**MODÉLISATION DE L'INFESTATION
DE *BIOMPHALARIA GLABRATA* PAR *SCHISTOSOMA MANSONI*,
AGENT DE LA SCHISTOSOMOSE INTESTINALE
EN GUADELOUPE (ANTILLES FRANÇAISES)**

F. DE VATHAIRE^{1,2,3,4}, J. P. POINTIER², J. A. MEYER³, A. J. VALLERON⁴

RÉSUMÉ. Cet article présente une estimation de la capacité de recherche des miracidia de *Schistosoma mansoni*, effectuée à partir d'un important ensemble de données recueillies sur le terrain en Guadeloupe (Antilles Françaises) et d'un modèle grossier de la dynamique des populations et de l'infestation de *Biomphalaria glabrata*. Les données de terrain provenaient d'un petit canal d'irrigation secondaire, et avaient déjà été publiées. Les sorties du modèle mathématique ont été ajustées sur ces données de terrains à l'aide des techniques de simulation numérique. On a testé deux hypothèses extrêmes pour le turn-over des populations de Mollusques, et quatre pour le comportement infectieux des miracidia. L'intervalle de valeurs obtenues pour le paramètre mesurant l'activité de recherche des miracidia correspondait à des valeurs très faibles. Nous concluons que, contrairement à ce qui avait été suggéré par d'autres auteurs, l'activité de recherche des miracidia ne semble pas être un important facteur de stabilisation du cycle bilharzien, du moins en eau légèrement courante.

Mots-clés : Modèle. *Biomphalaria glabrata*. *Schistosoma mansoni*. Miracidium. Transmission.

A model on infestation of *Biomphalaria glabrata* by *Schistosoma mansoni*, the agent of intestinal schistosomiasis in Guadeloupe (French West Indies).

SUMMARY. Searching capacity of *Schistosoma mansoni* miracidia in slowly current water was estimated using a big field data set providing from Guadeloupe (French West Indies), and a roughly model of *Biomphalaria glabrata* population dynamics and infection. Field data been collected in a small secondary irrigation canal, and previously published. Out-put of the mathematical model was fitted on field data using discret simulation procedures. Two extremists hypothesis were considered about of the turn-over of Molluscan population, and four ones were considered about of infectious comportment of miracidia. The range of possible value obtained for the searching capacity of miracidia lead us to think that searching capacity of micarcida included very small values. Hence, in slowly running water, the searching capacity of miracida did not seem to be an important factor for the stability of Schistosomiasis cycle, as it had been suggested by others authors.

Key-words : Model. *Biomphalaria glabrata*. *Schitosoma mansoni*. Miracidium. Transmission.

1. Unité d'épidémiologie des cancers de l'INSERM (U287). Institut Gustave-Roussy, Villejuif, France.

2. Centre de Biologie et d'Écologie Tropicale et Méditerranéenne, École Pratique des Hautes Études. Laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie. Université de Perpignan, Perpignan France.

3. Laboratoire d'Écologie. École Normale Supérieure, Paris.

4. Laboratoire de Biostatistique et U263 de l'INSERM, Université Paris 7, Paris.

Accepté le 29 mai 1989.

Introduction

Les bilharzioses ou schistosomes sont essentiellement des parasitoses de la zone intertropicale. Leur cycle comporte deux hôtes obligatoires : un hôte intermédiaire, un Mollusque, siège d'une multiplication asexuée, et un hôte définitif, l'homme en général, chez lequel s'effectue la reproduction sexuée. L'OMS considère qu'il y a environ 300 millions de personnes touchées par ces maladies (Jordan, 1977) qui ne semblent pas régresser malgré les campagnes de lutte.

Différents modèles mathématiques du cycle bilharzien ont été publiés (Macdonald, 1965, Nasell et Hirsh, 1973, Nasell, 1976, 1977, 1978, Bradeley *et al.*, 1978, Barbour, 1978, 1982, Coutinho *et al.*, 1981) afin d'expliquer cette résistance. Ils se sont généralement révélés trop instables. Certains auteurs ont montré que, en laboratoire, les miracidia, larves assurant la transmission de l'homme vers le Mollusque, recherchent activement le contact avec les Mollusques (Chernin, 1974). Si elle est importante, cette capacité à localiser les Mollusques pourrait être un des principaux facteurs de résistance du cycle bilharzien (Coutinho *et al.*, 1981). En effet, les miracidia seraient alors capables d'infester les Mollusques, même si la densité de ces derniers est très faible. Les données de laboratoire concernant le comportement de recherche des miracidia sont cependant discordantes (Chernin, 1974, Théron, com. pers.) et il n'est pas sûr qu'elles puissent être extrapolées à ce qui se passe dans un foyer d'infestation naturel.

Cet article porte sur une tentative d'estimation de « l'activité de recherche » des miracidia, à partir de données provenant d'un foyer d'infestation isolé. Pour estimer ce paramètre, nous avons développé un modèle simple de la dynamique des populations de Mollusques et de leur infestation. Nous nous sommes servi de données provenant d'une enquête effectuée en Guadeloupe (Antilles Françaises) entre 1976 et 1978. Cette enquête concernait *Schistosoma mansoni*, agent de la schistosomose intestinale, dont le Mollusque hôte intermédiaire est *Biomphalaria glabrata*.

Données utilisées

Les données proviennent d'une enquête effectuée dans un foyer isolé de la côte sous le vent de la Basse Terre en Guadeloupe entre en 1976 et 1978 (Rioux *et al.*, 1977, Théron *et al.*, 1978, Théron, 1979, 1980, 1982, Pointier, 1979). Seul l'ensemble de données recueilli en novembre 1976 a été utilisé dans cet article, parce qu'il s'agissait du plus complet et que le cycle bilharzien avait été volontairement perturbé à partir de janvier 1977. Le site de transmission était formé d'un canal d'irrigation secondaire d'environ 300 m de longueur et de ses abords. Ce canal était fortement contaminé et ne recevait pas de cercaires du canal principal qui l'alimentait. Une enquête exhaustive avait permis de connaître,

l'état parasitaire des riverains (anticorps et œufs dans les selles) ainsi que leur comportement par rapport au canal (rejet de selles régulières ou non et rejets de détritux ou non). Dix sections de surface à peu près similaire avaient été délimitées sur le canal (*fig. 1*) dont la température était toujours comprise entre 23 et 27° C.

Sections	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Surface (m ²)	30	24	24	40	32	9	24	36	24	60
Infestation des Mollusques	1 / 46	0 / 284	8 / 774	1 / 281	0 / 9	0 / 13	2 / 81	230 / 1128	37 / 160	68 / 217
Cercaires par litre à 11 heures	0,1	0,0	1,5	2,0	1,8	1,6	3,2	48,2	57,4	104
Δ = Habitation
Présence d'œufs dans les selles	1 / 4	0 / 0	2 / 5	5 / 6	0 / 0	7 / 8	0 / 1	4 / 8	0 / 0	0 / 0
Rejet de selles directement dans le canal	non	non	non	non	non	non	non	oui	non	non
Pollution organique	non	non	oui	non	non	non	non	oui	non	non

FIG. 1. — Représentation schématique du canal d'irrigation étudié et des données utilisées.

LES MOLLUSQUES

Les Mollusques présents dans chaque section du canal avaient été comptés de manière exhaustive, le canal ayant été asséché durant quelques jours (*fig. 1*). Les deux zones de forte densité, séparées par une zone de faible densité, étaient dues aux rejets d'ordures ménagères des riverains de deux habitations (*fig. 1*).

La détection de l'infestation des Mollusques avait été faite en les plaçant dans des récipients individuels et en notant l'émission de cercaires. Les Mollusques en période de prépatence n'étaient donc pas comptés comme infestés. L'infestation massive des Mollusques en sections 8, 9 et 10 du canal était due aux rejets de selles des riverains d'une habitation de la section 8 (*fig. 1*).

L'âge des Mollusques du canal, en mois, avait été estimé, à partir de leur taille, à l'aide d'une courbe de croissance obtenue *in situ* (Pointier, 1989). Les intervalles de confiance à 95 % de la proportion de Mollusques infestés par classe d'âge dans le canal ont été obtenus par des techniques de simulation numérique (de Vathaire, 1984). Les sections du canal où il y avait le plus de Mollusques étaient aussi celles où ils étaient les plus jeunes.

Les riverains

Comme l'indique la *figure 1*, les 6 habitations riveraines du canal étaient occupées par 31 habitants. Seuls ceux des habitations des sections 3 et 8 rejettent leurs ordures ménagères dans le canal ; et seuls ceux d'une habitation de la section 8 rejettent directement leurs selles dans le canal. L'examen d'échantillons de 2 g de selles provenant des 5 riverains de cette habitation avait montré qu'ils contenaient 0, 11, 13, 45 et 47 œufs de *S. mansoni* (Rioux *et al.*, 1977).

Présentation du modèle

Le modèle utilisé est de type stochastique. Il est composé de 3 parties : la dynamique des populations de Mollusques ; le rejet d'œufs de schistosomes par les riverains infestés et la dérive des miracidia après éclosion ; l'infestation des Mollusques par les miracidia (*fig. 2*).

FIG. 2. — Représentation schématique du modèle utilisé.

Dynamique des populations de Mollusques

Nous avons posé que les Mollusques ne vivent pas plus d'un an. Le pas de temps des processus de mortalité et fécondité des Mollusques est de 15 jours, et celui de leur changement d'âge est 1 mois. Les Mollusques sont donc soumis 2 fois à ces processus avant de changer de classe d'âge. Les populations de Mol-

lusques sont représentées par trois matrices : M_s (Mollusques sains), M_i (Mollusques émettant des cercaires) et M_p (Mollusques en période de prépatence). $M_s(i, j)$ est le nombre de Mollusques sains d'âge j mois ($j = 1, \dots, 12$) présents dans la section i ($i = 1, \dots, 10$) du canal. De même pour les matrices M_i et M_p . Enfin, nous avons posé : $M_t(i, j) = M_s(i, j) + M_i(i, j) + M_p(i, j)$, ainsi que $M_s(i, \cdot)$, $M_i(i, \cdot)$, $M_p(i, \cdot)$ et $M_t(i, \cdot)$, = Nombre de Mollusques sains, émettant des cercaires, en période de prépatence, et total, en section i .

Nous avons considéré que ni la température (à peu près constante dans le canal), ni la vitesse du courant (très faible dans le canal) n'avaient eu d'effet sur la fécondité des Mollusques.

Seuls l'âge des Mollusques, leur densité par section du canal, ainsi que de la nourriture disponible dans chaque section ont été pris en compte. Le nombre moyen d'œufs pondus tous les 15 jours par les $M_t(i, \cdot)$ *B. glabrata* d'âge j présents en section i du canal est calculé, à partir de la fécondité de *B. glabrata* de même âge élevés en laboratoire $Fec(M_1(j))$, et d'une équation (Milward et Andrade, 1979) :

$$Fec(M_t(i, j)) = M_t(i, j) C1 Fec(M_1(j)) R(i)/M_t(i, \cdot)$$

où

$R(i)$ = Nombre de riverains de la section i du canal rejetant régulièrement leurs ordures ménagères dans celui-ci

$C1$ = Constante.

Faute de données concordantes sur la variabilité de cette fécondité, nous avons posé arbitrairement que le nombre d'œufs pondus chaque jour par un Mollusque donné est un nombre aléatoire compris entre 0 et deux fois sa moyenne. D'où :

$$\text{Var}(Fec(M_t(i, j))) = (15 M_t(i, j) (2 Fec(M_1(j)))^2 / 12)^2$$

Nous avons posé que la mortalité des Mollusques ne dépend que de leur âge et de leur état parasitaire, une surmortalité des Mollusques infestés ayant été constatée par plusieurs auteurs (Sturrock et Sturrock, 1970, Sturrock et Webbe, 1971). Ce choix a été fait parce qu'il n'existait pas de données concordantes et utilisables sur les autres facteurs de régulation et qu'il n'y avait pratiquement pas de prédateurs potentiels dans le canal (Rioux *et al.*, 1977). La probabilité de décès d'un *B. glabrata* d'âge j a été calculée à partir de la probabilité de décès d'un *B. glabrata* de même âge élevé en laboratoire, de la façon suivante :

$$\text{Mort}(J) = C2 \text{Mort}(M_1(j)) + uSm$$

où :

$\text{Mort}(M_1(J))$ = probabilité de décès d'un *B. glabrata* d'âge j en laboratoire.

$C2$ = constante.

u = 1 si le *B. glabrata* est infesté, 0 sinon.

Sm = facteur de surmortalité des *B. glabrata* infestés.

Rejets d'œufs de Schistosomes

Nous avons posé que les miracidia ne vivent qu'un jour après leur éclosion. Le nombre de miracidia infectants produits, un jour donné, dans une section i du canal par les $R(i)$ riverains y rejetant régulièrement leurs selles est égal à $MIR(i)$ tel que :

$$MIR(i) = VOL(i, R(i)) \cdot OEUFS(i, R(i)) \cdot Pe \cdot Pi$$

où :

$VOL(i, R(i))$ = volume de selles (en grammes) rejeté dans le canal par les $R(i)$ riverains de la section i .

$OEUFS(i, R(i))$ = nombre d'œufs de schistosomes rejeté dans les selles des $R(i)$ riverains de la section i .

Pe = probabilité d'éclosion d'un œuf de schistosome.

Pi = probabilité pour qu'un miracidium soit doté d'un pouvoir infestant.

Par ailleurs, nous avons posé que, lors de la traversé de chaque section du canal (dans le sens du courant), chaque miracidium a une probabilité constante, P_m , de disparaître pour des raisons autres que la pénétration dans un Mollusque (prédation ou dépôt sur les rives du canal).

Infestation des Mollusques

Nous avons posé, de même que Coutinho (Coutinho *et al.*, 1981), que la probabilité de pénétration d'un miracidium donné dans un Mollusque quelconque d'âge j , quand il dérive par la section i du canal, est égale à $P1$, tel que :

$$P1 = 1 - e^{(-K(i)NM)}$$

Dans cette équation, $K(i)$ est un paramètre mesurant « l'activité de recherche » des miracidia. Nous reviendrons dans la discussion sur la signification de ce paramètre. NM est le nombre de Mollusques susceptibles d'être pénétrés par le miracidium. Le comportement des miracidia est mal connu. Certains auteurs pensent que les miracidia ne tentent d'infester que les Mollusques très jeunes (Chernin, 1974). Quatre hypothèses concernant le comportement recherche des miracidia ont été testées :

1) $NM = M_l(i, .)$. Tentatives de pénétration dans tous les Mollusques.

2) $NM = M_s(i, .)$. Tentatives de pénétration dans tous les Mollusques sains.

3) $NM = M_l(i, 1) + M_l(i, 2) + M_l(i, 3)$. Tentatives de pénétration dans les seuls Mollusques âgés de moins de 3 mois.

4) $NM = M_s(i, 1) + M_s(i, 2) + M_s(i, 3)$. Tentatives de pénétration dans les seuls Mollusques sains âgés de moins de 3 mois.

Dans le processus d'infestation des Mollusques, les classes d'âge j sont balayées en allant des Mollusques les plus jeunes aux Mollusques les plus vieux.

Émission des cercaires

La durée moyenne de la période de prépatence est de 30 jours. Nous avons posé que, tous les 6 jours, un cinquième des Mollusques en période de prépatence deviennent infectants et produisent des cercaires.

Choix des Paramètres du modèle

Les valeurs de Fec ($M_1(j)$) et de Mort ($M_1(j)$) ont été obtenus en laboratoire par Pointier avec des *B. glabrata* provenant du canal étudié et élevés à 25 C (Pointier, 1979). Les paramètres suivants ont été fixés à partir de données de la littérature :

- VOL(i , R(i)) = nombre aléatoire de distribution uniforme entre 0 et 200 g pour les riverains de la section 8, et 0 pour les autres.
- Pe = 0,25 (Upatham *et al.*, 1976).
- Pi = 0,5 (Chernin, 1974 et Jourdane, 1980).

Les valeurs de Pm, Sm, K(i), C1 et C2, seront estimées, en ajustant les sorties du modèle sur les données.

Résultats

Le modèle a été utilisé à l'aide des techniques de simulation numérique discrète. Le nombre de simulations effectuées variait selon les hypothèses testées. Il n'y avait pas de calibration automatique, mais un simple ajustement visuel des sorties du modèle sur les données. La dynamique du système a été simulée, pour chaque jeu de paramètres, jusqu'à ce qu'un état d'équilibre s'installe. Le temps d'arrivée à l'état d'équilibre variait, selon les hypothèses, de 5 à 9 mois. Les effectifs des populations simulées de Mollusques, ainsi que leur distribution par classes d'âge, étaient ajustés sur ceux observés dans le canal à l'aide des constantes C1 et C2. La population des Mollusques du canal n'était pas à l'équilibre au mois de novembre 1976 : il y avait plus de Mollusques de 5 mois que de Mollusques plus jeunes. Nous n'avons pas voulu simuler une dynamique en déséquilibre car les résultats auraient été trop difficiles à interpréter. Nous avons préféré ajuster les constantes C1 et C2 pour obtenir une structure d'âge proche de la plus jeune qui avait été observée dans le canal, celle de mars 1976 (de Vathaire, 1984). Ce choix a été fait pour simuler un taux de renouvellement maximum des populations de Mollusques, ceci afin d'obtenir une estimation de K biaisée par excès.

Estimations de K(i) et de Pm avec Sm nul

Les 4 hypothèses sur NM conduisent à des estimations de K(i) comprises entre $5 \cdot 10^{-7}$ et $2 \cdot 10^{-5}$ pour les sections 8 et 9, et entre $5 \cdot 10^{-6}$ et $2 \cdot 10^{-4}$ pour la section 10 du canal. On ne peut pas supposer Pm supérieure à 0,05, à cause de l'importance de l'infestation observée en section 9. Seules les hypothèses 3 et 4

FIG. 3. — Proportions simulées et observées de Mollusques émettant des cercaires, en fonction de la section du canal.

Les astérisques indiquent les proportions observées Mollusques émettant des cercaires. Les barres verticales indiquent les intervalles de confiance à 95 % des proportions simulées (30 simulations) avec $S_m = 0$ et $P_m = 0.05$.

En haut à gauche : $NM = M_t(i, .)$, $K(8) = K(9) = 3,5 \cdot 10^{-6}$, $K(10) = 3,5 \cdot 10^{-5}$.

En haut à droite : $NM = M_s(i, .)$, $K(8) = K(9) = 9 \cdot 10^{-7}$, $K(10) = 9 \cdot 10^{-6}$.

En bas à gauche : $NM = M_t(i, 1) + M_t(i, 2) + M_t(i, 3)$, $K(8) = K(9) = 6 \cdot 10^{-6}$, $K(10) = 6 \cdot 10^{-5}$.

En bas à droite : $NM = M_t(i, 1) + M_s(i, 2) + M_s(i, 3)$, $K(8) = K(9) = 9 \cdot 10^{-6}$, $K(10) = 9 \cdot 10^{-5}$.

FIG. 4. — Proportions simulées et observées de Mollusques émettant des cercaires, en fonction de la classe d'âge.

Les astérisques et les intervalles de confiance représentent les proportions observées. Les traits pleins indiquent les résultats des simulations. Les paramètres sont ceux utilisés pour la figure 4.

concernant NM permettent d'ajuster les sorties du modèle sur les proportions de Mollusques infestés par classe d'âge observées lors de l'enquête. Les figures 3 et 4

montrent 4 exemples de résultats concernant, respectivement, les taux d'infestation par section du canal, d'une part, et ces mêmes taux par classe d'âge d'un mois, d'autre part.

Estimations de K et de Pm avec Sm non nul

Les hypothèses 3 et 4 sur NM, ne permettent pas de supposer une surmortalité significative des Mollusques infestés car la baisse de la proportion de Mollusques âgés émettant des cercaires serait trop importante. Les 2 autres hypothèses permettent de supposer des surmortalités maximales de 0,3, si $NM = M_t(i,.)$ et de 0,2, si $NM = M_s(i,.)$. Elles conduisent alors à des estimations de K situées entre $5 \cdot 10^{-6}$ et $5 \cdot 10^{-5}$ pour les sections 8 et 9 du canal et entre $5 \cdot 10^{-5}$ et $5 \cdot 10^{-4}$ pour la section 10. Pm ne peut être supérieure à 0,05. La figure 5 montre 2 exemples de résultats. Les résultats concernant les proportions de Mollusques infestés en fonction de la section du canal sont similaires à ceux obtenus avec $Sm = 0$.

FIG. 5. — Proportions simulées et observées de Mollusques émettant des cercaires, en fonction de la classe d'âge.

Les astérisques et les intervalles de confiance représentent les proportions observées. Les traits pleins et les pointillés indiquent, respectivement, les moyennes et les intervalles de confiance à 95 % de groupes de 60 simulations. $Pm = 0.05$.

A gauche : $NM = M_t(i,.)$, $Sm = 0,3$, $K(8) = K(9) = 1,5 \cdot 10^{-5}$, $K(10) = 1,5 \cdot 10^{-4}$.

A droite : $NM = M_s(i,.)$, $Sm = 0,2$, $K(8) = K(9) = 1,5 \cdot 10^{-6}$, $K(10) = 1,5 \cdot 10^{-5}$.

Discussion

L'objectif de ce travail était de fournir un intervalle de confiance raisonnable d'un paramètre mesurant la capacité des miracidia à localiser et infester les Mol-

lusques. Cet objectif nous a amené à envisager 4 comportements possibles pour les miracidia. Il ne s'agissait pas de choisir parmi ces comportements, ni d'estimer la surmortalité des Mollusques infestés, mais de n'obtenir qu'une estimation assez robuste de K .

Quel que soit le comportement de recherche des miracidia, et les facteurs de correction de la dynamique des populations de Mollusques choisis, la valeur estimée du paramètre K ne dépasse pas 10^{-4} pour les sections 8 et 9 et 10^{-3} pour la section 10. L'expression $(1 - e^{-(K-NM)})$ peut être considérée comme la probabilité de pénétration d'un miracidium donné dans un Mollusque quelconque quand le miracidium exerce une activité de recherche totalement efficace sur une fraction K du territoire des Mollusques, ces derniers étant supposés être aléatoirement répartis et totalement homogènes quant à leur attractivité. Étant donné le débit et la section du canal, la valeur de K que nous avons trouvée peut être représentée comme une sphère de quelques millimètres autour du miracidium.

Plusieurs hypothèses du modèle doivent être discutées.

D'une manière générale, la modélisation de la dynamique des populations de Mollusques, n'étant pas notre objectif principal, a été simulée de manière extrêmement grossière. Il s'agissait seulement de simuler des dynamiques conduisant aux deux taux de renouvellement extrêmes (minimum et maximum) raisonnablement admissibles. De même, comme il a été rappelé plus haut, le but de ce travail n'était pas de choisir parmi les 4 hypothèses concernant le comportement de recherche des miracidiums que nous avons utilisées. Ces quatre hypothèses ne reflètent certainement pas la réalité, celle-ci étant probablement une combinaison de ces comportements.

Nous avons vérifié qu'une modification de la valeur des pas de temps des processus du modèle ne changeait pas la nature des résultats. Nous avons choisi de modéliser la surmortalité des Mollusques infestés par un facteur additif et non multiplicatif car aucun résultat correct n'a pu être obtenu avec un facteur multiplicatif. Nous avons vérifié que l'ordre de balayage des classes d'âge ne changeait pas les résultats concernant l'infestation des Mollusques. Nous n'avons pas pris en compte dans le modèle les déplacements des Mollusques d'une section parce qu'ils ne pouvaient être que très faibles : il n'y avait en effet que 2 Mollusques infestés sur 81 dans la section 7 située en amont de la 8. Si les Mollusques se déplaçaient beaucoup, cette proportion serait plus importante. Cette hypothèse est, par ailleurs, en accord avec ce que l'on sait du comportement des Mollusques pulmonés, qui est plutôt de type sédentaire (Pointier, 1979). Nous n'avons pas explicitement pris en compte la prédation sur les jeunes Mollusques; elle a été considérée comme une réduction de la fécondité. Nous n'avons pas simulé, faute de données concordantes, une très probable réduction de la fécondité des Mollusques infestés. Prendre en compte cette réduction nous aurait amené à ajouter un paramètre au modèle de dynamique des populations de Mollusques, et l'aurait considérablement compliqué. Le biais entraîné par cette simplification ne peut cependant être qu'une sur-évaluation, de notre part, de l'activité de recherche des miracidia. En effet, pour une même densité de Mollusques, une fécondité

plus faible de ceux infestés implique un turn-over plus faible, et donc des valeurs plus faibles pour le paramètre K.

Les valeurs des constantes du modèle que nous avons estimées à partir de la littérature, peuvent être discutées. Nous ne pensons cependant pas que d'éventuelles modifications de ces constantes puissent affecter la conclusion du modèle quant à l'ordre de grandeur de l'activité de recherche des miracidia. Pour cela, il faudrait, en effet faire varier une de ces constantes d'un facteur au moins égal à 10, ce qui ne nous semble pas raisonnable.

Il semble qu'en eau légèrement courante les valeurs estimées du paramètre K introduit par Coutinho (Coutinho *et al.*, 1981) sont tellement faibles que l'équation exponentielle se comporte comme la probabilité constante de pénétration du modèle classique de Macdonald (Macdonald, 1965). On peut penser que la capacité des miracidia à localiser les Mollusques n'est pas un des facteurs importants de stabilisation du cycle bilharzien. Contrairement à ce qui avait été envisagé par un auteur (Nasell, 1976), il semble que la surmortalité des Mollusques infestés ne soit pas non plus un des facteurs importants de cette stabilité. Il est probable que des facteurs tels que les mécanismes immunitaires chez l'homme (Barbour, 1978, 1982) ou l'hétérogénéité de la distribution spatiale des 2 hôtes du cycle (Bradeley, 1978) sont les principaux responsables de la stabilité du cycle bilharzien.

Cette étude montre que, en eau légèrement courante, les miracidia ne sont probablement pas capables de localiser les Mollusques à des distances importantes.

RÉFÉRENCES

- BARBOUR A. D. : Macdonald's model and the transmission of bilharzia. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1978, 72, 6-15.
- BARBOUR A. D. : Schistosomiasis. In: Population dynamics of infectious diseases. The theory and applications. Anderson R. M., eds., *Chapman and Hall*, London-New York, 1982.
- BRADLEY D. J., MAY R. M. : Consequences of Helminth aggregation for the dynamics of schistosomiasis. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1978, 72, 262-273.
- CHERNIN E. : Some host-finding attributes of *Schistosoma mansoni* miracidia. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 1974, 23, 320-327.
- COUTINHO F. A. B., GRIFFIN M., THOMAS J. D. : A model of schistosomiasis incorporating the searching capacity of the miracidium. *Parasitology*, 1981, 82, 111-120.
- JORDAN P. : Schistosomiasis, research to Control. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 1977, 26, 877-886.
- JOURDANE J. : Distribution binomiale des probabilités d'infection du Mollusque dans le couple *Schistosoma mansoni*-*Biomphalaria glabrata*. *Haliotis*, 1980, 10, 74.
- MACDONALD G. : The dynamics of helminth infections, with special reference to schistosomes. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1965, 59, 489-506.
- MILWARD D. L., ANDRADE R. : Natalidad comparada de *Helisoma duryi* e *Biomphalaria glabrata* em Laboratorio (mollusca Planorbidae). *Rev. Brasil. Malarial. Denc. Trop.*, 1979, 31, 35-58.
- NASELL I. : A hybrid model of Schistosomiasis with snail latency. *Theor. Pop. Biol.*, 1976, 10, 47-49.
- NASELL I. : On transmission and control of Schistosomiasis, with comments on Macdonald's model. *Theor. Popul. Biol.*, 1977, 12, 335-365.
- NASELL I. : Mating models for Schistosomoses. *J. Math. Biol.*, 1978, 6, 21-35.
- NASELL I., HIRSH W. M. : The transmission dynamics of Schistosomiasis. *Comm. Pure. Appl. Math.*, 1973, 26, 395-453.
- POINTIER J. P. : Le Mollusque vecteur de la Schistosomose intestinale en Guadeloupe. Thèse de doctorat es Sciences. Université de Perpignan. École Pratique des Hautes Études, Paris, 1979, 168 p.

- POINTIER J. P. : Étude de la croissance de *Biomphalaria glabrata*, Mollusque hôte intermédiaire de la schistosomose intestinale dans les forêts marécageuses à *Pterocarpus* de Guadeloupe (Antilles Françaises). *Malacologia*, 1982, 22, 395-398.
- RIOUX J. A., DÉCAMPS H., LANOTTE G., COMBES C., THÉRON A., POINTIER J. P., SEYTOR S., DELATTRE P., BOUGEROL C. : Écologie de la schistosomose intestinale en Guadeloupe. Analyse du système épidémiologique. Documents pour un essai de modélisation. *Rev. Epidemiol. Santé Publ.*, 1977, 25, 483-519.
- THÉRON A. : Recherches sur la production des cercaires de *Schistosoma mansoni* par des *Biomphalaria glabrata* de Guadeloupe et du Brésil. *Haliotis*, 1979, 8, 147-149.
- THÉRON A. : Évaluation de la dérive cercarienne dans les sites de transmission des schistosomes à partir d'un prélèvement journalier unique. Exemple des foyers guadeloupéens à *Schistosoma mansoni*. *Rev. Epidemiol. Santé Publ.*, 1980, 2, 131-139.
- THÉRON A. : Le compartiment cercaire dans le cycle de *Schistosoma mansoni*, Sambon, 1907. Thèse de doctorat d'État. Université de Perpignan, 1982.
- THÉRON A., POINTIER J. P., COMBES C. : Approche écologique du problème de la responsabilité de l'homme et du rat dans le fonctionnement d'un site de transmission à *Schistosoma mansoni* en Guadeloupe. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1978, 53, 223-234.
- STURROCK R. M., STURROCK R. F. : Observation of some factors affecting the growth and fecundity of *Biomphalaria glabrata* (Say). *Am. Trop. Med. Hyg.*, 1970, 64, 349-355.
- STURROCK R. F., WEBBE G. : The application of catalytic models to Schistosomiasis in Snails. *J. Helminthol.*, 1971, 45, 189-200.
- UPATHAM E. S., STURROCK R. F., COOK J. A. : Studies on the hatchability of *Schistosoma mansoni*, eggs from a naturally infected human community on St Lucia, West Indies. *Parasitology*, 1976, 73, 253-264.
- DE VATHAIRE F. : Élaboration et utilisation d'un modèle de simulation du cycle bilharzien en Guadeloupe. Thèse de 3^e cycle, Université Paris 7, 1984.
-