CYCLE BIOLOGIQUE DE *NEOHELIGMONELLA PSEUDOSPIRA* (NEMATODA : NIPPOSTRONGYLINAE) PARASITE D'UN MURIDÉ AFRICAIN

G. N'ZOBADILA, M.-C. DURETTE-DESSET

RÉSUMÉ

Le cycle de *Neoheligionella pseudospira* est étudié chez son hôte naturel *Arvicanthis niloticus* originaire du Mali. L'infestation s'effectue préférentiellement par voie buccale. Le stade 3 est présent dans les coprocultures simultanément sous forme engainée et dégainée, mais ce sont les larves dégainées qui possèdent le plus grand pouvoir infestant.

Après infestation par voie buccale, les L3 sont retrouvées dans l'estomac jusqu'à H12. La migration vers les poumons a lieu par voie sanguine. Les larves sont dans le foie de H8 à H12, puis dans les poumons de H12 à J3. Des poumons, les larves L3, qui préparent leur mue et sont donc au stade L4 engainées, gagnent le duodénum dès J3. La mue L3-L4 a lieu dans le deuxième

quart du grêle à J4. La dernière mue a lieu à partir de J7 dans la première moitié du grêle. La période prépatente est de 11 jours.

A l'inverse des Trichostrongyloïdes d'Herbivores qui contaminent leurs hôtes par voie buccale avec des larves engainées, les Trichostrongyloïdes de Rongeurs ont gardé plus ou moins complètement le mode primitif d'infestation par voie cutanée, avec les larves dégainées. Les larves engainées sont peu infestantes mais sont utiles à la conservation de l'espèce grâce à leur forte longévité. Le déterminisme du dégainement est lié à des facteurs génétiques (adaptations saisonnières) chez les *Neoheligionella* parasites d'*Uranomys*; il paraît être lié essentiellement à l'oxygénation chez l'espèce parasite d'*Arvicanthis*.

SUMMARY: Life cycle of *Neoheligionella pseudospira* (Nematoda: Nippostrongylinae) parasite of *Arvicanthis niloticus* from Mali.

Life cycle of *Neoheligionella pseudospira* Durette-Desset, 1970, was studied in its natural host *Arvicanthis niloticus* from Mali. Infection is achieved mainly by *per os* penetration of L3. In the faecal culture, the third stage larvae, L3, are simultaneously recovered as *entsheathed* and *exsheathed* larvae. The latter are more infective than *entsheathed* ones.

After *per os* penetration, the third stage were found in the stomach until H12. Larvae migrated by blood route: they were recovered in the liver from H8 to H12, and in the lungs from H12 to D3. In the lungs, the L3 began their moult and it is the *entsheathed* L4 which migrate from lungs to gut on D3. The third moult occurred in the second quarter of the small intestine at D4. The last moult occurred in the first half of the small intestine and began at D7. The prepatent period was 11 days.

In opposition to the Trichostrongyloidea parasites of herbivores which penetrate their host *per os*, by mean of *entsheathed* larvae, the Trichostrongyloidea parasites of rodents have preserved more or less completely, the primitive mode of penetration, *i.e.* cutaneous route with *exsheathed* larvae. The *entsheathed* larvae are poorly infective but useful for the conservation of the species since their survival is higher than that of *exsheathed* larvae. The mechanism of *exsheathment* was depended on genetical factors (seasonal adaptations) in *Neoheligionella* parasite of *Uranomys* but appeared mainly related to oxygenation in the species parasite of *Arvicanthis* reported here.

INTRODUCTION

Les cycles biologiques des Trichostrongyles à migration pulmonaire complète ont été peu étudiés. Trois cycles ont été réalisés chez les Nippostrongylinae qui constituent un matériel d'étude très favorable puisqu'ils sont parasites de Rongeurs, hôtes se reproduisant facilement au laboratoire. Il s'agit de *Nippostrongylus brasiliensis* Travassos, 1914, parasite du Rat domestique et de deux *Neoheligionella*

coparasites, *N. tranieri* et *N. dossoi* tous deux décrits par Durette-Desset et Cassone, 1986 chez *Uranomys ruddi* en Côte-d'Ivoire.

Cette note porte sur l'étude du cycle d'une troisième espèce de *Neoheligionella*, *N. pseudospira*, parasite d'*Arvicanthis niloticus* au Mali.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Hôtes

Le cycle de ce Ver a été étudié chez son hôte naturel *Arvicanthis niloticus*. Neuf *Arvicanthis* ont été rapportés du Mali (Région de Niono), le 6 novembre 1989, par le Dr Jean-Claude Gautun. Sept ont été mis en élevage au laboratoire. Les deux autres et

Laboratoire de Biologie Parasitaire, Protistologie, Helminthologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, et UA 114, CNRS, 61, rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

Accepté le : 14 avril 1992.

un *Arvicanthis* piégé le 7 janvier 1991 au Congo et rapporté au laboratoire par l'un d'entre nous ont été autopsiés pour connaître la répartition des parasites en infestation naturelle.

Les infestations expérimentales ont été faites sur des Rongeurs des deux sexes, nés au laboratoire, et âgés de 6 à 10 semaines.

Réalisation des coprocultures

Les premières coprocultures ont été faites en novembre 1989 à partir des œufs se trouvant dans les fèces des neuf *Arvicanthis* infestés naturellement. D'autres coprocultures ont été réalisées

FIG. 1. — *Neoheligionella pseudospira* Durette-Desset, 1970 chez *Arvicanthis niloticus* au Mali. A à F : coupes transversales du corps. A à C, mâle : A, au niveau de l'œsophage; B, au milieu du corps; C, à 250 μm en avant de la bourse caudale. D à F, femelle : D, au milieu du corps; E, au niveau de la trompe; F, au niveau du vestibule. G à J : stades larvaires libres : G, L1 à H24; H, L2 à H72; I, (L3) à J4; J : L3 à J4. Toutes les coupes sont orientées comme la figure A.

depuis janvier 1990 à partir des fèces de quatre *Arvicanthis* nés au laboratoire et infestés expérimentalement. Dans ce dernier cas, les coprocultures sont faites à partir du 11^e jour après l'infestation, ce qui correspond à la période prépatente du cycle étudié.

Les fèces sont écrasées et mélangées dans une préparation de charbon végétal et de vermiculture Vremex Elfi en quantités équivalentes (Durette-Desset et Cassone, 1987b). Trois types de coprocultures sont réalisés à partir de ce mélange : méthode Brumpt, 1922, méthode Baermann, 1917 et méthode Harada-Mori, 1955. Dans les expériences de comparaison de ces trois méthodes, le mélange est divisé en trois parties équivalentes, chacune étant utilisée pour l'une de ces méthodes. Cette comparaison a montré (voir plus loin) que la méthode Brumpt est celle qui procure le plus de larves dégainées dès le 4^e jour. C'est donc cette dernière méthode qui a été utilisée pour l'entretien de la souche et l'infestation des Rongeurs.

Larves infestantes

Elles sont recueillies une à une à la pipette et séparées en deux groupes, engainées et dégainées. Dans la méthode de Baermann, les larves sont recueillies en une seule fois, le 10^e jour après la mise en route de la coproculture. Pour les deux autres méthodes, elles sont recueillies à J4, J8, puis tous les jours jusqu'à épuisement de la coproculture.

Les L3 sortent des coprocultures jusqu'au 30^e jour. Elles sont mises dans de l'eau minérale (Volvic à pH 7) et conservées à l'étuve à 27° C pendant environ un mois avant leur utilisation, cette période de maturation étant nécessaire pour augmenter le pouvoir infestant de la larve (Kerboeuf, 1978a, b).

Modes d'infestation

Les Rongeurs sont infestés par voie buccale ou par voie sous-cutanée.

— Voie buccale : la plupart des Rongeurs ont été infestés de cette façon (les larves sont directement intubées dans l'estomac au moyen d'une canule) avec une prise unique de 200 larves dégainées pour les quatre Rongeurs utilisés pour l'entretien de la souche et de 300 larves dégainées pour la majorité des expériences.

— Voie sous-cutanée : les larves sont injectées sous la peau à l'aide d'une seringue.

Recherche et récolte des parasites

Les stades L1 et L2 proviennent du développement d'œufs récupérés dans de l'eau de Volvic, après passage des fèces écrasées sur un tamis de 60 µm et laissées dans l'eau. Les stades L3 engainés ou dégainés sortent spontanément des coprocultures à partir de J4. Ces stades sont étudiés vivants.

Les stades parasites utilisés pour l'étude morphologique proviennent d'*Arvicanthis* infestés par voie buccale avec des larves dégainées.

Les parasites récoltés lors des autopsies sont fixés à l'alcool 70° bouillant dans lequel ils sont conservés. Les mensurations sont exprimées en micromètres et données sous forme de moyennes. Les chiffres ayant servi au calcul des moyennes sont enregistrés au laboratoire de Biologie parasitaire, Protistologie, Helminthologie, sous le numéro MNHN : 417 CU.

Abréviations utilisées

Les symboles suivants seront utilisés pour désigner les différents stades : (L3) : larve 3 engainée dans la cuticule du stade 2 ; L3 : larve au stade 3 ; (L4) : larve 4 engainée dans la cuticule du stade 3 ; L4 : larve au stade 4 ; (Im) : immature enfermée dans la cuticule du stade 4 ; Im : immature.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

1 — DESCRIPTION DES ADULTES

Les spécimens ayant servi à la réalisation de ce cycle présentent tous les caractères de *Neoheligionella pseudospira* décrite par Durette-Desset en 1970 chez le même hôte, mais en Éthiopie. La seule exception concerne la forme de l'arête gauche qui est double chez *N. pseudospira* et simple chez nos spécimens (fig. 1, A à F).

2 — DESCRIPTION DES STADES LARVAIRES LIBRES (fig. 1)

Assez proches morphologiquement, ils peuvent être distingués par leur taille, ainsi que par la forme et la longueur de la queue : longue et fine chez la L1 (fig. 1, G) longue et large chez la L2 (fig. 1, H), courte et pourvue de trois pointes terminales chez la L3 (fig. 1, I, J). Les principales mensurations sont données dans le tableau I.

TABLEAU I. — Mensurations en µm des stades libres issus des œufs trouvés dans les fèces et dans les coprocultures. La position de l'ébauche génitale par rapport à l'extrémité caudale sur la longueur du corps est exprimée en pourcentage.

Jours après début coprocultures	J1	J2	J3	J4	
Stades larvaires	L1	L1	L2	(L3)	L3
Nombre de larves mesurées	7	4	3	7	4
Longueur du corps	X = 408 344 - 480	X = 493 462 - 560	X = 718 660 - 770	X = 653 587 - 707	X = 666 580 - 860
Largeur du corps	X = 22 18 - 28	X = 37 32 - 45	X = 37,5 37 - 38	X = 35 29 - 45	X = 40 33 - 46
Position de l'anneau nerveux	X = 78 67 - 84	X = 108 83 - 135	X = 106 102 - 112	X = 103 80 - 125	X = 97,5 60 - 130
Position du pore excréteur				X = 117 115 - 118	X = 140,5 127 - 154
Longueur de l'oesophage	X = 101 96 - 110	X = 143 132 - 165	X = 141 135 - 149	X = 151 126 - 172	X = 162 142 - 212
Longueur de l'ébauche génitale	X = 9 7 - 12	X = 18 12 - 24	X = 20,5 19 - 22	X = 12 6 - 24	X = 18,5 15 - 20
Position de l'ébauche génitale/queue	X = 46	X = 44	X = 48	X = 48	X = 41
Longueur du corps	43 - 49		48 - 48	43 - 51	39 - 44
Longueur de la queue	X = 85 74 - 105	X = 101 90 - 108	X = 134 132 - 136	X = 123 94 - 172	X = 44 37 - 56

3 — IDENTIFICATION DES STADES LARVAIRES PARASITES ET DES IMMATURES

— Sexe : A J3, la morphologie de l'ébauche devient caractéristique du sexe (fig. 3, I à L), le cordon cellulaire postérieur permettant l'identification au sexe mâle.

— Stade larvaire : les L4 se différencient des L3 par l'apparition d'une vésicule céphalique, la perte des trois pointes caudales chez la femelle, puis l'apparition d'un synophe larvaire. Les immatures se différencient des L4 par apparition d'une nouvelle vésicule céphalique et du synophe adulte.

FIG. 2. — *Neoheligmonella pseudospira* Durette-Desset, 1970. Stades larvaires parasites et immatures. A à C, mâles, queues et ébauches génitales, vue latérale droite : A, (L4) à J3; B, L4 à J4; C, L4 à J5. D-E, bourses caudales : D, L4 à J6, formation de la bourse caudale, vue latérale gauche; E, (Im) prêt à muer, à J6, vue latérale gauche. c.d. = canal déférent; t. = testicule; v.s. = vésicule séminale. Échelles : A, B, 50 µm; C, 30 µm; D, E, 40 µm

FIG. 3. — *Neoheligionella pseudospira* Durette-Desset, 1970. Stades larvaires parasites et immatures. A, L3, vue latérale droite, dans les poumons à J1; B, (L4) mâle, extrémité antérieure, vue latérale droite, dans la trachée à J3; C, L4 mâle, *id.*, dans l'intestin à J4; D, (Im) mâle, tête, dans l'intestin à J6. E à H, appareil génital et queue de la femelle: E, (L4) à J3, vue latérale gauche; F, L4 à J4, *id.*; G, (Im) à J5, vue latérale droite; H, Im. à J7, *id.* I à K, L3, ébauche génitale mâle à J3 dans les poumons. L: ébauche génitale femelle à J3 dans les poumons. M à P, synophes des stades larvaires parasites et des immatures: M, L3 dans les poumons à J2; N, (L4) dans la trachée à J3, la cuticule de la L4 est visible, mais le synophe n'est pas encore formé; O, (L4) dans l'intestin à J4; P: L4 dans l'intestin à J7. Q: (Im.) dans l'intestin à J7. Toutes les coupes sont orientées comme la figure M. A à C: 40 μ m; D: 30 μ m; E: 60 μ m; F à H: 50 μ m; I à Q: 20 μ m.

Les passages L3-L4 et L4-Immature se font de la même façon et dans le même ordre dans les deux sexes : décollement de la cuticule de la queue, puis successivement de la partie postérieure du corps, de la tête, de la partie antérieure et de tout le corps; apparition du synlophe (fig. 3, N, O) et enfin de la vésicule céphalique (fig. 3, D).

4 — DESCRIPTION DES STADES LARVAIRES PARASITES ET DES IMMATURES

Morphogenèse : la morphogenèse des différents stades est figurée en 2 pour les mâles et en 3 pour les femelles. Nous ne décrivons ici que le synlophe, les autres caractères morphologiques (tête, appareils génitaux mâle et femelle) étant identiques à ceux des deux autres *Neoheligionella* déjà décrits (Durette-Desset et Cassone, 1987a).

Synlophe : larve 3. Absence de synlophe. Cuticule fortement striée transversalement et présence de petits renflements latéraux (fig. 3, M). Larve 4 : synlophe formé de 10 crêtes cuticulaires longitudinales, 5 ventrales et 5 dorsales, qui s'étendent de la vésicule céphalique jusqu'au niveau de l'anوس. Les crêtes sont inclinées à 30° sur l'axe sagittal du corps et orientées de la ligne ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche. Les crêtes ventrales sont légèrement plus développées que les dorsales (fig. 3, P). Immature : synlophe identique à celui de l'adulte (fig. 3, Q).

Mensurations (tableaux I et II).

BIOLOGIE DES STADES LIBRES

1 — CHRONOLOGIE DU CYCLE

Comme chez les deux autres *Neoheligionella* dont le cycle est connu, les larves infestantes se présentent simultanément dans les coprocultures sous deux formes : engainées (dans la mue du stade précédent) ou dégainées.

Les œufs mis dans de l'eau de Volvic et laissés à la température du laboratoire donnent naissance à des L1 à partir de 16 heures. Les premières mues donnant des L2 interviennent à partir de 48 heures et sont observées jusqu'à 72 heures. A J4, apparaissent des L3 engainées dans la cuticule de la L2. Au bout d'une semaine, aucun dégainement n'a été observé. Par contre, dans les coprocultures, les stades infestants apparaissent également au 4^e jour, mais simultanément sous forme engainée ou dégainée.

2 — ANALYSE COMPARATIVE DES TROIS MÉTHODES DE COPRO-CULTURE SUR LE TYPE DE LARVE INFESTANTE

Les larves du 3^e stade, engainées et dégainées, sont récoltées les 4^e, 8^e et 10^e jours pour les méthodes de Harada-Mori et de Brumpt, et seulement le 10^e jour pour la méthode de Baermann, 1917. Les résultats obtenus à partir de 13 coprocultures faites du 22 mars au 3 avril 1990 sont consignés dans le tableau III.

TABEAU II. — Mensurations en μm des stades larvaires parasites et des immatures de H1 à J7 après l'infestation des Rongeurs. M : mâle; F : femelle.

Temps après l'infestation	H1	H8 - H12	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7
Stade larvaire	L3	L3	L3	L3	(L4)	L4	L4	(Im)	L4 (Im)
Localisation	Estomac	Foie	Poumons	Poumons	Poumons	Intestin II	Intestin II	Intestin I-II	Intestin I-II
Nombre de larves totales mesurées	16	12	10	10	M 6 F 5	5 12	4 9	5 10	5 10
Longueur du corps	X = 545 458-610	516,5 410-625	X = 562 495-630	X = 981 890-1060	M X = 1021 970-1090 F X = 1095 1080-1115	X=1628 1350-2280 X=1801,4 1440-2500	X=1830 1635-2200 X=2014 1790-2380	X=3172 2870-4250 X=4250 3850-4920	X=1741 1420-2055 X=1694,8 1575-2055
Largeur du corps	X = 27 24-30	25 18-35	X = 29 24-34	X = 37 34-48	M X = 49 45-52 F X = 46 40-54	X=50,4 45-55 X=60,3 44-72	X=57,75 41-70 X=58,2 50-65	X=75 53-88 X=73,9 53-88	X=49,5 46-55 X=43 39-48
Position de l'anneau nerveux/tête	X = 83 60-113	92 64-95	X = 83 50-113	X = 112 102-122	M X = 114,5 102-130 F X = 114 92-138	X=142 120-180 X=159,2 135-180	X=145,5 139-152 X=145,8 128-158	X=217 189-235 X=197,6 167-224	X=116,4 102-165 X=116,2 78-138
Position du pore excréteur/tête	X = 102 82-116	X = 108 90-102	X = 93 50-123	X = 137 130-155	M X = 147 132-156 F X = 148 145-160	X=159,8 138-198 X=177,5 160-195	X=189,5 182-197 X=183,75 174-193	X=305,2 295-323 X=243,5 242-245	X=210 198-232 X=224,2 110-232
Longueur de l'oesophage	X = 144 120-197	148,5 132-158	X = 150,5 120-187	X = 203 175-225	M X = 211 174-235 F X = 209 202-220	X=255 208-308 X=255 228-292	X=268,3 252-322 X=281,4 245-330	X=397,2 354-450 X=352,8 330-373	X=262,6 244-280 X=232,4 175-292
Longueur de l'ébauche génitale	X = 19 10-33	16 8-25	X = 20,5 12-30	X = 36 25-46	M X = 40 35-65 F X = 47 39-52	X=441,4 250-592 X=190,6 112-282	X=562,25 498-640 X=258,8 204-348	X=1991,7 1340-3040 X=868,2 630-1748	X=208,8 39-460 X=34 26-50
Longueur de la queue	X = 31 18-36	23,5 12-48	X = 34 28-48	X = 38 30-46	M X = 36 35-54 F X = 39 36-43	X=48,8 36-88 X=41,6 38-48	X=39 23-56 X=42 36-48	X=51,5 23-70 X=42,8 38-46	X=48,8 48-50 X=46,4 39-55
Position de la vulve/extrémité caudale					F - -	X=151 110-192	X=109,5 82-120	X=120,6 112-132	X=133,2 122-162

TABLEAU III. — Sortie des larves 3, les 4^e, 8^e et 10^e jours dans les coprocultures d'après les méthodes de Brumpt, 1922 et Harada-Mori, 1955; le 10^e jour selon la méthode de Baermann, 1917.

	HARADA-MORI, 1955			BRUMPT, 1922			BÆRMANN, 1917		
	L3	(L3)	Total	L3	(L3)	Total	L3	(L3)	Total
4 ^e jour	2	1150	1152	555	486	1041			
8 ^e jour	34	215	249	390	397	787			
10 ^e jour	21	74	95	281	225	225	279	336	615
Total	57	1439	1496	1226	1108	2334	279	336	615
%	3,8%	96,2%	100%	52,5%	47,5%	100%	45,4%	54,6%	100%

Nombre de larves récoltées

La méthode qui donne le plus de larves au bout de 10 jours est la méthode de Brumpt avec 2 334 larves engainées et dégainées confondues, puis vient la méthode de Harada-Mori, avec 1 496 larves, et enfin la méthode de Baermann qui donne 615 larves le 10^e jour.

Dualité physiologique des larves

Avec la méthode de Baermann, on obtient 54,6 % d'engainées contre 45,4 % de dégainées. Avec la méthode de Hara-Mori, on récolte au bout de 10 jours 96,2 % d'engainées et seulement 3,8 % de dégainées. Le nombre de larves engainées diminue progressivement, du 4^e jour au 10^e jour, passant de 99,7 à 77,9 %. Avec la méthode de Brumpt, la proportion des larves engainées et dégainées est sensiblement la même quel que soit le jour où les larves sont recueillies.

Chronologie de sortie des larves

Le maximum des larves est récolté le 4^e jour aussi bien pour la méthode de Brumpt que celle d'Harada-Mori. Avec la méthode de Brumpt, 44,6 % de larves sont récoltées le 4^e jour, 33,7 % le 8^e jour et 21,7 % le 10^e jour. Avec la méthode de Harada-Mori, jusqu'à 82 % de larves sont récoltées le 4^e jour, 13 % le 8^e jour et 5 % le 10^e jour.

INFESTATION DU RONGEUR

1 — DUALITÉ PHYSIOLOGIQUE DES LARVES INFESTANTES AU COURS DE L'ANNÉE

Nos données sur *N. pseudospira* sont partielles et portent seulement sur des coprocultures faites de novembre 1989 à mars 1990 et la semaine du 6 au 12 mai 1990.

Il est donc impossible de savoir s'il y a une relation entre les rythmes saisonniers (saison sèche-saison humide) et la production de larves dégainées immédiatement infestantes.

Nous avons observé que les coprocultures des Rongeurs spontanément infestés, ramenés à Paris en novembre, et celles des Rongeurs expérimentalement infestés fin janvier fournissent chaque semaine des larves engainées et dégainées dans des proportions étonnamment proches. Le nombre de larves dégainées prédomine en janvier-février

et la proportion s'inverse fin mars au moment où le parasitisme des Rongeurs décroît pour s'annuler fin mai (*).

2 — DURÉE DU PARASITISME

Comme il est indiqué ci-dessus, les animaux capturés en novembre 1989 sont restés très positifs jusqu'en février. Le parasitisme a diminué début avril et s'est éteint fin mai. Des examens coproscopiques de contrôle faits le 12 juillet (6 mois de captivité) étaient négatifs, sauf pour un Rongeur, qui devenait négatif à son tour la semaine suivante.

3 — DUALITÉ PHYSIOLOGIQUE DES LARVES INFESTANTES ET VOIES D'INFESTATION

Durette-Desset et Cassone, 1987b ont démontré que, chez les autres *Neoheligionella*, le pouvoir infestant des larves dégainées est nettement supérieur à celui des engainées. Un petit nombre d'expériences a paru suffisant pour confirmer ce fait, mais il a fallu cependant comparer les deux voies d'infestation possibles :

— par voie buccale :

- 23 Rongeurs ont été infestés avec 300 larves dégainées par individu-hôte et autopsiés entre H1 et J8 (expériences destinées à l'étude des migrations larvaires relatives plus loin); 358 Vers ont été retrouvés, soit 39,7 Vers en moyenne. Le pourcentage de réussite est de 13 %;

- 2 Rongeurs ont été infestés avec 300 larves engainées par individu-hôte et autopsiés à J15; 6 Vers ont été retrouvés, soit 3 Vers en moyenne. Le pourcentage de réussite est de 1 %;

— par voie sous-cutanée

- 1 Rongeur a été infesté avec 220 larves dégainées et autopsié à J20. 3 Vers ont été retrouvés. Le pourcentage de réussite est de 1 %;

- 1 Rongeur infesté avec 125 larves engainées et autopsié à J20 s'est révélé négatif.

Le pouvoir infestant des larves a donc été testé avec des larves dégainées administrées par voie buccale.

4 — POUVOIR INFESTANT DES LARVES DÉGAINÉES

Douze temps d'observation ont été réalisés de H1 à J8. Les résultats sont exposés dans le *tableau IV*. A chaque heure ou jour correspondent deux Rongeurs infestés chacun avec 300 larves (sauf H8, où un seul Rongeur est examiné). La réussite moyenne (environ 40 vers pour 300 larves) est importante et assez constante au cours des 8 premiers jours. Il est donc possible que la déperdition principale ait lieu aussitôt après l'infestation plutôt qu'au cours de la migration pulmonaire.

(*) Au Mali, les pluies ne tombent normalement qu'au mois de juillet.

TABLEAU IV. — Migration des larves et des immatures dans les différents organes de l'hôte, de la première heure au huitième jour.

	Estomac	Foie	Poumons	Intestin 1	Intestin 2	Intestin 3	Intestin 4
H1	77L3			9L3	16L3		
H4	50L3						
H8	65L3						
H12	35L3	10L3	23L3				
J1	1L3		101L3				
J2			159L3				
J3			66(L4)	6(L4)	5(L4)		
J4				3L4	21L4	1L4	
J5					115L4	7 L4	
						2 (lm)	
J6				43 (lm)	1 L4 66 (lm)		
J7				40 (lm) 14 lm	28 L4 21 (lm)		1 lm
J8				5 lm	15 lm		

BIOLOGIE DES STADES PARASITES

Lorsque l'infestation des *Arvicanthi* par voie buccale est faite avec des larves engainées, les larves vont subir la seconde mue dans l'estomac pour donner des larves dégainées. Les L3 sont retrouvées dans l'estomac jusqu'à H12, dans le foie de H8 à H12, puis dans les poumons de H12 à J3. A partir de H66, on trouve des (L4) dans les poumons. A J3, lors d'une autopsie, nous avons retrouvé 2 (L4) dans la trachée. Les (L4) sont ensuite dégluties, traversent l'estomac et le 1^{er} quart de l'intestin puis arrivent dans le 2^e quart dès J3, quelques larves étant retrouvées dans le 3^e quart dès J4. La mue 3 a lieu dans l'intestin à J4. Les premières immatures engainées apparaissent à J5 mais surtout à J6. La dernière mue a lieu à J7. Dès J5, des immatures engainées remontent du 3^e quart de l'intestin vers le 2^e quart, puis à J5 vers le 1^{er} quart, qui est la localisation définitive de l'adulte, comme l'ont mis en évidence les résultats des trois autopsies faites sur des animaux infestés naturellement (tableau V).

La période prépatente est de 11 jours.

TABLEAU V. — Répartition de *Neoheligmone* *pseudospira* dans l'intestin de trois *Arvicanthi* originaires du Mali (320, 321 CU) ou du Congo (390 CU). L'intestin est partagé en quatre segments équivalents (I.1, I.2, I.3, I.4) depuis l'estomac jusqu'au cæcum. Aucun autre helminthe n'a été trouvé dans l'intestin grêle de ces Rongeurs.

Hôtes	Dates de captures	Dates d'autopsie	Nombre total de spécimens récoltés			
			I. 1	I. 2	I. 3	I. 4
f. 320 Mali	6/11/89	21/2/90	63	2	0	0
m. 321 Mali	6/11/89	21/2/91	15	19	0	0
? 390 Congo	7/1/91	29/1/91	298	1	1	0

DISCUSSION

Le cycle évolutif de *N. pseudospira* est, dans ses grandes lignes, très proche de celui des 2 autres *Neoheligmone*

déjà connus : *N. tranieri* et *N. dossoi*, et peut se résumer de la façon suivante.

Après ingestion des L3, celles-ci traversent la paroi stomacale, le foie, le cœur droit, atteignent les poumons, gagnent le système broncho-trachéal et, après régurgitation dans l'œsophage, gagnent le duodénum au stade L4 engainée. La 3^e mue a lieu dans le 2^e quart de l'intestin. La dernière mue a lieu non seulement dans le 2^e quart mais aussi dans le 1^{er} quart de l'intestin.

La comparaison de ces trois cycles entre eux et de celui de *Nippostrongylus brasiliensis* apporte cependant des éléments intéressants.

CYCLE BIOLOGIQUE

Du point de vue de la morphologie et de la morphogénèse larvaires, il n'existe pas de différences sensibles entre les quatre espèces.

Du point de vue du cycle, certains points sont identiques :

1 — Double possibilité d'infestation par voie buccale et par voie cutanée, avec cependant un pourcentage de réussite beaucoup plus grand par la voie cutanée pour *Nippostrongylus brasiliensis* (Yokogawa, 1922), et par la voie buccale pour les trois espèces du genre *Neoheligmone*.

2 — Migration par la voie sanguine. La migration par la voie lymphatique a été démontrée dans le cycle de *N. brasiliensis* par Gharib, 1955 et Clarke, 1967. Ce dernier auteur conclut cependant que les deux voies sont possibles jusqu'aux poumons, mais que c'est la voie sanguine qui est la plus utilisée. Ces résultats ont été confirmés par les travaux de Croll, 1976, 1977 et de Croll et Ma, 1977. Pour les cycles des *Neoheligmone*, la migration par voie lymphatique n'a jamais pu être prouvée.

3 — Chez *Neoheligmone* les larves arrivant dans l'intestin se localisent dans leur grande majorité dans le deuxième quart de cet organe. Aucune précision n'est donnée pour *Nippostrongylus*.

4 — Période prépatente relativement courte, égale ou inférieure à 15 jours.

Malgré cette apparente homogénéité, chaque cycle possède ses propres caractéristiques.

1 — Le séjour dans les poumons est plus ou moins long : 2 jours pour *Nippostrongylus brasiliensis*, 3 jours pour *Neoheligmone tranieri* et *N. pseudospira*, 4 jours pour *N. dossoi*.

2 — La mue 3 a lieu dans les poumons pour *N. brasiliensis*, lors du trajet entre les poumons et l'intestin, pour *N. tranieri* et *N. dossoi* et dans l'intestin pour *N. pseudospira*.

3 — La mue 4 a lieu à J4 dans l'intestin pour *N. brasiliensis*, à J7 dans la première moitié de l'intestin pour les *Neoheligmone*.

4 — *N. brasiliensis* adulte est localisé dans la portion antérieure de l'intestin (Agarwal et coll., 1955; Weinstein

et Jones, 1956; Haley, 1961; Symons et Fairbairn, 1963), mais nous n'avons aucune précision sur la migration éventuelle des L4 et des (Im) dans cet organe. Chez les *Neoheligionella*, bien que la majorité des L4 se retrouvent en I₂, le comportement de chaque espèce pour gagner la localisation définitive de l'adulte est particulier.

a — *N. tranieri* : en période prépatente, 40 % des larves et des Im se trouvent en I₁ et 60 % en I₂. En période patente, deux tiers des adultes sont localisés en I₂ et un tiers en I₃ (Durette-Desset et coll., 1989). Ce sont donc les adultes mûrs qui migrent de I₁ vers I₂ et de I₂ vers I₃ pour atteindre leur localisation définitive;

b — *N. dossoi* : en période prépatente, les L4 sont localisées de façon à peu près équivalente dans I₁ et I₂, où apparaissent les (Im). En période patente, les adultes sont localisés dans le premier quart de l'intestin. Ce sont des L4 et des (Im) qui, dès J6, remontent de I₂ vers I₁, cette migration étant achevée à J8 (Durette-Desset et coll., 1989) immédiatement après la dernière mue;

c — *N. pseudospira* : en période prépatente, la grande majorité des L4 sont localisées en I₂. En période patente, les adultes sont localisés en I₁. Dès J6, des L4 remontent en I₁. La mue 4 a lieu à J7 en I₁ et à J8 en I₁ et en I₂. Après J8, ce sont donc les immatures, pendant la période de maturation, qui remontent vers I₁.

5 — La période prépatente est de 6 jours pour *Nippostrongylus brasiliensis*, 11 jours pour *N. pseudospira* et 15 jours pour les deux *Neoheligionella* coparasites. La période de maturation des immatures, entre la dernière mue et l'apparition des premiers œufs dans les fèces, représente le tiers de la période prépatente chez *N. brasiliensis*, un peu plus du tiers chez *N. pseudospira* et un peu plus de la moitié chez *N. tranieri* et *N. dossoi*.

Les cycles de ces quatre Nippostrongylinae apparaissent donc très proches, en particulier par leur mode d'infestation, la migration larvaire complète par les poumons et la localisation de la dernière mue dans l'intestin. Cependant chaque cycle présente ses propres particularités, soit dans le mode de pénétration de la larve infestante, soit dans la vitesse de la larve à atteindre l'intestin, soit dans la localisation de la 3^e mue, soit dans la longueur de la période de maturation par rapport à la période prépatente.

DUALITÉ PHYSIOLOGIQUE DE LA LARVE INFESTANTE

Le problème du dégagement des L3 paraît essentiel dans la biologie des Trichostrongles. Il semble y avoir deux groupes à biologie distincte :

— Les Trichostrongles parasites de Ruminants, de Lagomorphes et de Rongeurs purement herbivores, tels que les Arvicolidae, sont définitivement orientés vers la transmission par voie orale. Les larves engainées, plus résistantes, constituent le matériel de contamination et les tentatives pour dégainer les larves se sont révélées très artificielles.

— Les Trichostrongles à biologie plus primitive, parasites de Rongeurs, ont gardé des potentialités plus souples, puisque les deux modes de transmission, transcutanée ou orale, restent possibles.

Ce fait est bien mis en évidence chez *N. pseudospira*, où nous obtenons un mélange à part sub-égale d'engainées et de dégainées.

Deux types de facteurs paraissent essentiels dans le déterminisme :

a — des facteurs génétiques qui ont permis l'adaptation du Nématode aux conditions écologiques de son hôte. Ainsi, la présence simultanée de larves infestantes engainées et dégainées dans les cycles de deux autres espèces du genre *Neoheligionella*, coparasites d'*Uranomys ruddi* en Côte-d'Ivoire, serait liée aux rythmes saisonniers et aux particularités biologiques de l'hôte (sédentarité, isolement, occupation de territoires humides) (Durette-Desset et Cassone, 1987);

b — des facteurs physiologiques : dès 1922, Yokogawa a montré que l'oxygénation du milieu de culture était nécessaire à la survie de la larve en train de muer. Dans l'expérimentation présentée ci-dessus, nous retrouvons ce facteur selon la façon dont les coprocultures sont réalisées. Les larves en présence d'oxygène en quantité suffisante se dégainent, les autres se dégainent moins.

Le phénomène engainement-dégainement reste donc un élément labile susceptible de s'adapter aux particularités biologiques.

Remerciements. — Nous exprimons notre vive reconnaissance au Dr Jean-Claude GAUTUN, Mammalogiste à l'ORSTOM qui nous a procuré les *Arvicanthis niloticus* originaires du Mali.

RÉFÉRENCES

- Agarwal A., Mishra A., Mishra S. K., Ghatak S. : Monoamine oxidase in *Nippostrongylus brasiliensis*. *Indian J. Parasitol.*, 1985, 9, 221-224.
- Bakarat M. R. : A new procedure for the cultivation of the nematode parasites. *J. Egypt. Med. Ass.*, 1951, 34, 323-326.
- Baermann G. : Eine einfache Methode zur Auffindung von *Ankylostomum* (Nematoden) larven in Erdproben. *Tijdschr. diergeneesk.*, 1917, 57, 131-137.
- Brumpt E. : Enseignement de Parasitologie appliquée au diagnostic, à l'hygiène et à l'épidémiologie. Masson éd., Paris, Sér. 3, 7^e leçon, 1922, 16, 4-24.
- Clarke K. R. : The migration route of the third stage larvae of *Nippostrongylus brasiliensis* (Travassos, 1914). *J. Helminth.*, 1967, 41, 285-290.
- Croll N. A. : The location of parasites within their hosts: the influence of host feeding and diet on the dispersion of adults of *Nippostrongylus brasiliensis* in the intestine of the rat. *Int. J. Parasit.*, 1976, 6, 441-448.
- Croll N. A. : The location of parasites within their hosts: the behavioural component in the larval migration of *Nippostrongylus brasiliensis* in the tissues of the rat. *Int. J. Parasit.*, 1977, 7, 201-204.