\times$ Hess.	687*

Ces chiffres mettent en valeur quelques différences de taille entre certaines souches et, surtout, indiquent que les hybrides sont presque toujours plus proches de la mère que du père. Cependant, il ne

(1) Les chiffres suivis d'un astérisque ont été pris correctement, suivant le protocole exposé plus haut. Les autres chiffres proviennent de mensurations faites avant que la technique ait été fixée, et peuvent comporter de légères erreurs.

semble pas qu'il y ait intérêt à poursuivre ces expériences, car les mensurations successives faites sur les larves d'une même souche donnent des chiffres trop variables (la moyenne de 20 larves Tagh-jicht d'une première ponte est de 643 μ , celle de 20 larves d'une deuxième ponte est de 693 μ).

B) *Nymphes*. — L'abondance des repas sanguins détermine en grande partie la taille des nymphes, et les causes d'erreur deviennent trop importantes pour qu'il soit possible d'utiliser un stade nymphal déterminé.

C) *Adultes*. — Les femelles âgées, ayant pris de nombreux repas, peuvent montrer des différences de taille considérables suivant les souches ; elles constitueraient ainsi un excellent matériel pour caractériser chaque variété ; mais la longueur maxima reste très variable pour les spécimens d'un même élevage, et l'emploi de ce matériel nécessiterait une expérimentation beaucoup trop longue.

Ce sont finalement les adultes sortant de la dernière mue nymphale que nous avons choisis. D'une part, n'ayant pris aucun repas, ils ne sont pas encore déformés et sont, comme les larves, bien comparables entre eux ; d'autre part, les différences de taille, bien qu'elles soient moins marquées que chez les femelles âgées, sont déjà suffisantes pour pouvoir être facilement utilisées.

2° Importance du nombre de mues qui précèdent le stade adulte

Nous avons pu constater que les adultes qui éclosent précocement, après le 3^e stade nymphal (c'est-à-dire après quatre repas), sont en moyenne plus petits que ceux qui apparaissent au 5^e et, *à fortiori*, au 6^e stade.

Dans l'exemple que nous figurons pour la souche Cordoue, chez les mâles, la moyenne des spécimens nés après quatre mues est de 56, après cinq mues de 63, après six mues de 71 ; chez les femelles, la moyenne des spécimens nés après cinq mues est de 75, après six mues de 81 (fig. 4).

Les souches de grande taille deviennent adultes de façon plus tardive, et les stades d'apparition des adultes sont assez caractéristiques de chaque souche. Il est donc légitime, pour pouvoir comparer les souches entre elles, de ne pas se limiter aux mensurations des adultes éclos à un stade déterminé, mais au contraire de mesurer la totalité des sujets adultes issus d'une même ponte, ou, si l'on ne veut pas mesurer la totalité du lot issu de la ponte, il faut éliminer une partie des nymphes au hasard, avant l'apparition des premiers adultes.

3° Méthode d'élevage

La manière dont on élève les Ornithodores depuis la larve jusqu'à l'imago a d'importantes répercussions sur la taille des adultes. Nos élevages sont faits à une température de 28° C., en atmosphère saturée d'eau, suivant la technique de l'Institut de Parasitologie de Paris, exposée dans le *Précis de Microscopie* de Langeron (1949).

FIG. 4. — Importance du nombre de mues qui précèdent le stade adulte. Histogramme de la longueur du corps (une division = 55,3 μ). Souche Cordoue ; A : femelles ; B : mâles. Traits parallèles = adultes après 4 mues ; croix = adultes après 5 mues ; cercles = adultes après 6 mues.

Pour nos expériences, il est important de respecter deux conditions :

a) Répartir les Ornithodores dans les tubes, de manière qu'ils aient une place suffisante (pas plus de 20 adultes dans un tube de 8 cc.).

b) Procurer des repas sanguins complets ; pour cela, prendre un hôte relativement gros (cobaye), et ne faire gorger à la fois qu'un nombre limité d'Ornithodores.

Lorsque nous avons eu l'occasion d'effectuer des mensurations sur les mêmes souches, élevées à l'Institut Pasteur de l'Iran, nous avons constaté des différences de taille importantes (fig. 5). Les élevages pratiqués en Iran visent en effet à obtenir, le plus vite possible, le maximum de spécimens adultes ; les Ornithodores sont placés par très gros lots sur des lapins nouveau-nés qui ont probablement une quantité de sang insuffisante pour assurer un repas normal à chaque spécimen. Les Ornithodores obtenus de cette façon ne sont donc plus valables pour nos expériences.

4° Technique des mensurations

Sur une lame placée sous la loupe binoculaire, on pose chaque spécimen, la face dorsale en contact avec la lame. Les mensurations se font sans difficultés si les tiques sont immobiles. Dans le cas contraire, il suffit de poser une lamelle en comprimant très légèrement l'Ornithodore pour l'empêcher de remuer. On mesure la longueur du corps, sans tenir compte du rostre lorsqu'il débordé en avant. Nos mensurations ont été faites à l'aide d'une règle micrométrique, dont chaque intervalle fait $55,3 \mu$. Nos erreurs de mensurations sont donc de l'ordre de 50μ .

FIG. 5. — Influence des techniques d'élevage sur la longueur moyenne. Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). Souche Taghjicht ; mâles. En hachures, élevage de l'Institut Pasteur de l'Iran (moyenne 45,6). En pointillé, élevage personnel (moyenne 53,0).

5° Erreurs dues au hasard

Pour éviter les erreurs dues au hasard, lorsque nos calculs sont basés sur des nombres trop faibles, nous avons appliqué la formule suivante :

$$I = m \pm 2s,$$

qui nous assure une sécurité de 95 p. 100, I étant l'intervalle de sécurité de chaque moyenne, m étant la moyenne et s l'erreur standard ou « écart type de la moyenne ».

$$s = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

n est la fréquence totale et σ l'écart type.

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x - m)^2 f}{n}}$$

(x = classe variable ; n = fréquence totale ; f = fréquence ; $x - m$ = écart).

Pour faciliter la compréhension de ces formules, prenons l'exemple des mâles Taghjicht (fig. 4), dont la moyenne arithmétique est de 53,02 :

x	f	$x - m$	$(x - m)^2$	$f (x - m)^2$
47	1	6	36	36
48	4	5	25	100
49	3	4	16	48
50	7	3	9	63
51	3	2	4	12
52	8	1	1	8
53	10	0	0	0
54	2	1	1	2
55	4	2	4	16
56	5	3	9	45
57	4	4	16	64
58	2	5	25	50
59	1	6	36	36
60	1	7	49	49
	55			529

$$\sigma = \sqrt{\frac{529}{55}} \sqrt{9,62} = 3,10$$

$$s = \frac{3,10}{\sqrt{55}} = 0,41$$

$$I = 53,02 \pm 0,82$$

L'intervalle de sécurité de la moyenne des mâles Taghjicht est donc compris entre 52,2 et 53,8. Cela nous indique que si l'intervalle de sécurité de la moyenne d'une autre souche n'empiète pas sur celle-ci, nous avons 95 p. 100 de chance pour que les deux histogrammes soient significativement différents (1). Nous verrons par la

(1) Nous sommes heureux d'exprimer ici toute notre reconnaissance à M. Maxime Lamotte qui nous a très aimablement expliqué ces formules.

suite que nos mensurations sont suffisamment nombreuses et les différences entre souches suffisamment larges pour qu'il nous soit presque toujours possible de négliger les erreurs dues au hasard.

6° Choix des reproducteurs

Nous avons cherché à savoir si, dans une même souche, la taille des parents pouvait avoir une répercussion sur la forme de l'histogramme des descendants.

FIG. 6. — Importance du choix des reproducteurs. Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). Souche Vellozo ; A : femelles ; B : mâles. En hachures, la souche normale. En pointillé, les spécimens obtenus à partir des pontes d'Ornithodores de la même souche, choisis parmi les plus petits.

Nous avons donc élevé tous les spécimens issus de la ponte des deux plus petites femelles de la souche Vellozo (longues de 78 et 79), croisées avec les plus petits mâles Vellozo (longs de 64 et 65) (1). Les histogrammes obtenus avec les sujets issus d'une de ces pontes sont figurés en comparaison de ceux obtenus avec la souche Vellozo non sélectionnée (fig. 6).

(1) Nous ne pouvons affirmer la virginité de ces femelles, au moment où elles ont été isolées avec les mâles de petite taille.

Pour les femelles, le sommet est compris entre 87,1 et 90,9, alors que chez les Vellozo normaux il est compris entre 92,0 et 93,8. Pour les mâles, le sommet des Vellozo à parents sélectionnés est compris entre 70,1 et 73,9, alors que chez les sujets non sélectionnés il est entre 76,6 et 78,2.

A l'intérieur d'une même souche, le choix des spécimens reproducteurs a donc une importance. Nous sommes probablement ici dans le cadre des expériences classiques de Johannsen (1913) sur la variabilité à l'intérieur d'une population.

Cependant, même dans le cas extrême où nous nous sommes placés, on peut voir que la variation à l'intérieur d'une souche reste relativement faible lorsque l'on compare les moyennes avec celles de souches différentes. Dans l'exemple précédent, pour les femelles, la moyenne des Vellozo non sélectionnés est de 93, des petits Vellozo de 89, alors que dans les autres souches de grande taille elle n'atteint que 78 chez Oujda et 77 chez Cordoue. Pour les mâles, la moyenne des Vellozo normaux est de 77, des petits Vellozo de 72 et elle n'atteint que 62 chez Cordoue et 63 chez Oujda.

En conclusion, il est important, pour nos expériences, de choisir des spécimens de taille moyenne à l'intérieur d'une souche pour entreprendre les élevages, mais les chiffres précédents indiquent que, si cette condition est remplie, il est possible de considérer la souche comme suffisamment homogène.

7° Conclusions et vérifications

Nous étant mis à l'abri des causes d'erreur étudiées plus haut :

- a) mensurations d'adultes récemment mués à jeun,
- b) mensurations de tout le lot issu d'une ponte ou de fragments de lots homogènes, de façon que la proportion des adultes éclos après 3-7 repas sanguins soit normale pour la souche étudiée,
- c) ornithodores conservés dans les conditions déterminées exposées plus haut, et nourris par petits lots pour que les repas soient complets,
- d) parents n'ayant pas une taille nettement anormale pour la souche considérée,

il est utile de vérifier *à posteriori* la cohérence de nos résultats.

Pour cela, le moyen le plus simple est de scinder un histogramme global en ses composants. Prenons l'exemple des femelles Vellozo et, pour éviter la deuxième cause d'erreur, divisons l'histogramme

en trois lots correspondant chacun à des spécimens issus de pontes différentes (fig. 7). Les moyennes respectives des trois lots sont de 93,0, 93,4 et 92,4, toutes trois comprises dans l'intervalle de sécurité de l'histogramme global qui va de 92,0 à 93,8.

Il apparaît donc que nos techniques d'élevage et de mensuration, ainsi que le choix des spécimens reproducteurs sont suffisamment constants pour que les erreurs qui en découlent soient de faible

FIG. 7. — Vérification de la méthode utilisée. Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). 3 lots A, B, C, de femelles de la souche Vellozo, donnent, dans les conditions où nous nous sommes placés, trois histogrammes homologues. A : moyenne 93,4 ; B : moyenne 93,0 ; C : moyenne 92,4.

amplitude. Il sera cependant plus prudent, lorsque nous chercherons à comparer deux moyennes, d'ajouter à l'intervalle de sécurité provenant des erreurs dues au hasard environ deux divisions supplémentaires pour se garder des causes d'erreurs accessoires ; deux moyennes seront donc considérées comme différentes lorsque les intervalles de sécurité, calculés comme il est indiqué plus haut, seront espacés d'au moins deux divisions.

II. Résultats des mensurations

1) *Souche Vellozo*. — Sur 229 femelles, la moyenne est de 92,9 (= 5 mm. 14), avec un intervalle de sécurité allant de 92,0 à 93,8.

Sur 259 mâles, la moyenne est de 77,4 (= 4 mm. 28), avec un intervalle de sécurité allant de 76,6 à 78,2.

Les histogrammes sont comparés avec ceux de la souche Oujda (fig. 8),

FIG. 8. — Comparaison des souches Vellozo (en hachures) et Oujda (en pointillé). Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). A : femelles ; B : mâles.

FIG. 9. — Comparaison des souches Oujda (en hachures) et Cordoue (en pointillé). Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). A : femelles ; B : mâles.

2) *Souche Oujda*. — Sur 104 femelles, la moyenne est de 78,5 (= 4 mm. 34), avec un intervalle de sécurité allant de 77,3 à 79,7.

Sur 188 mâles, la moyenne est de 62,7 (= 3 mm. 47), avec un intervalle de sécurité allant de 62,0 à 63,5.

Les histogrammes sont comparés avec ceux de la souche Oujda (fig. 8). Cordoue (fig. 9), Balozet (fig. 10) et Hessarek (fig. 11).

FIG. 10. — Comparaison des souches Oujda (en pointillé) et Balozet (en hachures). Histogramme de la longueur du corps (une division = 55,3 μ). A : femelles ; B : mâles.

3) *Souche Cordoue*. — Sur 45 femelles, la moyenne est de 76,9 (= 4 mm. 36), avec un intervalle de sécurité allant de 75,1 à 78,7.

Sur 49 mâles, la moyenne est de 61,6 (= 3 mm. 41), avec un intervalle de sécurité allant de 60,0 à 63,1.

Les histogrammes sont comparés avec ceux de la souche Oujda (fig. 9).

4) *Souche Balozet*. — Sur 55 femelles, la moyenne est de 74,4 (= 4 mm. 11), et sur 87 mâles la moyenne est de 60,8 (= 3 mm. 37).

Nos histogrammes, qui ont été comparés avec ceux de la souche Oujda (fig. 10), ne sont pas cette fois à l'abri des causes d'erreurs ; car, n'ayant pas un matériel suffisant, nous nous sommes basés sur des mensurations d'adultes, éclos après 5 mues, élevés à l'Institut Pasteur de l'Iran, dans des conditions différentes de celles où ont été élevées les autres souches.

FIG. 11. — Comparaison des souches Oujda (en hachures) et Hessarek (en pointillé). Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). A : femelles ; B : mâles.

FIG. 12. — Comparaison des souches Taghjicht (en hachures) et Hessarek (en pointillé). Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). A : femelles ; B : mâles.

Il est donc possible que la moyenne soit un peu supérieure aux chiffres que nous indiquons.

5) *Souche Taghjicht*. — Sur 41 femelles, la moyenne est de $69,6$ ($= 3 \text{ mm. } 85$), avec un intervalle de sécurité allant de $67,7$ à $71,6$.

Sur 55 mâles, la moyenne est de $53,0$ ($= 2 \text{ mm. } 93$), avec un intervalle de sécurité allant de $52,2$ à $53,8$.

Les histogrammes sont comparés avec ceux de la souche Hessarek (fig. 12).

6) *Souche Saada*. — Sur 52 femelles, la moyenne est de 67,2 (= 3 mm. 72), avec un intervalle de sécurité allant de 65,5 à 68,8.

FIG. 13. — Comparaison des souches Saada (en hachures) et Hessarek (en pointillé). Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). A : femelles; B : mâles.

FIG. 14. — Comparaison des souches Hessarek (en hachures) et Bouchir (en pointillé). Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). A : femelles; B : mâles.

Sur 50 mâles la moyenne est de 50,7 (= 2 mm. 80), avec un intervalle de sécurité allant de 49,6 à 51,8.

Les histogrammes sont comparés avec ceux de la souche Hessarek (fig. 13).

7) *Souche Hessarek*. — Sur 39 femelles, la moyenne est de 66,1 (= 3 mm. 65), avec un intervalle de sécurité allant de 64,4 à 67,8.

Sur 56 mâles, la moyenne est de 49,6 (= 2 mm. 74), avec un intervalle de sécurité allant de 48,5 à 50,6.

Les histogrammes sont comparés avec ceux de la souche Oujda (fig. 11), Taghjicht (fig. 12), Saada (fig. 13) et Bouchir (fig. 14).

8) *Souche Bouchir*. — Sur 27 femelles, la moyenne est de 58,0 (= 3 mm. 21), avec un intervalle de sécurité allant de 56,0 à 59,9.

Sur 55 mâles, la moyenne est de 46,4 (= 2 mm. 54), avec un intervalle de sécurité allant de 45,5 à 47,2.

FIG. 15. — Comparaison des souches Bouchir (en pointillé) et Dakar (en hachures). Histogramme de la longueur du corps (une division = 55,3 μ). A : femelles ; B : mâles.

Les histogrammes sont comparés avec ceux de la souche Hessarek (fig. 14), et ceux de la souche Dakar (fig. 15).

9) *Souche Dakar*. — Sur 18 femelles, la moyenne est de 57,5 (= 3 mm. 18), avec un intervalle de sécurité allant de 54,8 à 60,2.

Sur 29 mâles, la moyenne est de 45,6 (= 2 mm. 52), avec un intervalle de sécurité allant de 44,2 à 47,1.

Les histogrammes sont comparés avec ceux de la souche Bouchir (fig. 15).

III. Conclusions

De simples mensurations montrent donc que les différentes souches d'*O. erraticus* qui ont été étudiées ne sont pas homogènes. Le fait que deux souches ne soient pas différenciables par leur taille n'indique nullement qu'elles soient identiques et les données obtenues par les mensurations seront complétées dans le chapitre sui-

vant. Mais la longueur du corps permet déjà de différencier de façon significative quatre groupes dont les marges de sécurité n'empiètent pas les unes sur les autres (fig. 16) :

FIG. 16. — Longueur du corps chez les souches étudiées (une division = $55,3 \mu$). Le sommet de chaque triangle indique la longueur moyenne, et la base indique l'intervalle de sécurité. A : femelles ; B : mâles. Il est possible de distinguer quatre variétés :

- a) I : Vellozo.
- b) II : Oujda ; III : Cordoue.
- c) IV : Taghjicht ; V : Saada ; VI : Hessarek.
- d) VII : Bouchir ; VIII : Dakar.

- 1° Vellozo ;
- 2° Oujda, Cordoue, Balozet ;
- 3° Taghjicht, Saada, Hessarek ;
- 4° Bouchir, Dakar.

CHAPITRE III

HYBRIDATIONS

I. — Méthodes de travail et causes d'erreurs.

Il est facile de se procurer des femelles vierges, en isolant, dans de petits tubes, des nymphes âgées venant de se gorger. On est ainsi assuré que le spécimen adulte, que l'on retrouve un peu plus tard dans le tube accompagné de sa mue, est vierge.

Les hybridations s'effectuent ensuite, en élevant, dans un même tube, suivant la technique habituelle, un petit nombre de femelles vierges d'une souche A avec un nombre correspondant de mâles d'une souche B. Les repas sont espacés de quelques mois ; l'abondance et l'aspect des pontes sont notés, et, lorsque les larves éclosent, elles sont comptées et élevées, si possible, jusqu'au stade adulte, pour permettre les mensurations.

Les hybridations réalisées sur la seconde génération sont effectuées exactement de la même façon.

Il nous a été impossible d'essayer toutes les combinaisons que permettent nos huit souches, car il aurait fallu 49 séries d'expériences pour la première génération et 336 pour la deuxième génération. Nous espérons, cependant, que les 56 combinaisons que nous avons choisies donnent une idée suffisante de l'ensemble du phénomène.

Il est très difficile de comparer avec précision la fécondité de deux lots différents, car les causes d'erreur sont très importantes.

1° La fécondité est variable avec les souches. Les grandes formes du type Vellozo ont des pontes beaucoup plus abondantes que les petites formes du type Dakar.

2° La fécondité varie avec la saison. Les femelles pondent de façon beaucoup plus régulière et abondante en été qu'en hiver, et, bien que nos élevages soient conservés à une température constante pendant toute l'année, cette particularité persiste à travers de nombreuses générations de laboratoire, sans qu'on puisse noter une tendance à une adaptation moins stricte.

3° La fécondité varie également suivant les femelles. Presque toujours, dans les expériences d'hybridations, il arrive qu'une ou deux femelles ont de petites pontes de façon assez régulière, alors que neuf ou dix femelles de la même souche, placées dans le même tube avec les mêmes mâles, ne pondent absolument pas.

Il serait donc nécessaire, pour pouvoir comparer avec précision la fécondité de deux sortes d'hybrides, d'effectuer des statistiques très étendues, incompatibles avec nos possibilités de travail.

Pour chercher à pallier, dans la mesure du possible, à ces causes d'erreur, nous avons, pour exposer nos résultats, adopté les conventions arbitraires suivantes :

1° Nous admettons, d'après ce que nous savons, par l'élevage des souches pures (voir Colas-Belcour, 1940), que la ponte moyenne pour une femelle fécondée par un mâle de même souche est :

- pour Vellozo, de 100 en été, de 40 en hiver ;
- pour Cordoue, Oujda, Balozet, de 80 en été, de 30 en hiver ;
- pour Saada, Taghjicht, Hessarek, de 60 en été, de 20 en hiver ;
- pour Bouchir et Dakar, de 40 en été, de 15 en hiver.

2° La fécondité d'un croisement de première ou de deuxième génération sera appréciée par deux éléments :

a) L'abondance des larves.

Le nombre des larves issues des pontes qui ont suivi un repas sanguin, de femelles A croisées avec des mâles B, est comparé au nombre de larves qui aurait été obtenu théoriquement avec les femelles de souche pure A fécondées par des mâles de la même souche. Par exemple, si, dans un tube, 8 femelles Vellozo sont mises avec 8 mâles d'une autre souche et que les pontes qui suivent un repas

donnent naissance à 200 larves en été, la fécondité sera de $\frac{200}{8 \times 100}$
 $= 25$ p. 100, et en hiver de $\frac{200}{8 \times 40} = 65$ p. 100 de la souche pure

Vellozo.

Parmi les différents lots d'un même croisement, et parmi les différentes pontes successives d'un même lot, on ne tiendra compte dans le calcul précédent que du cas le plus favorable donnant le chiffre le plus élevé.

Pour ne pas donner, avec ces pourcentages, une précision qui serait illusoire, nous avons adopté la notation suivante :

- fécondité n'étant pas très nettement au-dessous de celle de la souche pure : + + + ;
- fécondité atteignant 20 à 70 % de celle de la souche pure : + + ;
- fécondité inférieure à 20 % de celle de la souche pure : + ;
- fécondité nulle : 0.

b) Régularité des pontes.

De la même façon, la régularité des pontes successives sera schématisée de la manière suivante :

- pontes aussi régulières ou presque aussi régulières que pour une souche pure : + + + ;
- sur 5 couples, environ une ponte pour deux repas : + + ;
- pontes très rares : + ;
- pontes nulles : 0.

II. — Résultats des hybridations.

Le nom de la souche maternelle est toujours écrit le premier : un spécimen désigné (Vel.-Oujda) a pour mère une femelle Vellozo et pour père un mâle Oujda.

Pour simplifier l'exposé des expériences, nous indiquons simplement le nombre de couples formant le lot et la quantité de larves issues de leurs pontes après chaque repas. Le chiffre le plus élevé

a été pris comme base pour évaluer l'abondance des pontes. Ainsi, dans le croisement Vel.-Oujda, nous avons mis en élevage cinq couples qui, à la suite de sept repas successifs, ont permis d'obtenir : le 2 mai 1950, 43 larves ; le 22 juillet 1950, des larves non comptées exactement qui n'ont pas été élevées par la suite ; le 11 décembre 1950, 42 larves ; le 21 avril 1951, une ponte qui a séché sans éclore ; le 5 juin 1951, 164 larves ; le 24 juillet 1951, 47 larves, et le 19 décembre 1951, pas de ponte. La ponte la plus forte pour l'été est celle

de juin 1951 : $\frac{164}{5 \times 100} = 33$ p. 100, et, pour l'hiver, celle de décem-

bre 1950 : $\frac{42}{5 \times 40} = 20$ p. 100. C'est donc le premier chiffre que

nous retenons, et nous indiquons : abondance A : ++. La régularité R est indiquée par : +++, puisque nous avons cinq pontes sur sept repas. Nous écrirons donc :

Vellozo-Oujda (1 ^{re} gén.)		5 C. = 43, ++, 42, 0, 164, 47, 0.	A = ++ R = +++
Vellozo-Oujda (2 ^e gén.)	(Vel-Ouj) × (Vel-Ouj)	1 C. = 0, 0, 0, 0. 2 C. = 0, 0.	A = 0 R = 0
	(Vel-Ouj) × (Vel)	3 C. = 0, 0, 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
	(Vel) × (Vel-Ouj)	8 C. = 0, 0.	A = 0 R = 0
Vellozo-Cordoue (1 ^{re} gén.)		12 C. = 62, 0, 312.	A = +++ R = +++
Vellozo-Cordoue (2 ^e gén.)	(Vel-Cord) × (Vel-Cord)	1 C. = 50, 60, 0. 3 C. = 0, 100, 0. 10 C. = 120.	A = +++ R = +++(1)
Vellozo-Balozet (1 ^{re} gén.)		8 C. = 0, 20, 200, 60, 100.	A = ++ R = +++
Vellozo-Balozet (2 ^e gén.)	(Vel-Bal) × (Vel-Bal)	3 C. = 0, 50, 230.	A = +++ R = +++
Vellozo-Taghjicht (1 ^{re} gén.)		2 C. = 0, 0, 0, 0, 0, 0, 12 C. = 0, 0, 151, 20, 9, 0.	A = + R = +
Vellozo-Taghjicht (2 ^e gén.)	(Vel) × (Vel-Tagh)	4 C. = 0, 0.	A = 0 R = 0
Vellozo-Saada (1 ^{re} gén.)		5 C. = 19, 0, 20, 0, 0, 0, 0 12 C. = 0, ++, ++, ++, 0. 13 C. = 0, 19, 9.	A = ++ R = ++

(1) Les marges très larges que nous avons prises font que le croisement paraît, avec ces notations, aussi fécond que dans le cas de souches pures. En réalité, même dans les cas où il y a de nombreuses larves vivantes dans le tube, on trouve aussi un grand nombre d'œufs non éclos, qui indiquent bien que les parents ne sont pas entièrement féconds entre eux.

Vellozo-Saada (2 ^e gén.)	(Vel-Saa) × (Vel-Saa)	5 C. = 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Vellozo-Hessarek (1 ^{re} gén.)		8 C. = 0, 36, 0, 0, 27, 0, 20. 4 C. = 0, 62, 0, 0, 22, 0, 0, 0. 6 C. = 0, 0, 0, 0, 0, 0.	A = + R = +
Vellozo-Hessarek (2 ^e gén.)	(Vel-Hes) × (Vel-Hes)	9 C. = 0, 0, 0. 4 C. = 0, 0, 0. 5 C. = 0.	A = 0 R = 0
	(Vel-Hes) × (Vel)	10 C. = 0, 0, 9, 0. 2 C. = 0, 0.	A = + R = +
	(Vel) × (Vel-Hes)	6 C. = 0, 0, 2, 0.	A = + R = +
	(Vel) × (Hes-Vel)	9 C. = 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0. 2 C. = 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Vellozo-Bouchir (1 ^{re} gén.)		5 C. = 0, 0, 0, 0, 0. 6 C. = 0, 0, 0. 7 C. = 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Oujda-Cordoue (1 ^{re} gén.)		4 C. = 0, 1, 0.	A = + R = +
Oujda-Balozet (1 ^{re} gén.)		10 C. = 0, 0, 100, 200, 200, 100, 65, 150.	A = +++ R = +++
Oujda-Balozet (2 ^e gén.)	(Ouj-Bal) × (Ouj-Bal)	6 C. = 0, 0, 0, 0. 2 C. = 0, 0.	A = 0 R = 0
Oujda-Saada (1 ^{re} gén.)		5 C. = 0, 36, 0, 0, 63, 0, 0, 0, 0.	A = + R = +
Oujda-Saada (2 ^e gén.)	(Ouj-Saa) × (Ouj-Saa)	3 C. = 0, 0, 1, 0. 7 C. = 0, 0, 0, 0.	A = + R = +
	(Ouj) × (Ouj-Saa)	5 C. = 0, 0, 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Oujda-Bouchir (1 ^{re} gén.)		8 C. = 0, 0, 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Cordoue-Vellozo (1 ^{re} gén.)		11 C. = 0, 300, +++.	A = +++ R = +++
Cordoue-Vellozo (2 ^e gén.)	(Cord-Vel) × (Cord-Vel)	10 C. = 0, 100, 200, 400.	A = +++ R = +++ (1)
Cordoue-Oujda (1 ^{re} gén.)		6 C. = 6, 0, 8, 2, 0, 0, 0.	A = + R = +
Cordoue-Saada (1 ^{re} gén.)		6 C. = 6, 0, 1.	A = + R = +
Cordoue-Saada (2 ^e gén.)	(Cord-Saa) × (Cord-Saa)	1 C. = 0.	A = 0 R = 0
Balozet-Vellozo (1 ^{re} gén.)		6 C. = 0, +.	A = + R = +

Balozet-Oujda (1 ^{re} gén.)		6 C. = 0, 40, 0, 60, 100, 150.	A = ++ R = +++
Taghjicht-Vellozo (1 ^{re} gén.)		7 C. = +, 40, 50, 29, +. 15 C. = 54. 7 C. = 36, 0, 28, ++, 0. 10 C. = 0, 19, 8, +, 35, 0, 0, 4. 7 C. = 18, 0, 27, +.	A = ++ R = +++
Taghjicht-Vellozo (2 ^e gén.)	(Tagh-Vel) × (Tagh-Vel)	11 C. = 0, 0. 9 C. = 0, 0, 0, 0. 7 C. = 0, 0. 11 C. = 0, 0.	A = 0 R = 0
Taghjicht-Hessarek (1 ^{re} gén.)		5 C. = +, 26, 23, 28, 0, 30, 10.	A = ++ R = +++
Taghjicht-Hessarek (2 ^e gén.)	(Tagh-Hes) × (Tagh-Hes)	15 C. = 0.	A = 0 R = 0
Saada-Vellozo (1 ^{re} gén.)		1 C. = 0. 8 C. = 20, 0, 18, 10, 0, 2, 20. 10 C. = 0, 0, 10, 30, 0, 60. 5 C. = 0, +, 4, 0, 0, 55, 6.	A = ++ R = ++
Saada-Vellozo (2 ^e gén.)	(Saa-Vel) × (Saa-Vel)	3 C. = 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
	(Saa-Vel) × (Vel)	4 C. = 2, 0, 0, 8, 0. 8 C. = 0, 0, 0, 11, 20.	A = + R = +
Saada-Oujda (1 ^{re} gén.)		4 C. = 0, 60, 70, 40, 100, 60.	A = ++ R = +++
Saada-Taghjicht (1 ^{re} gén.)		6 C. = 0, 20, 40.	A = + R = ++
Saada-Taghjicht (2 ^e gén.)	(Saa-Tagh) × (Saa-Tagh)	6 C. = 46. 7 C. = 25. 1 C. = 0, 0. 16 C. = 10, 0. 5 C. = 0, 0, 0, 7, 0, 0, 0, 0, 0, 0. 3 C. = 0, 0, 0, 0, 0, 0. 3 C. = 0, 0, 0, 0.	A = + R = +
Hessarek-Vellozo (1 ^{re} gén.)		3 C. = 0, 0, 0, 0, 0, 0. 3 C. = 0, 0, 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Hessarek-Vellozo (2 ^e gén.)	(Hes-Vel) × (Hes-Vel)	5 C. = 0, 0, 2, 0, 1, 0, 0. 11 C. = 0, 7, 0, 0, 1, 0, 0.	A = + R = +
	(Hes-Vel) × (Vel)	6 C. = 0.	A = 0 R = 0
	(Hes) × (Vel-Hes)		

Hessarek-Vellozo (3 ^e gén.)	(Hes-Vel) (Vel) × (Vel)	1 C. = 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Hessarek-Oujda (1 ^{re} gén.)		7 C. = 0, 0, 6, 0, 0, 0.	A = + R = +
Hessarek-Saada (1 ^{re} gén.)		5 C. = 6, 12, 17, 19, 3, 7, 0. 10 C. = 90.	A = ++ R = +++
Hessarek-Saada (2 ^e gén.)	(Hes-Saa) × (Hes-Saa)	6 C. = 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Hessarek-Bouchir (1 ^{re} gén.)		8 C. = 10, 9, 15, 39, 59.	A = ++ R = +++
Hessarek-Bouchir (2 ^e gén.)	(Hes-Bou) × (Hes-Bou)	4 C. = 0, 0, 27, 0, 0.	A = ++ R = +
Bouchir-Vellozo (1 ^{re} gén.)		6 C. = 10, 16, 0, 0, 0, 0. 3 C. = 0, 0, 0, 0, 0, 0.	A = + R = +
Bouchir-Taghjicht (1 ^{re} gén.)		6 C. = 31, 0, 23, 38, 25, 0.	A = ++ R = ++
Bouchir-Hessarek (1 ^{re} gén.)		7 C. = 31, 52, 0, 63, 65.	A = ++ R = +++
Bouchir-Hessarek (2 ^e gén.)	(Bou-Hes) × (Bou-Hes)	9 C. = 0, 0, 0, 0. 12 C. = 0, 0, 0. 15 C. = 0, 0, 0.	A = 0 R = 0
Dakar-Vellozo (1 ^{re} gén.)		8 C. = 3, 7, 30.	A = + R = +++

III. — Conclusions.

Les expériences d'hybridations apportent des résultats inattendus :

— Parmi les huit souches étudiées, aucune hybridation normalement fertile n'est possible.

— La baisse de fécondité s'établit de façon progressive, suivant la taille des souches et suivant leur éloignement géographique.

Nous trouvons en effet des degrés de fécondité très variables. Les souches de grande taille d'Espagne et d'Afrique du Nord restent souvent assez fécondes à la première génération (Vel-Ouj., Vel-Cord., Vel-Bal., Ouj-Bal., Cord-Vel.), et même parfois à la deuxième génération (Vel-Cord., Vel-Bal. et Cord-Vel.). Dans le cas de Vellozo-Cordoue, en particulier, les larves sont tellement abondantes que, si l'on ne voyait pas en même temps un grand nombre d'œufs qui ont séché sans éclore, on pourrait croire à une fécondité totale des parents.

Tableau récapitulant les résultats des hybridations entre les différentes souches

1 G. : 1^e génération — 2 G. : 2^e génération — +++ : fécondité pas très nettement différente de celle des souches pures
 ++ : fécondité très faible — + : fécondité exceptionnelle — 0 : fécondité nulle

	VELLOZO ♂	OUDJA ♂	CORDONE ♂	BALAZET ♂	TAGHICHT ♂	SAADA ♂	HESAREK ♂	BOUCHIR ♂
Vellozo ♀...	XXXXXXX XXXXXXX	1 G. +++ 2 G. 0	1 G. +++ 2 G. +++	1 G. +++ 2 G. +++	1 G. + 2 G. 0	1 G. ++ 2 G. 0	1 G. + 2 G. +	1 G. 0
Oujda ♀...		XXXXXXX XXXXXXX	1 G. +	1 G. +++ 2 G. 0		1 G. + 2 G. +		1 G. 0
Cordone ♀.	1 G. +++ 2 G. +++	1 G. +	XXXXXXXXX XXXXXXXXX			1 G. + 2 G. 0		
Balozet ♀...	1 G. +	1 G. ++		XXXXXXX XXXXXXX				
Taghlicht ♀...	1 G. +++ 2 G. 0				XXXXXXXXX XXXXXXXXX		1 G. ++ 2 G. 0	
Sanda ♀...	1 G. ++ 2 G. +	1 G. +			1 G. +++ 2 G. ++	XXXXXXX XXXXXXX		
Hesarek ♀	1 G. + 2 G. +	1 G. +				1 G. +++ 2 G. 0	XXXXXXXXX XXXXXXXXX	1 G. +++ 2 G. ++
Bouchir ♀.	1 G. +				1 G. ++		1 G. +++ 2 G. 0	XXXXXXXXX XXXXXXXXX

Le même phénomène se produit chez les souches de petite taille, d'une part entre celles du Sud-marocain (Saa.-Tagh.) et d'autre part entre celles de l'Iran (Hes.-Bou.).

Par contre, la fécondité baisse très rapidement :

1° Lorsque les souches, proches géographiquement, ont une différence de taille importante. C'est ainsi que Vel.-Saa. et Saa.-Vel. sont très peu fertiles, alors que la distance entre les points d'origine : Casablanca et Marrakech, ne dépasse guère 200 kilomètres.

2° Lorsque, entre souches de taille comparable, il existe une distance géographique importante. Par exemple, les souches Taghjicht, Saada et Hessarek ont des tailles peu différentes, mais seules les souches sud-marocaines sont bien fécondes entre elles : les croisements Maroc-Iran (Tagh.-Hes.) ou inverses (Hes.-Saa.) sont peu ou très peu fertiles.

3° Ces deux facteurs se complètent en ce sens que, si, pour des différences de taille extrêmes, il existe encore une fécondité faible pour des croisements de souches géographiquement proches (Dak.-Vel.), les croisements de souches géographiquement éloignées sont d'une fécondité insignifiante (Bou.-Vel.) ou nulle (Vel.-Bou.).

CHAPITRE IV

CARACTÈRE DES HYBRIDES

Nous n'avons décelé aucune malformation ou anomalie morphologique sur les hybrides, et là encore notre seul moyen d'aborder le problème reste la méthode statistique.

Nous figurons les histogrammes de la longueur du corps des hybrides dans les cas où ils ont été obtenus en quantité suffisante pour fournir une moyenne valable ; nous plaçons au-dessus deux triangles, dont les sommets indiquent la longueur moyenne et les bases la marge de sécurité des souches de chacun des parents.

1° Hybrides femelles

L'étude des croisements réciproques nous renseigne sur l'éventualité d'une dominance paternelle ou maternelle. En comparant deux par deux les histogrammes (Vel.-Cord. et Cord.-Vel., Vel.-Tagh. et Tagh.-Vel., Vel.-Saa. et Saa.-Vel., Vel.-Hes. et Hes.-Vel.), nous pouvons constater que la taille moyenne reste sensiblement cons-

FIG. 17. — Hybrides femelles de première génération. Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). Les deux triangles placés au-dessus de chaque histogramme indiquent la longueur moyenne (sommet du triangle) et l'intervalle de sécurité (base du triangle) pour le père (P) et pour la mère (M). La ligne pointillée verticale indique la longueur moyenne de l'hybride. A : Vellozo-Oujda ; B : Vellozo-Cordoue ; C : Vellozo-Taghjicht ; D : Vellozo-Saada ; E : Vellozo-Hessarek ; F : Cordoue-Vellozo ; G : Oujda-Saada ; H : Taghjicht-Vellozo ; I : Taghjicht-Hessarek ; J : Saada-Vellozo ; K : Hessarek-Vellozo ; L : Hessarek-Saada ; M : Bouchir-Taghjicht ; N : Bouchir-Hessarek.

FIG. 17 bis

tante pour les deux hybrides, quel que soit le sens du croisement (1).

La taille des hybrides n'est cependant pas exactement intermédiaire entre celles des parents, mais se trouve toujours déportée à gauche. Ce nanisme a une amplitude variable avec les souches, mais son existence est parfaitement constante : il est de 2 divisions pour Vel.-Ouj., de 1,5 pour Vel.-Cord., de 9 pour Vel.-Tagh., de 5 pour Vel.-Saa., de 2 pour Vel.-Hes., de 2,5 pour Ouj.-Saa., de 6 pour Cord.-Vel., de 5 pour Tagh.-Vel., de 6 pour Tagh.-Hes., de 5 pour Saa.-Vel., de 7 pour Hes.-Vel., de 5 pour Hes.-Saa., de 6 pour Bou.-Tagh. et de 3 pour Bou.-Hes.

Donc, tous les spécimens hybrides femelles de première génération ont une taille moyenne qui est plus faible que celle qu'ils auraient s'ils étaient exactement intermédiaires entre les parents.

Ce phénomène pourrait être interprété comme une dominance du caractère « petit » sur le caractère « grand », mais l'existence d'hybrides de taille inférieure à celle du plus petit des parents (ex. : Tagh.-Hes. et Hes.-Saa.), laisse croire plutôt à une léthalité plus forte chez les grands spécimens ou à une atrophie générale des hybrides d'une nature plus complexe qu'un phénomène mendélien.

2° Hybrides mâles

a) *Cas où les parents sont de taille très différente*

Lorsque les tailles des parents sont très différentes, les résultats sont facilement lisibles.

Contrairement à ce qui se passe pour les hybrides femelles, l'examen des quatre cas de croisements réciproques nous indique constamment une dominance maternelle : l'écart entre Vel.-Cord. et Cord.-Vel. est de 6,5 divisions, entre Vel.-Tagh. et Tagh.-Vel. de 5,5, entre Vel.-Saa. et Saa.-Vel. de 12, et entre Vel.-Hes. et Hes.-Vel. de 10.

Si nous cherchons à éliminer ce facteur, en corrigeant l'influence maternelle, c'est-à-dire en plaçant la moyenne de l'hybride au centre de l'écart (déviations de 6 vers la droite pour Saa.-Vel. et de 6 vers la gauche pour Vel.-Saa., ou bien de 3 vers la droite pour Cord.-Vel. et 3 vers la gauche pour Vel.-Cord.), nous retrouvons de façon constante le nanisme déjà constaté chez les hybrides femelles.

Supposons, pour fixer les idées, que, chez toutes les souches, la dominance maternelle apporte un écart entre les hybrides récipro-

(1) Les mensurations de la souche (Hes-Bou) sont trop peu nombreuses pour être figurées, mais semblent obéir aussi à la même loi.

FIG. 18. — Hybrides mâles de première génération. Histogramme de la longueur du corps (une division = $55,3 \mu$). Les deux triangles placés au-dessus de chaque histogramme indiquent la longueur moyenne (sommet du triangle) et l'intervalle de sécurité (base du triangle) pour le père (P) et pour la mère (M). La ligne pointillée verticale indique la longueur moyenne de l'hybride. A : Vellozo-Oujda ; B : Vellozo-Cordoue ; C : Vellozo-Taghjicht ; D : Vellozo-Saada ; E : Cordoue-Vellozo ; F : Oujda-Saada ; G : Vellozo-Hessarek ; H : Taghjicht-Vellozo ; I : Taghjicht-Hessarek ; J : Saada-Vellozo ; K : Hessarek-Vellozo ; L : Hessarek-Saada ; M : Bouchir-Taghjicht ; N : Bouchir-Hessarek.

FIG. 18 bis

ques de 8 divisions, nous devons corriger dans le sens voulu la moyenne de tous les hybrides de 4 divisions. Nous retrouvons alors une réduction de taille des hybrides mâles qui est du même ordre de grandeur que celui que nous avons constaté chez les hybrides femelles. Cette réduction est de 2 divisions pour Vel.-Ouj., de 6 pour Vel.-Cord., de 6 pour Vel.-Tagh., de 3 pour Vel.-Saa., de 2 pour Vel.-Hes., de 3 pour Ouj.-Saa., de 4 pour Cord.-Vel., de 4 pour Tagh.-Vel., de 7 pour Saa.-Vel. et de 4,5 pour Hes.-Vel.

Donc, lorsque les parents sont de taille très différente, les résultats sont facilement lisibles, et il semble qu'on puisse conclure à l'existence de deux facteurs jouant simultanément sur la taille des hybrides mâles :

1° une réduction de taille qui paraît être du même ordre de grandeur que celui qui a été constaté chez les hybrides femelles ;

2° une dominance maternelle qui, au contraire, n'existe pas chez les hybrides femelles.

b) Cas où les parents sont de taille peu différente

Il devient dans ce cas impossible de déceler une dominance paternelle ou maternelle, puisque les marges de sécurité des différents histogrammes se rencontrent plus ou moins.

Le nanisme se manifeste dans les croisements Tagh.-Hes. et Bou.-Tagh., mais n'apparaît pas dans les croisements Hes.-Saa. et Bou.-Hes. Dans ce dernier cas, le croisement réciproque Hes.-Bou., basé sur 24 spécimens, nous donne une moyenne de 45,81 au lieu de 48,1 (l'histogramme n'a pas été figuré, car certaines nymphes âgées sont mortes accidentellement et la moyenne est peut-être en réalité un peu plus forte) ; il est donc possible que le nanisme existe aussi pour ces souches, mais ces expériences ne paraissent pas intéressantes à poursuivre, car on ne peut tirer de conclusions précises d'histogrammes où les erreurs dues au hasard peuvent suffire à inverser les résultats.

3° Sex-ratio

La proportion des sexes est égale à 1 pour certains croisements, mais s'écarte très significativement de la moyenne pour certains autres. Le cas extrême est celui du croisement Tagh.-Vel. qui est dans la proportion de 7 femelles pour 3 mâles.

	(Vel.-Ouj.)	(Vel.- Cor.)	(Vel.- Tagh.)	(Vel.- Saa.)	(Vel.- Hes.)	(Ouj.- Saa.)	(Cor.- Vel.)	(Tagh.- Vel.)
Mâles.....	106	146	84	35	50	42	76	75
Femelles..	149	112	65	33	92	58	76	176

	(Tagh.- Hes.)	(Saa.- Vel.)	(Hes.- Vel.)	(Hes.- Saa.)	(Bou.- Tagh.)	(Bou.- Hes.)	
Mâles.....	24	41	14	30	20	69	
Femelles..	46	73	22	33	17	71	

Conclusions

Les phénomènes qui déterminent la taille des hybrides de première génération varient suivant le sexe des hybrides.

Les femelles ont de façon absolument constante une taille moyenne plus faible que la moyenne arithmétique de celles des parents.

Les mâles obéissent à une loi plus complexe, car, au phénomène de nanisme qui existe déjà chez les femelles, se surajoute une dominance maternelle.

Nous n'avons pas pu élucider ce qui détermine la taille des hybrides de deuxième génération, car, lorsque les parents sont de taille peu différente, les intervalles de sécurité des moyennes des différentes souches se recouvrent, et, lorsque les parents sont de taille très différente, le nombre des hybrides de deuxième génération est trop faible pour que l'on puisse avoir des statistiques suffisantes.

La proportion des sexes des hybrides de première génération est très variable et s'éloigne parfois nettement de la normale.

CHAPITRE V

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. — L'*Ornithodore*.

Nous avons expliqué dans l'introduction que nous avons entrepris ce travail dans l'espoir de pouvoir séparer zoologiquement l'*O. erraticus* en deux espèces. Les résultats expérimentaux amènent à une vue qui est malheureusement beaucoup plus complexe :

- a) il n'y a aucun caractère morphologique, ni aucun élément du comportement en élevage qui permette de séparer les différentes souches étudiées ;
- b) les mensurations permettent de séparer de façon significative au moins quatre variétés ;
- c) parmi les huit élevages étudiés, aucune hybridation normalement fertile n'est possible, même lorsqu'il y a moins de 300 kilomètres de distance entre les lieux de récolte ;
- d) la baisse de fécondité s'établit de façon progressive, suivant la différence de taille des souches et suivant leur éloignement géographique.

II. Le Spirochète.

Pendant que nous poursuivions nos expériences sur les Ornithodores, l'étude du pouvoir vecteur des différentes souches était activement poursuivie à Téhéran par Baltazard et ses collaborateurs, et de nouvelles notions importantes se dégagaient peu à peu. L'hypothèse primitive de deux variétés transmettant chacune un spirochète différent (la grande variété, l'*hispanica* ; la petite, le *crociduræ sensu lato*) gardait sa valeur, mais devait être énoncée de façon beaucoup plus nuancée. En effet, Baltazard reprenait patiemment les expériences antérieures, mais cette fois en pourcentage (chaque Ornithodore du lot étant placé séparément sur un mammifère neuf pour détecter son infection éventuelle). Dans ces expériences, il y a très rarement une infection globale de tous les Ornithodores, et c'est précisément le pourcentage de spécimens infectés qui peut donner une idée précise sur l'adaptation du spirochète à la souche d'Ornithodore étudiée.

Ces pourcentages sont souvent très faibles, et, dans un cas au moins, un spirochète du groupe *crociduræ* : *B. dipodilli*, refuse absolument de passer chez n'importe quel Ornithodore autre que ceux des élevages du lieu d'origine.

Finalement, de la masse de documents ainsi accumulés, Baltazard (1953) énonce une conclusion qui cadre parfaitement avec ce que nous avons vu pour les Ornithodores : « *Grosso modo*, nous pouvons déjà énoncer le principe suivant : chaque souche de spirochètes que nous étudions n'est réellement bien transmise que par les élevages d'*O. erraticus* de la région même où elle a été isolée... ». « Poussons la chose jusqu'au paradoxe (et il est possible que nos expériences en cours nous y amènent), ce paradoxe s'énoncerait ainsi : chaque souche de ces spirochètes n'est réellement bien transmise que par les spécimens mêmes dont elle a été isolée ou leur progéniture ; disons, pour être moins absolus, par les Ornithodores du même terrier. »

III. — L'Ornithodore et le Spirochète; conclusion taxonomique.

Pour exprimer le parallélisme du phénomène chez l'Ornithodore et le Spirochète, nous ne pouvons mieux faire que de reproduire les conclusions de Baltazard, résumant ses conclusions et les nôtres, dans sa communication au dernier Congrès de Microbiologie (1953) :

« Chaque élevage d'Ornithodores n'est totalement fécond qu'avec lui-même, c'est-à-dire : les femelles de chaque élevage ne se reproduisent normalement que lorsqu'elles sont croisées avec les mâles

de même élevage. Dès qu'existe entre deux élevages une différence de taille, ou entre élevages rigoureusement de même taille une distance géographique importante, la fécondité baisse. Elle devient pratiquement nulle (rares hybrides inféconds) entre les élevages de taille très différente », et « dès qu'existe entre deux élevages d'*Ornithodores* une différence de taille, ou entre élevages rigoureusement de même taille une distance géographique importante, le pouvoir vecteur baisse. Le cas extrême est celui du spirochète isolé au Kenya par Heisch : *B. dipodilli*, qui n'est transmis par aucun autre *O. erraticus* que ceux du Kenya ».

Nous nous trouvons donc dans le cadre classique d'une espèce linnéenne découpable en espèces jordanienues. Le cas de l'*O. erraticus* est remarquable par l'identité morphologique (à la taille près) de toutes les souches et par l'extraordinaire multiplicité des races locales. En effet, lorsque l'on constate, d'une part, l'importance des différences qui existent entre les souches de Casablanca et de Marrakech, qui ne sont pourtant séparées par aucune barrière géographique, et, d'autre part, l'immense aire de répartition de l'espèce, il semble que l'on puisse affirmer l'existence non pas de dizaines, mais bien de centaines de races locales. Cela s'explique en partie par la biologie de l'*O. erraticus*, espèce pholéobie très stricte, qu'on peut récolter dans des terriers abandonnés depuis très longtemps (les *Ornithodores* paraissent mourir de faim sur place, sans chercher à migrer).

Etant donné ces éléments, quelle décision taxonomique pouvons-nous prendre ?

Nous croyons pouvoir éliminer d'abord formellement la solution qui consisterait à donner à nos neuf souches neuf noms de variétés différents. Nous avons dit qu'il existe très probablement des centaines de souches distinguables entre elles par leur taille, par l'étude de leur fécondité réciproque ou par leur pouvoir pathogène, et une telle solution, même si elle était correcte zoologiquement, serait une monstruosité dans un groupe d'intérêt médical.

Désirant une solution médicalement commode, beaucoup plus qu'une solution répondant à une conception métaphysique de l'espèce ou de la variété, nous avons pensé à revenir, après un long détour, aux idées primitives de Baltazard et à séparer taxonomiquement l'*Ornithodore* transmettant l'*hispanica* de l'*Ornithodore* transmettant le *crociduræ*. Cela paraît aussi malheureusement impossible. La transmission d'un Spirochète par un *Ornithodore* n'est pas positive ou négative, mais se traduit par un pourcentage plus ou moins grand de réussites ou d'échecs, et, même avec l'aide des décisions les plus arbitraires, il nous est pratiquement impossible

de dire où commence la transmission de l'*hispanica* et où commence celle du *crociduræ*. De même, dans la nature, nous avons signalé plus haut combien l'*hispanica* avait été difficile à isoler d'*O. erraticus* tunisiens, alors qu'il est extrêmement facile à trouver chez les Ornithodores du Nord-Ouest marocain (1).

Il semble donc en définitive qu'il soit impossible de créer une barrière taxonomique quelconque entre les différentes souches d'*O. erraticus*.

Il faut assouplir considérablement les définitions classiques en précisant : espèce composée d'un nombre considérable de races locales, toujours plus ou moins amixiques, et se distinguant par leur taille moyenne, par les spirochètes dont elles sont naturellement infectées, et par leur pouvoir vecteur expérimental. Bien qu'il soit impossible de faire une limitation précise, puisque les souches varient de façon progressive, on peut cependant indiquer que les grandes formes occidentales et septentrionales sont associées à des Spirochètes du groupe *hispanica*, donnant au cobaye une infection forte et prolongée, et que les petites formes orientales et méridionales le sont à des Spirochètes du groupe *crociduræ*, donnant au cobaye une infection extrêmement faible, la plupart du temps inapparente.

RÉSUMÉ

Les travaux de Baltazard et de ses collaborateurs à l'Institut Pasteur de l'Iran ayant montré que les grandes formes de l'*O. erraticus* sont les vectrices de *B. hispanica* et que les petites formes sont les vectrices de Spirochètes de rongeurs du groupe *B. crociduræ*, nous avons entrepris l'étude zoologique de l'Ornithodore en comparant neuf souches de provenances variées.

Nous montrons :

1° qu'il n'y a aucune différence morphologique, ni aucun élément de comportement au laboratoire qui permettent de les opposer ;

(1) Nous ne voulons pas tirer argument de l'existence de « souches tunisiennes d'*O. erraticus* réfractaires à l'infection par *S. hispanica* » étudiée par Chorine et Colas-Belcour (1944), car, si ces faits peuvent s'interpréter par les différences entre souches géographiques dont nous nous occupons ici, ils peuvent répondre aussi à un phénomène de résistance se manifestant chez certains spécimens de lots homogènes, qui reste très mystérieux et qui complique encore le problème. C'est ainsi que dans des expériences sur la transmission de spirochètes par des punaises, faites en collaboration avec G. Blanc et J. Bruneau, nous trouvons environ une punaise sur dix qui s'infecte très abondamment, alors que les neuf autres ne s'infectent pas, quels que soient l'âge, la fréquence des repas, le temps entre la mue et le repas infectant, etc...

2° que les mensurations de la longueur du corps permettent de différencier de façon significative au moins quatre variétés ;

3° que, parmi les huit souches étudiées, aucune hybridation normalement fertile n'est possible, même dans le cas de souches géographiquement très proches les unes des autres.

La baisse de fécondité à la première et surtout à la deuxième génération s'établit de façon progressive, suivant la différence de taille entre les souches et suivant leur éloignement géographique ;

4° que les éléments qui déterminent la taille des hybrides de première génération varient suivant le sexe des hybrides. Les femelles ont, de façon constante, une taille moyenne inférieure à la moyenne arithmétique de celles des parents.

Les mâles obéissent à une loi plus complexe, car, au phénomène de nanisme qui existe déjà chez les femelles, s'ajoute une dominance maternelle.

La proportion des sexes des hybrides de première génération est très variable et s'éloigne parfois nettement de la normale.

Pendant que nous poursuivions ces expériences, Baltazard et ses collaborateurs continuaient à étudier le pouvoir vecteur des différentes souches et arrivaient à des conclusions qui s'accordent parfaitement avec les nôtres, puisqu'ils montraient que « chaque souche de *Spirochètes* étudiée n'est réellement bien transmise que par les élevages d'*O. erraticus* de la région même où elle a été isolée ».

Etant donné les grandes différences trouvées entre certaines souches d'*Ornithodores* géographiquement très voisins, et étant donné l'immense aire de répartition de l'espèce, nous croyons pouvoir conclure à l'existence de centaines de races différenciables par leur taille moyenne, l'étude de leur fécondité réciproque, ou leur pouvoir vecteur.

En ce qui concerne la taxonomie, nous croyons qu'il est impossible de créer un nom pour désigner chaque souche. Il est également impossible de se baser sur la transmission de *B. hispanica* ou de *B. crociduræ*, car c'est là un phénomène progressif qui se traduit expérimentalement par un pourcentage plus ou moins grand de réussites ou d'échecs, et on ne peut dire où commence la transmission de *hispanica* et où commence celle de *crociduræ*.

Il nous semble donc finalement impossible de créer une barrière taxonomique quelconque entre les différentes souches d'*O. erraticus*.

L'espèce, probablement à cause de son adaptation stricte aux terriers, est composée d'un nombre considérable de races locales légèrement ou fortement amixiques et se distinguant encore par leur taille moyenne et par leur pouvoir vecteur. Bien qu'il n'y ait aucune limite précise, on peut indiquer cependant que les grandes formes

occidentales et septentrionales sont associées à des Spirochètes du groupe *hispanica*, et les petites formes orientales et méridionales à des Spirochètes du groupe *crociduræ*.

Remerciements

Nous exprimons ici toute notre reconnaissance à M. G. Blanc, directeur de l'Institut Pasteur du Maroc, et à M. Baltazard, directeur de l'Institut Pasteur de l'Iran, pour toute l'aide qu'ils nous ont apportée.

Mme M.-Th. Choquet et Mlle Annie Le Coulm, aides techniques au C.N.R.S., nous ont apporté tout au long de ce travail une assistance patiente et méticuleuse, dont nous leur sommes spécialement reconnaissant.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (C.). — Sur la présence d'*O. erraticus* infecté par *S. hispanicus* dans la banlieue de Tunis. *Arch. Inst. Pasteur de Tunis*, XXIV, 1935, 483-492.
- BALTAZARD (M.). — Présence au Maroc d'un spirochète type *duttoni* transmis dans la nature par *Ornithodoros erraticus*. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XXX, 1937, 551-555.
- BALTAZARD (M.). — Sur le classement des spirochètes récurrents. VI^e Congrès international de Microbiologie. Rome, 1953. *Ann. Parasit.*, XXIX, 1954, 10-32.
- BALTAZARD (M.), BAHMANYAR (M.) et MOFIDI (Ch.). — *Ornithodoros erraticus* et fièvres récurrentes. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XLIII, 1950, 595-601.
- BALTAZARD (M.), BAHMANYAR (M.) et SAFAVI (Ch.). — Sur les différences de taille observées chez l'*Ornithodoros erraticus*. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XLIII, 1950, 444-449, pl. I.
- BALTAZARD (M.), MOFIDI (Ch.) et BAHMANYAR (M.). — Essai de reclassement de certains spirochètes récurrents. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XLI, 1948, 399-405.
- BLANC (G.), CHABAUD (A.-G.) et BRUNEAU (J.). — Sur les différentes variétés de l'*Ornithodoros erraticus*. I. — Note préliminaire : Etude de la souche « Bab er Rhob ». *Ann. Parasit.*, XXVI, 1951, 361-365.
- BLANC (G.) et MAURICE (A.). — Contribution à l'étude du spirochète de Goulimine (Maroc méridional). *Bull. Soc. Path. Exot.*, XLI, 1948, 139-141.
- BRUMPT (E.). — *Précis de Parasitologie*, 4^e édition. Masson, Paris, 1927.
- CHORINE (V.) et COLAS-BELCOUR (J.). — Sur une souche tunisienne d'*Ornithodoros erraticus* réfractaire à l'infection par *Spirochaeta hispanica*. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XXXVII, 1944, 24-34.
- COLAS-BELCOUR (J.). — Sur l'identité d'*Ornithodoros erraticus* Lucas et d'*Ornithodoros maroccanus* Velu. *Arch. Inst. Pasteur de Tunis*, XIX, 1, 1930, 1-12.
- COLAS-BELCOUR (J.). — Sur l'importance numérique de la ponte de l'*Ornithodore hispano-africain*, *Ornithodoros erraticus* Lucas. *C.R. Soc. Biol.*, CXXXIV, 1940, 544-545.
- COLAS-BELCOUR (J.). — Communication personnelle, 1952.

- DELPY (L.-P.). — Présence en Iran d'*Ornithodoros erraticus* (Lucas, 1849). *Bull. Soc. Path. Exot.*, XL, 1947, 90-95, pl. V-VI, fig. 1-7.
- DURIEUX (C.). — Cas de fièvre récurrente observée à Dakar et dans ses environs. Découverte de l'*Ornithodore* agent de transmission de l'infection. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XXV, 1932, 13-18.
- HEISCH (R.-B.). — On *Spirochaeta dipodilli* sp. nov., a parasite of pigmy Gerbils (*Dipodillus* sp.). *Ann. Trop. Med. a. Parasit.*, XLIV, 1940, 260-272, pl. IX, fig. 1-2.
- HEISCH (R. B.) et GUGGISBERG (C. A. W.). — A description of *Ornithodoros erraticus* (Lucas) from Kenya. *Ann. Trop. Med. a. Parasit.*, XLVI, 1952, 1-6, fig. 1-13.
- HIRST (S.). — On the parasitic acari found on the species of rodents frequenting human habitations in Egypt. *Bull. Entom. Res.*, V, 1914, 215-229.
- HOOGSTRAAL (H.). — Cité par Baltazard, 1954.
- JOHANNSEN (W.). — *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. G. Fischer, Iéna, 2^e édition, 1913.
- LANGERON (M.). — *Précis de Microscopie*. Masson, Paris, 1949.
- LÉGER (A.). — Spirochète de la musaraigne (*Crocidura Stampflii* Jentink). *Bull. Soc. Path. Exot.*, X, 1917, 280-281.
- LEESON (H. S.). — Some notes on the recorded distribution of old world species of *Ornithodoros* (Acarina). *Bull. Entom. Res.*, XLIV, 1953, 517-526, fig. 1-4.
- NICOLLE (Ch.) et ANDERSON (Ch.). — Sur la présence au Maroc du spirochète de la fièvre récurrente espagnole. *C.R. Acad. Sci.*, 186, n° 15, 1928, 991-992.
- NICOLLE (Ch.), ANDERSON (C.) et LE CHUITON (F.). — Sur l'existence en Tunisie de la fièvre récurrente espagnole. *C.R. Acad. Sci. Fr.*, CXII, 1931, 194-196.
- RAFYI (A.). — *Spirochaeta microti* n. sp., parasite du campagnol (*Microtus* sp.) en Iran. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XL, 1947, 149-151.
- SADI DE BUEN. — Note préliminaire sur l'épidémiologie de la fièvre récurrente espagnole. *Ann. Parasit.*, IV, 1926, 184.
- SAUTET (J.), MARNEFFE (H.) et WITKOWSKI (M.). — Présence de l'*Ornithodoros erraticus* (Lucas, 1849) au Soudan. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XXXVII, 1944, 36-37.
- SAUTET (J.) et WITKOWSKI (M.). — A propos d'un *Ornithodore* trouvé à Gao. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XXXVII, 1944, 182-188, pl. III-VI, fig. 1-12.
- SERGEANT (A.), MONCEAUX (A.) et BALLISTE (R.). — Premier cas de fièvre récurrente hispano-africaine observé en Algérie. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XXVI, 1933, 906.

Institut de Parasitologie de la Faculté de médecine de Paris (directeur : H. GALLIARD), Institut Pasteur du Maroc (directeur : G. BLANC), et Institut Pasteur de l'Iran (directeur : M. BALTAZARD).