SUR LE MODE DE DEPOSITION DES ŒUFS PAR *TRIATOMA MEGISTA* ET PAR *RHODNIUS PROLIXUS*

Par F. PICK

Le fait que les œufs de *Rhodnius prolixus* sont adhérents tandis que ceux de *Triatoma megista* ne le sont pas est actuellement de connaissance générale pour tous ceux qui s'occupent de l'élevage de ces Réduvidés hématophages.

Le principe de cette différence a été éclairci par des recherches de H. Galliard (2) portant sur les glandes accessoires des femelles de *Triatoma dimidiata*, *T. infestans*, *T. rubrovaria*, *T. vitticeps* et de *T. protracta* d'une part et de *Rhodnius prolixus* d'autre part *.

En présence des œufs non-adhérents de *T. megista*, une observation fortuite nous a amené à étudier le mode de leur déposition.

Dans des pays où la Maladie de Chagas est endémique, il faut procéder à des élevages des Réduvidés hématophages en grand pour avoir à sa disposition du matériel suffisant pour l'exécution de la technique classique du Xénodiagnostic d'après E. Brumpt (1).

L'observation fortuite que nous décrirons plus bas, nous l'avons faite en présence d'un dispositif de l'élevage en grand de *T. megista* mis au point par R.-V. Talice.

Cet élevage se fait dans un grand récipient quadrangulaire en forme d'un terrarium dont les planches verticales sont formées par des plaques en verre. Le fond est formé par un grillage métallique à mailles suffisamment larges pour permettre le passage des œufs. A l'intérieur de ce dispositif, on place quelques boîtes en carton sans couvercle reposant avec leur ouverture sur le grillage métallique. Ces boîtes renversées portent, dans leurs parois verticales, des ouvertures pour permettre un passage facile aux Réduvidés. Le récipient reposant sur quatre pieds est placé dans une cuvette en bois laqué. L'ouverture quadrangulaire supérieure est alors munie d'un autre grillage métallique encadré par des bâtons quadrangulaires en bois (fig. 1).

Si ce dispositif se trouve dans un bon état, tous les œufs déposés tombent à travers les mailles du grillage métallique du fond dans la cuvette en bois laqué.

* Cf., en outre, F. Pick : « Sur la signification fonctionnelle de l'ornementation des œufs des Réduvidés hématophages ». Ce fascicule, *Notes et Informations*, page .

Bien que la récolte de ces œufs ne présente qu'un travail technique quotidien de routine, nous avons tenté d'observer éventuellement la déposition proprement dite de ces œufs.

Et, en effet, nous avons eu la chance de pouvoir assister à la déposition des œufs par des femelles de *T. megista* accrochées sur le bord supérieur d'une boîte en carton. Les appareils génitaux de ces femelles, dépassant le bord libre de la boîte, se trouvaient alors environ 5 cm. au-dessus du grillage métallique du fond. Dans cette attitude, les femelles ont expulsé leurs œufs avec une force remarquable.

FIG. 1. — Dispositif de l'élevage en grand de *Triatoma megista* d'après R. V. Talice. Le cadre métallique du « terrarium » réunit quatre plaques verticales en verre et un fond consistant en un grillage métallique. Le couvercle est formé par un grillage métallique encadré par des bâtons en bois. A l'intérieur du dispositif se trouvent trois boîtes en carton sans couvercle. En bas de la paroi antérieure de la boîte quadrangulaire, on voit une ouverture, qui existe aussi chez des boîtes rondes pour le passage des Réduvidés. Les quatre pieds métalliques du dispositif reposent à l'intérieur d'une cuvette en bois laqué recevant les œufs des Réduvidés. L'extension longitudinale du dispositif est de 45 cm.

En ce qui concerne l'observation fortuite que nous avons annoncée plus haut, elle se présentait de la façon suivante : Au cours de nos contrôles de l'élevage en grand de *T. megista*, nous avons trouvé de temps à autre quelques œufs isolés à l'extérieur de la cuvette de récolte.

D'autres chercheurs, ayant également observé la présence des œufs égarés,

ont été convaincus qu'il s'agit des œufs perdus se trouvant initialement à l'intérieur de la cuvette.

Mais, étant donné que nous avons constaté la présence de ces œufs « perdus » toujours dans le même endroit et en nous rappelant de la force de projection des œufs par des femelles de *T. megista*, nous avons pensé à l'éventualité d'une autre explication.

Dans un premier temps, nous avons examiné de près le dispositif de l'élevage qui était dans un bon état à l'exception de la couverture. Les bâtons en bois encadrant le grillage métallique ont été déformés par dessiccation de telle façon que du côté gauche de la fig. 1 du dispositif s'est formée une fente partielle avec un diamètre maximum de 1 cm. C'est toujours de ce côté que nous avons rencontré des œufs « égarés ».

Etant donné que *T. megista* ne peut se fixer sur des parois verticales en verre, notre soupçon qu'il pourrait s'agir éventuellement des œufs projetés de l'intérieur du dispositif par des femelles de *T. megista* a pris un peu plus de corps.

Pour apporter une preuve expérimentale à cette supposition, nous avons entamé des essais pour arriver à une notion approximative de la force de projection des œufs par des femelles de *T. megista*. Immédiatement après un repas sanguin complet, nous avons placé des femelles de *T. megista* sur des lames à microscopie en les faisant reposer sur leur dos. Dans cette position, les spécimens en expérience ont été fixés par des rondelles en caoutchouc, l'abdomen restant libre. Les lames à microscopie, portant des femelles reposant sur leur dos et ficelées, ont été placées, dans une position horizontale, sur des grandes feuilles de papier noir étalées sur une table à lave.

Aidés par la loupe, nous avons pu alors assister à la phase finale de la descente des œufs et à leur projection.

La phase finale de la descente des œufs est introduite par des mouvements rythmiques des gonapophyses (fig. 2). Le jeu de la protrusion et de l'étalement des gonapophyses, suivi de leur rapprochement et de leur rétraction, indique l'apparition proche de l'œuf. Après l'apparition du pôle non-operculé, l'œuf glisse lentement entre les gonapophyses à l'air libre. Si le plus grand diamètre transversal de l'œuf en descente a dépassé le plan des extrémités pointues des gonapophyses, ceux-ci, avec une force musculaire surprenante, convergent et se contractent simultanément pour projeter l'œuf.

Même dans ces conditions d'expérience, la force de la projection des œufs reste considérable. Nous avons pu ainsi déterminer des distances de 33 cm. au moins que les œufs de *T. megista* peuvent parcourir en vol libre. Le trajet du vol libre est légèrement parabolique. Une fois en contact avec le plan horizontal du papier noir de notre arrangement d'expérience, les œufs poursuivent encore leur parcours en roulant pour s'arrêter définitivement quelques centimètres plus loin. Cette projection des œufs de *T. megista* a toujours lieu, mais la longueur du trajet varie d'un œuf à l'autre.

FIG. 2. — Le jeu de gonapophyses chez *Triatoma megista* avant l'apparition de l'œuf

a) L'armature génitale commence lentement de basculer d'un côté à l'autre en ne montrant que peu de déviation de la ligne médiane. Ces mouvements ne sont à observer que sous la loupe

b) Protrusion de l'armature génitale avec écartement notable des gonapophyses. A cet état, les gonapophyses peuvent se fermer et se rétracter. Ce jeu peut se répéter à plusieurs reprises jusqu'à ce que la protrusion des gonapophyses est trop poussée. Arrivés à ce point, les gonapophyses ne peuvent plus être complètement rétractés, mais le jeu de protrusion et de rétraction persiste alors partiellement

c) Protrusion et écartement maxima des gonapophyses formant un entonnoir fonctionnel. Si le pôle operculé de l'œuf a atteint le fond de cet entonnoir, les gonapophyses s'adaptent à la surface de l'œuf descendant. Si le plus grand diamètre transversal de l'œuf glissant très lentement vers l'extérieur, vient de passer le plan géométrique des pointes de gonapophyses, ceux-ci convergent et se rétractent avec une force motrice considérable pour expulser l'œuf à distance

FIG. 3. — Différents emplacements choisis par des femelles de *Rhodnius prolixus* pour la déposition de leurs œufs adhérents. a) Intérieur d'une boîte de xéno-diagnostic, l'angle entre la paroi en carton et le tulle de protection. - b) Œufs collés à la surface intérieure du tulle. - c) Tulle renversé: les clapets des œufs se trouvent à l'intérieur de la lumière des mailles. - d) Œuf isolé vu de l'extérieur, position du couvercle comme en c. - e) Œuf vu de l'intérieur de la boîte, la bordure de la maille va faire obstacle à l'éclosion de l'embryon. - f) Position analogue à celle en e, le clapet à peine détaché restera dans cette position. - g) Cas rare d'un œuf qui est à moitié poussé à travers une maille, le pôle non operculé en avant. - h) Œuf aux deux tiers poussé à travers une maille, le pôle operculé en avant. - i) Cas analogue à h. - k) et l) Des cas pas trop rares d'œufs entièrement poussés vers l'extérieur et collés avec le pôle non operculé à la surface extérieure du tulle. - m) et n) Œufs collés respectivement sur la tête et la partie terminale

des mâles de *Rhodnius prolixus*

Après la détermination approximative de la force motrice possible de l'expulsion des œufs, nous avons procédé à une série d'expériences complémentaires. Dans le dispositif de l'élevage en grand, nous avons placé des boîtes en carton semblables à celles de la fig. 1, mais de telle hauteur que le niveau de leurs plateaux n'a été situé que 5 cm. au-dessous de l'ouverture du grand récipient. Le « terrarium » ainsi garni a été alors chargé avec des femelles de *T. megista* ayant accompli un repas sanguin complet. Nous avons omis volontairement de fermer le dispositif par le grillage métallique encadré par des bâtons en bois. Dans ces conditions d'expériences, nous avons constaté que plusieurs femelles de *T. megista* ont essayé de projeter leurs œufs vers l'extérieur en tentant de les faire passer, dans un parcours parabolique, au-dessus de la bordure de l'ouverture du récipient. Dans la plupart de ces tentatives, des trajets paraboliques n'étaient pas assez haut, faisant retomber les œufs à travers les mailles métalliques du grillage dans la cuvette de récolte.

Dans des conditions expérimentales, la déposition dirigée des œufs de *T. megista* pourrait traduire des tentatives de leur mise à l'abri dans le sens de la conservation de l'espèce.

Nous admettons que ce principe se rencontre chez toutes les espèces du genre *Triatoma* qui déposent des œufs non-adhérents.

Il est peu probable qu'on pourrait constater cette manière de déposer les œufs chez les deux espèces argentines *T. platensis* et *T. delpontei*, dont les œufs sont adhérents.

En ce qui concerne les œufs de *Triatoma protracta*, espèce mexicaine, des particularités surprenantes ont été décelées par H. Galliard (2). Après avoir découvert l'ornementation de l'exochorion des œufs des Réduvidés hématophages, Galliard a constaté que les œufs de *T. protracta* présentent un cas tout à fait particulier. Tandis que les espèces de *Triatoma rubrovaria*, *T. vitticeps*, *T. infestans*, *T. dimidiata*, *T. megista* et *T. sordida*, étudiées par H. Galliard, pondent des œufs absolument identiques les uns aux autres au point de vue de couleur, de forme et d'ornementation, il en est autrement chez les œufs de *T. protracta*. Les femelles de cette espèce peuvent pondre des œufs extrêmement différents en ce qui concerne la taille, l'aspect extérieur et la forme. L'exochorion peut être mat ou brillant, absolument lisse ou bien muni d'épines plus ou moins apparentes. Le clapet peut être tout à fait banal comme celui des autres Triatomes ou, au contraire, présenter une ornementation particulière. Ces œufs ornementés sont parfois fixés au support de papier buvard, à la paroi du verre ou au tulle qui ferme le tube, ce qui les rapproche un peu de ceux de *Rhodnius prolixus*.

Partant des recherches de H. Galliard, nous pensons que les œufs lisses de *T. protracta* pourraient se prêter à une expulsion à distance tandis que les œufs du type collant de cette espèce ne pourraient pas être libérés de cette manière.

Pour examiner expérimentalement la question du mécanisme de l'oviposition des espèces déposant des œufs collants, nous nous sommes adressé aux femelles de *Rhodnius prolixus*.

Il est connu que les œufs isolés ou réunis en parcelles, déposés par *Rh. prolixus*, adhèrent à n'importe quel support même sur le verre.

Mais, on sait aussi que ces œufs sont parfois arrangés d'une manière figurale. Dans ces cas, on trouve les œufs déposés alternativement de deux côtés d'une ligne droite. Les diamètres longitudinaux de ces œufs forment des angles aigus avec la ligne droite.

Nous avons eu la chance d'assister à plusieurs reprises à un tel arrangement figural des œufs par *Rh. prolixus*.

Les femelles de *Rh. prolixus* progressent très lentement dans une direction droite. Pour déposer leurs œufs de la manière figurale indiquée, elles ne tournent alternativement que leur abdomen dont l'axe longitudinal forme alors un angle aigu avec la ligne droite de progression. Arrêtées dans ces positions alternatives, les femelles mettent en place l'œuf dont on trouve ultérieurement que son axe longitudinal correspond à celui de l'abdomen de la femelle au moment de sa déposition.

La capacité des femelles de *Rh. prolixus* d'arranger la déposition de leurs œufs d'une manière figurale paraît présenter une première indication qu'on soit en présence d'une oviposition dirigée.

En présence de ces anciennes observations, nous avons procédé à des expériences portant sur *Rh. prolixus* analogues à celles que nous avons entreprises dans le cas de *T. megista*.

Les femelles de *Rh. prolixus* ayant accompli un repas sanguin complet ont été placées avec leur dos sur des porte-objets et fixées dans cette position par des rondelles en caoutchouc ne passant que sur leur thorax.

Dans ces conditions d'expérience, nous avons constaté que le jeu des gonapophyses est beaucoup plus faible chez des femelles de *Rh. prolixus* que chez celles de *T. megista*.

Les œufs descendant de *Rh. prolixus* glissent lentement entre les gonapophyses vers l'air libre.

Après le passage du plus grand diamètre transversal des œufs par le plan des pointes des gonapophyses, on constate à peine une légère accélération de la descente des œufs qui tombent par la suite plutôt par leur propre poids que par la force motrice de leur expulsion.

Ce mode de descente des œufs de *Rh. prolixus* a rendu peu probable une projection des œufs à des distances appropriées même pas dans des conditions naturelles. Pour cette raison aussi, le choix des petits récipients s'est imposé pour la mise en évidence éventuelle d'une oviposition « dirigée » de *Rh. prolixus*.

Dans ce sens, nous nous sommes servi de demi-boîtes rondes en carton d'un diamètre de 4 cm. et d'une hauteur de 3 cm. Chaque boîte a été chargée avec une femelle de *Rh. prolixus* et fermée par la suite par un tulle à mailles de 1 mm².

Par la suite, ces boîtes en carton reposant sur leur fond, l'ouverture grillée

vers le haut, ont été placées dans de plus grands récipients en verre. Pour la fermeture de ces grands récipients, nous avons utilisé du tulle à mailles de diamètre suffisamment petit pour empêcher des larves de *Rh. prolixus*, éventuellement venant à l'éclosion à l'intérieur de ces petits récipients, de s'enfuir.

L'ensemble a été abandonné aux conditions habituelles de température, d'illumination et d'humidité du laboratoire.

Dans ces conditions expérimentales, il a fallu s'attendre que les femelles de *Rh. prolixus* déposeraient leurs œufs adhérents sur les parois en carton et aussi bas que possible vers le fond de la boîte.

Mais, il s'est produit tout à fait le contraire. A part quelques exceptions près, les œufs se sont trouvés fixés au niveau de l'ouverture grillée de la boîte en carton.

A cette hauteur, les œufs étaient réunis en amas dans l'angle formé entre la paroi verticale du carton et le tulle de fermeture où ils étaient fixés isolément sur le tulle même (fig. 3 a et b). Surtout en ce qui concerne ces œufs isolés, nous avons noté que leurs axes longitudinaux sont en général parallèles au plan du tulle sur lequel ils ont été déposés.

L'examen plus approfondi des œufs se trouvant collés parallèlement nous a fait penser que même leur position proprement dite n'était pas fortuite. En renversant le tulle, et utilisant toujours le même grossissement, nous avons pu constater que la plupart de ces œufs sont déposés et fixés de telle façon que le clapet se trouve à l'intérieur de la lumière d'une maille (fig. 3 c). Aussi, sans renversement du tulle, on peut constater facilement avec un plus fort grossissement l'emplacement apparemment d'ordre téléologique du clapet des œufs se trouvant dans la position indiquée (fig. 3 d).

Mais, il y a aussi des cas dans lesquels les femelles de *Rh. prolixus* ne réussissent pas de déposer leurs œufs d'une manière apparemment si parfaite. Bien qu'on trouve, dans ces cas, le clapet toujours à l'intérieur d'une maille, celle-ci est presque entièrement obturée par le corps de l'œuf (fig. 3 e). Dans ces cas, on constate en outre une position de l'œuf légèrement inclinée vers l'extérieur, situant ainsi le clapet à l'intérieur d'une maille. Il n'y a donc rien d'étonnant que, dans ces cas, la bordure intérieure de la lumière de la maille va faire obstacle à l'éclosion de l'embryon (fig. 3 f).

Comme nous avons noté plus haut, c'est le pôle non-operculé de l'œuf qui sort le premier au cours de sa naissance.

S'il pouvait s'agir chez *Rh. prolixus* d'une sorte de tendance d'assurer la liberté de leur progéniture, il fallait s'attendre à ce que les femelles tenteraient de faire passer directement leurs œufs à travers les mailles, le pôle non-operculé se trouvant forcément en avant. Mais, les œufs enduits des sécrétions de la glande accessoire, et déposés avec très peu de force, seraient ainsi difficiles à libérer d'une manière appropriée. Et, en effet, nous n'avons rencontré qu'exceptionnellement des œufs déposés de telle façon (fig. 3 g).

En opposition à ces observations très rares, nous avons constaté à plusieurs

reprises que les femelles de *Rh. prolixus* sont apparemment capables de tourner l'axe longitudinal de leurs œufs expulsés de 180° et de les faire passer dans cette position, au moins en partie vers l'extérieur, le pôle operculé se trouvant alors en avant (fig. 3 h et i). Parfois, elles réussissent même de pousser l'œuf tourné entièrement à travers la maille pour le fixer par la suite au niveau du pôle non-operculé, de telle façon que l'œuf reste adhérent à la face extérieure du tulle dans une position inclinée (fig. 3 k et l).

Nous rappelons encore, entre parenthèses, l'observation bien connue de la déposition des œufs par des femelles de *Rh. prolixus* par leur fixation sur d'autres spécimens morts ou vivants qui se trouvent dans le même récipient d'élevage (fig. 3 m et n).

D'après les observations mentionnées portant sur l'arrangement figural des œufs de certains dépôts, la naissance de l'œuf, le pôle non-operculé en avant, la capacité de tourner ces œufs de 180° et la tendance apparente d'assurer, en principe, aux œufs un emplacement approprié, il est admissible de penser à une oviposition dirigée des femelles de *Rh. prolixus*.

Nous pensons que nos observations, faites dans des conditions expérimentales, portant sur les tentatives d'une expulsion orientée à des grandes distances des œufs par des femelles de *T. megista* d'une part, et des tentatives de rechercher de près le meilleur emplacement pour la déposition des œufs dans des positions appropriées par des femelles de *Rh. prolixus* d'autre part, présentent deux manières diamétralement opposées d'une oviposition dirigée ayant en commun le sens de la conservation de l'espèce.

Les observations portant sur les Réduvidés hématophages *Triatoma megista* et *Rhodnius prolixus* que nous venons de présenter pourraient être d'un intérêt systématique, biologique et épidémiologique.

RÉSUMÉ

En partant des recherches de H. Galliard, portant en outre sur le rôle de la glande accessoire des Réduvidés hématophages (*Triatoma* et *Rhodnius*), nous avons entamé des essais sur le mode de la déposition proprement dite des œufs par *Triatoma megista* et *Rhodnius prolixus* en faisant les observations suivantes :

L'œuf des deux espèces apparaît entre les gonapophyses, le pôle non-operculé en avant.

La descente de l'œuf est précédée par des mouvements rythmiques de protrusion et de rétraction des gonapophyses qui sont très énergiques chez *T. megista* et faibles chez *Rh. prolixus*.

Si, chez *T. megista*, le plus grand diamètre de l'œuf descendant a atteint le plan des pointes des gonapophyses, l'œuf est projeté par une force motrice considérable à une distance au moins de 33 cm. en vol libre parcourant un trajet parabolique.

Grâce à cette force motrice, les femelles peuvent projeter les œufs vers le haut pour les faire sortir d'une enceinte, par exemple, d'un récipient.

Si, au contraire, chez *Rh. prolixus*, le plus grand diamètre de l'œuf descendant a atteint le plan des pointes des gonapophyses, l'œuf ne continue que de glisser lentement pour tomber simplement vers le bas par son propre poids. Ce mode de sortie de l'œuf ne s'observe que chez des femelles reposant sur leur dos et fixées dans cette position.

Dans des conditions moins restrictives pour les femelles, on peut observer que celles-ci peuvent procéder à l'établissement des dépôts montrant un arrangement figural des œufs.

Dans des conditions expérimentales déterminées, on peut constater que les femelles sont capables d'orienter d'une manière appropriée la position de leurs œufs déposés.

Le mode de l'oviposition de *T. megista* d'une part et de *Rh. prolixus* d'autre part, bien que diamétralement opposé, paraît avoir en commun le sens d'une oviposition dirigée en vue de la conservation de l'espèce.

Il pourrait se montrer que ces observations ont non seulement un intérêt systématique et biologique, mais aussi épidémiologique.

BIBLIOGRAPHIE

1. BRUMPT (E.), 1914. — Le xénodiagnostic. Application au diagnostic de quelques infections parasitaires et en particulier de la Trypanosomose de Chagas. *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 706-710.
2. GALLIARD (H.), 1935. — Recherches morphologiques et biologiques sur la reproduction des Réduvidés hématophages (*Rhodnius* et *Triatoma*), Masson, Paris, 1-160.

(Hanusch-Krankenhaus, Heinrich-Collin-Str., Vienne, XIV)