

Développement embryonnaire d'*Ornithodoros moubata* (Murray) et transmission transovarienne de *Borrelia duttoni*.

Par ANDRÉ AESCHLIMANN.

Institut Tropical Suisse, Bâle.

Table des matières.

I. Introduction.	
1) Remarques générales	16
2) Matériel et technique	17
3) Biologie d' <i>O. moubata</i> ; la ponte	18
II. Développement embryonnaire.	
A) Développement extérieur.	
1) L'œuf	19
2) Segmentation	22
3) Gastrulation et différenciation des feuilletts	23
4) La bandelette germinative ; sa métamérisation	26
5) Appendices	28
6) Rétrécissement de la bandelette germinative	29
7) Evolution des appendices céphalothoraciques	29
B) Organogénèse interne.	
1) Le système nerveux	33
2) Le système excréteur et le système digestif	35
3) Evolution du mésoderme	37
C) Formation de l'appareil buccal	39
D) Eclosion	42
E) Résumé du développement embryonnaire	43
III. Transmission transovarienne de <i>Borrelia duttoni</i> chez <i>Ornithodoros moubata</i> .	
A) Introduction	44
B) Matériel et technique	44
C) Infection du tissu germinal de l'ovaire	45
D) Infection des œufs en maturation	49
E) L'infection au cours du développement embryonnaire	55
F) Persistance et variation des souches de <i>B. duttoni</i> sur plusieurs générations d' <i>O. moubata</i>	56
G) Discussion des résultats	59
IV. Index bibliographique	60
V. Summary. Zusammenfassung	62

I. Introduction.

1) Remarques générales.

Ornithodoros moubata (Murray), tique largement répandue sur le continent africain, est un Acarien appartenant au sous-ordre des Ixodoidea, famille des Argasidae. Cet animal est le vecteur naturel d'un spirochète, *Borrelia duttoni*, agent pathogène de la fièvre récurrente. Le spirochète infecte de nombreux organes de la tique : cerveau, glandes salivaires, organes coxaux, ovaire, tubes de Malpighi. Le travail le plus approfondi, décrivant le processus d'infection de ces organes ainsi que le mode de transmission de la maladie à l'homme, a été publié par BURGDORFER (1951). Cet auteur donne une bibliographie et un historique complets des travaux publiés à ce sujet. Il note, à la suite de plusieurs autres auteurs (KOCH, 1906 ; CARTER, 1908 ; DUTTON et TODD, 1905-1907 ; LEISHMAN, 1910 ; HINDLE, 1911 ; FANTHAM, 1911-1916 ; KLEINE et ECKARDT, 1913 ; BONÉ, 1939) que les œufs de l'ovaire peuvent également contenir des spirochètes. Ceux-ci se maintiennent dans l'embryon au cours de son développement, assurant ainsi l'infection des descendants. Ce phénomène, connu sous la désignation de « transmission transovarienne », peut se répéter sur plusieurs générations (GEIGY, WAGNER et AESCHLIMANN, 1954).

Les cas de transmission par l'ovaire du vecteur sont relativement rares chez les Arthropodes. On en connaît des exemples chez les Rickettsioses et les maladies à virus : *Rickettsia rickettsi* chez *Dermacentor andersoni*, *Rickettsia orientalis* chez *Trombicula akamushi* et *deliensis*, ainsi que le virus de la fièvre Pappataci chez les Phlébotomes. Nous avons pensé qu'il serait intéressant de connaître, dans un cas précis, le détail d'un tel phénomène. Les spirochètes, grâce à leur grande taille, peuvent être observés dans les tissus du vecteur bien plus facilement que les Rickettsies. On peut même suivre, au microscope à fond noir, les mouvements et les déplacements des Borréliés vivantes. Nous nous sommes donc donné pour tâche d'étudier et de poursuivre le sort des Borréliés dans la progéniture d'une tique infectée, c'est-à-dire du moment où elles envahissent l'ovaire et les œufs jusqu'à l'éclosion de la larve. Dès lors, la connaissance de l'embryologie d'*O. moubata* s'avérait nécessaire.

L'embryologie des Acariens est fort peu connue. Le développement des Argasidae n'a encore jamais été étudié. Les travaux traitant spécialement des Ixodidae sont rares. A ma connaissance, il n'en existe que deux : celui de WAGNER (1892) sur *Ixodes calcaratus*, et celui de BONNET (1907) sur *Hyalomma aegyptium*. D'autres auteurs, tels que NORDENSKIOELD (1909), REUTER (1909), WALTER (1915), JOBLING (1925), FALKE (1931), HAFIZ (1935), BRUMPT (1936), PERRON (1954), DAVIS et MAVROS (1955), ont signalé, au cours de leurs travaux, quelques particularités propres au développement de divers Acariens. De ses observations sur *Pediculopsis graminum*, REUTER a tiré des conclusions intéressantes sur le développement des Acariens en général. Nous y reviendrons.

Il est évident que des ouvrages généraux comme ceux de DAWYDOFF (1928), JOHANSEN et BUTT (1941), VITZTHUM (1943) et GRASSÉ (1949), m'ont été fort utiles.

* Quant à l'œuf d'*O. moubata*, son évolution offre quelques particularités qui ont singulièrement stimulé notre intérêt, et qui contribueront, nous l'espérons, à une meilleure connaissance de l'espèce.

Le présent travail comprendra deux parties :

1) une étude de l'embryologie d'*Ornithodoros moubata*, suivie de quelques précisions sur l'anatomie de sa larve ;

2) une étude expérimentale de la transmission transovarienne de *Borrelia duttoni* chez l'Ornithodore.

Je remercie Monsieur le Professeur Rod. Geigy, Directeur de l'Institut tropical suisse, de m'avoir incité à choisir ce sujet de thèse, sujet dynamique s'il en est, puisqu'il m'a conduit sur les sentiers passionnants de l'embryologie et de la parasitologie. Ses bons conseils et son infatigable énergie m'ont été précieux dans les moments difficiles. Ce m'est un plaisir particulier de pouvoir aujourd'hui lui exprimer toute ma gratitude.

2) Matériel et technique.

Les Ornithodores que j'ai utilisés pour mes travaux sont élevés à l'Institut tropical suisse. Ils avaient été ramenés du Tanganyika en 1949 et en 1954 par M. le Prof. Geigy. Le mode d'élevage adopté est celui décrit par GEIGY et HERBIG (1955, p. 335). Signalons cependant la modification suivante : les tiques sont de préférence nourries sur des cobayes. Cette méthode offre deux avantages : premièrement, il est possible de nourrir en une fois un nombre élevé de tiques (50 adultes ou 100-200 nymphes, selon leur âge) ; d'autre part, si les tiques sont porteuses de *B. duttoni*, on évite que le rongeur ne contracte la maladie, car le cobaye, au contraire des jeunes rats et des souris blanches, n'est pas réceptif à ce spirochète (DAVIS et BURGDORFER, 1954). De plus, l'animal résiste fort bien à ce traitement. Le cobaye est renversé sur le dos et fixé par les pattes. Sur son ventre soigneusement rasé, on pose un cadre de plexiglas, à l'intérieur duquel un grand nombre de tiques affamées peuvent piquer et se gorgier de sang. Pour prévenir toute évasion, le cadre est fermé par un chiffon de gaze.

Après le repas et la copulation, chaque femelle est isolée dans un tube de verre. Il est aisé de recueillir ainsi les œufs pondus. On peut suivre, par transparence, le développement des embryons sous le binoculaire, lorsqu'on plonge les œufs dans un bain d'huile de paraffine (HOLM, 1952). La dispersion de la lumière est ainsi partiellement évitée, car l'indice de réfraction de l'huile se rapproche beaucoup de celui de la cuticule. Isolés sous une couche d'huile de deux millimètres qui les protège également de la dessiccation, les œufs évoluent normalement et éclosent. J'ai même pu obtenir des larves qui, trois jours après leur éclosion, vivaient encore dans ce milieu anormal.

La réalisation de coupes sériées pour l'examen histologique s'est montrée difficile. Les œufs d'Ornithodores sont particulièrement riches en vitellus. La cuticule de l'œuf, souple, résistante, homogène, ne montre aucun micropyle. La percer, même avec une aiguille très fine, équivaut à laisser s'écouler une bonne partie des matières dont l'œuf est gonflé. Les meilleurs résultats obtenus sont dus à la méthode de SEIDLER (1940), qui prévoit une fixation au mélange de Pétrunkévitch, à chaud. Les œufs sont ensuite plongés dans l'alcool à 80°, puis dans un mélange à 4 % d'acide phénique et d'alcool (80°). On déshydrate dans l'alcool à 96°. Le passage dans l'alcool absolu est évité ; ainsi, les œufs ne se durcissent pas. En revanche, pour les embryons âgés et les larves, le mélange de Bouin-Dubosq s'est révélé excellent. Je colorai les coupes, soit à l'hématoxyline Delafield, avec l'érythrosine comme contraste, soit à la trioxyhématéine phénique de Hansen-vert lumière. L'emploi de la réaction de Feulgen fut nécessaire pour localiser les matières chromatiques, particulièrement chez les œufs fraîchement pondus.

Vu leur petitesse, il était impossible d'orienter les œufs dans la paraffine qui se fige trop rapidement. Pour ce faire, je préparai une solution d'Agar-agar (4 %) qui, après filtration, est transparente. Il m'était dès lors facile d'orienter

les œufs dans cette solution pendant qu'elle se refroidissait lentement. L'Agar se laisse aisément traiter par les alcools, inclure dans la paraffine et débiter en lamelles.

3) Biologie d'*Ornithodoros moubata* ; la ponte.

Afin de réaliser son ovogénèse, la femelle d'*O. moubata* doit se nourrir. Elle se procure ainsi les matières nécessaires à la vitellogénèse. Huit à quinze jours après s'être gorgée du sang d'un mammifère, la ponte est déposée, à condition qu'une copulation soit intervenue avant ou après le repas. Il est possible d'obtenir, 5 semaines plus tard, sans copulation, mais après un autre repas de sang, une nouvelle ponte aussi importante que la première. S'il n'y a pas, chez *O. moubata*, de véritable fécondation avec amphimixie des noyaux mâle et femelle, comme l'a démontré O. WAGNER (1958), il n'en est pas moins vrai que la copulation est nécessaire, et que, bien souvent, si celle-ci n'est pas réalisée, la ponte n'intervient que fort tardivement, c'est-à-dire 2 mois après le repas de sang ; les œufs pondus dans ces conditions ne se développent alors pas, ou, s'ils le font, leur évolution est anormale et s'arrête bientôt. Souvent, il n'y a pas du tout de ponte.

O. moubata peut supporter de très longues périodes de jeûne. J'ai pu constater qu'un lot de tiques adultes des deux sexes vivaient encore deux ans après leur dernier repas. Un seul repas de sang fut alors suffisant pour que les animaux puissent se reproduire normalement. Une trop fréquente oviposition semble raccourcir la longévité des femelles, qui, normalement, peuvent atteindre l'âge de 5 ans. Le même phénomène a été observé chez *O. turicata* (E. FRANCIS, 1941?). Les nymphes, surtout si elles sont jeunes, ne sont pas aussi résistantes : les nourrir toutes les 3 à 4 semaines s'avère nécessaire pour assurer leur développement.

Deux ou trois jours avant la ponte, la région abdominale de l'animal se déprime légèrement. Ceci est dû au fait que les œufs quittent l'ovaire situé dans la partie postérieure de l'opisthosoma, descendent les oviductes et viennent se loger dans l'utérus, en avant du corps de la tique. Cette dépression permet donc de prévoir le début de la ponte.

L'ouverture génitale est située sur la face ventrale du prosoma, légèrement en arrière du rostre. Juste après avoir été expulsé, l'œuf passe sur l'épithélium glandulaire de l'organe de Géné ou glande céphalique, que l'animal dévagine par une ouverture située juste au-dessus de l'hypostome. Cette glande sécrète une couche de lipoides qui enduit la cuticule et protège l'œuf de la dessiccation (LEES et BEAMENT, 1948). C'est aussi grâce à ce revêtement graisseux que les œufs pondus sont souvent agglutinés les uns aux autres.

Il est difficile d'observer un *Ornithodore* en train de pondre, car l'activité de l'animal est essentiellement nocturne. En liberté, après avoir mangé, les femelles s'enfouissent dans du sable fin ou de l'argile, où elles abandonnent leurs œufs. Au laboratoire, afin de faciliter l'oviposition, il est bon d'isoler les femelles et de les conserver dans une étuve obscure. Au moindre petit dérangement la ponte est interrompue pendant plusieurs heures, voire même pendant 1 ou 2 jours. Les observations faites permettent pourtant de conclure : pour pondre, la tique se place ventralement ; l'œuf, au sortir de l'ouverture génitale, est poussé au contact de l'organe de Géné, probablement au moyen du rostre. En général, la femelle reste sur sa ponte jusqu'à son achèvement.

Le nombre des œufs pondus est variable. Il peut aller — dans des conditions physiologiques apparemment identiques — de moins de 10 à plus de 250. Sa moyenne oscille cependant entre 60 et 80. La ponte s'étend sur 6 jours environ.

Le développement embryonnaire dure 10 jours dans des conditions optimales de température et d'humidité. De l'œuf éclot une larve à trois paires de pattes qui, après 3 ou 4 jours d'immobilité totale, mue et devient une nymphe octopode active. L'animal peut alors prendre son premier repas. Chaque repas est suivi d'une mue. Il y a en général 6 mues. Au sortir de la sixième mue, l'animal est adulte, sexuellement différencié et mûr. Parfois, la maturité intervient déjà après la cinquième mue ; d'autres fois, une mue supplémentaire est nécessaire (GRUEN, 1950). La copulation a lieu immédiatement après la dernière mue, et le repas sanguin qui la suit conditionne la première ponte.

Soulignons donc, pour terminer, l'importance du repas sanguin chez *O. moubata*, puisqu'il permet la vitellogénèse et provoque les mues, sans lui impossibles.

II. Développement embryonnaire.

A) Développement extérieur.

1) L'œuf.

L'œuf d'*Ornithodoros moubata* (fig. 1 et 2), d'un brun sombre, est légèrement ellipsoïdal, comme celui de tous les Argasidae. Sa longueur varie de 0,9 mm à 1,1 mm, sa largeur de 0,7 mm à 0,9 mm. Il est du type centrolécithe.

Sa cuticule est de nature chitineuse, homogène, résistante et fort souple. Elle est produite par la surface de l'œuf même et non pas

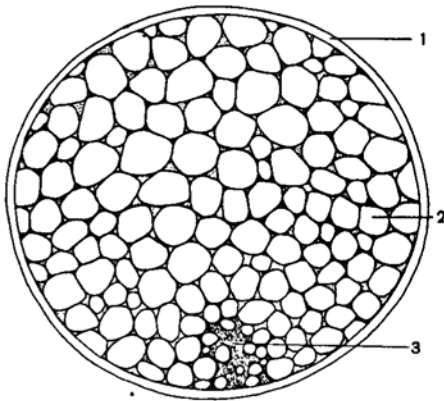


Fig. 1.

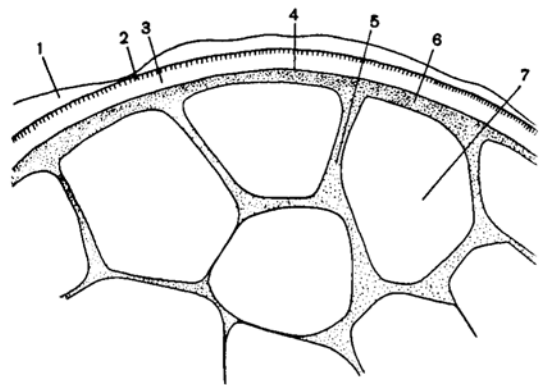


Fig. 2.

Fig. 1. Coupe à travers un œuf fraîchement pondue.

1 : cuticule — 2 : sphérule vitelline — 3 : plage nucléaire

Fig. 2. Coupe schématique montrant les différentes enveloppes de l'œuf.

1 : revêtement lipodique

2 : exocuticule

3 : endocuticule

4 : membrane vitelline

5 : filament plasmatique

6 : blastème

7 : sphérule vitelline

par les cellules folliculaires de l'ovaire. C'est pour cette raison qu'elle n'est percée d'aucun micropyle et ne montre pas d'ornementation. D'accord avec LEES et BEAMENT (1948) et O. WAGNER (1958), nous éviterons donc de parler ici d'un chorion. La cuticule se compose de deux couches nettement délimitées : la première ou exocuticule est mince, la seconde ou endocuticule est plus épaisse, mais aussi plus transparente. Comme je l'ai déjà signalé, cette cuticule est recouverte d'une couche de lipoïdes sécrétée par la glande céphalique qui confère à l'œuf une enveloppe protectrice supplémentaire. Sous la cuticule se trouve une fine membrane : la membrane vitelline. L'œuf entier est gonflé par les sphérules vitellines qui sont molles et de tailles diverses. On distingue nettement, sous la cuticule, les sphérules serrées les unes contre les autres. Celles-ci baignent dans un liquide clair, le liquide péri-vitellin. Un réseau de minces fils blancs, un véritable filet plasmatique, parcourt toute la masse du vitellus. Ce réseau est bordé à l'extérieur, c'est-à-dire sous la membrane vitelline, par une couche de plasma que l'on dénomme blastème ou périplasma. Aucune polarité ne caractérise cet œuf.

Il n'y a pas de véritable noyau. Des coupes sériées ont permis de découvrir, à la périphérie de l'œuf, une sorte de plage fortement colorable par l'hématoxyline et réagissant positivement à la coloration de Feulgen (fig. 1 et 3). O. WAGNER (1958) a décrit l'ovogénèse de l'Ornithodore que nous résumons ci-dessous.

Au cours de mitoses normales, les oogonies deviennent ovocytes I. Dès ce moment, un phénomène inaccoutumé va se dérouler. La substance nucléaire, colorable par la réaction de Feulgen, va quitter le noyau de l'œuf pour se répandre dans le cytoplasme de l'ovocyte (GEIGY et WAGNER, 1957). Au fur et à mesure que l'ovocyte grandit, cette substance se concentre en une plage, située à l'opposé du point d'attache de l'œuf au tissu ovarien. Par transparence, sous l'huile de paraffine, on distingue, se détachant en blanc sur le fond sombre du vitellus, cette concentration des matières vives de l'œuf. Aucune membrane ne la délimite : les substances sont réparties entre les globules vitellins qui, à cet endroit, sont de taille beaucoup plus petite que la normale. La membrane nucléaire va disparaître. On voit donc que l'œuf mûr d'*O. moubata* n'est pas d'aspect classique, son appareil nucléaire n'existant plus que sous forme d'une plage Feulgen-positive, située à la périphérie.

Il n'a encore jamais été possible d'observer la pénétration d'un spermatozoïde dans l'œuf de l'Ornithodore. Pourtant, la copulation est indispensable : les œufs de femelle vierge ne se développent que fort rarement jusqu'à éclosion de larves. Par contre, après copulation, plus de 90 % des œufs sont viables. Les spermiophores, qui

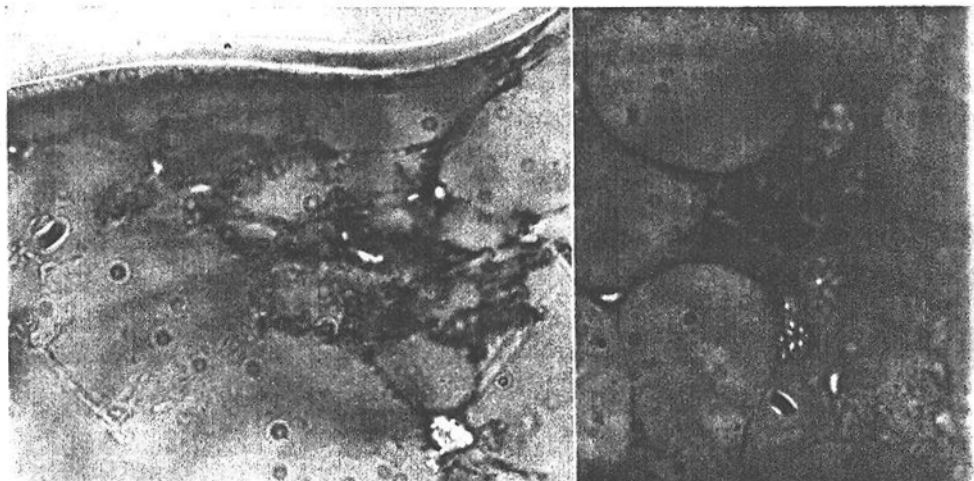


Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 3. Coupe à travers un œuf d'*O. moubata*, montrant sous la cuticule, la plage nucléaire.

Fig. 4. Coupe à travers un œuf, montrant le noyau reconstitué avec chromosomes.

sont les porteurs des spermatozoïdes, sont presque tous phagocytés par les cellules pariétales spécialisées d'un renflement des oviductes. Les « substances mâles » libérées au cours de cette phagocytose pourraient exercer, au passage de l'œuf mûr, le choc nécessaire au déclenchement de l'embryogénèse (GEIGY et WAGNER, 1957 ; et O. WAGNER, 1958).

Quel est le destin de cette plage depositaire des acides nucléiques ? C'est au cours des premières heures après la ponte que se déroule un phénomène qui va permettre à l'œuf de reconstituer son noyau. La plage nucléaire quitte la périphérie. Toute la matière qui la compose se dissémine dans la presque totalité de l'œuf. Puis, tous ces éléments vont rallier le centre pour s'y concentrer et former un noyau parfaitement normal ; celui-ci est entouré d'un champ plasmatique dense qui envoie, entre les sphérules vitellines voisines, de nombreux prolongements (fig. 4).

Les phénomènes que nous venons de décrire font donc suite à ceux qu'avait constatés O. WAGNER au cours de l'ovogénèse. Ce qui se déroule dans l'œuf, celui-ci une fois pondu, avait débuté bien avant dans la jeune ovocyte. C'est l'achèvement de tout un mouvement de la substance nucléaire se rapportant à des phénomènes de fécondation très spéciaux. Dès que le noyau est reformé, une segmentation normale devient possible.

2) Segmentation.

Bientôt apparaîtront les chromosomes dans le noyau central, marquant ainsi la prophase de la première division de segmentation (fig. 4). Alors, le développement embryonnaire va se dérouler d'une manière classique, souligné cependant par quelques particularités fort intéressantes, certaines caractérisant le groupe des Acariens en général, d'autres étant l'apanage des Ixodidae. Avant que ne débute la première division de segmentation, l'ordre des sphérules vitellines se modifie : elles s'orientent plus ou moins radiairement dans l'œuf (*Dotterrosetten*, LUDWIG, 1872). Cela permet de voir avec netteté le filet plasmatique, décrit au chapitre précédent, et de constater que celui-ci est en rapport avec le blastème périphérique, ainsi qu'avec le plasma central, berceau du noyau.

La segmentation est partielle et superficielle. Les deux noyaux, issus de la première division, sont entourés chacun d'un manchon de plasma. La division se poursuit et les noyaux-fils quittent le centre de l'œuf. Il est facile d'observer ce phénomène au binoculaire : sous l'huile de paraffine, la transparence de l'embryon est telle que l'on peut en distinguer chaque élément. Toujours en se divisant, les noyaux émigrent à la surface. Ils semblent suivre les chemins tracés par les filaments du réseau plasmatique qui parcourt l'œuf : ce réseau, d'ailleurs, se retire au fur et à mesure que s'avancent les noyaux. Est-il entraîné à la suite des noyaux qui se déplacent, ou, au contraire, le réseau se contracte-t-il pour attirer les noyaux vers la surface ? Les deux phénomènes sont possibles et il est difficile de prendre position. De toute façon, les noyaux laissent derrière eux une zone libre de cytoplasme, mais pleine de réserves vitellines.

Parallèlement se déroule à la surface un phénomène particulier. Le pérblastème, avant l'arrivée des noyaux, se segmente en une série de vastes champs polygonaux, sorte de préformation du futur blastoderme (fig. 5). Ces champs polygonaux se divisent continuellement, deviennent plus petits, et bientôt il ne sera plus possible de les observer, car les noyaux-fils arrivent à la périphérie. Il y a donc une migration simultanée des noyaux qui atteignent la surface à peu près en même temps. Et le blastème de l'œuf semble s'être préparé à les recevoir. Cette situation rappelle ce qui a été observé et même prouvé expérimentalement chez plusieurs Insectes.

L'œuf présente alors un aspect plaisant. Sa surface est parsemée de nombreux flocons blancs (fig. 21 B). Ce sont les noyaux-fils et leur manchon de plasma. Le réseau intérieur n'existe plus. Au

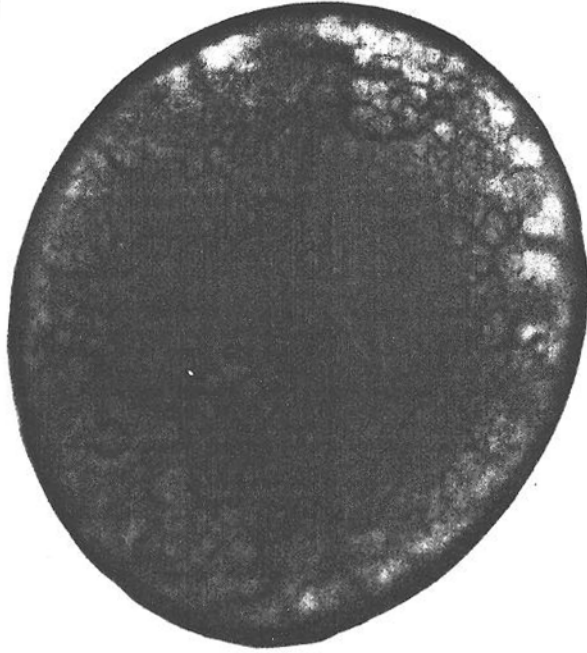


Fig. 5.
Présegmentation
du blastème
(Agr. : 85 ×).

cours des heures à venir, les noyaux vont continuer à se diviser ; les limites cellulaires se différencieront et l'œuf entier sera entouré d'une couche cellulaire continue : le blastoderme (fig. 7).

3) Gastrulation et différenciation des feuilletts.

Une fois le blastoderme constitué, le germe a atteint le stade pérblastule qui se rencontre chez la plupart des Arachnides. Cependant, avant même que la couche blastodermique ne soit entièrement formée, se différencie sur un des hémisphères de l'œuf, une aire blanchâtre, circulaire, légèrement surélevée : c'est le *disque germinatif* primordial (fig. 6 A). Il naît par prolifération de cellules blastodermiques. Son apparition détermine le côté ventral de l'embryon ; c'est la première fois qu'une polarité de l'œuf devient visible. On verra que le disque germinatif est le foyer de différenciation des feuilletts. Si l'on observe l'œuf de profil, toujours sous l'huile de paraffine, on voit, au centre du disque germinatif, se dessiner une légère fossette dont l'apparition est de courte durée (fig. 8). Les cellules qui se trouvent au fond de cette dépression prolifèrent activement. L'amas cellulaire ainsi formé pénètre profondément à l'intérieur du vitellus. Il s'agit de l'endoderme dont

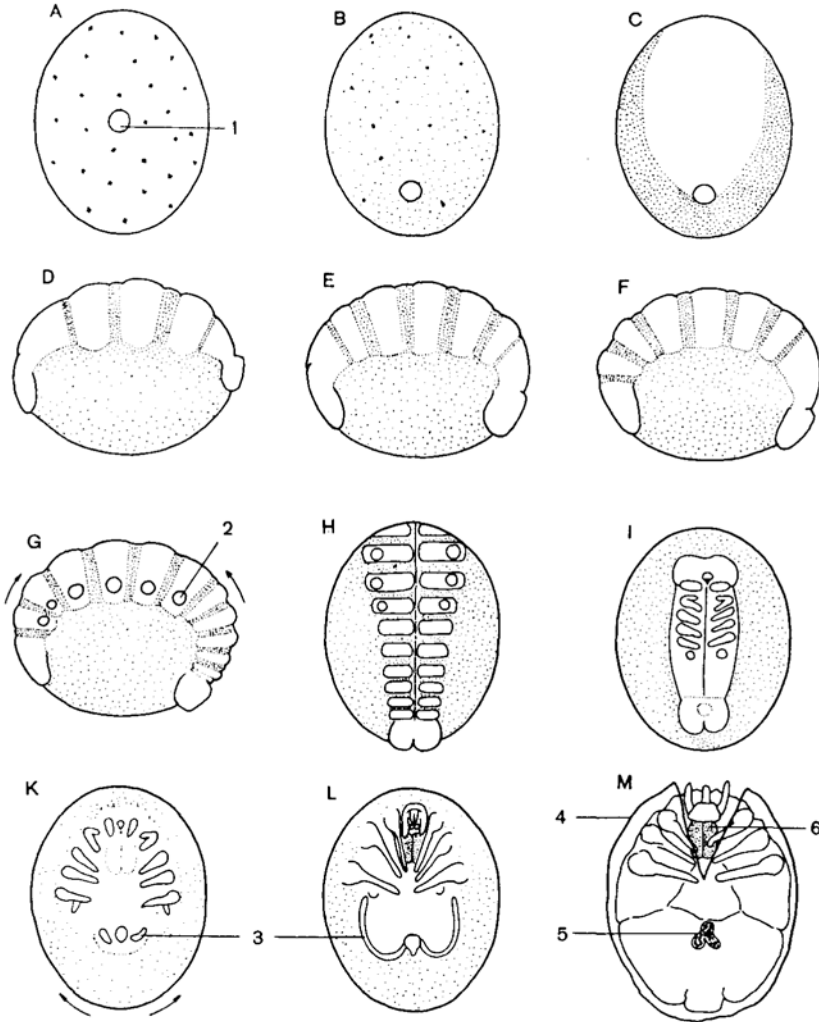


Fig. 6. Développement embryonnaire d'*O. moubata*.

- A Apparition du disque germinatif primordial.
 B Déplacement du disque.
 C Formation de la bandelette germinative.
 D-E-F Segmentation de la bandelette.
 G-H Apparition des appendices et du sillon médian.
 I Bandelette rétrécie sur la face ventrale de l'œuf.
 K-L Formation de l'appareil buccal et des tubes de Malpighi.
 M La quatrième paire de pattes se retire dans le corps de l'animal.
 M Eclosion d'une larve hexapode.

- 1 : disque germinatif
 2 : bourgeon appendiculaire
 3 : tubes de Malpighi
 4 : cuticule
 5 : ampoule rectale
 6 : masse ganglionnaire centrale

Les flèches indiquent les mouvements subis par l'embryon.

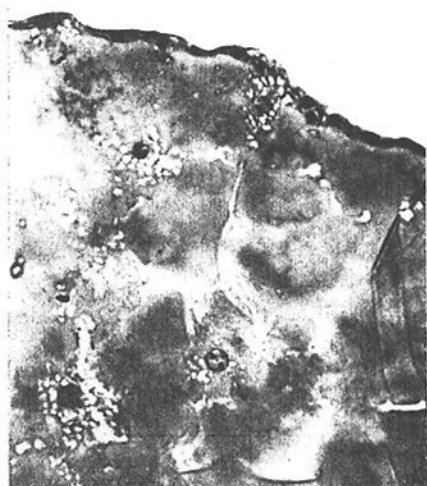


Fig. 7. Coupe d'un œuf montrant la couche blastodermique périphérique, et dans le vitellus, les vitellophages.

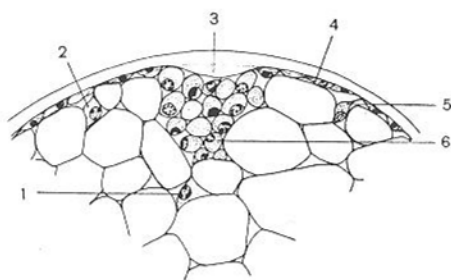


Fig. 8. Coupe à travers le disque germinatif au moment de la formation de l'endoderme et des vitellophages.

- 1, 2 & 5 : vitellophages
 3 : blastopore
 4 : blastoderme (ectoderme)
 6 : endoderme

les cellules sont de grande taille. Quant à la petite fossette, elle n'est rien d'autre qu'un blastopore primitif — Primitivgrube — que d'autres auteurs ont également signalée (WAGNER, chez *Ixodes calcaratus*, 1892 ; HOLM, chez *Agelena labyrinthica*, 1940 ; REMPEL, chez *Latrodectus mactans*, 1957).

Du blastoderme et de l'endoderme, certaines cellules se détachent et s'enfoncent dans la masse vitelline où elles se divisent. Ce sont les vitellophages dont on pense qu'ils sont chargés de digérer les réserves nutritives (fig. 8). Ces cellules montrent de longs prolongements plasmatiques qui se glissent entre les grains de vitellus, avec lesquels ils sont en étroit contact. A leur niveau, le vitellus se morcelle, et il semble que le vitellophage assimile ces matières désagrégées (fig. 10). Il est difficile d'affirmer que cette fonction est vraiment au service de la nutrition des tissus embryonnaires. Mais il est certain que les vitellophages quittent le vitellus bien avant que celui-ci ne se soit entièrement résorbé. Une autre tâche leur est probablement réservée : celle de prendre part à la formation de l'intestin moyen. Ces vitellophages représenteraient donc un endoderme primaire, ce que SCHIMKEWITSCH (1906) avait déjà observé chez *Telyphonus caudatus* (Aranéides). JOHANSEN et BUTT (1941) soulignent que les vitellophages sont à l'origine de la formation du mésentéron chez les Thysanoures, Trichoptères, Odonates et Orthoptères. Plus récemment, REMPEL (1957) arrive aux mêmes conclusions, après avoir étudié le développement de *Latro-*

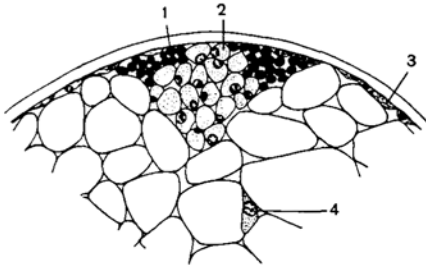


Fig. 9. Coupe à travers le disque germinatif au moment de la formation du mésoderme.

1 : mésoderme 3 : ectoderme
2 : endoderme 4 : vitellophage

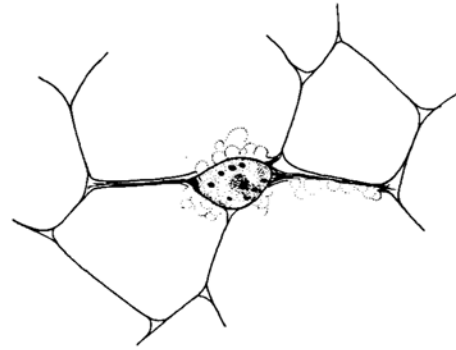


Fig. 10. Vitellophage. Remarquez le morcellement des sphérules vitellines à la hauteur de la cellule et de ses prolongements.

dectus mactans. Entre la couche blastodermique et l'amas endodermique se glissent bientôt de nombreuses cellules de valeur mésodermique. A partir de ce stade, le blastoderme, maintenant cellularisé, est appelé ectoderme. Il est constitué d'une assise de cellules plates qui entoure l'œuf entier. Les cellules mésodermiques sont plus hautes. J'ai déjà souligné la grande taille des cellules endodermiques (fig. 9).

4) La bandelette germinative : sa métamérisation.

Pendant que mésoderme et endoderme se développent, on voit, sur un des côtés de l'œuf, se différencier la bandelette germinative. Sur la face ventrale de l'œuf, le disque germinatif, jusqu'à présent en position centrale, se déplace selon une ligne droite de direction variable. On voit apparaître dans son sillage une aire blanchâtre, largement étalée, qui n'est autre que l'origine de la bandelette germinative. Son contour est diffus (fig. 6 B et C).

La symétrie bilatérale de l'embryon est alors réalisée et le disque germinatif correspond au pôle postérieur du futur animal.

Bientôt, la bandelette se séparera nettement de l'aire extraembryonnaire voisine par la hauteur et la densité des cellules qui la constituent. Elle naît, d'une part par prolifération des cellules ectodermiques de la région ventrale de l'embryon, d'autre part par concentration vers cette région des éléments ectodermiques de l'aire extraembryonnaire. Cet appel cellulaire a pour conséquence de dénuder la face dorsale de l'embryon, en brisant momentanément la continuité de la couche ectodermique qui la recouvre. Sur

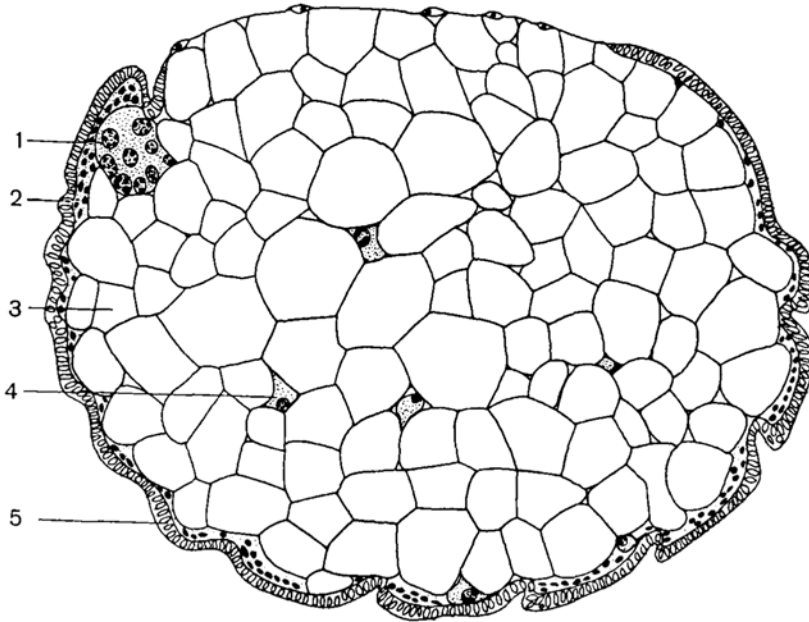


Fig. 11. Coupe sagittale schématisique d'un embryon montrant la métamérisation de la bandelette germinative. On distingue nettement les trois feuilletts.

- | | |
|-------------------------|---------------|
| 1 : ectoderme | 4 : mésoderme |
| 2 : vitellophage | 5 : endoderme |
| 3 : sphérulle vitelline | |

toute la longueur de la bandelette se développe alors une couche de cellules mésodermiques, sous-jacente à l'ectoderme. De temps en temps, on découvre, juste à la surface de la masse vitelline, un gros vitellocyte. L'endoderme reste compact à la hauteur du disque germinatif (fig. 11). Celui-ci deviendra le lobe anal ou telson. C'est en son centre que se creusera plus tard le proctodaeum. L'extrémité orale de la bandelette se termine en un lobe céphalique ou acron (fig. 11). Si le lobe anal est bien sculpté, s'élevant nettement sur la surface de l'œuf, le lobe céphalique, au contraire, reste diffus et se perd dans le tissu ectodermique environnant.

Nous avons vu au début de ce chapitre que la position de la bandelette germinative varie selon la direction prise par le disque germinatif lors de son déplacement. Il n'est donc pas étonnant, lorsqu'on examine un grand nombre d'embryons, de pouvoir caractériser trois positions différentes de la bandelette, comme le montre la fig. 12. Rappelons que l'œuf est de forme ellipsoïdale.

a) La bandelette s'enroule autour de l'œuf selon le petit axe de l'ellipse. C'est le cas le plus fréquent.

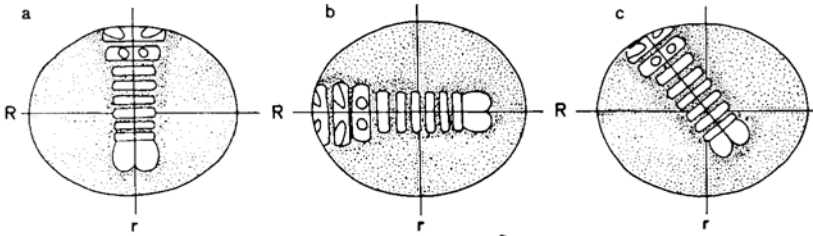


Fig. 12. Schéma montrant les positions que peut prendre la bandelette sur la surface de l'œuf.

b) La bandelette passe par les extrémités de l'œuf selon le grand axe R de l'ellipse. Cas peu fréquent.

c) La bandelette occupe sur la surface de l'œuf une position dissymétrique par rapport aux axes r et R. Ce cas est assez rare.

La bandelette présente — au maximum de son extension — une très forte courbure à concavité dorsale. Elle s'enroule comme une écharpe autour de l'œuf. Bientôt, entre l'acron et le telson, vont se différencier une série de 6 segments céphalothoraciques (fig. 6 D à G). Ce sont tout d'abord les trois segments des pattes larvaires qui se forment. Ils sont très larges. Puis, en avant et en arrière de ces trois premiers segments, et en même temps, se détachent les segments de la quatrième paire de pattes et des pédipalpes. Le dernier à apparaître est le segment des chélicères qui, probablement, se sépare de l'acron : il se trouve donc placé devant le segment des pédipalpes. La région céphalothoracique occupe presque toute la longueur de la bandelette. La zone abdominale, qui s'étend du segment de la quatrième paire de pattes au lobe anal, reste toujours assez courte. Avec quelque retard elle se segmentera à son tour. Elle comprendra en général six segments dont les derniers ne sont pas toujours faciles à reconnaître. D'autre part, on voit bientôt se creuser une fissure profonde qui sépare la bandelette en deux parties symétriques : c'est le sillon médian. Il parcourt toute la longueur de l'embryon, sans toutefois diviser ni l'acron ni le telson (fig. 6 H).

5) Appendices.

Le sillon médian divise les segments qui sont maintenant rangés par paires. Sur ceux-ci se développent les appendices. Ils apparaissent tout d'abord sous forme de petits bourgeons, à raison d'un exemplaire par demi-segment (fig. 6 G et H).

L'apparition des métamères s'effectue selon un ordre précis qui se répète lors de l'apparition des appendices. On voit s'élever, en

premier lieu, les ébauches des trois premières paires de pattes larvaires qui, bientôt, seront suivies par le bourgeonnement simultané de la quatrième paire de pattes et des pédipalpes. Pendant ce temps s'effectue la segmentation de l'abdomen. Les chélicères apparaissent en dernier lieu.

6) Rétrécissement de la bandelette germinative.

Après la formation des appendices et la segmentation de sa portion abdominale, la bandelette subit un rétrécissement considérable — phénomène commun observé chez les Arthropodes. Chez *O. moubata*, ce mouvement du germe n'est pas aussi important que chez les Araignées, où il y a bouleversement total de la topographie de l'embryon. Ici, il s'agit d'abord uniquement d'une contraction longitudinale de la bandelette dont nous avons souligné la longueur et la courbure — ce qui, par ailleurs, caractérise à ce stade la presque totalité des Arachnides. L'acron et le telson se rapprocheront l'un de l'autre, et bientôt tous les éléments de la bandelette seront condensés sur le côté ventral de l'œuf (fig. 6 I).

Ceci aura pour conséquence première de supprimer toute trace de métamérie (fig. 13). Notons aussi que le stomodaeum s'est creusé dans le lobe céphalique par invagination ectodermique. Au-dessous de lui s'élève une protubérance, le labre, dont on parlera plus tard (v. p. 39). Dans le lobe anal, mais avec quelque avance sur l'invagination buccale, le proctodaeum s'est également formé et nous apparaît tout d'abord comme une encoche, située sur le bord postérieur du segment. Mais bientôt, l'ouverture de cette encoche va se fermer, ce qui amènera l'anüs à l'intérieur même du telson. On distingue encore nettement le sillon médian. Quant aux appendices céphalothoraciques, ils sont rapprochés les uns des autres et leur évolution présente quelques particularités importantes que nous allons maintenant étudier.

7) Evolution des appendices céphalothoraciques.

Soulignons que chélicères et pédipalpes, qui occuperont à l'éclosion une position préorale, sont d'abord placés en position postorale sur la bandelette rétrécie (fig. 13). Nous reviendrons sur ce fait lors de la formation de l'appareil piqueur de l'animal. Les pédipalpes sont biramés. J'ai pu observer, en effet, la poussée d'un bourgeon sur la base de chaque appendice pédipalpaire. Ces bourgeons comprennent un diverticule cœlomique en rapport avec le cœlome du pédipalpe. Les matériaux de ces ramifications prendront part à la formation du plancher rostral (v. p. 40).

Les bourgeons des pattes thoraciques s'allongent, puis se recourbent vers le sillon médian, où leurs extrémités se font face. Le sort de la quatrième paire de pattes est différent. Déjà lors de la métamérisation de la bandelette germinative, nous avons établi que le segment de la dernière paire de pattes se différenciait après les segments des trois autres paires. Un phénomène identique se répétait au moment de l'apparition des appendices. Déjà caractérisées par ce retard, les deux dernières pattes vont encore se signaler au cours du développement embryonnaire et postembryonnaire, d'une part par leur position excentrique, et d'autre part par leur disparition momentanée. J'ai dit que les appendices se recourbaient. Les pattes de la quatrième paire ne le font jamais. Elles restent placées perpendiculairement à la bandelette. Ce ne sont que deux longs bourgeons qui, une fois le rétrécissement de la bandelette terminé, seront placés légèrement en retrait sous la troisième paire de pattes (fig. 6 K). Puis, au fur et à mesure que s'achèvera le développement de l'embryon, on verra ces bourgeons se retirer à l'intérieur du corps de l'animal (fig. 6 K et L). Des coupes pratiquées sur de jeunes larves prêtes à éclore montrent, sous l'hypoderme, deux amas cellulaires confus, chacun relié au cerveau par un nerf pédiel : ce sont les deux dernières pattes (fig. 17). Ainsi, il sort de l'œuf une larve hexapode. Ce n'est qu'au moment où celle-ci subira sa première mue, afin de devenir nymphe I, que cette quatrième paire de pattes atteindra son développement définitif et jaillira à l'extérieur, normalement constituée et fonctionnelle.

L'étrange retrait et la réapparition brusque de cette quatrième paire de pattes ont fortement intrigué les auteurs, dès le moment où il s'avéra que ce phénomène était commun à tous les Acariens. Quelle en est la cause ?

REUTER (1909) n'y voit que le résultat de jeux de forces purement mécaniques qui, lors du rétrécissement de la bandelette, forcent la quatrième paire de pattes à se retirer dans le corps de l'animal. Il écrit, dans son travail sur *Pediculopsis graminum* : « . . . dass es sich hier um eine ganz untergeordnete sekundäre Erscheinung, um eine durch die Reversion, und zwar in letzter Instanz durch den gedrunghenen Körperbau der Acariden bedingte, auf rein mechanische Ursachen zurückzuführende, temporäre Hemmung des letzten Extremitätenpaares handelt. »

Cette explication peut paraître séduisante, mais elle laisse de côté le fait que, chez la tique qui nous occupe, notre attention est attirée très tôt par les excentricités de cette quatrième paire de pattes. Son métamère se différencie plus tard que les trois autres ; de plus, elle prend une position particulière sur la bandelette et

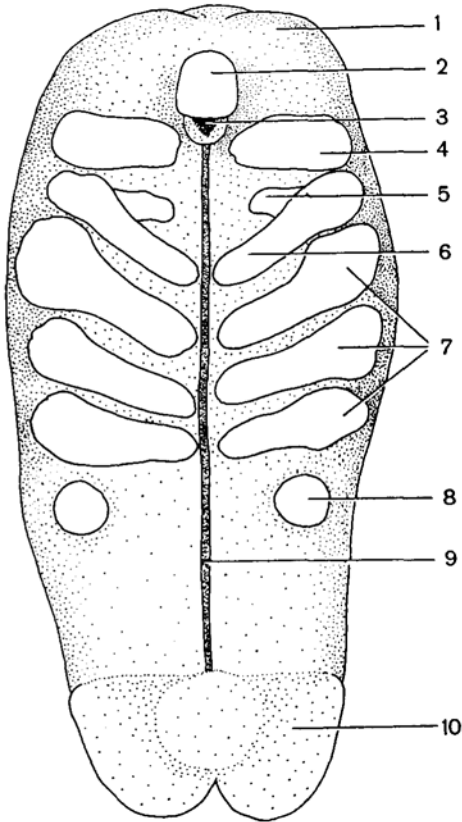


Fig. 13. Bandelette germinative rétrécie.

- 1 : acron
- 2 : labre
- 3 : stomodaeum
- 4 : chelicère
- 5 : ramification du pédipalpe
- 6 : pédipalpe
- 7 : pattes I, II & III
- 8 : patte IV
- 9 : gouttière neurale
- 10 : telson

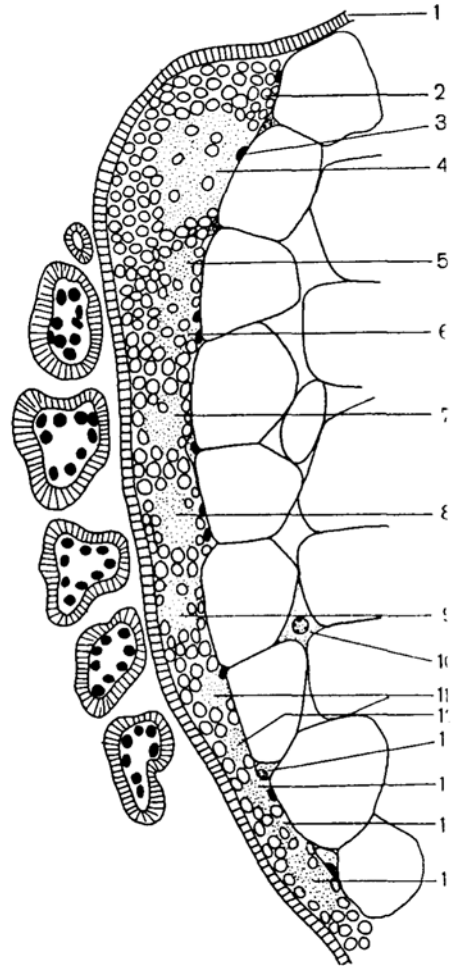


Fig. 14. Coupe sagittale d'un embryon montrant les différents ganglions, encore répartis en chaîne.

- 1 : ectoderme
- 2 : cellule ganglionnaire
- 3 : mésoderme
- 4 : ganglion cérébroïde
- 5 : ganglion des chelicères
- 6 : ganglion des pédipalpes
- 7, 8, 9, 11 : ganglions des pattes
- 10 : vitellophage
- 13 : cellule endodermique
- 12, 14, 15, 16 : ganglions abdominaux

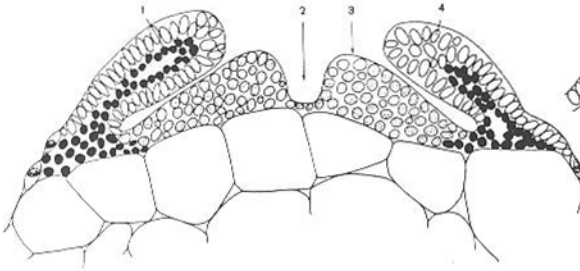


Fig. 15.

Fig. 15. Coupe transversale de la bandelette, montrant l'épaississement nerveux.

- | | |
|-----------------------|----------------------------|
| 1 : mésoderme | 3 : épaississement nerveux |
| 2 : gouttière neurale | 4 : ectoderme |

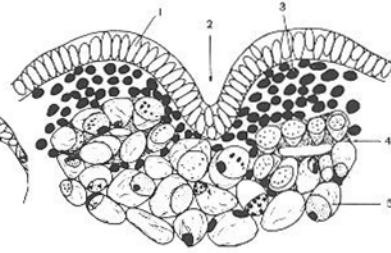


Fig. 16.

Fig. 16. Coupe transversale du telson. On voit le proctodaeum et les ébauches des tubes de Malpighi qui se différencient à partir de cellules endodermiques.

- | | |
|-----------------|----------------------|
| 1 : ectoderme | 4 : tube de Malpighi |
| 2 : proctodaeum | 5 : endoderme |
| 3 : mésoderme | |

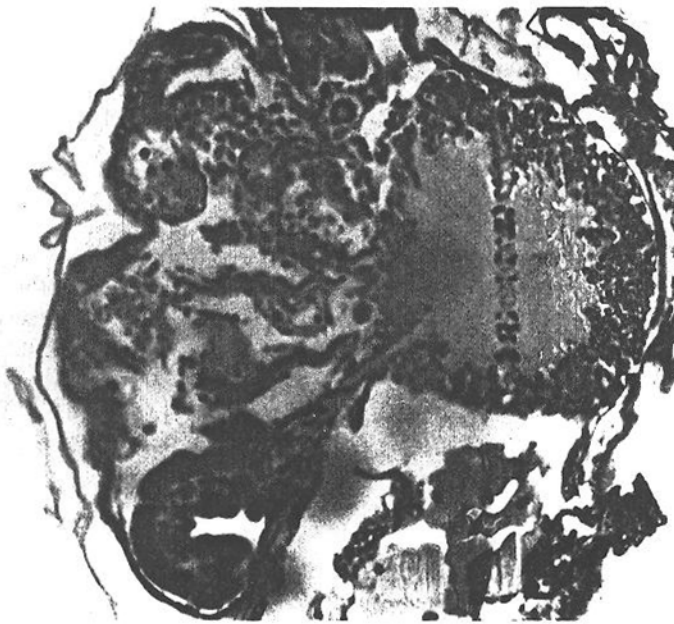


Fig. 17. Coupe longitudinale d'un embryon prêt à éclore, montrant la quatrième patte invaginée et le nerf qui la relie au cerveau.

son développement reste incomplet. Toutes ces singularités se manifestent bien avant que le rétrécissement n'ait débuté. Elles ne peuvent donc pas en être une conséquence.

Je pense que toute interprétation de ce phénomène est prématurée.

B) *Organogénèse interne.*

1) Le système nerveux.

Le système nerveux des Acariens est actuellement encore fort peu connu. En effet, si plusieurs auteurs ont abordé la question, les notes publiées jusqu'à aujourd'hui, malgré leur valeur indubitable, sont encore rudimentaires. Je me propose, dans un prochain travail, de compléter nos connaissances sur la morphologie et le développement embryonnaire du cerveau de ces animaux, et d'en étudier également le système endocrinien.

Les lignes rédigées ci-dessous ne donneront donc qu'une image incomplète du problème. Cependant, j'espère pouvoir résumer clairement les principaux faits caractérisant l'ontogénie des tissus nerveux d'*O. moubata*. Mes observations correspondent généralement à celles de WAGNER (1892).

Après la métamérisation de la bandelette germinative apparaissent les premières ébauches nerveuses, précédant de fort peu la poussée des appendices céphalothoraciques. Il s'agit tout d'abord d'un épaissement pair de l'ectoderme dû à l'émigration de cellules. De monocellulaire, le revêtement ectodermique se pluristratifie. Les appendices, une fois recourbés, abritent donc deux bourrelets métamérisés et parallèles de cellules ectodermiques qui parcourent toute la longueur de la bandelette. Les faces internes des cordons nerveux forment les bordures de la gouttière neurale que j'avais primitivement appelée « sillon médian ». Les bords extérieurs de l'épaississement sont limités par les appendices. Le fond de la gouttière se compose d'une seule assise de cellules plates. La gouttière neurale est large et profonde ; elle divise la bandelette en deux moitiés symétriques (fig. 15). Comme l'a constaté WAGNER, au début de leur formation, les bandes nerveuses ne sont pas encore nettement séparées de la couche ectodermique d'où elles sont originaires. Les noyaux des cellules nerveuses sont un peu plus arrondis que ceux des cellules ectodermiques. Mais un épithélium ectodermique caractéristique ne se différencie vraiment qu'après le rétrécissement de la bandelette.

L'apparition de la substance ponctuée nous permet de reconnaître les divers ganglions. Ceux-ci sont placés symétriquement par paires, de chaque côté de la gouttière neurale. Si nous étudions

une moitié de la bandelette (fig. 14), on découvrira dans l'acron un volumineux ganglion cérébroïde. Dans la partie thoracique se trouve une chaîne de six ganglions, correspondant chacun à un appendice. La partie abdominale comprend 4 ganglions. Le dernier de ces ganglions abdominaux n'est pas nettement délimité. Il s'étire à l'arrière jusque dans le telson. Je crois, avec WAGNER, que le lobe anal est formé de nombreux métamères qui ne se différencient plus. Cette dernière bande nerveuse représenterait donc une soudure de plusieurs ganglions.

Un cordon nerveux comprend donc onze ganglions. Des commissures longitudinales réunissent les ganglions entre eux. Ainsi, les deux chaînes nerveuses s'étirent sur toute la longueur de la bandelette, mais, pour l'instant, restent encore indépendantes l'une de l'autre, séparées qu'elles sont par la gouttière. Bientôt, les deux moitiés vont se rapprocher et des commissures transverses réuniront les ganglions pairs. La gouttière neurale n'apparaîtra plus que sous l'aspect d'une étroite fissure (fig. 13).

Au moment du rétrécissement de la bandelette germinative, le système nerveux de l'Ornithodore subit une très forte condensation vers l'avant. Tous les ganglions se concentrent en un amas unique, percé obliquement par l'œsophage, où l'on distingue les masses sus-œsophagienne et sous-œsophagienne (fig. 6 K, L, M et 18).

On distingue toujours, dans la masse sus-œsophagienne, les ganglions cérébroïdes et les ganglions des chélicères ; ceux-ci, au cours de l'embryogénèse, se développent tout d'abord en position sous-œsophagienne, mais, par la suite, ils remontent de part et d'autre de l'œsophage et viennent fusionner avec les ganglions cérébroïdes, entraînant avec eux les deux ganglions pédipalpaires.

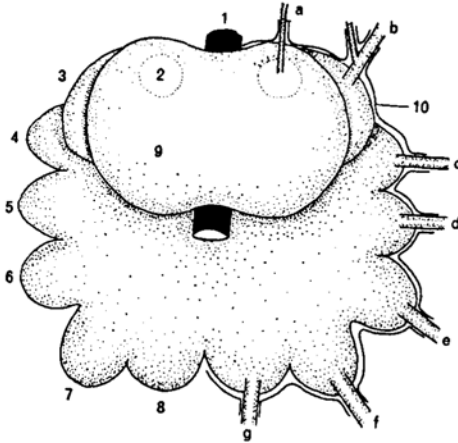
La masse sous-œsophagienne se compose essentiellement des ganglions des pattes et des ganglions abdominaux. Les ganglions des pédipalpes sont placés latéralement, réunissant en quelque sorte les deux masses.

Ainsi, le cerveau d'*O. moubata* résume tout le système nerveux central de l'animal : il nous apparaît, à l'éclosion de la larve, comme un petit organe arrondi, blanchâtre, qui envoie dans toutes les parties du corps des nerfs fortement ramifiés. Une coupe à travers le cerveau montre, en son centre, l'entrelacement des fibres nerveuses formant les différentes commissures ; à l'extérieur se trouvent les cellules ganglionnaires (fig. 17). Le cerveau est entouré par le névрилème qui enveloppe également les nerfs d'une gaine protectrice (fig. 18).

Du cerveau partent sept paires de nerfs principaux (fig. 18). De la partie antéro-dorsale de la masse sus-œsophagienne s'élancent deux nerfs qui conduisent aux chélicères dont ils innervent la

Fig. 18. Schéma du cerveau d'*O. moubata*.

- 1 : œsophage
- 2 : ganglion de la chélicère
- 3 : ganglion du pédipalpe
- 4, 5, 6, 7 : ganglions des pattes
- 8 : ganglion abdominal
- 9 : ganglion cérébroïde
- 10 : névrilème
- a : nerf de la chélicère
- b : nerf du pédipalpe
- c, d, e, f : nerfs pédiaux
- g : nerf abdominal



musculature. Puis, de chaque ganglion pédipalpaire se détache un nerf qui, très tôt, se divise en deux branches. Nous avons pu confirmer (ROBINSON et DAVIDSON, 1913) que la branche principale du nerf se rend au palpe, et que la branche secondaire innerve les muscles du pharynx.

Les huit ganglions pédiaux donnent chacun naissance à un nerf qui aboutit à une patte. Les ramifications de ces nerfs se rendent aux téguments et aux stigmates. Enfin, une dernière paire de nerfs quitte le cerveau dans la région postérieure et va innerver les muscles dorso-ventraux, le sac digestif et, lorsqu'il sera formé, le tractus génital.

2) Le système excréteur et le système digestif.

Les cellules endodermiques sont, à leur origine, groupées en une masse compacte, à la hauteur du disque germinatif. Ce sont de grosses cellules aux noyaux volumineux. Leur évolution est tardive et ne débutera qu'après le rétrécissement de la bandelette. Nous avons vu que certaines cellules quittent l'amas endodermique pour s'enfoncer dans le vitellus et jouer le rôle de vitellophages. Cette émigration terminée, l'endoderme reste stationnaire pendant tout le développement de la bandelette, du système nerveux et du feuillet mésodermique.

On sait comment le lobe anal rejoint la face ventrale de l'œuf. C'est alors que se détachent, à gauche et à droite de l'amas endodermique, deux groupes de cellules qui, bientôt, s'allongeront et se creuseront d'une lumière (fig. 16). Les deux tubes symétriques prennent la forme d'un fer à cheval. Ce sont les tubes de Malpighi. Ils sont bien visibles de l'extérieur, se détachant nettement en blanc

sur le fond sombre de l'embryon (fig. 6 K et L). Les extrémités postérieures des tubes s'allongent, s'élargissent et se soudent sur la ligne médiane. Là, quelques cellules endodermiques forment, avec les deux tubes réunis, une vésicule trilobée qui s'agrandira et se remplira d'excrétions (fig. 6 M). La liaison avec le proctodaeum se fera plus tard, après la première mue de la larve. Jusque là, quoiqu'étant chargée de concrétions, cette vésicule, appelée aussi ampoule rectale, n'est pas fonctionnelle. Les larves de l'Ornithodore n'excrètent jamais. L'extrémité antérieure des tubes de Malpighi continue à s'allonger. Les tubes, une fois formés, se glissent entre les organes et remontent le corps de l'animal jusqu'au-dessus du cerveau.

Ainsi, chez les Acariens, les tubes de Malpighi et la vésicule excrétrice sont d'origine endodermique. Seul le canal conduisant à l'extérieur est constitué par l'invagination de cellules ectodermiques. L'ampoule rectale n'est jamais en relation avec le mésentéron (BURGDORFER, 1951). Sa fonction est purement excrétrice. Les tubes de Malpighi y déversent leur contenu et l'ampoule se vide par un pore excréteur. *O. moubata* ne possède donc pas de véritable anus.

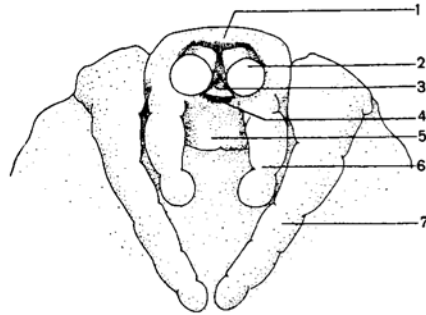
Les cellules endodermiques, en attente au pôle anal, vont commencer à se développer vers la fin de la période embryonnaire. Elles se répandent sur la surface ventrale de la masse vitelline, puis, gravissant les côtés, viennent se rejoindre sur la surface dorsale. Le vitellus est alors englobé dans le gros sac intestinal qui n'a pas d'issue. Cependant, l'ébauche de l'endoderme plastique n'est pas unique. Dispersées sur la surface du vitellus dès le début de la formation de la bandelette germinative, de grosses cellules endodermiques constituent une seconde ébauche diffuse : ces cellules prennent également part à l'élaboration du mésentéron.

Quant aux vitellophages, WAGNER affirme qu'ils sont les éléments d'un endoderme dit abortif qui disparaît, sa fonction une fois remplie. Je n'ai cependant jamais vu de vitellophage se résorber. Au contraire, vers la fin de la période embryonnaire, il semble bien que les vitellophages gagnent la surface du vitellus pour prendre part, eux aussi, à la formation de l'épithélium intestinal. Les vitellophages ne sont donc pas uniquement chargés de digérer les réserves nutritives embryonnaires (v. p. 25).

Sous la poussée des muscles dorso-ventraux, le mésentéron se divise en de nombreux diverticules, tous pleins de réserves nutritives. La capacité du sac intestinal est très grande : un Ornithodore qui se gorge de sang double son volume. Le rectum est absent ; il n'y a pas formation d'excréments, car la totalité des matières nutritives est digérée. Les cellules intestinales se chargent de petites concrétions.

Fig. 19. L'appareil piqueur
d'*O. moubata*.

- 1 : capitulum
- 2 : chélicère
- 3 : labre
- 4 : stomodaeum
- 5 : hypostome
- 6 : pédipalpe
- 7 : patte I



lions de déchets qui restent là, durant toute la vie de l'Acarien, sans subir de digestion intracellulaire. Le stomodaeum se développe plus tard que le proctodaeum, également par invagination ectodermique. Ce tube montre, dans sa partie antérieure, une zone chitinisée pourvue de nombreux muscles : c'est le pharynx. Celui-ci se prolonge en un mince œsophage qui traverse obliquement le cerveau d'avant en arrière et s'ouvre dans l'intestin moyen (fig. 20).

3) Evolution du mésoderme.

Nous avons vu (v. p. 26) que le mésoderme apparaît après la formation de l'endoderme. Son origine est double. De part et d'autre de l'amas endodermique se différencient deux groupes de cellules qui vont se glisser entre les deux feuillets (fig. 9). Au moment de la métamérisation de la bandelette, chaque segment recevra un groupe de cellules mésodermiques. Comme l'a constaté WAGNER (1892), les cellules mésodermiques restent ainsi disposées, en groupes isolés, jusqu'au début du rétrécissement de la bandelette (fig. 11).

Il n'y a pas, chez *O. moubata*, de cœlome bien organisé, comme c'est le cas chez les Araignées. Pourtant, chaque segment céphalo-thoracique voit son mésoderme se creuser d'une cavité aux contours imprécis et qui envoie, dans l'appendice correspondant, un diverticule bien visible sur les coupes sériées (fig. 15).

Par suite du rétrécissement de la bandelette, la métamérie disparaît et tout le matériel mésodermique des segments confondus va donner bientôt naissance aux fibres musculaires.

On peut distinguer chez la jeune larve éclosée de l'Ornithodore, comme le montre la fig. 20, les 3 groupes musculaires suivants :

- 1) Muscles dorso-ventraux.
- 2) Muscles de la région buccale.
- 3) Muscles des pattes.

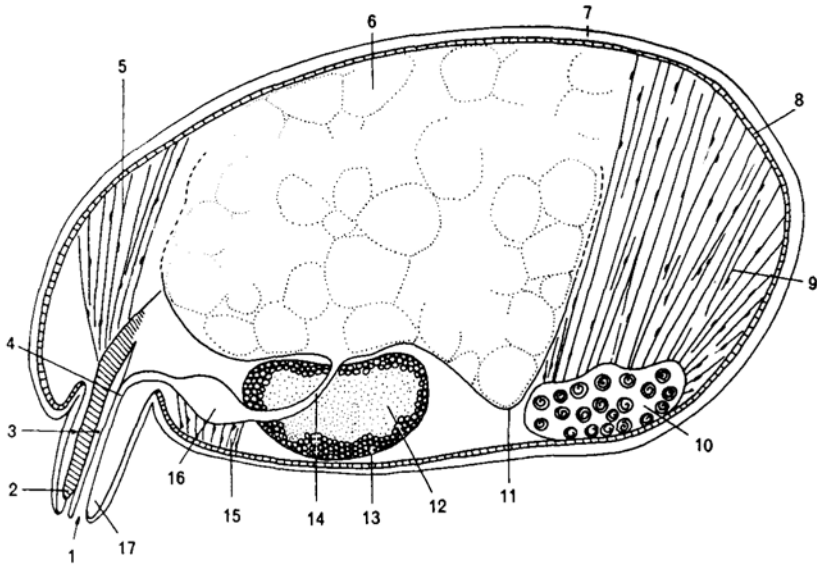


Fig. 20. Coupe sagittale schématique d'une larve éclosée d'*O. moubata*.

- | | |
|---|--|
| 1 : cavité buccale | 10 : ampoule rectale pleine d'excréments |
| 2 : chélicère | 11 : paroi du mésentéron (en formation) |
| 3 : enveloppe de la chélicère | 12 : substance ponctuée |
| 4 : bouche | 13 : cellules ganglionnaires |
| 5 : muscle des chélicères | 14 : œsophage |
| 6 : vitellus englobé dans le mésentéron | 15 : muscle du pharynx |
| 7 : revêtement chitineux | 16 : pharynx |
| 8 : hypoderme | 17 : hypostome |
| 9 : muscles dorso-ventraux postérieurs | |

Les muscles dorso-ventraux postérieurs doivent leur origine au matériel mésodermique de la portion abdominale de la bandelette. Ils sont puissants, répartis autour de l'ampoule rectale, et déterminent les principaux caecums digestifs. La musculature dorso-ventrale antérieure n'évolue que plus tard, au cours de la période postembryonnaire.

La musculature de la région buccale est puissante. A l'éclosion, le capitulum et le pharynx de la larve possèdent déjà une musculature bien développée. On distingue notamment un muscle important, attaché à la partie antéro-dorsale du prosoma, qui actionne les chélicères. Le pharynx est entouré de muscles dilatateurs et constricteurs, ces derniers n'étant présents que chez les Argasidae.

Ces différents muscles de la région buccale permettront à la tique de piquer et de se gorger du sang de son hôte. BONNET (1907) donne, dans son travail, un aperçu du mécanisme de la nutrition chez les Ixodoidea.

Quant aux muscles des pattes, leur formation n'offre aucune particularité remarquable et rappelle celle de tous les Arthropodes.

Les noyaux des fibres musculaires sont nombreux, allongés et situés à la périphérie, sous le sarcolème. Nous savons que chez les Argasidae, les fibres musculaires se réunissent en un faisceau circulaire et s'insèrent directement sur le revêtement chitineux, ce qui dessine sur le corps de l'animal à jeûn, un réseau de figures géométriques. Quant à la description détaillée de la musculature et du mode d'attache des muscles des Argasidae, je renvoie le lecteur aux ouvrages de BONNET (1907) et de ROBINSON et DAVIDSON (1913).

Le système génital des Acariens ne se développe qu'au cours de la période postembryonnaire, après la troisième mue. Nous ne nous sommes donc pas occupé de ce problème, qui mériterait une étude en soi. Nous savons en effet (WAGNER, 1892) que l'appareil génital se développe à partir de deux ébauches, l'une mésodermique, l'autre ectodermique.

L'ébauche mésodermique, qui donnera naissance aux cellules germinales, se différencie déjà dans l'embryon. Sa recherche est très difficile. Les cellules sont en effet perdues dans la masse mésodermique, de part et d'autre de l'endoderme, au pôle anal, et je n'ai pu découvrir à quel moment exact du développement embryonnaire elles s'individualisent. Elles resteront en attente au cours des périodes embryonnaire et larvaire, ainsi qu'au début de la période postembryonnaire.

C) Formation de l'appareil buccal.

À l'avant du corps de la larve d'*O. moubata*, on découvre, cachée au fond d'une dépression (le camérostome), une sorte de « tête », appelée capitulum, rostre ou gnathosoma, et qui porte les pièces buccales conformées pour piquer. Si nous observons un Ornithodore dorsalement, son rostre reste invisible. Le développement de cet appareil piqueur offre quelques particularités intéressantes. Il est bon de s'y arrêter.

Trois métamères au moins prennent part à la formation du capitulum : l'acron, le métamère des chélicères et celui des pédipalpes.

Considérons encore une fois les composants de la partie antérieure de la bandelette germinative, après que celle-ci se soit rétrécie sur la face ventrale de l'œuf (fig. 13). Au centre du métamère antérieur, l'acron, s'élève un cône situé juste au-dessus de l'invagination stomodaeale. C'est la lèvre supérieure ou labre dont l'apparition, comme nous le verrons au paragraphe suivant, est fugace. Son ébauche est impaire. Chez beaucoup d'Araignées, les auteurs

ont souligné que le labre avait une origine paire (MONTGOMERY, 1909 ; LAMBERT, 1909 ; REMPEL, 1957). Deux bourgeons se forment, puis se soudent. Leur mésoderme est creusé d'un cœlome, ce qui confère à cet organe la valeur d'un véritable appendice céphalique. Chez les Acariens, il ne semble pas que cela soit le cas. La protubérance de notre embryon est d'une seule pièce, et je n'ai pu observer avec certitude la présence d'un sac cœlomique correspondant.

Mais revenons à la description de la bandelette : suivant le lobe céphalique et intimement accolées à lui, nous voyons les chélicères bi-articulées. Elles sont suivies par les pédipalpes. Ceux-ci montrent toujours, sur le côté antérieur de leur base, la ramification dont j'ai déjà parlé plus haut (v. p. 29). Ces deux protubérances regardent la gouttière neurale. Chélicères et pédipalpes occupent donc une position postorale. Par suite du fort rétrécissement de la bandelette germinative, les limites entre les métamères ont disparu. La bandelette apparaît comme un écusson sur la face ventrale de l'œuf. On distingue encore la gouttière neurale qui n'est plus qu'un sillon très étroit.

Les deux moitiés de la bandelette vont alors se séparer l'une de l'autre, ce qui aura pour conséquence de disloquer le lobe anal et de rejeter les pattes latéralement. Le mouvement s'opère selon la direction indiquée par les flèches de la fig. 6 K. C'est à ce moment qu'apparaissent les premières ébauches des tubes de Malpighi. La quatrième paire de pattes commence à se retirer dans le corps de la future larve. La concentration des ganglions s'accroît.

Les chélicères et les pédipalpes accomplissent un mouvement de rotation de 90°. De part et d'autre de l'orifice buccal, ces appendices remontent jusqu'au-dessus du cône de la lèvre supérieure et viennent se souder dorsalement, occupant ainsi une position pré-orale. Au cours de ce déplacement, le « labre » disparaît. Comme WAGNER le décrit, son mésoderme prend part à la formation des muscles du pharynx.

Les coxes des pédipalpes se rejoignent, se soudent et forment une plaque unique, quadrangulaire et massive, qui sert de base au capitulum (Basis capituli). Sur les côtés s'élèvent les restes des deux pédipalpes. Les chélicères prennent place sur ce socle, étroitement serrées l'une contre l'autre (fig. 19). Une prolongation de la partie dorsale de la base du capitulum entoure les chélicères comme une gaine protectrice. La partie ventrale du rostre, l'hypostome, est formée par la réunion des deux ramifications pédipalpaires qui, par suite de la soudure des coxes en une plaque de base, se trouvent étroitement accolées (fig. 19). Ainsi, entre chélicères et hypostomes

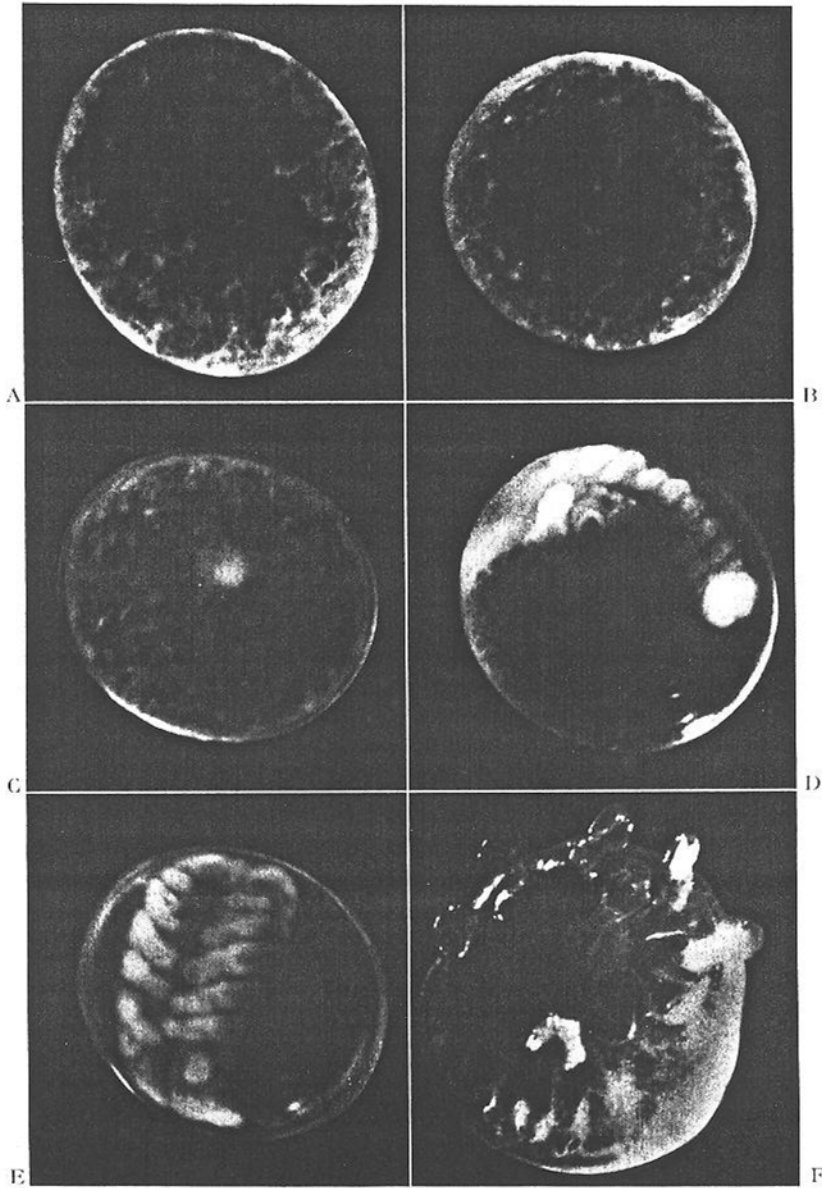


Fig. 21. Développement embryonnaire d'*O. moubata*.

- A : 25^e heure : Arrivée des noyaux à la surface.
 B : 30^e heure : Formation du blastoderme.
 C : 35^e heure : Disque germinatif primordial.
 D : 80^e heure : Bandelette germinative segmentée avec appendices.
 Vue de la partie abdominale et du telson.
 E : 120^e heure : Bandelette germinative rétrécie. Remarquez la ramification du pédipalpe et la position excentrique de la quatrième paire de pattes.
 F : 220^e heure : Larve hexapode éclosé, montrant sous le capitulum, le cerveau

se dessine une cavité, la cavité buccale, dans le fond de laquelle s'ouvrira la bouche. Les conduits des glandes salivaires débouchent également dans cette cavité. Les glandes salivaires naissent par invagination de cellules ectodermiques. Ces invaginations se trouvent situées à la base externe de la ramification du pédipalpe. Le développement des glandes salivaires débute, alors que les pédipalpes sont encore en position postorale. Le mouvement de rotation, décrit précédemment, amène donc les deux ouvertures des glandes salivaires en position préorale, juste sous les chélicères.

Quant à l'organe de Géné, sa formation ne se fera qu'au cours de la période post-larvaire.

Au fur et à mesure que l'appareil buccal se constitue, la vésicule excrétrice se creuse et les tubes de Malpighi s'allongent. Depuis un certain temps déjà, l'hypoderme élabore un revêtement chitineux. Les pattes sont bien constituées et on en différencie nettement les divers articles : coxa, trochanter, fémur, tibia, protarse et tarse (fig. 19). La quatrième paire de pattes a complètement disparu. On distingue le cerveau sous la chitine, concentré en une masse ganglionnaire unique dans la partie antéro-ventrale de l'animal. Les muscles dorso-ventraux délimitent de nouveaux diverticules digestifs. L'ampoule rectale, dont les parois transparentes laissent voir le contenu granuleux (fig. 21 F), se contracte parfois violemment. Sous la cuticule, on distingue les légers mouvements qui animent les trois paires de pattes. La larve est alors prête à éclore.

D) Eclosion.

La jeune larve ne possède aucun organe transitoire spécialisé lui permettant de rompre l'enveloppe qui la protège. La pression exercée par de lents mouvements des pattes provoque la rupture de la cuticule qui se déchire alors, au pôle antérieur ou postérieur, selon le plan sagittal. La fente s'arrête à la hauteur de la troisième paire de pattes (fig. 6 M). L'Ornithodore se débarrasse de son enveloppe en la repoussant avec ses pattes. Il arrive souvent que l'animal reste longtemps à demi enfoui dans sa « coquille », parfois même jusqu'à sa première mue. L'ancienne peau est alors rejetée avec la cuticule qui l'entoure.

La larve éclore est immobile. Elle repose sur son dos. Les seuls signes de vie perceptibles sont donnés par de faibles mouvements des pattes. Elle ne possède pas de trachées. Ses besoins en oxygène frais, tout comme pour l'embryon d'ailleurs, sont minimes. Elle peut vivre sous une couche d'huile de paraffine de plusieurs millimètres d'épaisseur. Il n'est pas rare de voir des larves subir leur première mue dans un tel milieu. Les nymphes qui, elles, sont

mobiles et pourvues de trachées et de stigmates, y succombent rapidement.

Les organes coxaux et le tractus génital sont également absents. Le système musculaire est encore incomplet.

A l'éclosion, l'intestin de la larve n'est pas encore entièrement formé. En se développant, il englobe dans un sac les restes du vitellus (fig. 20). La larve ne se nourrit pas ; elle vivra, jusqu'à sa première mue, de ses réserves vitellines.

En fait, il serait plus juste d'appeler cette larve un *embryon éclos*. (Colloque de St-Jean-de-Losnes.)

E) Résumé du développement embryonnaire.

Nous donnons ci-après, sous forme de résumé et en tenant compte du temps, la succession des principales étapes de la vie embryonnaire de l'Ornithodore (fig. 21 A-F).

- 0 heure : Oeuf pondu. Plage nucléaire à la périphérie de l'œuf.
- 3e heure : La plage nucléaire rallie le centre. Reconstitution du noyau. Apparition des chromosomes.
- 8e heure : Stade « rosette ». Début de la segmentation.
- 15e heure : Huit noyaux-fils quittent le centre de l'œuf.
- 20e heure : Segmentation du blastème en de grands champs polygonaux. Les noyaux continuent à se diviser. Ils sont à mi-chemin entre le centre et la périphérie de l'œuf.
- 25e heure : Les noyaux atteignent la surface. C'est le stade pérblastule.
- 35e heure : Formation de la couche blastodermique. Apparition du disque germinatif primordial. Les cellules endodermiques sont visibles. Des vitellophages quittent le blastoderme et l'endoderme pour s'enfoncer dans le vitellus.
- 40e heure : Ébauche des cellules mésodermiques.
- 55e heure : Développement de la bandelette germinative.
- 65e heure : Métamérisation de la bandelette germinative ; quatre segments céphalothoraciques sont visibles : le segment des pédipalpes et les segments des trois premières paires de pattes.
- 68e heure : Apparition du segment de la quatrième paire de pattes, suivie bientôt de l'apparition du segment des chélicères.
- 75e heure : Apparition des bourgeons des appendices. Première ébauche du système nerveux.
- 80e heure : Les six segments céphalothoraciques portent des appendices. La gouttière neurale divise la bandelette en deux moitiés symétriques. Présence de sacs cœlomiques.
- 90e heure : Les appendices sont longs et recourbés. Apparition de la substance ponctuée. Partie abdominale nettement segmentée. Invagination du proctodæum. Le « labre » est visible.
- 105e heure : Commencement du rétrécissement de la bandelette. Le stomodæum se creuse dans l'acron.
- 120e heure : Le rétrécissement est terminé. Début de la formation de l'épithélium digestif. Première ébauche des tubes de Malpighi.
- 140e heure : Les tubes de Malpighi sont déjà longs. Ils se soudent pour former la vésicule excrétrice. Chélicères et pédipalpes se déplacent pour

- aller occuper leur position postorale. Début du retrait de la quatrième paire de pattes.
- 160^e heure : Le vitellus se morcelle en de nombreux sacs dus à la poussée des muscles dorso-ventraux. La quatrième paire de pattes a presque totalement disparu. L'appareil buccal se forme. Le «labre» n'est plus visible.
- 190^e heure : La quatrième paire de pattes s'est retirée dans le corps de l'embryon. Céphalisation presque achevée. Le rostre est formé. La vésicule excrétrice est bien visible. Légers mouvements des pattes de l'embryon.
- 220^e heure : Ecllosion d'une larve hexapode.

III. Transmission transovarienne de *Borrelia duttoni* chez *Ornithodoros moubata* (Murray).

A) Introduction.

KOCH déjà (1905-1906), avait signalé la présence de Borréliés dans les œufs d'*O. moubata*. A l'éclosion, les jeunes larves sont donc porteuses de spirochètes légués par leur mère. Plusieurs autres auteurs (v. p. 16) appuyaient par leurs propres observations la justesse de la découverte de KOCH. BRUMPT (1949) dans son « Précis de Parasitologie », affirme que le phénomène peut se répéter jusqu'à la troisième génération. Comme nous le disions dans l'introduction de la première partie de ce travail (v. p. 16), les cas de « transmission transovarienne » de germes sont rares chez les Arthropodes. En plus de l'étude de ce phénomène, nous avons essayé de poursuivre l'évolution d'une infection sur plusieurs générations, afin de voir si la virulence de la souche n'est pas soumise à des variations au cours d'un aussi long maintien sur tiques.

Nous nous sommes uniquement occupé de l'infection des organes génitaux de la femelle de l'Ornithodore. L'étude de ce même problème chez le mâle sera bientôt publiée par O. WAGNER (1958).

B) Matériel et technique.

Les souches de *B. duttoni* que nous avons utilisées au cours de ce travail sont toutes pathogènes pour l'homme. Elles proviennent de différents villages du Sud du Tanganyika. Elles avaient été isolées et ramenées en Suisse par M. le Prof. R. Geigy, en 1949 et en 1954. Nous conservons ces souches, soit sur tiques, soit par passages sur souris blanches. Quant aux Ornithodores, nous les élevons selon la méthode mentionnée p. 17.

Pour contrôler l'infection des organes ou des œufs d'un Ornithodore, deux moyens sont à notre disposition.

1) Examen au fond noir : L'organe ou l'œuf à contrôler est lavé plusieurs fois dans une solution de citrate de sodium (3 %), afin de le débarrasser des Borréliés venues de l'hémolymphe et qui auraient pu se coller à sa surface. Puis il est écrasé entre lame et lamelle et examiné au fond noir. Cette méthode nous permet non seulement de noter la présence de spirochètes répartis dans les tissus, mais aussi d'en évaluer le nombre. Afin de pouvoir donner une idée de la grandeur d'une infection, nous avons utilisé l'échelle suivante au cours de toutes nos recherches :

Pas d'infection	—
1 spirochète par champ microscopique . . .	(+)
2 spirochètes par champ microscopique . . .	+
3-5 spirochètes par champ microscopique . . .	++
5-10 spirochètes par champ microscopique . . .	+++
10 spirochètes par champ microscopique . . .	++++
Plus de 10 spirochètes par champ microscopique	
avec formation de « pelotes »	+++++
Nid de spirochètes	N

L'examen des embryons de tique est délicat. Une piqûre dans la face dorsale permet l'écoulement du coussinet vitellin coiffant la bandelette ; celui-ci est examiné au fond noir. Puis, l'embryon lui-même est placé sous le microscope, ce qui permet de se faire une idée de l'infection des jeunes tissus. Par contre, l'examen des larves et des nymphes I est plus aisé. On pratique, avec une brucelle d'horloger, une ouverture sur le devant de l'animal, juste au-dessus du rostre ; puis, avec une aiguille, on exerce une pression sur le dos de la jeune tique. Les organes sont éjectés au dehors avec les restes du vitellus intestinal. Il est alors facile de récupérer les deux glandes salivaires et le cerveau pour les étudier.

2) Le broyage des organes ou des œufs est injecté i.p. ou i.m. à des souris blanches, dont on contrôle toutes les 24 heures le sang au fond noir pendant plus d'une semaine, après une période d'incubation de 4 jours. Cette méthode peut tout au plus nous indiquer si la tique était porteuse de spirochètes ou non, mais ne nous renseigne pas sur l'intensité de l'infection. Un petit nombre de spirochètes — parfois un seul (G. SARASIN, communication personnelle) — suffit généralement à assurer le développement d'une spirochétose chez la souris. Seule, la longueur de la période d'incubation pourrait peut-être nous permettre de tirer de grossières estimations sur la richesse en spirochètes du broyage injecté.

C) Infection du tissu germinal de l'ovaire.

Le système génital femelle se compose d'un ovaire en fer à cheval, sur lequel les ovocytes en formation font saillie. L'ovaire se prolonge de part et d'autre par deux longs oviductes. Ceux-ci se déversent dans les trompes de l'utérus qui s'ouvre à l'extérieur par un court vagin. L'ouverture génitale se trouve placée ventralement, juste en arrière du rostre. L'ovaire occupe le fond de la région abdominale. C'est dire que le système génital femelle parcourt tout le corps de l'Ornithodore, d'arrière en avant (fig. 22). Pour la morphologie de l'appareil génital et l'ovogénèse, nous nous référons à l'étude détaillée de O. WAGNER (1958).

A son éclosion, la jeune larve ne possède encore que des ébauches d'organes génitaux. Ceux-ci se développeront au cours de la période postembryonnaire qui comprend six stades nymphaux. Il faut attendre la troisième nymphe pour voir apparaître l'ovaire, et ce n'est qu'à la dernière mue que l'ouverture génitale sera définitivement percée.

Comme BURGDORFER (1951), ainsi que GEIGY et HERBIG (1955)

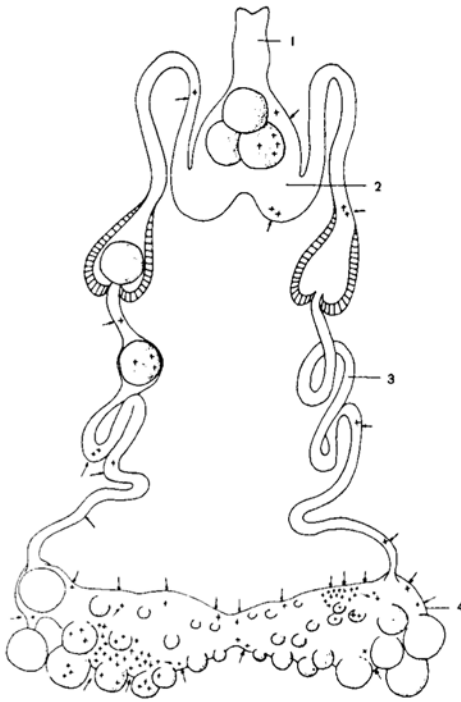


Fig. 22. Système génital femelle d'*O. moubata* (d'après O. Wagner).

1 : Vagin 3 : Oviducte
2 : Utérus 4 : Ovaire

Les flèches marquent l'endroit de pénétration des Borréliés. Le signe + indique la présence de spirochètes. Une accumulation de + désigne un nid de spirochètes.

l'ont décrit, les spirochètes arrivent dans l'intestin de la tique avec le sang du malade sur lequel elle s'est nourrie. De là, ils passent dans l'hémolymphe, où ils se multiplient activement. Puis ils pénètrent dans les différents organes — glandes salivaires, cerveau, glandes coxales — au plus tôt trois jours après le repas infectant.

L'ovaire n'échappe pas non plus à cette invasion. C'est vers le quatrième jour que les premiers spirochètes sont visibles dans l'épithélium germinal de l'ovaire. Ce temps de latence correspond à celui observé par BURGDORFER sur d'autres organes (Table 1).

Les premiers spirochètes à atteindre l'ovaire sont de taille normale et très actifs. Ils pénètrent dans le tissu, où ils ne tardent pas à se diviser, comme ils l'ont d'ailleurs déjà fait dans l'hémolymphe. On rencontre alors, côte à côte, des formes courtes et des formes longues. A part cela, on peut encore trouver un certain contingent de Borréliés montrant des signes indubitables de dégénérescence : amincissement, formation de granules annexes, perte de vivacité ou inertie complète. Nous n'entrerons pas ici dans le détail de ce phénomène frappant, actuellement à l'étude dans notre Institut.

Si l'on examine des nymphes III et IV, infectées depuis un mois et plus, on constate que les spirochètes sont en général plus nom-

TABLE 1.
Infection de l'ovaire d'*O. moubata*.

Nombre de jours après l'infection	Tiques examinées	Infection de l'ovaire	
		positive	négative
1	4	0	4
2	5	0	5
3	8	0	8
4	9	2	7
5	7	4	3
6	3	1	2
7	5	2	3
10	5	4	1
15	4	2	2
20	3	2	1
25	2	2	0
35	4	3	1
45	1	0	1
50	9	8	1
72	1	1	0

breux dans la masse ganglionnaire centrale que dans l'organe génital dont la formation, à ce stade, est loin d'être achevée (Table 2). Chez la tique adulte, au contraire, cerveau et ovaire montrent une infection sensiblement égale. Cependant, les Borréliés semblent conserver une affinité marquée pour le tissu nerveux (Table 3).

Nous avons essayé de donner dans deux dessins schématiques (fig. 23 et 24) le résultat de nombreuses observations sur le vivant. Celui-ci est basé soit sur des coupes histologiques nous livrant les bases morphologiques nécessaires, soit sur les enregistrements statistiques de nos examens au fond noir.

L'infection d'un ovaire de tique adulte est en général fort irrégulière. Nous entendons par là que fréquemment, la presque totalité de l'ovaire ne contient que fort peu de spirochètes, alors que sur l'espace d'un ou deux champs microscopiques, l'infection peut être si dense que les Borréliés entrelacés fissent un véritable réseau. Celui-ci doit son origine au fait que les spirochètes ne se déplacent pas beaucoup dans les espaces intercellulaires, où ils sont en quelque sorte coincés. Confirmons ici le fait caractéristique que les Borréliés sont des parasites extracellulaires avec l'unique exception de la cellule germinale femelle, dans laquelle elles peuvent pénétrer dès le stade ovogonie (fig. 23).

Il est vrai que ces animalcules sont très vifs. Ils vont, viennent, se plient et se redressent, virent sur eux-mêmes, mais restent cantonnés dans un étroit secteur. Là, ils se divisent en deux tronçons qui se diviseront à leur tour, et ainsi de suite. La colonie s'agrandit

TABLE 2.
 Comparaison de l'infection du cerveau et de l'organe génital,
 chez des nymphes III et IV.

Nombre de jours après l'infection	Cerveau	Organe génital
30	++	(+)
30	+	(+)
30	+++	—
40	+++	—
45	++++	+(+)
80	++++!	+
88	++(+)	(+)
88	+++(+)	+
88	++++	(+)
88	++++	—
88	++++	+
130	++	—
130	++	—
130	+++(+)	+
130	+++(+)	+(+)
130	+++	—
139	++	—
139	+	—
139	+++(+)	+(+)
139	++++!	(+)
139	+++	—
139	+(+)	(+)
139	++	?
139	++	+
150	++	—
150	++++	+
150	+++	+(+)
150	++	—
150	++(+)	(+)
150	+++	+

rapidement, mais reste groupée. Ainsi s'explique la naissance de « nids de spirochètes » (Table 3 et fig. 22). Il est évident que des isolés s'échappent et gagnent d'autres territoires qui leur conviennent. Ils y retrouvent des congénères venus de l'hémolymphe. Ainsi, de nouvelles colonies peuvent se développer. Nous reviendrons plus tard sur le problème que pose cette invasion inégale des ovaires par les spirochètes.

Ces constatations nous incitent donc à la prudence. Pour connaître le degré d'infection d'un ovaire, il est nécessaire d'examiner soigneusement et dans ses moindres recoins, la totalité de l'ovaire. C'est pourquoi nous le divisons toujours en quatre morceaux que nous étudions au fond noir, chacun séparément. La masse gan-

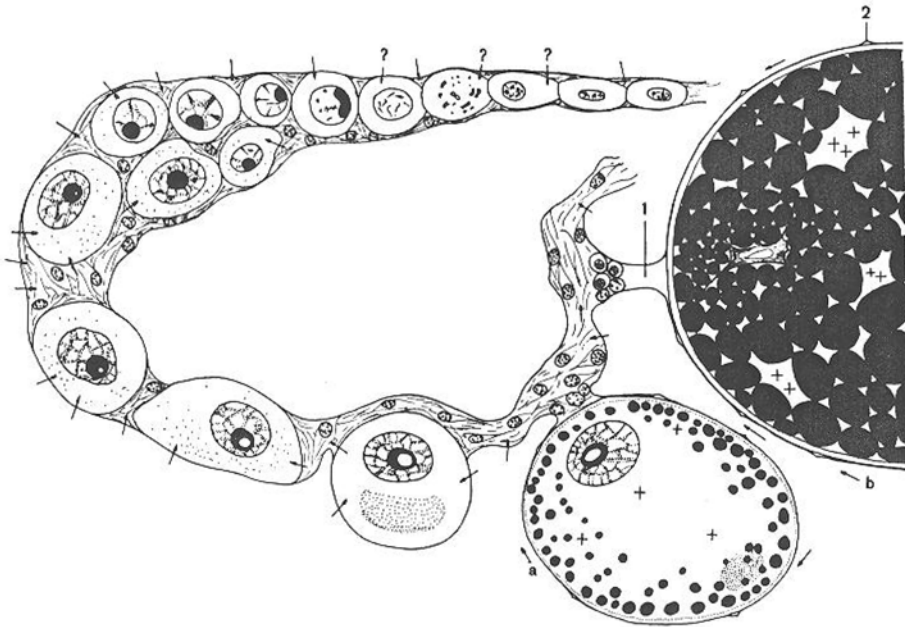


Fig. 23. Ovogénèse et vitellogénèse chez *O. moubata* (d'après O. Wagner).

1 : funicule

2 : tunica propria

Les flèches indiquent la pénétration de spirochètes dans les ovogonies et dans les ovocytes I. Dès l'apparition de la cuticule, qui coïncide avec le début de la vitellogénèse (a et b), les Borréliés ne peuvent plus pénétrer dans les œufs.

glionnaire, elle, montre une infection plus homogène et, je le répète, en général plus importante. N'oublions pas que le cerveau est beaucoup plus petit que l'ovaire ; une répartition homogène des spirochètes y est donc plus aisée.

Il semble donc que le cerveau exerce sur les spirochètes une attraction beaucoup plus forte que l'ovaire. Et cette même question se pose d'ailleurs, comparativement, pour tous les autres organes de la tique susceptibles d'attirer *B. duttoni*.

D) Infection des œufs en maturation.

BURGDORFER (1951, p. 231, Abb. 17) avait pu photographier *B. duttoni* dans un ovocyte de l'ovaire. D'autre part, il décrivait dans les œufs la présence de formes longues (16-18 μ), de formes courtes (5-6 μ), ainsi que de formes en division. Il était important pour nous de savoir comment, à quel moment et dans quelle proportion les spirochètes pénétraient dans les jeunes œufs.

La première question qui se pose est la suivante : les Borréliés peuvent-elles percer la cuticule de l'œuf ? Chez l'Ornithodore, cette

TABLE 3.

Transmission transovarienne de *B. duttoni* chez *O. moubata*.

Dans les cases réservées à l'ovaire, on rencontre parfois deux signes : le signe supérieur indique le degré moyen de l'infection du morceau d'organe examiné, alors que le signe inférieur — toujours suivi d'un N — indique la présence de nids de spirochètes.

Tique No	Nombre de jours après l'infection	Cerveau	Ovaire				Nombre de descend. examinés	Résultats		% des descendants infectés
			I	II	III	IV		+	-	
1	72	(+)	(+)	+	(+) +++N	(+) +++N	17	0	17	
2	100	+++(+)	- ++(+N)	--	-	(+)	50	9	41	18%
3	100	++	-	+	-	-	38	0	38	
4	100	++	(+)	(+)	+(+)	(+)	18	0	18	
5	112	+++(+)	(+)	-	-	-	53	17	36	32%
6	125	+++(+)	-	-	-	-	0	0	0	
7	138	+	-	(+)	(+)	-	65	0	65	
8	158	+	(+)	(+)	-	-	0	0	0	
9	158	+(+)	-	-	-	-	34	0	34	
10	192	++	-	- +++(+N)	(+) +++N	(+)	32	0	32	
11	223	+(+)	+(+)	+	+	(+)	?	?	?	
12	320	+(+)	-	(+)	+	-	61	0	61	
13	320	+++(+)	++++! ++++!!!N	++++!	+++	++++!	45	32	13	71%
14	320	+	(+) +++N	(+)	(+)	(+)	19	0	19	
15	368	+	++++!	+	(+)	-	23	21	2	91%
16	411	++	+	+	+	+	14	0	14	
17	432	?	+	++(+)	+++	++	64	0	64	
18	445	++++	++++(+)	+++	+++	++	52	44	8	84%
19	448	++	++ +++(+N)	+	+	+	16	13	3	81%
20	473	--	(+)	(+)	(+)	++	43	41	2	95%
21	481	++	(+)	+	+	+	9	0	9	
22	496	+++(+)	+++(+)	+	+++ +++(+N)	+	49	1	48	2%
23	509	+(+)	-	-	-	-	15	0	15	
24	545	(+)	(+)	+	+	+	30	6	24	20%
25	558	?	++	(+)	+	++	26	6	20	23%

TABLE 3 (suite).

Tique No	Nombre de jours après l'infection	Cerveau	Ovaire				Nombre de descend. examinés	Résultats		% des descendants infectés
			I	II	III	IV		+	-	
26	562	++	(+) +++ N	(+)	+	(+)	28	8	20	28%
27	573	(+)	(+)	(+) +++ N	(+)	(+)	20	0	20	
28	603	+++ (+)	(+)	+(+)	+	(+)	53	0	53	
29	607	+++ (+)	+(+)	(+)	+(+)	+	23	0	23	
30	609	+(+)	-	+ ++ (+) N	(+)	-	13	8	5	60%
31	610	+(+)	-	+ ++++ N	(+)	-	25	19	6	76%
32	631	(+)	(+)	(+)	-	(+)	10	0	10	
33	638	++++	++++ !	(+) ++++ ! N	+	+++	61	60	1	98%
34	650	+++	+ +++ N	+(+) +++ N	+	+++ (+) N	37	19	18	51%
35	659	++	+	+	++	+++ (+)	4	3	1	
36	670	+++	+	+(+) +++ N	+(+)	(+) +++ N	116	14	102	12%
37	681	++	+	+	+++	+	9	0	9	
38	900	-	+(+) ++++ N	+ +++ N	(+)	+ ++ N	38	28	10	75%

cuticule, une fois formée, est épaisse, souple et résistante. Sa formation (v. p. 19) débute très tôt au cours du développement des œufs, c'est-à-dire à peu près au moment où apparaissent les premières sphérules de vitellus, 4 à 5 jours après le repas sanguin (fig. 23). Le jeune ovocyte fait saillie à la surface de l'ovaire. Il n'est recouvert que par une mince membrane, la *tunica propria*, et il est attaché au tissu ovarien par un court finicule (fig. 23).

Nous sommes convaincu qu'il est impossible aux Borréliés de pénétrer dans l'ovocyte, la cuticule une fois formée. En effet, une centaine d'œufs, pris soit dans l'utérus, soit dans l'oviducte ou dans la lumière de l'ovaire, ont été plongés dans un milieu de culture riche en *B. duttoni*¹. Examinés chacun séparément au fond noir, après avoir été soigneusement lavés, ils ne se sont jamais montrés infectés. Il en va de même pour les œufs pondus, ce qui étonne peut-être moins, car ici la cuticule s'est durcie à l'air

¹ La formule de ce milieu a été élaborée par G. SARASIN et sera publiée dans un autre travail.

les ovocytes I. Par contre, les œufs plus âgés, déjà riches en vitellus et entourés d'une cuticule, ne contiennent jamais de spirochètes. Ce fait a été observé avec une remarquable constance sur 28 ovaires examinés tronçon par tronçon. Cela nous autorise à dire que la cuticule joue, pour les spirochètes, le rôle d'une barrière infranchissable.

TABLE 4.
Infection des œufs en milieu de culture.

Provenance des œufs	Nombre d'œufs examinés	+	-
Ovaire	52	0	52
Oviducte	19	0	19
Utérus	34	0	34
Pondus	25	0	25

Ces résultats sont appuyés par des observations *in vivo*. Des ovaires naturellement infectés sont examinés au fond noir. De nombreux spirochètes gravitent autour des œufs, se heurtent à la cuticule, s'y accolent même. D'autres passent carrément à côté comme s'il n'y avait pour eux aucune attraction. Jamais je n'en ai vu pénétrer à travers la cuticule.

Résumons le chemin parcouru par les spirochètes d'un jeune ovocyte (fig. 23).

De l'hémolymphe, les Borréliés passent dans le tissu ovarien, où elles se divisent, formant souvent des « nids de spirochètes ». Puis, elles pénètrent dans les ovocytes de la zone germinative. La cuticule de l'œuf une fois formée, l'infection n'est plus possible. Un œuf ne peut donc jamais être infecté par des spirochètes vivant dans les tissus des oviductes ou de l'utérus (fig. 22).

Il est évident que les ovocytes situés aux environs immédiats des nids de spirochètes sont ceux qui seront infectés le plus facilement. Plus les nids seront nombreux, plus le pourcentage des descendants malades sera grand (Table 3).

Dans l'hémolymphe et les tissus, nous savons que les spirochètes sont très vifs. Dans les œufs, au contraire, ils sont plus lents, ce qui pourrait être dû à une certaine viscosité du protoplasme des ovocytes qui freinerait les mouvements des Borréliés.

Il n'est pas rare de rencontrer de jeunes ovocytes pleins de spirochètes immobiles, à spires fortement amincies, en quelque sorte squelettiques. Nous pensons qu'il s'agit là de Borréliés mortes. Il n'est d'ailleurs pas rare de rencontrer de ces cadavres de spirochètes dans d'autres organes. Quant au nombre des spirochètes présents dans l'œuf, il semble qu'une infection excessive soit rapi-

dement réduite à des proportions plus modestes. Nos comptages nous ont fourni des chiffres allant de 10 à 60 spirochètes environ. Quelques Borréliés déjà peuvent assurer l'infection du descendant.

Le degré d'infection d'un ovaire, et par suite, le pourcentage des œufs infectés, est soumis à des variations. Il arrive qu'une ponte soit infectée, alors que la suivante, intervenant quelques semaines plus tard, ne l'est plus (Table 5). Il arrive aussi que le nombre des larves porteuses de spirochètes soit important, ce qui laisse supposer un ovaire fortement infecté ; pourtant, à la dissection, celui-ci se montre faiblement positif (Table 3, No. 5 et 20).

Pour expliquer ces phénomènes, nous sommes obligé de supposer que la spirochètose de l'ovaire peut régresser, tout comme elle peut augmenter. Les causes, engendrant de telles fluctuations, sont encore inconnues. Les variations de température, la nutrition, l'âge de l'Ornithodore jouent certainement un rôle. Il est possible qu'une tique ne contracte pas de spirochètose à son premier repas infectant. Cependant, il serait faux d'admettre une aréceptivité de la tique, car un deuxième ou un troisième repas de sang positif assure toujours l'infection de l'Acarien. Plus de 250 Ornithodores des deux sexes et de tous stades, que nous avons nourris deux ou trois fois sur souris infectées, sont sans exception devenus porteurs de Borréliés.

Comme le montre la table 5, la première ponte suivant le repas infectant n'est jamais positive. Ceci s'explique aisément : les premiers spirochètes pénètrent dans l'ovaire au plus tôt 4 jours après la nutrition. La propagation de l'infection — formation des nids — se fera au cours des jours suivants. Les spirochètes n'atteignent pas

TABLE 5.
Infection de différentes pontes chez *O. moubata*.

Infection des ♀ 20. 3. 1956	Début de la ponte I 29. 3. 1956	Début de la ponte II 3. 7. 1956	Début de la ponte III 11. 12. 1956	Broyage des ♀ i. m. à 2 souris blanches chacun
No de la ♀	Infection de la ponte	Infection de la ponte	Infection de la ponte	Contrôle des souris
1	—	+	+	+
2	—	+	+	+
3	—	+	+	+
4	—	+	+	+
5	—	+	—	+
6	—	+	+	+
7	—	—	—	+
8	—	—	—	+
9	—	+	+	+
10	—	—	—	+

assez rapidement les ovocytes ; ceux-ci auront déjà sécrété leur cuticule protectrice. Il faut alors attendre la seconde ponte pour trouver des descendants parasités. Remarquons que les trois pontes des tiques 7, 8 et 10 ont toujours été négatives, quoique les femelles fussent sûrement infectées. La régularité de ce phénomène confirme d'ailleurs indirectement l'imperméabilité de la cuticule de l'œuf aux spirochètes.

E) L'infection au cours du développement embryonnaire.

Suivons un groupe de Borréliés emprisonnées dans un œuf mûr. Celui-ci, une fois pondu, va commencer son embryogénèse. Les spirochètes sont disséminés dans la masse vitelline (fig. 24 A et B). Comme je l'ai déjà fait remarquer, ils sont en petit nombre (v. p. 53). Le seul moyen pour les trouver est de crever l'œuf et d'en examiner les matières au fond noir. Les coupes sériées seraient ici inutiles, car les chances de couper un spirochète longitudinalement sont pratiquement nulles, et les coupes transversales de spirochètes ne peuvent être détectées.

On sait que les restes du vitellus de l'embryon sont englobés dans les diverticules aveugles du sac digestif (v. p. 43). A l'éclosion, l'estomac de la larve hexapode de l'Ornithodore est encore gonflé de réserves nutritives. Cette larve possède un cerveau et des glandes salivaires bien développés. On sait que ces organes exercent sur les spirochètes une attraction remarquable. A quel moment les spirochètes quittent-ils le vitellus pour infecter les organes ?

Pour trancher cette question, revenons à l'embryon. Le système nerveux de l'animal se différencie vers le 3^e jour du développement embryonnaire (v. p. 33). La substance ponctuée ne tarde pas à apparaître. A ce stade, nous observons les premières Borréliés s'installer dans le tissu nerveux de la bandelette (fig. 24 C). Bientôt elles auront toutes disparu du vitellus. Mais leur nombre est toujours assez faible. Le rétrécissement de la bandelette (5^e jour) concentre en un ganglion central tous les éléments nerveux de l'animal. C'est dans cette masse ganglionnaire qu'il faut alors chercher les spirochètes. Les parasites se hâtent donc de quitter le vitellus pour passer dans le tissu nerveux de l'embryon qu'ils affectionnent particulièrement et qui, une fois l'embryogénèse achevée, est parfaitement développé (fig. 24 D).

Si nous disséquons des jeunes larves, un jour avant ou après leur éclosion, et que nous étudions séparément cerveau, glandes salivaires et intestin, nous voyons que les spirochètes infectent surtout le cerveau, rarement les glandes salivaires, jamais l'intestin.

Il arrive qu'on trouve exceptionnellement perdu dans le résidu vitellin le cadavre d'un spirochète en décomposition.

Au cours du développement embryonnaire, il semble que les spirochètes se divisent très peu. Il faut attendre l'éclosion, et surtout la première mue, pour observer de nombreuses divisions dans le cerveau.

Il est intéressant de constater que le degré d'infection d'une série de descendants manifeste souvent une étonnante unité. La table 6 en donne un exemple frappant.

Les descendants de la femelle I montrent tous une haute infection du cerveau, correspondant à peu près à celle de leur mère. Par contre, les cerveaux des descendants de la femelle II sont tous faiblement infectés, bien moins que leur mère. Quelles conclusions faut-il en tirer ?

Ces deux femelles ont été infectées avec deux souches différentes, le même jour, sur souris montrant dans leur sang périphérique la même richesse en Borréliés. Elles ont été conservées pendant plus d'une année dans une étuve, aux mêmes conditions de température et d'humidité. Elles ont été nourries en même temps sur cobaye. Elles ont donc toutes deux subi un traitement parallèle et identique. A la dissection, leurs organes ont montré une infection à peu près égale. Leurs descendants montrent cependant un degré d'infection fort différent. On pourrait supposer que la souche C est plus adaptée à la tique que la souche A. Mais ce point de vue ne se défend pas, car la même expérience, répétée avec la souche C, a donné un résultat différent. Le cerveau des descendants présentait des infections variées, allant de + à +++ (+) (Table 6).

Il semble donc que tout *O. moubata*, quel que soit son stade, offre des degrés de réceptivité variable vis-à-vis de n'importe quelle souche de *B. duttoni*.

Nous reviendrons d'une manière plus détaillée sur cette question.

F) Persistance et variation des souches de B. duttoni sur plusieurs générations d'O. moubata.

Après avoir étudié le mode d'infection de l'ovaire et des œufs d'*O. moubata*, voyons comment se comporte une souche de spirochètes se maintenant sur plusieurs générations de tiques.

D'après nos résultats, jusqu'à 90 % des descendants peuvent être infectés (GEIGY, WAGNER et AESCHLIMANN, 1954). La spirochètose, au cours du développement embryonnaire et postembryonnaire, va se maintenir et, une fois atteint le stade adulte, plus de

TABLE 6.
Infection par transmission transovarienne de trois séries de descendants.

♀ I Infection avec souche C (1)	♀ II Infection avec souche A	♀ III Répétition de l'infection avec souche C (2)
Examen du cerveau de 16 descendants (Nymphes I)	Examen du cerveau de 19 descendants (Nymphes I)	Examen du cerveau de 15 descendants (Nymphes I)
1	+++	++
2	+++ (+)	+++
3	+++	+
4	++++ !	+(+)
5	++++ !	+++ (+)
6	++++ !	+++
7	+++ (+)	(+)
8	++++ !!	+(+)
9	++++	+
10	+++ (+)	+
11	++++ !	+(+)
12	++++ !	++
13	++++ !	++ (+)
14	+++	+
15	++++	+
16	+++ (+)	+(+)
17	(+)	(+)
18	+	+
19	(+)	
Dissection de ♀ I	Dissection de ♀ II	Dissection de ♀ III
Cerveau ++++ !	+ + + + !	?
Ovaire +++/++++!/ +++(+)/++++ !	+(+)/+++/++++ !/ +++(+)	?

60 % des femelles porteuses de spirochètes vont à leur tour transmettre les Borréliés à leurs enfants.

Nous avons poursuivi ces observations sur la transmission transovarienne avec différentes souches de *B. duttoni*, sur au moins 4 générations, ce qui correspond dans des conditions de laboratoire à une durée approximative de trois ans. Le phénomène s'est toujours répété, identique à lui-même, et il n'y a aucune raison pour qu'il cesse. Si les conditions sont favorables à la tique et aux Borréliés, permettant un développement normal de la spirochètose dans les organes génitaux, il y aura toujours quelques œufs infectés et viables, assurant ainsi la persistance de la souche.

Des représentants infectés de chaque génération ont été broyés et injectés à des souris blanches, afin de contrôler la virulence du spirochète pour les animaux à sang chaud. Dans la majorité des

cas, nous n'avons pu noter une modification quelconque d'une souche conservée longtemps sur tiques.

Cependant, pour la compréhension de ce qui va suivre, il est bon de relater tout d'abord l'étonnant phénomène observé par GEIGY et MOOSER au cours de leur voyage au Tanganyika (GEIGY et MOOSER, 1955).

En 1949, à Itete, on constatait que plus du 20 % des tiques récoltées étaient infectées et pouvaient transmettre la fièvre récurrente par piqûre. Aussi, la population de ce village comptait-elle de nombreux malades. En 1954, GEIGY et MOOSER examinaient à nouveau un grand nombre de tiques dans la même région ; il résultait des statistiques que le pourcentage des tiques infectées (20 %) n'avait pas du tout régressé depuis 1949. Par contre, trouver un indigène malade était devenu une rareté !

Des expériences de laboratoire, faites soit en Afrique, soit en Europe (à Bâle), conduisaient à la découverte d'une souche de *B. duttoni* avirulente, dénommée depuis souche Itete II a (GEIGY, MOOSER et WEYER, 1956). En effet, la souche Itete II a, injectée à des souris blanches, ne provoquait aucune spirochétose chez ces animaux. Leur sang périphérique, examiné au fond noir, ne montrait jamais de spirochètes ; injecté à un nouveau lot de souris, ce sang n'engendrait pas la maladie. Rien ne différencie les Borrélias non pathogènes de celles qui le sont : même morphologie, même pouvoir de multiplication ; elles infectent également les mêmes organes de la tique et peuvent être transmises aux descendants de la génération suivante.

Alors que l'étude d'Itete II a se poursuivait en Afrique, j'observais à Bâle le déroulement d'un phénomène identique. En effet, une souche de spirochètes également recueillie à Itete, mais en 1949, et conservée depuis sur *O. moubata*, perdait sa virulence initiale pour la souris blanche, après trois passages transovariens, d'où sa dénomination : Itete I a. J'eus alors la chance de pouvoir observer encore une fois les mêmes faits, mais avec la souche C, isolée d'un malade d'Ifakara² en 1954, et conservée sur tique. Cinq descendants infectés, injectés chacun à deux souris blanches, ont donné les résultats suivants :

- 1) dans 4 cas, les souris sont restées négatives,
- 2) dans 1 cas, la souris, après une période d'incubation de 7 jours, montre quelques Borrélias dans son sang périphérique. Mais le spirochétose restera toujours faible, avant de disparaître définitivement.

Avec ce deuxième cas, nous sommes probablement en face d'un

² Des souches avirulentes ont également été découvertes dans les villages d'Ifakara et de Kilosa.

stade intermédiaire ; il s'agit d'une souche C à la virulence fortement affaiblie, encore capable de provoquer parfois une faible spirochètose chez la souris blanche.

En conclusion, je crois pouvoir supposer que le long maintien, par passage transovarien, d'une souche de *B. duttoni* sur *O. moubata*, peut provoquer un affaiblissement de la virulence de la souche vis-à-vis de la souris blanche. Dans certains cas, l'affaiblissement des spirochètes est si grand qu'il conduit à la perte complète de la pathogénité pour ce rongeur.

G) Discussion des résultats.

Les observations concernant l'infection de la glande génitale femelle et de ses produits germinaux, de même que la transmission transovarienne de Borréliés aux individus de la génération suivante, nous amènent à tirer quelques conclusions de principe.

Au début, l'infection d'un ovaire d'Ornithodore est progressive. Les spirochètes pénètrent dans le tissu en plusieurs points, s'y multiplient et forment des nids. L'expérience a montré que les organes infectables de la tique sont plus ou moins attractifs. La répartition des parasites dans ces organes est rarement homogène, sauf naturellement si l'organe est petit et très attractif, comme c'est le cas pour le cerveau. Il est assez fréquent de trouver des tiques âgées, infectées depuis longtemps, qui ne montrent aucun spirochète dans leur ovaire, mais beaucoup dans leur cerveau. Le contraire est l'exception (Table 3, No. 20 et 37). Il existe donc non seulement une inégalité dans le pouvoir attractif des différents organes de l'Ornithodore, mais aussi une inégalité quant à la répartition des spirochètes dans l'organe même.

L'infection d'une tique ne s'agrandit pas indéfiniment, et il est faux de croire que plus l'infection est vieille, plus elle est importante. Au contraire, il s'établit assez rapidement un équilibre entre hôte et parasites. Pour une raison inconnue, cet équilibre peut être rompu, et l'infection prend alors une ampleur remarquable, envahissant tous les organes, à l'exception de l'ampoule rectale, des muscles et de la glande de Géné. Dans ce cas — relativement rare — la presque totalité des descendants est alors porteuse de spirochètes. Il est également possible de noter une régression de la spirochètose, ce qui explique les cas où on trouve un haut pourcentage de descendants infectés, alors qu'à la dissection, l'ovaire ne montre que quelques spirochètes dans son tissu (Table 3, No. 5, 15, 20 et 31). La diminution de la grandeur d'une infection ne coïncide généralement pas, comme on pourrait le penser, avec l'ap-

parition de « cadavres » de spirochètes. Elle serait plutôt due à un ralentissement du pouvoir de multiplication des Borréliés.

Soulignons que, si les spirochètes peuvent facilement pénétrer par la peau d'une souris pour atteindre ses capillaires, comme l'a montré BURGENDORFER (1951), ce qui assure ainsi l'infection de l'animal, il leur est par contre impossible de percer la cuticule d'un œuf mûr ou en maturation avancée. Seuls les ovogonies et les ovocytes I, qui ne possèdent encore pas cette enveloppe protectrice, peuvent recevoir des Borréliés.

Des essais d'infection directe ont montré que tout *O. moubata* peut être, tôt ou tard, infecté par des spirochètes. Si l'on ne réussit pas avec le premier repas infectant, on réussira avec le deuxième ou le troisième. La réceptivité vis-à-vis de *B. duttoni* peut donc être soumise à des fluctuations ; elle varie certainement d'individu à individu, mais il n'existe pas d'Ornithodores aréceptifs.

L'étude de la transmission transovarienne nous conduit aux mêmes conclusions. Les spirochètes, du vitellus de l'œuf, passent dans le système nerveux de l'embryon, et, les larves une fois écloses, c'est dans leur masse ganglionnaire centrale qu'il faut chercher les parasites. Des descendants ayant ainsi reçu de leur mère un lot de Borréliés d'une souche quelconque, peuvent y répondre tantôt très positivement (Table 6, souche C [1]), tantôt bien plus faiblement (Table 6, souche C [2] et souche A). Toutefois, on remarquera dans les 3 cas des variations individuelles. Il apparaît donc que c'est la disposition intérieure de l'individu-tique qui décide de la grandeur de son infection, et non pas la souche utilisée. Et il semble bien que la réceptivité d'un même individu puisse varier considérablement. Ainsi, *O. moubata* se montre toujours plus ou moins réceptif à *B. duttoni* ; mais nous avons montré qu'il est possible que le trop long maintien d'une souche sur plusieurs générations de tiques puisse modifier le comportement des parasites, c'est-à-dire provoquer un affaiblissement, ou parfois même une perte totale de la pathogénité des spirochètes pour la souris blanche.

IV. Index bibliographique.

- ARTHUR, M. Sc. (1946). On the egg of the tick *Ixodes ricinus* L. — Parasitology, 39, 53-60.
- BONÉ, G. (1939). La transmission héréditaire du spirochète de Dutton chez *O. moubata*. — C.R. Soc. Biol. 130, 86-87.
- BONNET, A. (1907). Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés. — Thèse Lyon.
- BRUMPT, E. (1936). Contribution à l'étude de l'évolution des Ornithodores. Biologie et longévité de l'*Ornithodoros megnini*. — Ann. Parasit. hum. comp. 14, 647-651.
- (1949). Précis de parasitologie. Vol. 2. — Paris: Masson.

- BURGDORFER, W. (1951). Analyse des Infektionsverlaufes bei *Ornithodoros moubata* (Murray) und der natürlichen Übertragung von *Sp. duttoni*. — *Acta trop.* 8, 193-262.
- CARTER, R. M. (1908). The presence of *Sp. duttoni* in the ova of *O. moubata*. — *Ann. trop. Med. Parasit.* 1, 157.
- DAVIS, G. E. & BURGDORFER, W. (1954). On the susceptibility of the guinea pig to the relapsing fever spirochete *Borrelia duttonii*. — *Bull. Soc. Path. exot.* 47, 498-501.
- DAVIS, G. E. & MAVROS, J. A. (1955). Observations on the biology of *Ornithodoros d. delanoëi* Roubaud and Colas-Belcour, 1931 (Ixodoidea, Argasidae). — *Bull. Soc. Path. exot.* 48, 698-704.
- DAWYDOFF, C. (1928). *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés*. — Paris: Masson.
- DUTTON, J. E. & TODD, J. L. (1905). The nature of tick fever in the eastern part of Congo Free State. — *Brit. med. J.* 2, 1259-1260.
- (1907). A note on the morphology of *Spirochaeta duttoni*. — *Lancet* 2, 1523-1525.
- FALKE, H. (1931). Beiträge zur Lebensgeschichte und zur postembryonalen Entwicklung von *Ixodes ricinus* L. — *Z. Morph. & Oekol. Tiere* 21, 567-607.
- FANTHAM, H. B. (1911). Some researches on the life-cycle of Spirochaetes. — *Ann. trop. Med. Parasit.* 5, 479-496.
- (1914). The granule phase of Spirochaetes. — *Ann. trop. Med. Parasit.* 8, 471-484.
- (1916). Spirochaetes and their granular phase. — *Brit. med. J.*, 409-411.
- FRANCIS, E. (1941?). The longevity of fasting and non-fasting *Ornithodoros turicata* and the survival of *Spirochaeta obermeieri* within them. — *Amer. Ass. for Advancement of Science*, No. 18, 85-88.
- GEIGY, R. & HERBIG, A. (1955). Erreger und Überträger tropischer Krankheiten. — *Acta trop.*, Suppl. 6.
- GEIGY, R. & MOOSER, H. (1955). Untersuchungen zur Epidemiologie des afrikanischen Rückfallfiebers in Tanganyika. — *Acta trop.* 12, 327-345.
- GEIGY, R. & WAGNER, O. (1957). Ovogenese und Chromosomenverhältnisse bei *Ornithodoros moubata*. — *Acta trop.* 14, 88-91.
- GEIGY, R., MOOSER, H. & WEYER, F. (1956). Untersuchungen an Stämmen von afrikanischem Rückfallfieber aus Tanganyika. — *Acta trop.* 13, 193-224.
- GEIGY, R., WAGNER, O. & AESCHLIMANN, A. (1954). Transmission génitale de *Borrelia duttoni* chez *Ornithodoros moubata*. — *Acta trop.* 11, 81-82.
- GRASSÉ, P. P. (1949). *Traité de zoologie*. T. 6. — Paris: Masson.
- GRUEN, H. (1950). Die experimentelle Übertragung von Rückfallfieber-Spirochaeten durch *Ornithodoros moubata*. *Z. Hyg. Infektr.* 131, 198-218.
- HAFIZ, B. A. A. (1935). The embryological development of *Cheyletus eruditus* (a mite). — *Proc. roy. Soc. London*, 174-201.
- HINDLE, E. (1911). The transmission of *Spirochaeta duttoni*. — *Parasitology* 4, 133-149.
- HOLM, A. (1940). Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. — *Zoologiska Bidrag Från, Uppsala* 19, 1-215.
- (1952). Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung und Entwicklungsphysiologie des Spinnenembryos. — *Zoologiska Bidrag Från, Uppsala* 29, 293-424.
- JOBLING, B. (1925). A contribution to the biology of *Ornithodoros moubata* (Murray). — *Bull. ent. Res.* 15, 213-312.
- JOHANSEN, O. A. & BUTT, F. H. (1941). *Embryology of insects and myriapods*. — New York: McCraw-Hill Book Co.

- KLEINE, F. K. & ECKARDT, B. (1913). Über die Lokalisation der Spirochaeten in der Rückfallfieberzecke (*O. moubata*). — Z. Hyg. Infektkr. 74, 389-394.
- KOCH, R. (1906). Über afrikanischer Recurrens. — Berl. klin. Wschr. 43, 185-194.
- LAMBERT, A. E. (1909). History of the procephalic lobes of *Epeira cinerea*. — J. Morph. 20, 413-460.
- LEES, A. D. & BEAMENT, J. W. L. (1948). An egg-waxing organ in ticks. — Quart. J. micr. Sci. 89, 291-333.
- LEISHMAN, W. (1910). The mechanism of infection in tick fever and on the hereditary transmission of *Spirochaeta duttoni* in the tick. — Lancet, p. 11.
- MONTGOMERY, T. H. (1909). The development of *Theridium*, an Araneid, up to the stage of reversion. — J. Morph. 20, 297-352.
- NORDENSKIOELD, E. (1909). Zur Oogenese und Entwicklungsgeschichte von *Ixodes reduvius*. — Zool. Anz. 35, 30-35.
- PERRON, R. (1954). Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Physiologie der Milbe *Histiostoma laboratorium* (Hughes). — Acta zool. 35, 71-176.
- REMPEL, J. G. (1957). The embryology of the black widow spider *Latrodectus mactans* (Fabr.). — Canad. J. Zool. 35, 35-74.
- REUTER, E. (1909). Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden, mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum* (E. Reut.). — Acta Soc. sci. fenn. 36, No. 4.
- ROBINSON, L. E., & DAVIDSON, J. (1913). The anatomy of *Argas persicus*. — Parasitology 6, 20-48; 217-256; 382-430.
- SCHIMKEWITSCH, W. (1906). Über die Entwicklung von *Thelyphonus caudatus* (L.). — Z. wiss. Zool. 81, 1-96.
- SEIDLER, B. (1940). Vergleichend morphologische Untersuchungen der Eistruktur nahe verwandter Käferarten. — Z. wiss. Biol. 36, 677-744.
- VITZTHUM, H. (1943). Acarina. In: BRONN's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, Abt. IV, Buch 5.
- WAGNER, J. (1892). Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus*. — Trav. Soc. nat. St. Pétersbourg, Zool. & Physiol. 23, 1-204 (en russe).
- WAGNER-JEVSEENKO, O. (1958). Thèse. Acta trop. 15 (sous presse).
- WALTER, C. (1915). Notizen über die Entwicklung torrentikaler Hydracarin. — Zool. Anz. 45, 442-456.

V. Summary.

A great number of investigations, carried out partly at the Swiss Tropical Institute, showed the mode of transmission to man of *Borrelia duttoni* through the saliva and coxal fluid of the Argasid tick *Ornithodoros moubata* during its blood meal. ROBERT KOCH, in 1906, found that this tick was capable of transmitting Spirochetes to its eggs and thus to its progeny. However, this transmission, important in the epidemiology of relapsing fever, has never so far been studied in detail. The following questions arose mainly: how do Spirochetes reach the eggs of an infected female tick? Do they already infect the ovary or only the mature eggs in the sexual ducts? How does the agent behave within the embryo and which organs of the larva in formation are invaded?

In order to follow the course of Spirochetes after oviposition the author first had to investigate more thoroughly the so far insufficiently known embryogenesis of the Argasid tick. The first part of this paper gives a detailed report of these investigations. Based on O. WAGNER's observations (1958) the author describes the unusual behaviour of nucleus and chromosomes, which dissolve during oögenesis and reform again soon after oviposition. A description is given of the complete course, which lasts for 10 days, of segmentation,

gastrulation, formation of blastodermic layer and germ band up to the development and differentiation of the ventral appendages and of the piercing apparatus. The development of the 4th pair of legs was also thoroughly studied. These legs, roughly formed, withdraw towards the end of the embryonic period under the surface of the body and reappear only after the first moulting as a fully developed appendage. The vitellophages do not disappear in the course of embryogenesis but take part in the formation of the digestive system. This process, as well as the formation of all the internal organs which was also studied, shows the specific characters of Acarina, especially similarities with the development of Chelicerata.

The second part of this paper describes in detail the transmission of Spirochetes through the ovary of *O. moubata*, a process which is rare in medical entomology, having its parallel only in the transmission of certain Rickettsiae and Viruses. Histological sections and crushes showed under a dark field microscope how Spirochetes, penetrating from the hemolymph of the female tick into the germinative tissue of the ovary, form clusters. Spirochetes from these clusters then invade the oöcytes. They can, however, only penetrate the latter as long as their membrane is not yet formed. Mature eggs in the ovary or even in the oviduct or the uterus cannot, therefore, be infected. In the oöcytes, on the other hand, Spirochetes remain relatively passive in the plasma among the yolk balls until the central nervous system of the embryo is formed. This latter then exerts a particularly strong attraction on the Spirochetes which all leave the yolk region and penetrate the nervous system. From here only they invade the salivary glands after the hatching of the larva, i.e. in the post-embryonic phase. It is well known that the salivary glands play the main part in the transmission by young ticks of *Borrelia* to the warm-blooded animal. 90% of the progeny of an infected female tick are usually carriers of *Borrelia*. 60% of them are capable in the adult stage of transmitting Spirochetes through the ovary to the next generation. Over a period of three years the author passed Spirochete strains through a total of 4 generations of ticks. During this period he was able to discover the interesting fact that the agent, in certain cases, can definitely lose its virulence to white mice. These laboratory observations confirm certain field observations made by R. GEIGY and H. MOOSER (1954) with tick populations in natives' huts in Tanganyika.

Zusammenfassung.

In einer größeren Zahl von Untersuchungen, die u. a. auch im Schweiz. Tropeninstitut durchgeführt worden sind, ist seinerzeit abgeklärt worden, wie die Lederzecke *Ornithodoros moubata* den Erreger des afrikanischen Rückfallfiebers, *Borrelia duttoni*, mittels Speichel oder Coxalflüssigkeit beim Blutsaugakt auf den Menschen überträgt. Andererseits weiß man seit ROBERT KOCH's erster Feststellung (1906), daß die genannte Zecke den Erreger auch an ihre Eier und damit an die Nachkommenschaft weitergeben kann. Diese epidemiologisch bedeutungsvolle Erscheinung ist aber nie im Detail untersucht worden. Es fragte sich insbesondere, auf welchem Weg die Spirochaeten innerhalb der infizierten Mutterzecke in die Eier gelangen, d. h. ob schon das Ovarium infiziert werden kann oder erst die reifen Eier in den Geschlechtswegen; sodann wie sich der Erreger im Embryo verhält und welche Organe der werdenden Larve er besiedelt.

Um jedoch das Schicksal der Spirochaeten nach der Eiablage beurteilen zu können, mußte der Autor vorerst die bis anhin sehr unvollständig bekannte Embryogenese der Lederzecken abklären. Die eingehende Beschreibung dieser Vorgänge nimmt den ersten Teil der vorliegenden Arbeit ein. Anschließend an

O. WAGNER's Beobachtungen (1958) wird geschildert, wie sich der während der Ovogenese in seltsamer Weise aufgelöste Eikern und der Chromosomenbestand gleich nach der Eiablage wieder rekonstruieren. Dann folgt eine Beschreibung des gesamten auf total 10 Tage sich ausdehnenden Ablaufs von Furchung, Gastrulation, Keimblätter- und Keimstreifbildung bis zur Entwicklung und Differenzierung der ventralen Anhänge und des Stechapparates. Sodann ist auch die Entwicklung des 4. Beinpaares spezieller untersucht worden. Seine Anlage zieht sich gegen Ende der Embryonalperiode unter die Körperoberfläche zurück, und das Organ erscheint erst nach der ersten Häutung wieder als fertig ausgebildeter Anhang.

Es wird u. a. auch gezeigt, daß die Vitellophagen im Laufe der Embryogenese nicht verschwinden, sondern sich an der Darmbildung beteiligen. Diese Vorgänge sowie auch die ebenfalls verfolgte Genese der ganzen inneren Organisation zeigen typische Acarinen-Merkmale, insbesondere Anklänge an die Entwicklung von Cheliceraten.

Der 2. Teil der Arbeit enthält eine umfassende Abklärung des Problems der transovariellen Spirochaeten-Übertragung bei *O. moubata*, eines in der medizinischen Entomologie recht seltenen Falles, der nur noch bei Rickettsien- und Viren-Übertragungen Parallelen hat. Auf histologischen Schnitten und in Quetschpräparaten bei Dunkelfeldbetrachtung konnte verfolgt werden, wie die aus der Haemolymphe der Mutterzecke vordringenden Borrelien im Keimgewebe des Ovars Nester bilden, von denen aus die Ovocyten infiziert werden. Dort ist das Eindringen der Spirochaeten aber nur möglich, solange sie ihre Eimembran noch nicht gebildet haben. Reifere Ovarial- oder gar Ovidukt- und Uterus-Eier sind somit nicht mehr anfällig. In den vorher infizierten Eiern verweilen die Spirochaeten dagegen relativ passiv im Plasma zwischen den Dotterkugeln, bis das Zentralnervensystem des Embryos gebildet ist. Dieses übt sodann eine ganz spezielle Attraktion auf die Borrelien aus, die sämtliche den Dotter verlassen und in das Nervengewebe eindringen. Erst von hier aus erfolgt dann nach dem Schlüpfen der Larve, also in der postembryonalen Phase, ihr Übertritt in die Speicheldrüsen, die bei der Übertragung des Erregers auf den Warmblüter bei Jungzecken die Hauptrolle spielen. 90% der Nachkommen einer infizierten Mutterzecke sind üblicherweise selber infiziert, 60% vermögen später im Adultzustand ihre Borrelien erneut transovariell an die nächste Generation weiterzugeben. Der Autor hat im Verlauf von 3 Jahren Spirochaeten-Stämme durch total 4 Zecken-Generationen geschleust und dabei noch die interessante Beobachtung gemacht, daß der Erreger in gewissen Fällen seine Virulenz gegenüber der weißen Maus endgültig verlieren kann. Er bestätigt damit im Laboratorium gewisse Naturbeobachtungen, die R. GEIGY und H. MOOSER (1954) bei Zeckenpopulationen in Eingeborenensiedlungen Tanganyika's machen konnten.