L'APPRÉCIATION DE L'INFESTATION DES MOLLUSQUES PAR LES PROTOSTRONGYLIDÉS :

des paramètres utilisés et de leur inter-relation

J. CABARET*

RÉSUMÉ. Plusieurs paramètres ont été utilisés afin d'estimer l'infestation des Mollusques par les Protostrongylidés. Il a été montré que le pourcentage d'infestation, le nombre de larves par Mollusque et l'agrégation sont liés, tant dans les infestations expérimentales que naturelles. En ce qui concerne les premières, le pourcentage d'infestation était plus lié au nombre de larves par Mollusque qu'à l'agrégation. Au contraire, dans les infestations naturelles, ce pourcentage dépendait surtout de la surdispersion.

The estimation of the infection of Molluscs by Protostrongylids: utilized parameters and their relation

SUMMARY. Several parameters were utilized in order to estimate the infection of Mollusc by Protostrongylids. It was demonstrated that the prevalence, the number of larvae per snail and the aggregation were linked either in experimental infections or natural ones. In the former, prevalence was more related to rate of infection than to the aggregation. On the contrary the prevalence was mostly depending on overdispersion in field infections.

Introduction

L'appréciation de la réceptivité des Mollusques terrestres à l'infestation par les Protostrongylidés est complexe. Trois critères sont habituellement retenus : le nombre moyen de larves par Mollusque (Pavlov, 1937 ; Ramirez-Fernandez, 1967 ; Rojo-Vazquez, 1973 ; Cabaret et Dakkak, 1979), le pourcentage de mollusques infestés (Davtian, 1945 ; Egorov, 1960 ; Zdzitowiecki, 1976 ; Kulmamatov, 1978 ; Manga-Gonzalez, Morrondo-Pelayo, Reguera-Feo, Castañon-Ordóñez, 1979 ; Urban, 1980),

* Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Département de Parasitologie, BP 704, Rabat-Agdal (Maroc).

Adresse actuelle : Institut National de la Recherche Agronomique, Centre de Recherches de Tours-Nouzilly, Station de Pathologie aviaire et de Parasitologie, F 37380 Monnaie.

Accepté le 16 décembre 1981.

la durée d'évolution (Rose, 1957 ; Soltys, 1964 ; Ramirez-Fernandez, 1967 ; Trushin, 1978 ; Urban, 1980). La nécessité d'utiliser plusieurs critères a été montrée par Davtian (1945).

L'hétérogénéité de l'infestation est également un paramètre intéressant dans les infestations expérimentales (Cabaret, 1980a) : la surdispersion augmente lorsque la réceptivité des Mollusques ou l'infestivité des larves croît.

Chacun des paramètres utilisables présente des inconvénients :

- le nombre moyen de larves par Mollusque (degré d'infestation) présente une variabilité importante au sein d'une population et l'intervalle de confiance de la mesure est souvent très large ;
- le taux d'infestation (pourcentage de Mollusques infestés) ne tient compte que d'une partie de l'information obtenue et sa variabilité n'est pas négligeable pour les petits échantillons ;
- la durée d'évolution est difficile à établir car elle nécessite la connaissance de la date d'infestation et des manipulations répétées dans le temps ; elle dépend également de la température du milieu (Kassai, 1958). Elle n'est pas utilisable pour les infestations naturelles ;
- une mesure générale de l'hétérogénéité se heurte à des problèmes théoriques : l'utilisation du coefficient k d'agrégation (in Southwood, 1975) ou le rapport variance/moyenne (Cancela da Fonseca, 1966) suivant la nature des distributions.

Notre premier objectif est d'établir un ensemble de critères utilisables tant dans les infestations expérimentales que naturelles, ce qui exclut la durée d'évolution. Le second objectif est d'établir une relation entre les paramètres, bien que leur liaison ne soit pas stricte (Skorping et Halvorsen, 1980). Le but final sera d'assurer une meilleure compréhension des stratégies d'infestation.

Matériel et méthodes

Infestations expérimentales

Les Mollusques terrestres hôtes sont des individus indemnes de parasites ayant évolué dans leur biotope naturel, sur un pâturage protégé à Rabat. Les conditions de l'infestation, l'entretien des Mollusques sont déjà exposés par ailleurs (Cabaret et Dakkak, 1979). Les larves infestantes sont extraites de fèces d'Ovins infestés naturellement.

Infestations naturelles

Les Mollusques ont été récoltés mensuellement dans quatre exploitations de la région de Rabat (Oulja-Salé), de novembre 1977 à mai 1978. L'échantillonnage est empirique et les grosses espèces sont sur-représentées. Des Mollusques ont été également récoltés mensuellement, d'octobre 1979 à octobre 1980, à Oued-Akrech (région de Rabat) dans une exploitation, par sondage représentatif.

Les hôtes intermédiaires, dans les deux observations, étaient situés sur des pâturages utilisés par des Ovins infestés. La malacofaune était constituée par des Hélicidés (*Otala lactea*, *Euparypha pisana*, *Helicella virgata*, *Cochlicella acuta*, *C. ventricosa*, *C. conoidea*), des Limacidés (*Limax maximus*) et des Milacidés (*Milax gagates*). La faune protostrongylienne est composée de *Muellerius capillaris* (environ 80 p. cent) et secondairement de *Neoststrongylus linearis* (environ 20 p. cent).

Méthode d'examen parasitologique

Il a lieu soit après digestion peptique (Cabaret, 1979) pour les grosses espèces, soit après écrasement entre deux lames pour les petites espèces ou les juvéniles. Ces deux techniques donnent des résultats comparables.

Formulation théorique

Anderson (1978), pour le couple Mollusques-miracidies de Schistosomes, a proposé la relation suivante dans les conditions expérimentales :

$$p = 100 (1 - (k/(k + Mo (1 - \exp(-\alpha t))))^k)$$

avec : Mo : dose infestante par Mollusque

α : taux de pénétration instantanée

t : durée de l'exposition aux miracidies

k : coefficient d'agrégation : $x^2/(s^2 - x)$

p : pourcentage de Mollusques infestés

Le terme Mo (1-exp (- α t)) correspond aux éléments parasites ayant effectivement réussi leur pénétration au temps t, ce qui correspond approximativement au degré d'infestation (D.I.). La précédente formule devient alors :

$$p = 100 (1 - (k/(k + D.I.)))^k$$

Cette modification de la formule correspond également à un changement d'hypothèse : il ne s'agit plus de relier le taux d'infestation des Mollusques à une dose infestante, mais au contraire d'établir une liaison entre les trois paramètres d'appréciation de la réceptivité.

Bien que cette formulation concerne les populations surdispersées, nous tenterons de l'appliquer aux diverses modalités : régulière (k négatif), poissonnienne (k > 8) et surdispersée (0 < k < 8).

Résultats

Les résultats relatifs aux infestations expérimentales sont présentés dans le *tableau I*. Le fait que les degrés d'infestations soient variables pour une même espèce tient à l'emploi de doses, de Mollusques d'âges différents. Les *tableaux II et III* concernent les infestations naturelles. Le test de chi-deux appliqué sur les valeurs observées et calculées du taux d'infestation montre qu'il n'existe pas de différence significative au seuil de 5 p. cent.

TABLEAU I. — Valeurs comparées des paramètres relatifs à la réceptivité de 5 espèces de mollusques dans les conditions expérimentales

Espèces de Mollusques	Nombre de Mollusques soumis à l'infestation	Degré moyen d'infestation	k	Pourcentage observé de Mollusques infestés	Pourcentage calculé de Mollusques infestés
<i>O. lactea</i>	6	11,4	7,92	100	99,9
	11	3,4	1,74	63,6	84,8
	6	17,8	2,00	100	99,0
	10	3,3	1,73	90	84,2
<i>E. pisana</i>	10	1,2	18,70	80	69
	9	0,9	0,97	46,4	50
	7	0,5	0,25	25,4	22,2
	8	0,3	— 1,71	28,6	27,2
<i>C. conoidea</i>	11	0,73	— 5,15	54,5	55,5
	12	0,58	— 2,56	50,0	48,2
<i>C. ventricosa</i>	25	0,30	— 1,13	30,0	29,5
	25	0,25	— 1,10	25,0	24,7
	25	0,24	— 6,10	24,0	27,0
<i>L. maximus</i>	10	17,7	1,18	100,0	96,5

TABLEAU II. — Caractéristiques de l'infestation des mollusques dans quatre exploitations de Oulja-Sale (novembre 1977 à mai 1978).

Mois	Nombre de Mollusques examinés	Degré moyen d'infestation	k	Pourcentage observé de Mollusques infestés	Pourcentage calculé de Mollusques infestés
N	26	1,27	0,293	38,8	34,6
D	36	2,97	0,228	35,1	34,9
J	37	3,94	0,147	43,2	38,7
F	33	4,00	0,092	30,2	29,5
M	46	1,26	0,252	32,6	36,3
A	31	0,32	0,337	19,3	21,5
M	147	1,09	0,187	28,6	27,9

La *figure 1* représente la relation théorique existant entre l'agrégation et le taux d'infestation selon le degré d'infestation et sera utilisée dans la discussion des résultats.

TABLEAU III. — Caractéristiques de l'infestation des mollusques dans une exploitation à Oued-Akrech (octobre 1979 à octobre 1980).

Mois	Nombre de Mollusques examinés	Degré moyen d'infestation	k	Pourcentage observé de Mollusques infestés	Pourcentage calculé de Mollusques infestés
O	48	0,185	0,136	12,5	11,0
N	75	0,329	0,172	22,7	16,8
D	59	0,552	0,210	30,5	23,7
J	93	0,245	0,135	25,8	13,0
F	112	0,228	0,120	20,5	12,0
M	173	0,275	0,007	5,8	2,5
A	88	0,747	0,023	9,1	7,7
M	128	0,176	0,418	12,5	13,7
J	136	0,232	0,070	9,6	9,7
J ⁺	193	0,196	0,040	9,3	6,8
S	141	0,340	0,018	9,2	5,2
O	94	0,124	0,130	12,8	8,3

FIG. 1. — Relation théorique entre le pourcentage de Mollusques infestés et l'agrégation selon le degré de l'infestation.

Discussion

Valeur des paramètres retenus comme critères d'appréciation de la réceptivité des Mollusques

Pour l'ensemble des infestations expérimentales, les classements réalisés selon les trois paramètres sont proches, comme le montrent les corrélations de rang de Spearman (r_s) significatives au seuil de 1 p. cent :

D.I. et k : $r_s = 0,77$

D.I. et taux d'infestation : $r_s = 0,95$

k et taux d'infestation : $r_s = 0,73$

Dans les conditions expérimentales, les trois paramètres proposent un classement proche de la réceptivité ; la similitude la plus nette est celle existant entre le degré d'infestation et le taux d'infestation.

Dans les infestations naturelles, la situation est plus complexe. Pour les données du *tableau II*, une liaison faible existe entre le degré d'infestation et le pourcentage de Mollusques infestés ; au contraire, pour les données du *tableau III*, une relation intense existe entre l'agrégation et le taux d'infestation ($r_s = 0,79$). De façon générale, le classement des infestation devrait retenir les trois paramètres dans les conditions naturelles.

Relation entre les trois paramètres de l'infestation

Ceux-ci ne sont pas indépendants et il paraît intéressant de les relier dans un système formel. La formule établie d'après un abord théorique est satisfaisante, car les taux d'infestations théoriques et observés (*tableaux II et III*) sont similaires. Ceci revient à dire que lorsque deux paramètres sont connus, le troisième est défini.

Cette relation permet d'aborder le problème de la stratégie de l'infestation. L'examen de la *figure 1* montre que le pourcentage de Mollusques infestés est très variable dans certaines zones du coefficient d'agrégation et cela, selon les degrés d'infestation. Pour l'épidémiologiste concerné par l'infestation des hôtes définitifs, Ovins ou Caprins, le taux d'infestation est une mesure privilégiée. En effet, la rencontre hôte intermédiaire infesté-hôte définitif sera d'autant plus probable qu'une fraction importante des Mollusques sera infestée. En considérant cet aspect, diverses possibilités peuvent se rencontrer pour assurer les taux maxima d'infestation (*fig. 1*) :

- infestation très faible : l'agrégation intervient peu ;
- infestation faible : les distributions régulières sont les plus efficaces ;
- infestations moyennes et fortes : l'agrégation intervient fortement lorsque la valeur de k est inférieure à 1 ; les variations sont ensuite négligeables, que la distribution soit binomiale négative (surdispersée) ou poissonnienne (au hasard).

Qu'observe-t-on dans les infestations expérimentales ? Les infestations faibles correspondent à une distribution régulière, ce qui est le meilleur moyen pour qu'un nombre important de Mollusques soient infestés. Cela correspond au phénomène de limitation (Cabaret et Dakkak, 1979), qui, dans le cas de *Cochlicella ventricosa* juvéniles, impose l'établissement d'une larve au plus chez un individu. Au contraire, dans les infestations importantes, la distribution est indifféremment binomiale négative ou poissonnienne, bien que cette dernière éventualité soit la plus rare. Les deux distributions ont une efficacité pratiquement équivalente, à condition que k soit supérieur à 1, ce qui est observé (*cf. tableau I*). Globalement, la population des larves au sein des Mollusques est répartie de façon à infester le plus grand nombre d'individus.

Dans les conditions naturelles, la situation est différente car la distribution est fortement agrégée ($k < 1$) : *tableaux II et III*. Ceci correspond à la zone de variation la plus importante du taux d'infestation (*fig. 1*). En d'autres termes, le taux d'infestation sera surtout dépendant de l'agrégation de la population des larves au sein des Mollusques, ou de la faculté pour certains Mollusques d'être particulièrement infestés. Ceci est réalisé en janvier-février pour la première observation (*cf. tableau 2*) lorsque coexistent des Mollusques adultes réceptifs (Cabaret, 1980b) et des juvéniles peu réceptifs. Dans la deuxième observation, ce sont d'une part décembre pour les mêmes raisons et avril d'autre part, en raison de la présence de juvéniles d'*Otala lactea* très réceptifs (Cabaret, Dakkak et Bahaïda, 1980) et d'autres juvéniles d'espèces annuelles peu réceptifs.

Deux stratégies en ce qui concerne les taux d'infestations sont donc envisageables :

- l'infestation est expérimentale et consiste en des lots homogènes d'une même espèce de Mollusque : le taux d'infestation dépend peu de l'agrégation ;
- l'infestation a lieu dans le milieu naturel, et le taux d'infestation est très dépendant de l'agrégation. Celle-ci est toujours importante et il s'ensuit que le pourcentage de Mollusque infesté est restreint en regard de ce qui serait attendu pour une surdispersion plus faible.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON R. M. : The regulation of host-population growth by parasitic species. *Parasitology*, 1978, 76, 119-157.
- CABARET J. : Réceptivité expérimentale à l'infestation par les larves de Protostrongylidés de quelques Hélicidés fréquents au Maroc. Facteurs de variation. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1979, 54, 475-482.
- CABARET J. : Hétérogénéité de l'infestation des Mollusques terrestres par les larves L₁ de Protostrongylidés dans les conditions expérimentales. *Ann. Soc. Belge Méd. Trop.*, 1980a, 60, 97-101.
- CABARET J. : Fluctuations saisonnières de la réceptivité du Mollusque *Cochlicella conoidea* à l'infestation par les larves du premier stade des Nématodes Protostrongylidés. *C. R. Acad. Sci.*, 1980b, 290, D, 371-373.
- CABARET J., DAKKAK A. : Infestation expérimentale de *Cochlicella ventricosa* (Draparnaud, 1801) par des larves L₁ de Protostrongylidés. *Ann. Parasitol.*, 1979, 54, 57-64.
- CABARET J., DAKKAK A., BAHAIIDA B. : Étude de l'infestation des Mollusques terrestres dans la région de Rabat (Maroc) par les larves de Protostrongylidés dans les conditions naturelles. *Rev. Elev. Méd. Vet. Pays Trop.*, 1980, 33, 159-165.
- CANCELA DA FONSECA J. P. : L'outil statistique en biologie du sol. III. Indices d'intérêt écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1966, 3, 381-407.
- DAVTIAN E. A. : Réceptivité comparée des Mollusques à l'invasion par les Nématodes responsables des helminthoses pulmonaires du mouton et de la chèvre. *C. R. Acad. Sci. URSS*, 1945, 46, 86-87 (en russe).
- EGOROV Y. G. : Biologie de *Muellerius capillaris*. *Tr. Nauch. Issled. Vet. Inst. Minsk*, 1960, 1, 160-170 (en russe).
- KASSAI T. : Larvae of Protostrongylins in snails. *Acta Vet. Hung.*, 1958, 8, 223-236.
- KULMAMATOV E. N. : Susceptibilité des Mollusques terrestres à l'infestation par *Protostrongylus rufescens*. *Dok. Akad. Nauk. Uzbekistan SSR*, 1978, 1, 68-69 (en russe).
- MANGA-GONZALEZ Y., MORRONGO-PELAYO P., REGUERA-FEO A., CASTANON-ORDONEZ L. : Datos sobre infestacion natural de algunos *Cernuella* y *Helicella* spp. (Mollusca, Stylommatophora) por larvas de Protostrongylidae ovinos. *Seg. Cong. Nacional de Parasitol.*, Léon, 1-4 octobre, 1979 106.
- PAVLOV P. : Recherches expérimentales sur le cycle évolutif de *Synthetocaulus capillaris*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1937, 15, 500-503.
- RAMIREZ-FERNANDEZ : Epizootiologia de las bronco-neumonias ovinas en Leon. *Ann. Fac. Vet. Léon*, 1967, 13, 135-210.

- ROJO-VASQUEZ F. A. : Bronconeumonias verminosas ovinas en Leon, con especial atencion al ciclo biologico de *Neostrongylus linearis*. *Ann. Fac. Vet. Léon*, 1973.
- ROSE J. H. : Observations on the larval stages of *Muellerius capillaris* within the intermediate host *Agriolimax agrestis* and *A. reticulatis*. *J. Helminth.*, 1957, 31, 1-16.
- SKORPING A., HALVORSEN O. : The susceptibility of terrestrial gastropods to experimental infection with *Elaphostrongylus rangiferi*. *Mitskevich. Z. Parasitenkunde*, 1980, 62, 7-14.
- SOLTYS A. : Snails as intermediate hosts of nematodes of the family Protostrongylidae in sheep of the Lublin Palatinate. *Acta Paras. Pol.*, 1964, 12, 233-237.
- SOUTHWOOD T. R. E. : Ecological methods, 524 p. *Chapman and Hall*, London, 1971.
- TRUSHIN I. N. : L'effet de la chaleur sur le développement des larves de *Muellerius capillaris* chez les Mollusques terrestres. *Bull. Uses. Inst. Gelm. im K. I. Skryabin*, 1978, 22, 75-80.
- URBAN E. : Studies on lung nematodes (*Protostrongylidae*, *Dictyocaulidae*) in sheep of the Podhale region, tatra Highlands. II. Intermediate hosts of Protostrongylidae. *Acta Paras. Pol.*, 1980, 27, 63-74.
- ZDZITOWIECKI K. : An experimental study on the infection of terrestrial and aquatic snails with *Muellerius capillaris* (Mueller, 1889) larvae. *Acta Paras. Pol.*, 1976, 12, 139-163.