

**CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA BIOLOGIE DE
MONILIFORMIS MONILIFORMIS
BREMSE, 1811 (ACANTHOCEPHALA)**

**Influence de la résistance de l'hôte,
Rattus norvegicus Berkenhout, 1769, sur le parasite¹.**

M. MIREMAD-GASSMANN

RÉSUMÉ. La résistance acquise par les rats (SIV 50) au cours de leur infestation par 30 spécimens de *M. moniliformis* influence la survie, la croissance et le comportement du parasite. Des vers sont rejetés au cours de l'infestation : les vers ♀ dès la 4^e semaine, les vers ♂ surtout après la 8^e semaine. La densité de la population infestante détermine le moment de la « self-cure ». Chez les rats sensibilisés par une première infestation, le nombre de vers retrouvés après 2 semaines de réinfestation est plus faible que lors d'une infestation unique, soit 26 et 66 % respectivement. La croissance de *M. moniliformis* est inhibée par l'immunité de l'hôte. Ainsi, après 2 semaines de réinfestation, les vers ont une taille moyenne inférieure à celle des vers de même âge d'une infestation unique. Les parasites sont fixés par leur proboscis à la muqueuse intestinale du rat du pylore au cæcum. Ils se déplacent au cours de l'infestation. Des vers ♂ migrent dans la région postérieure et des vers ♀ dans les régions antérieure et postérieure de l'intestin. Les vers de la réinfestation ont une répartition plus étendue après 2 semaines déjà. Nous émettons l'hypothèse que *M. moniliformis* se déplace à la suite de réactions immunitaires et inflammatoires localisées au point de fixation du ver, mais aussi, pour répondre aux exigences de son développement.

Contribution to the knowledge of the biology of *Moniliformis moniliformis* Bremse, 1811 (Acanthocephala). Influence of host resistance of *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769, on the parasite.

SUMMARY. Acquired resistance in rats (SIV 50) during infection with 30 *Moniliformis moniliformis* has an effect on survival, growth and behaviour of the parasite. We observe an expulsion of worms during infection, starting in the 4th week for female worms but usually after 8 weeks for the males. The density of parasites determines the beginning of the self-cure. Comparing our results with the works of Andreassen (1974a) and Burlingame et Chandler (1941), we observe that the self-cure occurs earlier with doses of 100 larvae than with 30 or 20. Rats with a primary infection show immunity against reinfection. Two weeks after reinfection we observe that only 26% of the parasites are fixed compared to 66% in primary infections. A major effect of immunity is retardation of worm growth. Parasites from reinfections are shorter than those of primary infections. During infection the worms migrate. After the first 3 weeks the ♂ migrate poste-

Institut de zoologie (Pr Aeschlimann) Université de Neuchâtel, Suisse.

1. Ce travail est un extrait de la première partie d'une thèse présentée à l'Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, sous la Direction du Prof. Aeschlimann et du Dr Brossard que nous remercions ici.

Accepté le 2 mars 1981.

riorly and ♀ anteriorly and posteriorly. In reinfections parasites become localized after only 2 weeks. We hypothesize that *M. moniliformis* migrates due to an immunological reaction and inflammatory response of the intestinal mucus but also as a part of its own normal development.

Introduction

Les travaux sur les relations immunologiques entre un hôte et ses parasites intestinaux soulignent les effets de la résistance acquise sur la biologie du parasite. Ainsi, l'immunité provoque généralement le rejet de Nématodes (Stoll, 1929 ; Chandler, 1932 ; Michel, 1952). La même observation a été faite moins fréquemment chez les Acanthocéphales. Seuls les travaux de Burlingame et Chandler (1941) et ceux d'Andreassen (1974a) signalent l'expulsion de *M. moniliformis* par le rat. D'autres conséquences possibles de la réponse immunitaire pour le parasite sont un retard dans sa croissance (Michel, 1952 ; Taylor et Michel, 1953 ; Dineen *et al.*, 1965) et, une modification de son comportement (Dunsmore, 1965). Pour analyser les effets de la réponse immunitaire de l'hôte sur le parasite, il est indispensable de considérer simultanément la réponse immunologique de l'hôte et l'évolution de la parasitose. Aussi, nous avons étudié certains aspects immunitaires des relations rat-*M. moniliformis* en démontrant notamment le développement d'une réponse humorale. Ces résultats ont été publiés séparément (Miremad-Gassmann, en préparation). Dans le présent travail nous suivrons l'évolution de la parasitose au cours d'infestations et de réinfestations. Nous contrôlerons au cours du temps le rejet des vers, leur croissance et leur localisation dans l'intestin. Le choix de ces variables est déterminé par les connaissances actuelles de l'immunologie des Helminthes et, en particulier, par les travaux de Burlingame et Chandler (1941) et ceux d'Holmes (1962a, b) relatifs à la biologie de *M. moniliformis*.

1 — REJET DE *M. MONILIFORMIS* AU COURS DE LA PARASITOSE

La survie de *M. moniliformis* chez le rat est sans doute dépendante des particularités physiologiques de cette espèce. Par exemple, la ♀ du ver produit des œufs infestants après un laps de temps caractéristique de l'espèce. Après la ponte, le parasite est rejeté naturellement. En effet, nous n'avons jamais retrouvé de vers ♀ ayant pondu fixés à l'intestin du rat. Nous avons fait la même observation chez des amphibiens parasités par *Acanthocephalus ranae* et *A. falcatus*. Cependant, des facteurs indépendants de la biologie du parasite pourraient agir sur la longévité de *M. moniliformis* chez le rat. C'est notamment le cas pour un Nématode intestinal, *Nippostrongylus brasiliensis* dont la durée de vie chez le rat est influencée par la densité de la population infestante (Haley et Parker, 1961). De plus, chez des hôtes préalablement parasités, les vers d'une nouvelle infestation sont rejetés plus rapidement (Mulligan *et al.*, 1965 ; Ogilvie 1965). Dans ces deux cas, le rejet serait dû à des facteurs immunologiques et inflammatoires.

II — CROISSANCE DE *M. MONILIFORMIS*

L'Acanthocéphale *M. moniliformis* grandit au cours de sa vie parasitaire chez l'hôte définitif (Burlingame et Chandler, 1941). Sa croissance serait limitée dans le cas d'une infestation massive ou en présence d'une espèce concurrente. Ainsi, *Hymenolepis diminuta* et *M. moniliformis* se développant simultanément dans le même rat, sont de taille plus petite que lors d'infestations séparées par l'une ou l'autre espèce (Holmes, 1961). Nous comparerons alors la croissance de *M. moniliformis* au cours d'infestations et de réinfestations.

III — LOCALISATION DE *M. MONILIFORMIS* DANS L'INTESTIN DU RAT

Au cours des helminthiases intestinales, un déplacement des vers dans l'intestin est parfois observé. Chez le rat, Burlingame et Chandler (1941) le signalent pour *M. moniliformis* et Brambell (1965) l'observe pour *N. brasiliensis*. La localisation des vers d'une réinfestation peut être différente de celle d'une infestation unique. C'est le cas notamment pour *Ostertagia* sp. chez des agneaux réinfestés (Dunsmore, 1965). La localisation intestinale de *M. moniliformis* dépendrait de l'importance de la population infestante et pourrait différer lors d'infestation unique ou de réinfestation. Nous vérifierons cette hypothèse.

Matériel et méthodes

1 — MODE ET CONDITIONS D'INFESTATION DES RATS

Des rats ♂, SIV 50, sont infestés par voie orale avec 30 cystacanthes de *M. moniliformis* (Bremser, 1811) Miremad-Gassmann, en préparation). Nous parlons d'une infestation unique lorsque les rats sont infestés une seule fois par une population de vers de même âge. Lors d'une infestation secondaire, 6 semaines après une première infestation, nous réinfestons les rats avec le même nombre de larves. Les vers de la première infestation cohabitent alors avec les parasites de l'infestation secondaire.

2 — REJET DES VERS AU COURS DE LA PARASITOSE : SURVIE

La survie des parasites dans l'intestin du rat est déterminée par le nombre de vers ♂ et ♀ retrouvés à la dissection. La différence entre le nombre de larves infestantes ingérées (soit 30 larves) et le nombre de vers fixés à l'intestin donne une bonne estimation du nombre de vers rejetés. En effet, les larves infestantes qui n'ont pas réussi à se fixer sont rapidement éliminées : à l'autopsie de rats infestés depuis 1 à 2 jours, nous n'avons jamais retrouvé de larves libres dans l'intestin.

3 — CROISSANCE DES VERS ♂ ET ♀

La croissance des vers ♂ et ♀ est donnée par la mesure de leur longueur respective.

4 — LOCALISATION DES VERS DANS L'INTESTIN DU RAT : indication sur le comportement des parasites

Les Acanthocéphales sont fixés à la muqueuse intestinale du rat par leur proboscis. Ils occupent exclusivement une zone de 80 à 100 cm, c'est-à-dire le duodénum (longueur 8 à 10 cm) et l'intestin grêle (longueur 80 à 90 cm). Nous divisons arbitrairement l'intestin en tronçons de 20 cm chacun. Le premier segment commence à la sortie de l'estomac. Le segment 5, le plus postérieur s'arrête en avant du caecum. Au cours de la parasitose, nous notons le nombre de vers ♂ et ♀ dans les différents segments. Pour chacun des segments et pour les semaines d'infestation 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 16, nous calculons la proportion moyenne de vers ♂ et ♀. Pour chaque semaine d'observation, nous testons si la différence entre les proportions moyennes de vers de 2 segments voisins est significative ou non (test d'égalité de fréquence avec alternative double). Ainsi, nous obtenons une indication de la variation du nombre de vers par segment et indirectement de leur déplacement.

Ces différentes observations sur la survie, la croissance et le comportement de *M. moniliformis* sont faites au cours d'une infestation unique après 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 16 semaines. Pour chaque période 8-10 rats sont examinés. Cette étude est répétée pour les vers d'une infestation primaire et d'une infestation secondaire.

Résultats

I — REJET DE *M. MONILIFORMIS* AU COURS DE LA PARASITOSE

A — Infestation unique

A la 2^e semaine d'infestation, le nombre moyen de vers retrouvés est de 20 par rat, soit les 2/3 du nombre initial de larves infestantes ingérées par chaque animal (sexe-ratio 1/1). Le tableau I et la figure 1 résument l'évolution de la population de parasites par périodes de 2 semaines. Pour les vers ♂ le rejet est faible de la 2^e à la 4^e semaine d'infestation. Ensuite, la population reste stable jusqu'à la 8^e semaine.

TABLEAU I. — Infestation unique : rejet et croissance de *M. moniliformis* ♂ et ♀.
Les nombres () interprètent les moyennes mentionnées

Semaines d'infestation	Nombre moyen de vers retrouvés		Taille moyenne des vers (mm)	
	♂	♀	♂	♀
2	10,0 (10)	9,8 (9-10)	20,9	25,8
4	8,5 (8-9)	10,5 (10-11)	53,6	106,8
6	8,4 (8-9)	8,5 (8-9)	63,9	138,2
8	8,7 (8-9)	6,9 (7)	69,9	143,0
10	4,5 (4-5)	4,5 (4-5)	78,5	175,1
12	4,5 (4-5)	0,4 (0-1)	89,2	213,5
16	0,8 (0-1)	1,4 (1-2)	77,8	179,8

Le rejet est surtout important durant 2 périodes d'observation, de la 8^e à la 10^e semaine et de la 12^e à la 16^e semaine. Le rejet des vers ♀ commence à la 4^e semaine et se poursuit régulièrement jusqu'à la 12^e semaine d'infestation. L'examen des gonades permet de constater que les ♀ rejetées avant la 10^e semaine d'infestation sont immatures. C'est aussi après ce laps de temps que nous trouvons des œufs infestants dans les fèces des rats parasités.

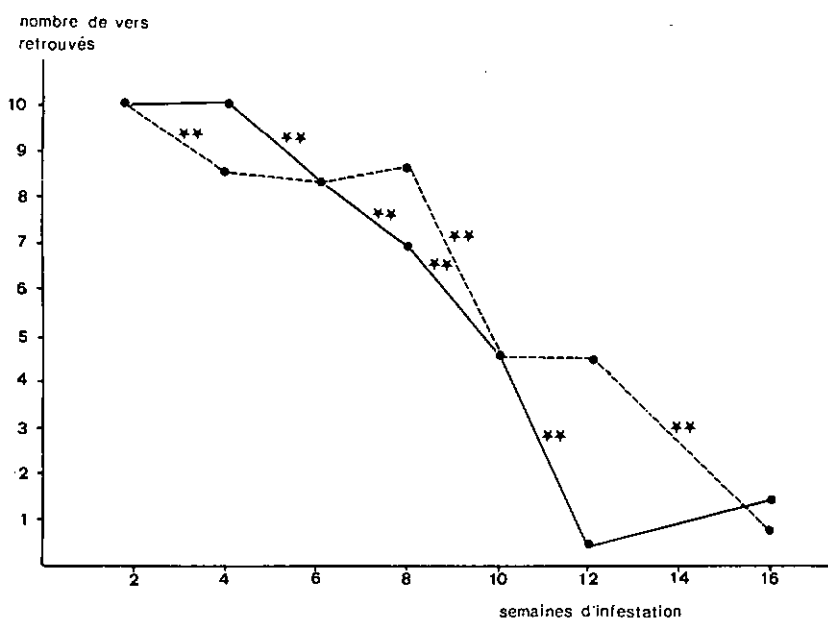


FIG. 1. — Infestation unique : rejet de *M. moniliformis* ♂ — ● et ♀ — ●. Les différences observées entre les nombres de vers rejetés d'une période d'observation à l'autre sont significatives à **99 % (test t).

B — Infestation secondaire

Après 2 semaines de réinfestation le nombre moyen de vers retrouvés à la dissection est de 8 par animal (*tableau II*). Le nombre moyen de vers survivants à cette période de l'infestation secondaire est alors statistiquement plus faible que celui des vers d'âge correspondant trouvés lors d'une infestation unique. Les quelques observations faites lors des semaines d'infestation suivantes confirment partiellement ce résultat. Ainsi, le nombre maximum de vers retrouvés pour l'infestation secondaire et pour l'infestation unique est respectivement de 8 et 26 à la 6^e semaine, 8 et 25 à la 8^e semaine, 11 et 8 vers à la 12^e semaine d'infestation. Le nombre de données n'est pas suffisant pour calculer le nombre moyen de vers fixés à l'intestin. En effet, dans chaque cas, nous n'avons examiné que 3 rats.

C — Infestation primaire

Au cours d'une infestation primaire les nombres moyens de vers de chaque sexe

retrouvés après 8 semaines, par conséquent après 2 semaines de réinfestation, sont 7 ♂ et 2,9 ♀ (*tableau II*). La différence entre les résultats de l'infestation unique et ceux de l'infestation primaire n'est pas significative pour le nombre de vers ♂. L'égalité est rejetée avec un intervalle de confiance de 95 % pour les ♀ (test de Student).

II — CROISSANCE DES VERS ♂ ET ♀

A — *Infestation unique*

Nous observons une croissance rapide des vers ♂ de la 2^e à la 4^e semaine d'infestation (*tableau I, fig. 2*). Ensuite, ils grandissent progressivement de la 4^e à la 12^e semaine. La croissance des vers ♀ rapide entre les 2^e et 4^e semaines d'infestation est plus lente entre les 6^e et 8^e semaines. Ensuite, elle reprend plus marquée jusqu'à la 12^e semaine d'infestation.

B — *Infestation secondaire*

À la 2^e semaine d'une infestation secondaire, les tailles moyennes des vers ♂ et ♀ sont inférieures à celles des vers d'âge correspondant d'une infestation unique (différence significative à 99 % (*tableau II*)). Nous disposons de quelques dimensions pour les vers plus âgés de la réinfestation. Ainsi, à la 6^e semaine, les tailles minimales et maximales des vers ♂ sont inférieures à celles des vers de même âge d'une infestation unique, soit respectivement 47 et 63 mm, et, 49 et 79 mm. Chez les vers ♀, la diminution est encore plus marquée, c'est-à-dire 61 et 93 mm pour les vers de l'infestation secondaire et 111 à 162 mm pour ceux de l'infestation unique. Ces différences persistent pour les vers des 2 sexes jusqu'à la fin de l'infestation.

C — *Infestation primaire*

L'observation débute à la 8^e semaine d'infestation primaire, soit après 2 semaines de réinfestation. La taille moyenne des vers ♂ et ♀ est alors proche de celle des parasites de l'infestation unique (*tableau II*). Par contre à la 10^e semaine et à la 12^e d'infestation, les tailles minimales et maximales des vers de l'infestation primaire sont inférieures à celles des vers d'âge correspondant d'une infestation unique. Ainsi, à la 10^e semaine, la longueur des ♂ de la primoinfestation est comprise entre 50 et 80 mm, celle des ♀ entre 126 et 160 mm. Lors d'une infestation unique, ces dimensions étaient de 60 à 96 mm pour les ♂ et 132 à 194 mm pour les ♀. Les vers de l'infestation primaire restent plus petits que ceux d'une infestation unique.

III — LOCALISATION DES VERS ♂ ET ♀ DANS L'INTESTIN

A — *Infestation unique*

Les vers ♂ migrent vers la partie postérieure de l'intestin de la 2^e à la 8^e semaine d'infestation (*tableau III A*). Localisés dans les 2^e et 3^e segments à la 2^e semaine d'infestation, une faible proportion de vers se déplace dans le segment 4 à la 4^e

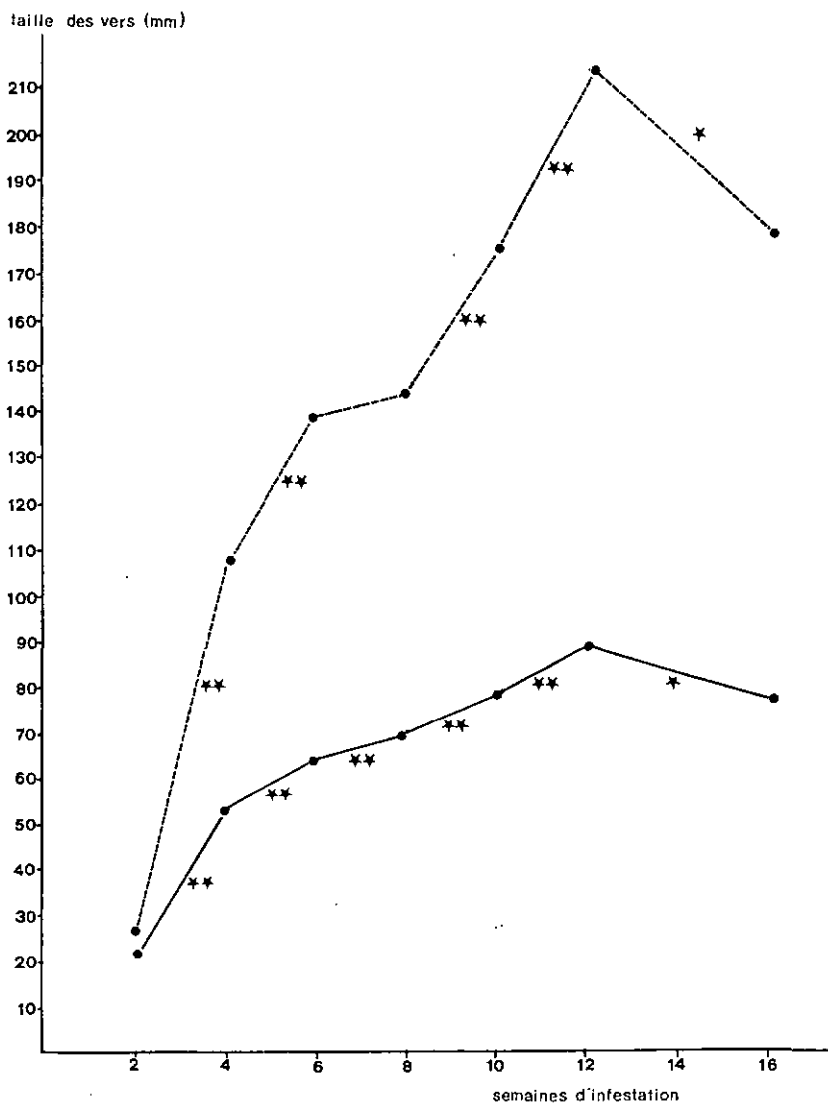


FIG. 2. — Infestation unique : courbe de croissance de *M. moniliformis* ♂ ● — ● et ♀ ● - - ●. Les différences de taille entre 2 périodes d'observation sont significatives à **99 % et *95 % (test t).

TABLEAU II. — Comparaison du nombre et de la taille de *M. moniliformis* ♂ et ♀ après 2 semaines d'infestation unique et secondaire, après 8 semaines d'infestation unique et primaire. Test de Student : égalité rejetée avec un intervalle de confiance de **99 %, *95 %, *l'égalité ne peut être rejetée.

Type d'infestation	Semaines d'infestation	Nombre moyen de vers retrouvés		Taille moyenne des vers (mm)		Nombre de rats disséqués
		♂	♀	♂	♀	
unique	2	10	9,8	20,9	25,8	10
secondaire	2	2,4**	6,3*	12,7**	11,3**	
unique	8	8,8	6,9	68,9	143	8
primaire	8	7,0*	2,9*	65,9*	138*	7

TABLEAU III. — Infestation unique : localisation de *M. moniliformis* dans l'intestin du rat. L'intestin est divisé en 5 segments égaux (voir Matériel et méthode).

A. Localisation des vers ♂.									
Semaines d'infestation	Segments de l'intestin								Nombre total de vers ♂ retrouvés
	1	..	2	..	3	..	4	5	
2	0	**	53	**	24	**	0	0	77
•									
4	0	**	39	**	20	*	9	0	68
••									
6	0	**	10	**	42	**	14	**	66
••									
8	0	**	16		25		20	*	70
10	1	**	9		16		8	*	36
12	0	**	16		17		12	**	45
16	1	**	2		3		0	0	6
B. Localisation des vers ♀.									
Semaines d'infestation	Segments de l'intestin								Nombre total de vers ♀ retrouvés
	1	..	2	..	3	•	4	5	
2	0	**	20	**	51	**	5	0	76
••									
4	5	**	63	**	11		5	0	84
••									
6	1	**	18	**	33	**	12	**	64
8	6	**	19	**	23	**	6	1	55
10	5		10		14		6	1	36
12	1		3		0		0	0	4
16	0	**	8	*	1		2	0	11

L'hypothèse de proportionalité de la répartition des vers est rejetée avec un intervalle de confiance de ••99 % et de •95 % entre 2 périodes d'observation successives et entre 2 colonnes du tableau (test du χ^2). La différence entre les proportions moyennes des vers de 2 segments voisins est significative à **99 % et *95 % (test d'égalité de fréquence).

semaine. Ce mouvement de migration s'accroît de la 6^e à la 10^e semaine où les vers colonisent aussi le segment 5 (tableau III A). De la 8^e à la 16^e semaine d'infestation, la répartition des vers ne change plus. Les parasites ♀ migrent vers les parties anté-

rière et postérieure de l'intestin (*tableau III B, fig. 3 B*). A la 2^e semaine d'infestation, les vers sont fixés dans les 2^e, 3^e et 4^e segments. Au cours des semaines d'infestation suivantes, les vers colonisent aussi les 1^{er} et 5^e segments, en faibles proportions (*tableau III B*).

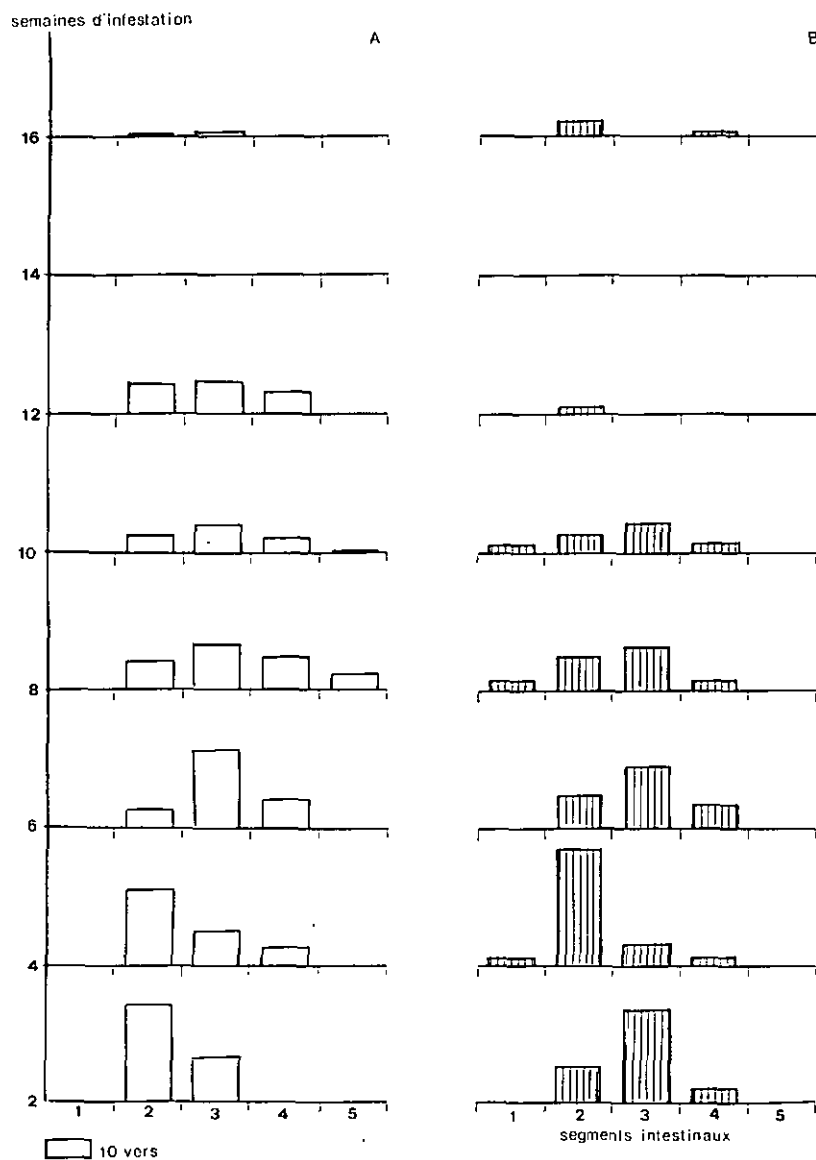


FIG. 3. — Localisation de *M. moniliformis* dans l'intestin du rat après 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 16 semaines d'infestation unique. Proportions moyennes de vers retrouvés par segment ; A : vers ♂, B : vers ♀.

B — *Infestation secondaire*

Notre étude se limite à la localisation des vers ♂ et ♀ après 2 semaines de réinfestation. Les résultats sont traités statistiquement comme ceux de l'infestation unique (*tableau IV*). Les vers ♂ sont fixés dans les segments 2, 3, et 4 de l'intestin. Les vers ♀ occupent les segments 2, 3, 4 et 5. En comparant ces résultats à ceux d'une infestation unique à la même semaine d'infestation, nous remarquons que la répartition des vers ♂ et ♀ d'une infestation secondaire est significativement différente de celle d'une infestation unique (Proportionnalité rejetée avec un intervalle de confiance de 99 %, test du χ^2 , *tableau IV*).

TABLEAU IV. — *Comparaison de la localisation de M. moniliformis ♂ et ♀ au cours d'une infestation unique et secondaire, à la 2^e semaine d'infestation.*

	Segments de l'intestin					
	1	2	3	4	5	
Infestation secondaire Nombre de vers ♂	0 **	8	7	8 **	0	
•• Infestation unique Nombre de vers ♂	0 **	53	24 **	0	0	
Infestation secondaire Nombre de vers ♀	0	4 **	17 *	29 **	14	
•• Infestation unique Nombre de vers ♀	0 **	20 **	51 **	5	0	

Infestation unique : chez 8 rats examinés, nous avons retrouvé 77 vers ♂ et 76 vers ♀ au total.

Infestation secondaire : chez 10 rats examinés, nous avons retrouvé 23 vers ♂ et 64 vers ♀ au total.

La différence de la répartition des vers est significative avec un intervalle de confiance de **99 % entre 2 segments voisins (test d'égalité de fréquence). L'hypothèse de proportionnalité de la répartition des vers est rejetée avec un intervalle de confiance de **99 % (test du χ^2).

C — *Infestation primaire*

A la 8^e semaine, soit 2 semaines après une réinfestation, les vers ♂ d'une infestation primaire colonisent les segments 2, 3, 4 et 5 de l'intestin (*tableau V*). Ces résultats ne diffèrent pas significativement de ceux d'une infestation unique. Les vers ♀ se répartissent dans les tronçons 1, 2, 3 et 4 (*tableau V*). La localisation des ♀ est donc significativement différente de celle de l'infestation unique.

Discussion

A — REJET DE M. MONILIFORMIS AU COURS DE LA PARASITOSE

L'expulsion des vers peut sans doute être attribuée à deux causes principales : d'une part aux caractéristiques du cycle du parasite, d'autre part, à la réponse immu-

nitaires de l'hôte. Dans le premier cas, nous parlerons de rejet naturel. En effet, à la fin de son cycle de reproduction, le ver est éliminé. Dans le second cas, nous emploierons le terme de « self-cure ».

TABLEAU V. — Comparaison de la localisation de *M. moniliformis* ♂ et ♀ au cours d'une infestation unique et primaire, à la 8^e semaine d'infestation

	Segments de l'intestin					
	1	2	3	4	5	
Infestation primaire Nombre de vers ♂	0 **	12	9 **	22 **		6
Infestation unique Nombre de vers ♂	0 **	16	25	20 *		9
Infestation primaire Nombre de vers ♀	1 *	8	3	8 **		0
Infestation unique Nombre de vers ♀	6 **	19	23 **	6		1

Infestation unique : chez 8 rats examinés nous avons retrouvé 77 vers ♂ et 55 vers ♀ au total.

Infestation primaire : chez 7 rats examinés nous avons retrouvé 49 vers ♂ et 20 vers ♀ au total.

La différence de la répartition des vers est significative avec un intervalle de confiance de **99 % entre *95 % et 2 segments voisins (test d'égalité de fréquence). L'hypothèse de proportionnalité de la répartition des vers ♀ est rejetée avec un intervalle de confiance de *95 % (test du χ^2).

Les connaissances actuelles sur la reproduction de *M. moniliformis* présentent encore des lacunes. Les œufs sont infestants le plus souvent après 10 semaines et parfois seulement après 15 semaines¹. Par conséquent, les ♀ expulsées avant la 10^e semaine d'infestation, le seraient principalement pour des causes immunologiques. Par la suite, les ♀ seraient éliminées naturellement après la ponte.

Pour les vers ♂ le problème est plus complexe. Tous les parasites ne sont certainement pas sexuellement matures en même temps. Or, à la 12^e semaine d'infestation nous observons un nombre moyen de vers ♂ plus élevé que celui des vers ♀ (tableau I). Ces vers ♂ survivants seraient des parasites n'ayant pas copulé. Crompton (1972) tire la même conclusion des travaux de Kates (1944) sur *Macracanthorhynchus hirudinaceus* chez le porc. Par conséquent, comme pour les ♀, le rejet des vers ♂ intervenant avant la 10^e semaine d'infestation ne serait pas naturel. Il ne s'agit sans doute pas d'une élimination de parasites ayant terminé leur cycle, mais, c'est une hypothèse, de vers affectés par la réponse immune de l'hôte.

1. Nos observations contredisent celles de Burlingame et Chandler (1941) qui signalent des œufs dans les fèces après 6 semaines déjà. Il est difficile de donner une explication de ce phénomène. S'agit-il d'un cas isolé ou peut-être la maturation des œufs est-elle plus rapide lors d'infestations plus faibles ?

Comme Burlingame et Chandler (1941) ou Andreassen (1974 a), nous constatons une « self-cure » de *M. moniliformis* par le rat. La comparaison de nos résultats avec ceux de ces auteurs amène les commentaires suivants¹ :

— dans l'infestation avec 100 larves (Andreassen, 1974 a), une « self-cure » très prononcée commence déjà après 4 semaines. Ainsi, entre la 4^e et la 8^e semaine d'infestation, le pourcentage de vers retrouvés dans l'intestin par rapport au nombre initial ingéré passe de 82 à 15 % ;

— dans l'infestation avec 30 larves (nos résultats) la « self-cure » est peu importante de la 4^e à la 8^e semaine, respectivement 63 et 52 % de vers sont retrouvés ;

— dans l'infestation avec 20 larves (Burlingame et Chandler, 1941), la « self-cure » commence effectivement après 7 semaines : de la 7^e à la 13^e semaine d'infestation, le pourcentage passe de 72 à 43 %.

Ainsi, la « self-cure » semble d'autant plus marquée et commence d'autant plus tôt que le nombre de larves infestantes ingérées est plus élevé.

L'action de la densité de la population infestante sur le moment de la « self-cure » avait déjà été observée chez *M. moniliformis* (Andreassen, 1974a).

Le moment du rejet varie aussi selon le sexe du ver. Les ♀ sont expulsées avant les ♂. Nos résultats contredisent ceux de Burlingame et Chandler (1941) et de Crompton (1972) qui constatent que la « self-cure » des ♂ précède celle des ♀.

Chez des rats ayant subi une primoinfestation, la survie des vers de l'infestation secondaire est beaucoup plus faible que celle des parasites d'une infestation unique. Après 2 semaines de réinfestation nous retrouvons seulement 26,6 % de vers en comparaison avec 66,6 % au même moment d'une infestation unique. Selon Burlingame et Chandler (1941) le pourcentage de vers fixés après 4 semaines de réinfestation est nettement inférieur à celui d'une infestation unique, 41 % pour 75 %. Ainsi, la résistance acquise par les hôtes au cours d'une primoinfestation provoquerait un rejet rapide de vers de la réinfestation. Chez les rats parasités par *M. moniliformis* nous avons décelé, par la méthode d'immunofluorescence indirecte, des anticorps de classe IgG. L'augmentation de la production des anticorps circulants se poursuit au cours de la réinfestation des animaux sensibilisés par une primoinfestation (Miremad-Gassmann, en préparation). Cependant, dans notre système parasitaire, nous n'avons pas pu établir de corrélation rigoureuse entre le rejet des vers au cours de la parasitose et le développement d'une immunité humorale. Par contre, l'influence de la réinfestation sur la survie des vers de l'infestation primaire est faible, du moins pendant les 2 premières semaines.

B — CROISSANCE DE *M. MONILIFORMIS*

Nos résultats sur la croissance de *M. moniliformis* confirment les observations de Burlingame et Chandler (1941) et d'Holmes (1962 a et b). Dans tous les cas, il est constaté que :

1. Nous considérons ici le nombre total de vers rejetés sans distinction des sexes. Ceci permet une comparaison de nos résultats avec ceux d'Andreassen (1974 a) qui ne donne pas le détail.

— les ♀ grandissent plus rapidement que les ♂ et leur taille est toujours plus grande (tableau I, fig. 2).

Cependant, les tailles moyennes des vers des 2 sexes sont plus faibles dans nos infestations avec 30 larves que dans celles d'Holmes (1962a) avec 10 larves. Ainsi la densité de la population infestante influence la croissance des vers. Holmes (1962b) observe aussi une réduction de la taille moyenne de *M. moniliformis* au cours d'infestation concurrente avec *H. diminuta*.

La taille moyenne des vers d'une infestation secondaire est inférieure à celle des vers d'une infestation unique (tableau II). La réduction de taille observée est très marquée pendant les 4 premières semaines d'infestation. Elle s'atténue par la suite. Par contre, une réinfestation a peu d'effet sur la croissance des vers de l'infestation primaire (tableau II). Celle-ci n'est que peu ralentie.

C — LOCALISATION DE *M. MONILIFORMIS*

Au cours d'une infestation unique, la plus forte concentration des vers ♂ et ♀ se trouve dans les segments 2 et 3 de l'intestin et ceci jusqu'à la 4^e semaine. A partir de ce moment, les vers ont un mouvement de migration différent selon leur sexe. Les ♂ migrent vers la partie postérieure de l'intestin. La répartition des ♀ s'étend de 1^{er} au 4^e segment (tableau III A et B, fig. 3 A et B).

Au cours d'une infestation secondaire, la répartition de *M. moniliformis* est différente et plus étalée que celle des vers d'une infestation unique (tableau IV). Ainsi, à la 2^e semaine d'infestation, les vers occupent déjà les segments 4 et 5. Par contre, la répartition des vers d'une infestation primaire est peu modifiée par une réinfestation (tableau IV).

Conclusion

Le présent travail apporte plusieurs éléments nouveaux à la connaissance de la biologie de *M. moniliformis* et des relations immunologiques entre l'endoparasite et le rat. En effet, alors que les réactions immunitaires, humorale et cellulaire, et leurs conséquences sur la biologie du parasite sont bien étudiées dans d'autres Helminthiases, le sujet n'avait jamais été abordé en détail dans les infestations par les Acanthocéphales.

L'Acanthocéphale, *M. moniliformis*, déclenche chez son hôte, le rat, une réaction immunitaire. Nous avons surtout étudié l'un des aspects de cette réponse, soit l'immunité à médiation humorale (Miremad-Gassmann, en préparation).

Selon les théories actuelles, une immunité à médiation humorale n'est pas seule à intervenir sur la biologie des helminthes intestinaux. Une immunité à médiation cellulaire, des lymphokines et des facteurs inflammatoires à activité non spécifique joueraient aussi un rôle (Wakelin, 1978).

Les réactions immunitaires des rats parasités ont des répercussions directes sur la biologie de *M. moniliformis*. Ainsi, nous avons observé que la survie, la croissance

et le comportement du parasite étaient perturbés. En effet, au cours de la parasitose, les vers subissent une « self-cure ». Elle intervient plus ou moins tôt selon le sexe du ver. Après comparaison de nos résultats avec ceux de Burlingame et Chandler (1941) et ceux d'Andreassen (1974a et b), nous avons constaté que la densité de la population infestante détermine le moment du déclenchement et l'intensité de la « self-cure ». Elle a lieu d'autant plus tôt que le nombre de parasites est élevé. L'immunité acquise par les rats au cours d'une première infestation, influence directement la fixation des vers d'une réinfestation. Ainsi, nous avons noté une diminution importante du nombre de parasites se développant au cours d'une infestation secondaire.

La croissance de *M. moniliformis* est régulière tout au long de sa vie parasitaire chez le rat. Toutefois, elle est plus rapide entre les 1^{ère} et 4^e semaines d'infestation pour les parasites des 2 sexes. Les vers atteignent leur taille maximale vers la 12^e semaine d'infestation.

En comparant nos résultats à ceux de Burlingame et Chandler (1941) et à ceux d'Holmes (1962a et b), il semblerait que la taille moyenne des vers dépend de la densité de la population infestante. Durant une infestation unique, il est difficile d'évaluer l'influence de l'immunité sur la croissance de *M. moniliformis*. Par contre, en réinfestant des rats immunisés par une première infestation, nous avons constaté que les vers de la deuxième infestation sont plus petits que ceux d'une infestation unique.

L'immunité influence donc la survie et la croissance de *M. moniliformis*, et, peut-être aussi, sa localisation dans l'intestin du rat. L'espèce *M. moniliformis* colonise la portion intestinale comprise entre le pylore et le caecum. Pourtant, la répartition des individus change au cours de l'infestation, elle est différente selon le sexe du parasite. Pendant les 4 premières semaines de la parasitose, les vers ♂ et ♀ ont la même localisation. Selon Robinson (1965), cette période correspondrait aussi à la copulation des vers. Par la suite, les vers ♂ migrent vers la partie postérieure de l'intestin, les vers ♀ vers les régions antérieure et postérieure. Nos résultats ne concordent que partiellement avec ceux de Burlingame et Chandler (1941). En effet, nous avons observé une localisation plus étendue de *M. moniliformis*. Les vers de l'infestation secondaire, qui s'ajoutent à ceux d'une primo-infestation, ont ainsi une répartition plus large. Nous formulons une hypothèse quant aux causes des mouvements de migration de *M. moniliformis* chez son hôte. Au moment de la reproduction, les vers ♂ et ♀ occupent naturellement la même portion intestinale. Ensuite, les parasites auraient des besoins nutritifs plus grands pour leur croissance. Ainsi, ils occuperaient un espace plus important pour se développer. Par ailleurs, les vers se déplaceraient aussi pour échapper à des réactions immunitaires et inflammatoires localisées au site de fixation des parasites dans la muqueuse intestinale.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREASSEN J. : Immunity to the acanthocephalan *Moniliformis dubius* infections in rats. *Proc. Scand. Soc. Parasitol.*, 1974a, 13-15.
- ANDREASSEN J. : Reaginic antibodies in response to *Moniliformis dubius* infections in rats. *Proc. Scand. Soc. Parasitol.*, 1974b, 13-15.

- BRAMBELL M. R. : The distribution of a primary infestation of *Nippostrongylus brasiliensis* in the small intestine of laboratory rats. *Parasitology*, 1965, 55, 313-324.
- BURLINGAME P. L., CHANDLER A. C. : Host-parasite relations of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in albino rats, and the environmental nature of resistance to single and superimposed infections with this parasite. *Am. J. Hyg.*, 1941, 33, 1-21.
- CHANDLER A. C. : Susceptibility and resistance to helminthic infections. *J. Parasitol.*, 1932, 18, 135-152.
- CROMPTON D. W. T. : An analysis of the course of infection of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in rats. *Parasitology*, 1972, 64, 517-523.
- DINEEN J. K., DONALD A. G., WAGLAND B. M., TURNER J. H. : The dynamics of the host-parasite relationship. II. The response of sheep to primary and secondary infection with *Nematodirus spathiger*. *Parasitology*, 1965, 55, 163-171.
- DUNSMORE D. : *Ostertagia* spp. in lambs and pregnant ewes. *J. Helminth.*, 1965, 34, 159-184.
- HALEY A. J., PARKER J. C. : Effect of population density on adult worm survival in primary *Nippostrongylus brasiliensis* infection in the rat. *Proc. Helminthol. Soc.*, 1961, 28, 2, 176-180.
- HOLMES J. C. : Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) I. General effects and comparison with crowding. *J. Parasitol.*, 1961, 47, 209-216.
- HOLMES J. C. : Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) II. Effects on Growth. *J. Parasitol.*, 1962 a, 48, 87-96.
- HOLMES J. C. : Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). III. Effects in hamsters. *J. Parasitol.*, 1962 b, 48, 97-100.
- KATES K. C. : Some observations on experimental infections of pigs with the thorn-beaded worm, *Macracanthorhynchus hirudinaceus*. *Am. J. Vet. Res.*, 1944, 5, 166-172.
- MICHEL J. F. : Inhibition of development of *Trichostrongylus retortaeformis*. *Nature*, 1952, 169, 933.
- MULLIGAN W., URQUART G. M., JENNINGS F. W., NEILSON J. T. M. : Immunological studies on *Nippostrongylus brasiliensis* infection in the rat : the « self-cure » phenomenon. *Exp. Parasitol.*, 1965, 16, 431-437.
- OGILVIE B. M. : Role of adult worms in immunity of rats to *Nippostrongylus brasiliensis*. *Parasitology*, 1965, 55, 325-335.
- ROBINSON E. S. : The chromosomes of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). *J. Parasitol.*, 1965, 51, 430-432.
- STOLL N. R. : Studies with the strongyloid nematode, *Haemonchus contortus*. I. Acquired resistance of hosts under natural reinfection conditions out of doors. *Am. J. Hyg.*, 1929, 10, 383-418.
- TAYLOR E. L., MICHEL J. L. : The parasitological and pathological significance of arrested development in Nematodes. *J. Helminth.*, 1953, 37, 199-205.
- WAKELIN D. : Immunity to intestinal parasites. *Nature* (Parasitology supplement), 1978, 273, 617-620.