

Etat des connaissances sur l'infection à *Wolbachia* chez *Anopheles gambiae* s.l. et perspectives émergentes avec *Microsporidia MB* : revue systématique

Oumar Mahamat ISSAC^{1,2}, Issiaka SARE¹,
Abdoulaye DIABATE¹ et Etienne BILGO^{1*}

Résumé

Le paludisme demeure un problème majeur de santé publique en Afrique subsaharienne, avec *Anopheles gambiae* s.l. comme principal vecteur. L'objectif de cette étude était de faire l'état des lieux des infections à *Wolbachia* et à *Microsporidia MB* chez *An. gambiae* s.l., ainsi que d'examiner les perspectives d'une utilisation combinée de ces symbiotes pour le contrôle vectoriel. Il s'agit d'une revue systématique des données disponibles dans Google Scholar et PubMed selon les directives PRISMA, sans restriction temporelle. La recherche a initialement identifié 7 744 publications, dont 42 articles ont été retenus après application des critères d'inclusion. Les résultats montrent que la présence naturelle de *Wolbachia* chez *An. gambiae* s.l. est rare (prévalence variant de moins de 1 % à 25 %), instable et n'induit pas d'incompatibilité cytoplasmique (IC). Les infections artificielles avec des souches induisant l'IC telles que wAlbB, wMelPop ou wPip ont été partiellement réussies mais demeurent instables sur plusieurs générations. Les données sur les interactions entre symbiotes chez les insectes suggèrent que la co-infection avec *Microsporidia MB*, connue pour sa stabilité et son effet inhibiteur sur *Plasmodium*, pourrait contribuer à renforcer la persistance et la stabilité de *Wolbachia* chez le moustique. Parmi les souches de *Wolbachia* étudiées, wAnD, wPip et wRi semblent les plus prometteuses pour induire une IC stable chez *An. gambiae* s.l. Des recherches expérimentales restent toutefois nécessaires pour valider l'efficacité de cette co-infection en conditions réelles.

Mots clés : Paludisme, *Anopheles gambiae* s.l., *Microsporidia MB*, *Wolbachia*, stabilité, Burkina Faso

¹ Institut de Recherche en Science de la Santé, Direction Régionale de l'Ouest (IRSS/DRO) /CNRST/ Centre Muraz, Bobo Dioulasso, Burkina Faso.

² Université Nazi Boni (UNB), Bobo Dioulasso, Burkina Faso.

*Auteur correspondant : Etienne BILGO : Tel: (+226) 75927866, E-mail : bilgo02@yahoo.fr , ORCID : <https://orcid.org/0000-0003-2350-9339>

State of knowledge on *Wolbachia* infection in *Anopheles gambiae* s.l. and emerging perspectives with *Microsporidia MB*: Systematic review

Abstract

Malaria remains a major public health problem in sub-Saharan Africa, with *Anopheles gambiae* s.l. as the main vector. The objective of this study was to review the status of *Wolbachia* and *Microsporidia MB* infections in *An. gambiae* s.l., as well as to examine the potential for combined use of these symbionts in vector control. This is a systematic review of available data from Google Scholar and PubMed following PRISMA guidelines, with no temporal restriction. The search initially identified 7 744 publications, of which 42 articles were retained after applying the inclusion criteria. The results show that natural *Wolbachia* presence in *An. gambiae* s.l. is rare (prevalence ranging from less than 1% to 25%), unstable, and does not induce cytoplasmic incompatibility (CI). Artificial infections with CI-inducing strains such as wAlbB, wMelPop, or wPip have been partially successful but remain unstable across several generations. Evidence from symbiont interactions in insects suggests that co-infection with *Microsporidia MB*, known for its stability and *Plasmodium*-blocking effect, could contribute to strengthening *Wolbachia* persistence and stability in the mosquito. Among the *Wolbachia* strains studied, wAnD, wPip, and wRi appear the most promising for inducing stable CI in *An. gambiae* s.l. However, further experimental research is required to validate the effectiveness of this co-infection under real conditions.

Keywords: Malaria, *Anopheles gambiae* s.l., *Microsporidia MB*, *Wolbachia*, stability, Burkina Faso

Introduction

Le paludisme, causé par le parasite *Plasmodium* et transmis par les moustiques du genre *Anopheles* (*An.*) (1), demeure un enjeu majeur de santé publique à l'échelle mondiale (2). Malgré des efforts considérables déployés pour lutter contre cette maladie, le nombre de cas de paludisme a atteint 263 millions en 2023, soit 14 millions de plus qu'en 2022 (249 millions), entraînant environ 579 000 décès (2). L'Afrique subsaharienne concentre environ 94 % des cas et 95 % des décès, parmi lesquels 80 % concernent des enfants de moins de cinq ans (2). Cette recrudescence est en partie attribuable à la résistance croissante des vecteurs aux insecticides (3), ce qui compromet l'efficacité des stratégies classiques de lutte antivectorielle. Dès lors, il devient urgent d'explorer de nouvelles approches de contrôle.

Le recours à des agents de lutte biologique, tels que les symbiotes, suscite un intérêt croissant (4). Parmi eux, les bactéries endosymbiotiques du genre *Wolbachia*, présentes naturellement chez

de nombreux arthropodes, ont démontré leur capacité à limiter la transmission d'agents pathogènes, notamment ceux responsables de maladies comme la dengue et le paludisme (5,6). Ces bactéries se transmettent verticalement et, dans certains cas, peuvent induire une incompatibilité cytoplasmique (IC). Ce phénomène se manifeste par la mort précoce des embryons issus de croisements entre mâles infectés et femelles non infectées, tandis que la viabilité est normale si la femelle porte la même souche de *Wolbachia* ou si le mâle n'est pas infecté (7,8). Ce processus confère un avantage sélectif aux femelles infectées, favorisant la propagation de la bactérie au sein des populations d'insectes (4,9–11). Ces caractéristiques font de *Wolbachia* un outil prometteur pour la lutte contre les maladies vectorielles.

Cependant, chez *An. gambiae* s.l., principal vecteur du paludisme en Afrique subsaharienne (2,12), la présence naturelle de *Wolbachia* demeure faible et instable (13–16). Les études menées à ce jour révèlent des résultats hétérogènes, allant de l'absence totale d'infection à des taux de prévalence sporadiques (17,18). De plus, les souches de *Wolbachia* identifiées naturellement chez *An. gambiae* s.l. ne semblent pas induire d'IC (15,16,19), limitant ainsi leur potentiel pour se propager efficacement dans les populations de moustiques. Les détectations rapportées font par ailleurs l'objet de controverses, certaines étant attribuées à des contaminations expérimentales ou à des infections transitoires (20,21). Ces limites constituent un frein majeur à l'exploitation de *Wolbachia* comme outil de lutte biologique contre le paludisme.

Des tentatives d'introduction artificielle de souches de *Wolbachia* capables d'induire l'IC ont été réalisées, mais avec des résultats mitigés, souvent en raison de l'instabilité de l'infection chez *An. gambiae* s.l. (6,22). Dans ce contexte, l'exploration des interactions potentielles entre *Wolbachia* et d'autres symbiotes présents chez les moustiques, tels que *Microsporidia MB*, apparaît comme une voie prometteuse. En effet, plusieurs travaux sur les symbioses chez les insectes (23–27) suggèrent que de telles associations pourraient favoriser la stabilité et la persistance des infections symbiotiques. *Microsporidia MB*, un champignon endosymbiote isolé de *An. gambiae* s.l., bloque efficacement le développement du *Plasmodium* chez le moustique et se transmet à la descendance avec une grande stabilité (28). Cependant, ce symbiote ne semble pas induire l'IC. Or, l'association de ces deux phénomènes (l'IC et le blocage du *Plasmodium*) est cruciale pour

remplacer rapidement les populations naturelles de moustiques par des individus résistants au *Plasmodium*.

L'objectif de cette revue systématique est (i) de faire l'état des connaissances sur la prévalence, la stabilité et les effets biologiques des infections à *Wolbachia* chez *An. gambiae* s.l., (ii) d'analyser les limites actuelles liées à l'absence d'incompatibilité cytoplasmique et à l'instabilité des infections, et (iii) d'examiner les perspectives émergentes d'une co-infection *Wolbachia*–*Microsporidia MB* comme stratégie innovante de contrôle du paludisme. Pour ce faire, nous présentons d'abord les données disponibles sur la prévalence naturelle et l'instabilité des infections à *Wolbachia* chez *An. gambiae* s.l., ainsi que l'absence d'incompatibilité cytoplasmique. Nous analysons ensuite les tentatives d'introduction artificielle de souches inductrices d'IC et leurs limites. Une section est consacrée à la dynamique de coexistence des symbiotes chez les insectes, afin d'éclairer les mécanismes susceptibles de favoriser la stabilité des infections symbiotiques. Enfin, nous discutons le potentiel de *Microsporidia MB* et les perspectives d'une co-infection *Wolbachia*–*Microsporidia MB* pour le contrôle du paludisme.

1. Matériel et Méthodes

1.1. Type et période d'étude

Il s'agit d'une revue systématique de la littérature conduite selon les directives PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic reviews and Meta-Analyses) (29). Ce protocole standardisé assure la transparence et la reproductibilité du processus de sélection des publications, en détaillant les critères d'inclusion et d'exclusion, le dépistage des articles et la synthèse des données (29). L'étude a été réalisée sur une période allant de novembre 2024 à octobre 2025.

1.2. Sources d'information et stratégie de recherche

Une recherche documentaire aussi exhaustive que possible a été effectuée dans les trois principales bases et moteurs de recherche : Google Scholar et PubMed, sans restriction de période de publication. La stratégie de recherche a combiné les termes suivants à l'aide de booléens : “((*Anopheles* AND *Wolbachia* OR *Microsporidia MB*) OR (endosymbionts OR endosymbiotes AND interactions) AND (*Anopheles* OR insects OR insectes)).

1.3. Critères d'inclusion et de non-inclusion

Les publications retenues pour cette revue répondaient aux critères suivants :

- des travaux décrivant des infections naturelles ou expérimentales de *Wolbachia* ou de *Microsporidia MB* chez *An. gambiae* s.l.,
- des études portant sur les effets de *Wolbachia* ou de *Microsporidia MB* sur la transmission de *Plasmodium*, sur la biologie du moustique ou sur la stabilité de l'infection,
- des documents traitant des interactions ou de la coexistence de symbiotes chez les insectes, lorsque ces résultats permettent d'éclairer les dynamiques potentielles de co-infection *Wolbachia*–*Microsporidia MB* chez *Anopheles*.

Les publications non accessibles en texte intégral, incomplètes, ou rédigées dans une autre langue que l'anglais ou le français ont été exclues.

1.4. Processus de sélection des études

Toutes les références recensées ont été importées dans Publish or Perish 8 pour l'extraction des métadonnées bibliométriques (titre, auteurs, année, source), puis transférées dans Microsoft Excel pour le tri et l'analyse. Le processus de sélection a comporté trois étapes : (i) suppression des doublons entre les bases de données, (ii) examen des titres et résumés pour écarter les études non pertinentes, et (iii) lecture intégrale des publications retenues afin de confirmer leur conformité aux critères d'inclusion.

1.5. Extraction et synthèse des données

Pour chaque étude retenue, les informations suivantes ont été extraites : (i) l'espèce d'anophèles concernée, (ii) la souche de *Wolbachia* détectée ou introduite, (iii) la prévalence ou la stabilité de l'infection, et (iv) les effets observés sur la biologie du moustique. Les données ont été synthétisées selon une approche narrative et thématique, en distinguant les infections naturelles, expérimentales et les interactions symbiotiques rapportées. Une attention particulière a été accordée aux limites actuelles des études et aux perspectives biologiques liées à la co-infection *Wolbachia*–*Microsporidia MB*.

2. Résultats

2.1. Résumé de la recherche bibliographique

La recherche bibliographique initiale a permis d'identifier un total de 7 744 publications, dont 6 660 issues de Google Scholar et 1 084 de PubMed. Après élimination des doublons et application des critères d'inclusion et de non-inclusion, 7 573 publications ont été exclues. L'examen en texte intégral a conduit à l'exclusion de 129 autres publications, en raison de l'absence de données spécifiques sur *Anopheles gambiae* s.l. ou de données incomplètes sur les symbiotes. Au final, 42 publications (toutes des articles originaux) ont été retenues pour l'analyse finale. La Figure 1 présente le diagramme de flux PRISMA du processus de sélection.

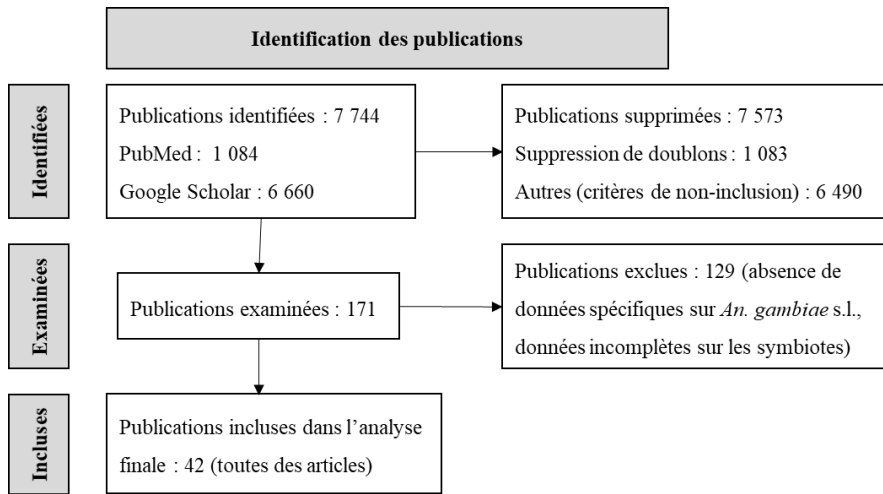


Figure 1 : Diagramme de sélection des publications (29)

2.2. Répartition des études retenues

Les études incluses ont été publiées entre 1986 et 2025, avec une augmentation notable du nombre de travaux après 2015, traduisant un intérêt croissant pour les symbiotes chez les anophèles. La majorité des études provenaient d'équipes de recherche basées en Afrique (n=21), suivies par celles d'Asie (n=7), d'Amérique (n=6), d'Europe (n=5) et d'Australie (n=4). Pour les travaux réalisés dans le cadre de collaborations multinationales, seul le pays où les échantillons ont été collectés (pays d'origine) a été retenu pour la classification géographique.

2.3. Infections à *Wolbachia* chez *An. gambiae* s.l. : prévalence naturelle faible, instabilité et absence d'incompatibilité cytoplasmique

Chez les moustiques du complexe *An. gambiae* s.l., la bactérie endosymbiotique *Wolbachia* se caractérise par une faible prévalence, une distribution géographique hétérogène et une instabilité fréquente. La première détection d'une souche de *Wolbachia* (wAnga) chez *An. gambiae* s.l. a été rapportée au Burkina Faso, avec une prévalence moyenne estimée à 11,8 %, mais sans confirmation d'une transmission stable (13). Des infections similaires ont ensuite été signalées dans plusieurs pays africains, notamment au Mali (15), au Sénégal (30), en République démocratique du Congo (31), en Tanzanie (32), ainsi que dans d'autres pays du continent (Tableau I). Ces études ont identifié diverses souches, détectées à des fréquences variant généralement entre 1 % et 25 %, atteignant ponctuellement 78 % (15). Cependant, la plupart de ces infections n'ont pas été associées à une transmission maternelle ni à une IC (Tableau I), suggérant des infections transitoires ou accidentelles. En revanche, des prévalences plus élevées et potentiellement stables ont été observées chez des espèces hors complexe *gambiae*, telles que *An. moucheti*, *An. demeilloni* et *An. nili* en Afrique centrale (33,34), ainsi que chez certaines espèces d'Asie du Sud-Est (35). A ce jour, environ 37 espèces du genre *Anopheles*, ainsi qu'un hybride (*An. gambiae/melas*), ont été identifiées comme porteuses naturelles de *Wolbachia*. Toutefois, ces infections demeurent peu fréquentes, présentent une transmission verticale limitée, n'induisent que rarement une IC, et leur répartition géographique reste hétérogène (voir Tableau I).

Des gènes responsables de l'IC (*cifA* et *cifB*, cytoplasmic incompatibility factor A/B) ont été identifiés dans certaines souches de *Wolbachia* (36). Cependant, ces gènes sont absents chez les souches wAnga (34).

2.4. Efforts d'introduction artificielle de *Wolbachia* dans les populations de *An. gambiae* s.l. pour induire l'IC et leurs limites

Plusieurs tentatives ont été menées pour introduire artificiellement *Wolbachia* chez les moustiques du complexe *An. gambiae*, dans l'objectif d'induire une IC et ainsi limiter la transmission du paludisme. Cependant, ces efforts se sont heurtés à des limites majeures, notamment l'échec à maintenir une infection stable au sein des populations de moustiques (Tableau II).

Tableau I : Infections naturelles à *Wolbachia* rapportées chez les moustiques du genre *Anopheles* dans le monde

Souche de <i>Wolbachia</i>	Espèce de <i>Anopheles</i>	Individus testés (n)	Prévalence (%)	IC	Transmission verticale	Pays	Référence
wAnga	<i>An. gambiae</i>	24	4,2	Non	Non	Burkina Faso	(13,14,16)
wAnga	<i>An. coluzzii</i>	36–42	7,1–19,44	Non	Non	Burkina Faso	(13,14,16)
wAnga	<i>An. gambiae</i> s.l.	25–116	46–78	Non	Faible	Mali	(15)
wAnfu	<i>An. funestus</i>	247	1,2	NA	NA	Sénégal	(30)
wAnga	<i>An. gambiae</i>	16–28	8–21,4	No	Non	RDC	(37)
wAnga	<i>An. arabiensis</i>	2	50	NA	NA	RDC	(37)
wAnsA	<i>An. species A</i>	2–33	91–100	NA	NA	RDC	(37)
wAnM	<i>An. moucheti</i>	1	100	NA	NA	RDC	(37)
wAnga	<i>An. coluzzii</i>	12	4,2	NA	NA	Ghana	(37)
wAnga	<i>An. arabiensis</i>	65–147	3,1–7,5	NA	NA	Tanzanie	(32)
NA	<i>An. gambiae</i>	4–20	5–25	NA	NA	Benin	(38)
NA	<i>An. coluzzii</i>	32	3,1	NA	NA	Benin	(38)
NA	<i>An. gambiae</i>	44	11	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. coluzzii</i>	58	3	NA	NA	Gabon	(33)
wAnM	<i>An. moucheti</i>	42	71	NA	Oui	Gabon	(33)
NA	<i>An. nigeriensis</i>	27	4	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. "GAB-2"</i>	8	63	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. "GAB-3"</i>	1	100	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. funestus</i>	37	5	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. implexus</i>	26	4	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. jehudensis</i>	2	50	NA	NA	Gabon	(33)
wAnni	<i>An. nili</i>	19	58	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. carnevalei</i>	29	7	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. hancocki</i>	41	2	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. coustani</i>	35	6	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. paludis</i>	16	6	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. marshallii</i>	42	5	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. vinckei</i>	30	10	NA	NA	Gabon	(33)
NA	<i>An. balabacensis</i>	19	21,1	NA	NA	Gabon	(33)
wAnga	<i>An. gambiae</i>	48–143	2,08–2,8	NA	NA	Guinée	(31)
wAnga	Hybride <i>An. gambiae/melas</i>	15	40	NA	NA	Guinée	(31)
wAnga	<i>An. melas</i>	138	11,59	NA	NA	Guinée	(31)
wAnsX	<i>An. species X</i>	1	100	NA	NA	Guinée	(31)
NA	<i>An. minimus</i>	90	0,033	NA	NA	Myanmar	(39)
NA	<i>An. dirus</i>	12	0,08	NA	NA	Myanmar	(39)
NA	<i>An. maculatus</i>	90	0,04	NA	NA	Myanmar	(39)
NA	<i>An. pseudowillmori</i>	11	0,09	NA	NA	Myanmar	(39)
NA	<i>An. baimaii</i>	93	0,02	NA	NA	Myanmar	(39)

Souche de <i>Wolbachia</i>	Espèce de <i>Anopheles</i>	Individus testés (n)	Prévalence (%)	IC	Transmission verticale	Pays	Référence
NA	<i>An. savadwongporni</i>	68	0,01	NA	NA	Myanmar	(39)
wAnga	<i>An. gambiae</i>	5341	0,54	NA	NA	Burkina Faso	(21)
NA	<i>An. stephensi</i>	24–50	4–15,2	NA	NA	Ethiopie	(40)
wAnM	<i>An. moucheti</i>	1086	56,6	cifA/B	Yes	Cameroun	(34)
wAnD	<i>An. demeilloni</i>	302	38,7	cifA/B	NA	Kenya	(34)
wAnD	<i>An. demeilloni</i>	8–178	89,3–100	cifA/B	Yes	RDC	(34)
NA	<i>An. balabacensis</i>	19	21,1	NA	NA	Malaisie	(35)
NA	<i>An. introlatus</i>	54	31,5	NA	NA	Malaisie	(35)
NA	<i>An. macarthurii</i>	4	25	NA	NA	Malaisie	(35)
NA	<i>An. latens</i>	8	50	NA	NA	Malaisie	(35)
NA	<i>An. maculatus</i>	9	22,2	NA	NA	Malaisie	(35)
NA	<i>An. barbirostris</i>	10	50	NA	NA	Malaisie	(35)
NA	<i>An. luyecanus</i>	18	50	NA	NA	Malaisie	(35)
NA	<i>An. sinensis</i>	7	57,1	NA	NA	Malaisie	(35)

NA : Non applicable

Tableau II : Tentatives d'introduction artificielle de *Wolbachia* chez *An. gambiae* s.l. et limites observées

Souche de <i>Wolbachia</i>	Hôte naturel	Gènes <i>cifA/B</i>	Compatibilité avec <i>An. gambiae</i> s.l.	Principales limites	Référence
wAnD	<i>An. demeilloni</i>	Présents et stables	Potentiellement compatible	NA	(19)
wPip	<i>Culex pipiens</i>	Fonctionnels	Compatible (in vitro)	Infection transitoire	(36,41)
wAlbB	<i>Ae. Albopictus</i>	Présents	Compatible (in vitro)	Infection transitoire	(6,52–55)
wRi	<i>Drosophila simulans</i>	Fonctionnels	Compatible (in vitro)	Infection transitoire	(22,52,56,57)
wMelPo	<i>D. melanogaster</i>	Fonctionnels	Compatible (in vitro)	Infection transitoire	(6)

2.5. Dynamique de coexistence des symbiotes chez les insectes

La transmission verticale des communautés endosymbiotiques chez les insectes révèle des interactions complexes entre symbiotes, influençant leur persistance et leur dynamique d’infection. Plusieurs études ont rapporté des associations stables et souvent synergiques entre différents symbiotes (Tableau III).

Tableau III : Exemples de coexistence de symbiotes chez divers insectes

Hôte	Symbiotes impliqués	Type d’interaction	Effets observés	Référence
<i>Culex pipiens</i>	<i>Wolbachia</i> – CpDV	Synergie	Transmission verticale de CpDV renforcée	(23,24)
<i>Aedes aegypti</i>	<i>Pseudomonas</i> – <i>Asaia</i> – <i>Clostridium</i>	Facilitation directe	<i>Pseudomonas</i> renforce la stabilité de <i>Asaia</i> et de <i>Clostridium</i>	(26)
<i>Aedes albopictus</i>	<i>Acinetobacter</i> – <i>Asaia</i>	Coexistence stable	Potentiel effet synergique	(41)
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Serratia symbiotica</i> – <i>Rickettsiella viridis</i> .	Synergie	Transmission mutuelle renforcée	(27)
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Rickettsia</i> – <i>Hamiltonella defensa</i>	Synergie	Transmission mutuelle renforcée	(27)
<i>Cinara cedri</i>	<i>Buchnera aphidicola</i> – <i>Serratia symbiotica</i>	Mutualisme obligatoire	Compensation métabolique	(42–44)
<i>Bemisia tabaci</i>	<i>Wolbachia</i> – <i>Rickettsia</i>	Co-transmission verticale	Transmission stable (83–100 %)	(45)
<i>Cimex lectularius</i>	<i>Wolbachia</i> – <i>Rickettsia</i> – <i>Cardinium</i>	Echange génétique	Evolution vers un symbiote obligatoire	(46,47)

CpDV : *Culex pipiens* densovirus

2.6. Potentiel de *Microsporidia MB* et synergies possibles avec *Wolbachia* chez *An. gambiae* s.l.

Microsporidia MB colonise naturellement *An. gambiae* s.l. de manière stable, sans effet délétère sur la fitness (28,48,49). Sa transmission verticale stable et son impact inhibiteur sur *Plasmodium* ont été démontrés dans des conditions naturelles et expérimentales (Tableau IV).

Tableau IV : Potentiel de *Microsporidia MB* comme symbiote bloquant de *Plasmodium* chez les espèces de *An. gambiae* s.l.

Espèce de <i>Anopheles</i>	Prévalence (%) naturelle de <i>Microsporidia MB</i>	Transmission verticale	Effet sur <i>Plasmodium</i>	Référence
<i>An. arabiensis</i> (Kenya)	0–9	Observée (45-100 %)	Bloque	(28)
<i>An. gambiae</i> (Kenya)	0–2,2	Observée (59-61 %)	Non applicable	(50)
<i>An. arabiensis</i> (Kenya)	NA	Observée (61%)	Bloque	(49)
<i>An. gambiae</i> (Burkina Faso)	21,78	Observée	Bloque	(51)
<i>An. coluzzii</i> (Burkina Faso)	16,89	Observée	Bloque	(51)

Aucune co-infection de *Microsporidia MB* et *Wolbachia* n’a encore été rapportée chez *Anopheles*, mais certaines souches de *Wolbachia*, porteurs de gènes *cifA/B*, pourraient être compatibles avec *An. gambiae* s.l. (voir Tableau II). En se basant sur les interactions observées chez d’autres insectes (section 2.5), une coexistence stable ou une synergie avec *Microsporidia MB* n’est pas à exclure.

3. Discussion

3.1. Instabilité et controverse autour de l’infection à *Wolbachia*

Les difficultés à établir une infection stable chez les anophèles constituent le principal obstacle au développement d’une stratégie de contrôle du paludisme basée sur *Wolbachia* (6). Contrairement à *Aedes aegypti* où des souches telles que *wMel* ou *wAlbB* ont été stabilisées et utilisées avec succès pour bloquer la transmission de la dengue (53,55,58), les tentatives de transinfection chez *Anopheles* se heurtent

à une absence de transmission verticale stable (section 2.4., Tableau III).

Plusieurs facteurs ont été proposés pour expliquer cette instabilité (6,59,60). Des analyses cellulaires et moléculaires suggèrent que l'environnement cellulaire du moustique *Anopheles* est défavorable à la réplication de *Wolbachia*, notamment en raison d'interférences mitochondriales, de réponses immunitaires spécifiques et d'un déséquilibre métabolique entre l'hôte et le symbiote (6,59,60). Ces contraintes entraînent une densité bactérienne faible, souvent inférieure au seuil requis pour assurer une transmission maternelle stable ou induire une IC significative, comme l'ont montré Walker *et al.* (34) dans des espèces où une forte densité ovarienne conditionne la stabilité de l'infection. Les controverses entourant la présence naturelle de *Wolbachia* chez les anophèles renforcent cette hypothèse. En effet, certains travaux remettent en question la présence naturelle même de *Wolbachia* chez *An. gambiae* s.l., suggérant que les détections pourraient résulter de contaminations expérimentales ou d'infections transitoires (20,21).

De plus, une revue systématique sur la détection de *Wolbachia* chez ce moustique suggère que les signalements pourraient être liés à la présence de nématodes filaires hébergeant *Wolbachia*, plutôt qu'à une réelle infection du moustique lui-même (61). Ces filaires, qui entretiennent une relation mutualiste avec *Wolbachia* (62,63), sont encore présentes dans les populations de *An. gambiae* s.l. (64), ce qui rend cette hypothèse plausible.

Une autre étude, menée par Hughes *et al.* (6), a mis en évidence l'absence d'infection germinale à *Wolbachia* chez *An. gambiae* s.l., ce qui pourrait expliquer l'absence d'infection naturelle stable. Kambris *et al.* (65) ainsi que Hughes *et al.* (22) ont également évoqué la possibilité d'infections transitoires en raison de la faible transmission verticale (46,66). A l'inverse, certains travaux suggèrent que l'instabilité de *Wolbachia* chez les anophèles pourrait être due à une compétition avec d'autres microorganismes, notamment des bactéries des genres *Asaia*, *Spiroplasma* ou *Variovorax* (18,22,37,66,67). Ces interactions négatives, bien documentées chez *Drosophila* (68), pourraient compromettre la transmission verticale en réduisant la densité bactérienne chez l'hôte moustique. Enfin, l'absence d'IC observée chez la majorité des souches naturelles d'anophèles, telles que wAnga, serait liée à l'absence des gènes *cifA* et *cifB* (34), qui sont responsables de l'IC

dans d'autres souches de *Wolbachia* (36). Ces observations mettent en évidence les difficultés majeures à exploiter *Wolbachia* dans les stratégies de contrôle de *An. gambiae* s.l.

3.2. Perspectives d'une co-infection *Wolbachia*–*Microsporidia* MB chez *An. gambiae* s.l.

Les résultats présentés en section 2.6 montrent que *Microsporidia* MB colonise naturellement *An. gambiae* s.l. de manière stable, sans effet délétère sur la fitness, et qu'il bloque efficacement *Plasmodium* (Tableau IV). A l'inverse, *Wolbachia* demeure instable chez *An. gambiae* s.l., avec une faible transmission verticale et une prévalence naturelle limitée (section 2.3).

Une piste prometteuse pour surmonter ces limites consisterait à établir une co-infection *Wolbachia*–*Microsporidia* MB chez ce vecteur. En effet, les observations issues d'autres insectes (section 2.5, Tableau III) suggèrent que la présence de certains symbiotes peut favoriser la stabilité d'autres au sein du même hôte, via des interactions métaboliques et immunitaires mutualistes. Un argument supplémentaire en faveur de cette approche repose sur le fait que *Wolbachia* et *Microsporidia* MB partagent des propriétés immunomodulatrices et anti-*Plasmodium* similaires, notamment par l'activation de gènes tels que CLIP, PGRP-LD, cecropin-2 et gambicine (28,69–73). Cette convergence fonctionnelle pourrait entraîner un effet synergique sur l'immunité de l'hôte et la suppression de *Plasmodium*. Cette hypothèse s'inscrit dans le cadre conceptuel proposé par Hughes et Rasgon (74), qui suggéraient que l'introduction d'une plus grande diversité de micro-organismes pourrait améliorer la stabilité des infections à *Wolbachia* chez les anophèles.

L'identification récente de souches de *Wolbachia* portant des gènes *cifA* et *cifB* fonctionnels, et potentiellement compatibles avec *An. gambiae* s.l. (voir Tableau II), ouvre la voie à des co-infections expérimentales avec *Microsporidia* MB. Ces co-infections pourraient permettre l'établissement d'infections stables à *Wolbachia*, capables d'induire une CI durable chez ce vecteur majeur du paludisme.

Malgré ce potentiel, l'absence actuelle de modèle expérimental de co-infection stable laisse penser à la nécessité de recherches complémentaires pour évaluer : la compatibilité tissulaire, la transmission maternelle, la dynamique de co-infection, et l'impact combiné sur la compétence vectorielle.

3.3. Implications pour le contrôle du paludisme

Les résultats compilés suggèrent que les approches basées sur les symbiotes pourraient constituer un complément prometteur aux stratégies classiques de lutte antivectorielle. Dans les régions africaines où *An. gambiae* s.l. reste le principal vecteur, la combinaison de *Wolbachia* et de *Microsporidia MB* présente un potentiel théorique pour réduire la transmission du *Plasmodium* et renforcer la résilience face à la résistance aux insecticides (3). Toutefois, ces conclusions doivent être interprétées avec prudence, car les données actuellement disponibles proviennent d'études menées séparément sur des infections uniques à *Microsporidia MB* ou à *Wolbachia*, ainsi que d'analyses des dynamiques de co-infections symbiotiques décrites chez d'autres insectes plutôt que chez *An. gambiae* s.l. La transposition au terrain dépendra de plusieurs facteurs clés : (i) la stabilité et la transmission intergénérationnelle des infections symbiotiques dans des populations naturelles, (ii) l'évaluation des risques écologiques et de biosécurité liés à la libération de moustiques co-infectés, et (iii) l'acceptabilité socioculturelle de ces interventions. Par conséquent, si la co-infection *Wolbachia*–*Microsporidia MB* constitue une piste prometteuse, son efficacité réelle dans des conditions naturelles reste à valider par des études expérimentales et des essais pilotes rigoureux.

3.4. Limites de la revue

La rigueur méthodologique et la sélection stricte des études constituent les points forts de cette revue. Néanmoins, la restriction aux articles en texte intégral et l'insuffisance de données pour certaines zones géographiques peuvent restreindre la portée et la généralisation des conclusions.

3.5. Schéma conceptuel des interactions *Wolbachia*–*Microsporidia MB* chez *Anopheles gambiae* s.l.

Le schéma ci-dessous (**Figure 2**) présente de manière compacte les interactions potentielles entre *Microsporidia MB*, *Wolbachia*, le moustique *Anopheles gambiae* s.l. et le parasite *Plasmodium*. Les nœuds sont codés par couleur pour distinguer les symbiotes (*Microsporidia MB* en vert, *Wolbachia* en bleu), l'hôte (*An. gambiae* s.l. en gris) et le parasite (*Plasmodium* en rouge). Les flèches illustrent les types de transmission et d'effets : les flèches continues vertes indiquent les interactions confirmées, notamment la transmission verticale stable de *Microsporidia MB* et son inhibition du

développement de *Plasmodium*, tandis que les flèches pointillées violettes représentent des mécanismes hypothétiques, comme la persistance possible de *Wolbachia* en contexte de co-infection et ses effets indirects sur *Microsporidia MB*. Ce schéma conceptuel synthétise les connaissances actuelles issues de la littérature, met en évidence les interactions établies et potentielles entre les deux symbiotes et leur hôte, et identifie les zones nécessitant des investigations expérimentales complémentaires.

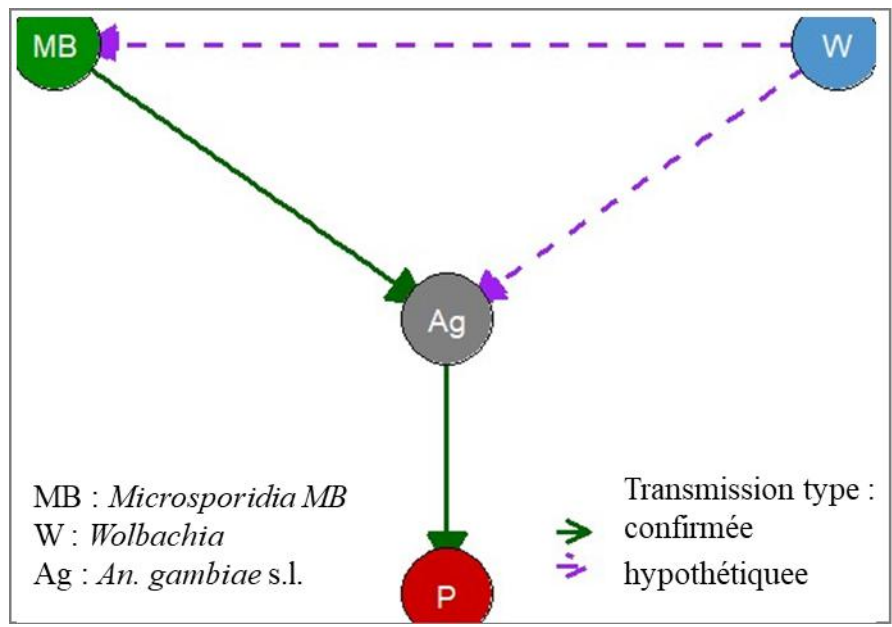


Figure 2 : Schéma conceptuel des interactions potentielles entre *Wolbachia* et *Microsporidia MB* chez *Anopheles gambiae* s.l. et leurs implications pour la transmission du *Plasmodium*.

Conclusion

Cette revue met en évidence la faible prévalence et l’instabilité des infections à *Wolbachia* chez *Anopheles gambiae* s.l., à la différence du succès observé chez d’autres moustiques vecteurs. Cette instabilité semble liée à une incompatibilité cellulaire et métabolique entre *Wolbachia* et l’hôte. Les études révèlent également qu’elle peut être attribuée à une compétition avec d’autres micro-organismes comme *Spiroplasma* et *Asaia*. A l’inverse, *Microsporidia MB* présente une transmission verticale stable et un effet anti-*Plasmodium* marqué, sans impact négatif sur la fitness. La combinaison de ces deux symbiotes apparaît comme une voie innovante pour surmonter les obstacles liés à

l'instabilité de *Wolbachia* et renforcer la résistance du moustique au parasite. L'identification de souches porteuses des gènes *cifA/B* fonctionnels, associée à la capacité immunomodulatrice de *Microsporidia MB*, ouvre des perspectives prometteuses pour le développement de cette stratégie innovante. Des recherches expérimentales restent toutefois nécessaires pour valider la compatibilité, la transmission et l'efficacité de cette co-infection en conditions réelles.

Remerciements

Cette étude est financée par la subvention African Research Initiative for Scientific Excellence (ARISE) (référence : ARISE-PP-143) attribuée au Dr Etienne Bilgo. Le programme ARISE est financé par l'Union européenne et mis en œuvre par l'Académie africaine des sciences, en partenariat avec la Commission de l'Union africaine et la Commission européenne.

Références bibliographiques

1. Cox FE. History of the discovery of the malaria parasites and their vectors. *Parasites Vectors*. 2010;3(1):5.
2. World Health Organization. World malaria report [Internet]. Geneva; 2025 [cited 2026 Jan 14]. Available from: <https://www.who.int/teams/global-malaria-programme/reports/world-malaria-report-2025>
3. Namountougou M, Soma DD, Kientega M, Balboné M, Kaboré DPA, Drabo SF, et al. Insecticide resistance mechanisms in *Anopheles gambiae* complex populations from Burkina Faso, West Africa. *Acta Tropica*. 2019 Sept;197:105054.
4. Werren JH, Baldo L, Clark ME. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nat Rev Microbiol*. 2008 Oct;6(10):741–51.
5. Bourtzis K, Dobson SL, Xi Z, Rasgon JL, Calvitti M, Moreira LA, et al. Harnessing mosquito–*Wolbachia* symbiosis for vector and disease control. *Acta Tropica*. 2014 Apr;132:S150–63.

6. Hughes GL, Koga R, Xue P, Fukatsu T, Rasgon JL. *Wolbachia* infections are virulent and inhibit the human malaria parasite *Plasmodium falciparum* in *Anopheles gambiae*. Schneider DS, editor. *PLoS Pathog*. 2011 May 19;7(5):e1002043.
7. Weinert LA, Araujo-Jnr EV, Ahmed MZ, Welch JJ. The incidence of bacterial endosymbionts in terrestrial arthropods. *Proc R Soc B*. 2015 May 22;282(1807):20150249.
8. Bailly-Bechet M, Martins-Simões P, Szöllősi GJ, Mialdea G, Sagot MF, Charlat S. How long does *Wolbachia* remain on board? *Molecular Biology and Evolution*. 2017 May;34(5):1183–93.
9. Shropshire JD, Leigh B, Bordenstein SR. Symbiont-mediated cytoplasmic incompatibility: What have we learned in 50 years? *eLife*. 2020 Sept 25;9:e61989.
10. Kaur R, Shropshire JD, Cross KL, Leigh B, Mansueto AJ, Stewart V, et al. Living in the endosymbiotic world of *Wolbachia*: A centennial review. *Cell Host & Microbe*. 2021 June;29(6):879–93.
11. Shropshire JD, Rosenberg R, Bordenstein SR. The impacts of cytoplasmic incompatibility factor (*cifA* and *cifB*) genetic variation on phenotypes. Presgraves D, editor. *Genetics*. 2021 Mar 3;217(1):iyaa007.
12. Takken W, Charlwood D, Lindsay SW. The behaviour of adult *Anopheles gambiae*, sub-Saharan Africa's principal malaria vector, and its relevance to malaria control: a review. *Malar J*. 2024 May 23;23(1):161.
13. Baldini F, Segata N, Pompon J, Marcenac P, Robert Shaw W, Dabiré RK, et al. Evidence of natural *Wolbachia* infections in field populations of *Anopheles gambiae*. *Nat Commun*. 2014 June 6;5(1):3985.
14. Estelle DL, Jacques GE, Issiaka S, Lovett B, Abdoulaye D, Etienne B. Unstable laboratory *Wolbachia* strain wAnga is negatively correlated with *Plasmodium falciparum* in wild malaria vectors. *Sci Rep*. 2025 May 22;15(1):17732.
15. Gomes FM, Hixson BL, Tyner MDW, Ramirez JL, Canepa GE, Alves E Silva TL, et al. Effect of naturally occurring *Wolbachia* in *Anopheles gambiae s.l.* mosquitoes from Mali on *Plasmodium falciparum* malaria transmission. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2017 Nov 21;114(47):12566–71.

16. Shaw WR, Marcenac P, Childs LM, Buckee CO, Baldini F, Sawadogo SP, et al. *Wolbachia* infections in natural *Anopheles* populations affect egg laying and negatively correlate with *Plasmodium* development. *Nat Commun*. 2016 May 31;7(1):11772.
17. Bamou R, Diarra AZ, Mayi MPA, Djiappi-Tchamen B, Antonio-Nkondjio C, Parola P. *Wolbachia* detection in field-collected mosquitoes from Cameroon. *Insects*. 2021 Dec 17;12(12):1133.
18. Ilbeigi Khamseh Nejad M, Cappelli A, Damiani C, Falcinelli M, Catapano PL, Nanfack-Minkeu F, et al. *Wolbachia* and *Asaia* distribution among different mosquito vectors is affected by tissue localization and host species. *Microorganisms*. 2024 Mar 8;12(3):545.
19. Quek S, Cerdeira L, Jeffries CL, Tomlinson S, Walker T, Hughes GL, et al. *Wolbachia* endosymbionts in two *Anopheles* species indicates independent acquisitions and lack of prophage elements. *Microbial Genomics*. 2022 Apr 26;8(4):000805.
20. Chrostek E, Gerth M. Is *Anopheles gambiae* a natural host of *Wolbachia* ? Moran NA, editor. *mBio*. 2019 June 25;10(3):e00784-19.
21. Sawadogo SP, Kabore DA, Tibiri EB, Hughes A, Gnankine O, Quek S, et al. Lack of robust evidence for a *Wolbachia* infection in *Anopheles gambiae* from Burkina Faso. *Medical Vet Entomology*. 2022 Sept;36(3):301–8.
22. Hughes GL, Dodson BL, Johnson RM, Murdock CC, Tsujimoto H, Suzuki Y, et al. Native microbiome impedes vertical transmission of *Wolbachia* in *Anopheles* mosquitoes. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2014 Aug 26;111(34):12498–503.
23. Altinli M, Soms J, Ravallec M, Justy F, Bonneau M, Weill M, et al. Sharing cells with *Wolbachia* : the transovarian vertical transmission of *Culex pipiens* densovirus. *Environmental Microbiology*. 2019 Sept;21(9):3284–98.
24. Altinli M, Lequime S, Atyame C, Justy F, Weill M, Sicard M. *Wolbachia* modulates prevalence and viral load of *Culex pipiens* densoviruses in natural populations. *Molecular Ecology*. 2020 Oct;29(20):4000–13.

25. Aželytė J, Maitre A, Abuin-Denis L, Wu-Chuang A, Žiegytė R, Mateos-Hernandez L, et al. Nested patterns of commensals and endosymbionts in microbial communities of mosquito vectors. *BMC Microbiol.* 2024 Oct 26;24(1):434.
26. Hegde S, Khanipov K, Albayrak L, Golovko G, Pimenova M, Saldaña MA, et al. Microbiome interaction networks and community structure from laboratory-reared and field-collected *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Culex quinquefasciatus* mosquito vectors. *Front Microbiol.* 2018 Sept 10;9:2160.
27. Rock DI, Smith AH, Joffe J, Albertus A, Wong N, O'Connor M, et al. Context-dependent vertical transmission shapes strong endosymbiont community structure in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Molecular Ecology.* 2018 Apr;27(8):2039–56.
28. Herren JK, Mbaisi L, Mararo E, Makhulu EE, Mobegi VA, Butungi H, et al. A microsporidian impairs *Plasmodium falciparum* transmission in *Anopheles arabiensis* mosquitoes. *Nat Commun.* 2020 May 4;11(1):2187.
29. Page MJ, McKenzie JE, Bossuyt PM, Boutron I, Hoffmann TC, Mulrow CD, et al. The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviews. *BMJ.* 2021 Mar 29;n71.
30. Niang EHA, Bassene H, Makoundou P, Fenollar F, Weill M, Mediannikov O. First report of natural *Wolbachia* infection in wild *Anopheles funestus* population in Senegal. *Malar J.* 2018 Dec;17(1):408.
31. Jeffries CL, Cansado-Utrilla C, Beavogui AH, Stica C, Lama EK, Kristan M, et al. Evidence for natural hybridization and novel *Wolbachia* strain superinfections in the *Anopheles gambiae* complex from Guinea. *R Soc open sci.* 2021 Apr;8(4):rsos.202032, 202032.
32. Baldini F, Rougé J, Kreppel K, Mkandawile G, Mapua SA, Sikulu-Lord M, et al. First report of natural *Wolbachia* infection in the malaria mosquito *Anopheles arabiensis* in Tanzania. *Parasites Vectors.* 2018 Dec;11(1):635.
33. Ayala D, Akone-Ella O, Rahola N, Kengne P, Ngangue MF, Mezeme F, et al. Natural *Wolbachia* infections are common in the

major malaria vectors in Central Africa. *Evolutionary Applications*. 2019 Sept;12(8):1583–94.

34. Walker T, Quek S, Jeffries CL, Bandibabone J, Dhokiya V, Bamou R, et al. Stable high-density and maternally inherited *Wolbachia* infections in *Anopheles moucheti* and *Anopheles demeilloni* mosquitoes. *Current Biology*. 2021 June;31(11):2310-2320.e5.
35. Wong ML, Liew JWK, Wong WK, Pramasivan S, Mohamed Hassan N, Wan Sulaiman WY, et al. Natural *Wolbachia* infection in field-collected *Anopheles* and other mosquito species from Malaysia. *Parasites Vectors*. 2020 Dec;13(1):414.
36. Adams KL, Abernathy DG, Willett BC, Selland EK, Itoe MA, Catteruccia F. *Wolbachia cifB* induces cytoplasmic incompatibility in the malaria mosquito vector. *Nat Microbiol*. 2021 Nov 24;6(12):1575–82.
37. Jeffries CL, Lawrence GG, Golovko G, Kristan M, Orsborne J, Spence K, et al. Novel *Wolbachia* strains in *Anopheles* malaria vectors from Sub-Saharan Africa. *Wellcome Open Res*. 2018 Nov 27;3:113.
38. Ahouandjinou MJ, Sovi A, Sidick A, Sewadé W, Koukpo CZ, Chitou S, et al. First report of natural infection of *Anopheles gambiae* s.s. and *Anopheles coluzzii* by *Wolbachia* and *Microsporidia* in Benin: a cross-sectional study. *Malar J*. 2024 Mar 11;23(1):72.
39. Sawasdichai S, Chaumeau V, Dah T, Kulabkeeree T, Kajeechiwa L, Phanaphadungtham M, et al. Detection of diverse *Wolbachia* 16S rRNA sequences at low titers from malaria vectors in Kayin state, Myanmar. *Wellcome Open Res*. 2019 Nov 5;4:11.
40. Waymire E, Duddu S, Yared S, Getachew D, Dengela D, Bordenstein SR, et al. *Wolbachia* 16S rRNA haplotypes detected in wild *Anopheles stephensi* in eastern Ethiopia. *Parasites Vectors*. 2022 Dec;15(1):178.
41. Minard G, Tran FH, Raharimalala FN, Hellard E, Ravelonandro P, Mavingui P, et al. Prevalence, genomic and metabolic profiles of *Acinetobacter* and *Asaia* associated with field-caught *Aedes albopictus* from Madagascar. *FEMS Microbiol Ecol*. 2013 Jan;83(1):63–73.

42. Gómez-Valero L, Soriano-Navarro M, Pérez-Brocal V, Heddi A, Moya A, García-Verdugo JM, et al. Coexistence of *Wolbachia* with *Buchnera aphidicola* and a secondary symbiont in the aphid *Cinara cedri*. *J Bacteriol*. 2004 Oct;186(19):6626–33.
43. Pérez-Brocal V, Gil R, Ramos S, Lamelas A, Postigo M, Michelena JM, et al. A small microbial genome: The end of a long symbiotic relationship? *Science*. 2006 Oct 13;314(5797):312–3.
44. Lamelas A, Pérez-Brocal V, Gómez-Valero L, Gosalbes MJ, Moya A, Latorre A. Evolution of the secondary symbiont “*Candidatus Serratia symbiotica*” in aphid species of the subfamily Lachninae. *Appl Environ Microbiol*. 2008 July;74(13):4236–40.
45. Lv N, Peng J, He ZQ, Wen Q, Su ZQ, Ali S, et al. The dynamic distribution of *Wolbachia* and *Rickettsia* in AsiaII1 *Bemisia tabaci*. *Insects*. 2023 Apr 21;14(4):401.
46. Nikoh N, Hosokawa T, Moriyama M, Oshima K, Hattori M, Fukatsu T. Evolutionary origin of insect– *Wolbachia* nutritional mutualism. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2014 July 15;111(28):10257–62.
47. Hosokawa T, Koga R, Kikuchi Y, Meng XY, Fukatsu T. *Wolbachia* as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2010 Jan 12;107(2):769–74.
48. Parry ERS, Pevsner R, Poulton BC, Purusothaman DK, Adam AI, Issiaka S, et al. Imaging the lifecycle of *Microsporidia* sp. *MB* in *Anopheles coluzzii* from western Burkina Faso reveals octosporogony. *mSphere*. 2025 June 25;10(6):e0085124.
49. Onchuru TO, Makhulu EE, Ronnie PC, Mandere S, Otieno FG, Gichuhi J, et al. The *Plasmodium* transmission-blocking symbiont, *Microsporidia MB*, is vertically transmitted through *Anopheles arabiensis* germline stem cells. Ferreira MU, editor. *PLoS Pathog*. 2024 Nov 11;20(11):e1012340.
50. Nattoh G, Onyango B, Makhulu EE, Omoke D, Ang’ang’o LM, Kamau L, et al. *Microsporidia MB* in the primary malaria vector *Anopheles gambiae* sensu stricto is avirulent and undergoes maternal and horizontal transmission. *Parasit Vectors*. 2023 Sept 25;16(1):335.
51. Millogo SA, Bilgo E, Saré I, Lamy DL, Gnambani EJ, Konkobo M, et al. Transgenerational and sexual auto-dissemination within

Anopheles mosquitoes of the malaria parasite transmission blocking *Microsporidia* sp. *MB* in Burkina Faso. *ABB*. 2024;15(11):655–73.

52. Rasgon JL, Ren X, Petridis M. Can *Anopheles gambiae* be infected with *Wolbachia pipientis*? Insights from an in vitro system. *Appl Environ Microbiol*. 2006 Dec;72(12):7718–22.
53. Axford JK, Ross PA, Yeap HL, Callahan AG, Hoffmann AA. Fitness of wAlbB *Wolbachia* infection in *Aedes aegypti*: Parameter estimates in an outcrossed background and potential for population invasion. *The American Society of Tropical Medicine and Hygiene*. 2016 Mar 2;94(3):507–16.
54. Dobson SL, Marsland EJ, Rattanadechakul W. *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility in single-and superinfected *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *me*. 2001 May 1;38(3):382–7.
55. Ahmad NA, Mancini MV, Ant TH, Martinez J, Kamarul GMR, Nazni WA, et al. *Wolbachia* strain wAlbB maintains high density and dengue inhibition following introduction into a field population of *Aedes aegypti*. *Phil Trans R Soc B*. 2021 Feb 15;376(1818):20190809.
56. Weeks AR, Turelli M, Harcombe WR, Reynolds KT, Hoffmann AA. From parasite to mutualist: rapid evolution of *Wolbachia* in natural populations of *Drosophila*. Keller L, editor. *PLoS Biol*. 2007 Apr 17;5(5):e114.
57. Hoffmann AA, Turelli M, Simmons GM. Unidirectional incompatibility between populations of *Drosophila simulans*. *Evolution*. 1986 July;40(4):692–701.
58. Mancini MV, Murdochy SM, Bilgo E, Ant TH, Gingell D, Gnambani EJ, et al. *Wolbachia* strain wAlbB shows favourable characteristics for dengue control use in *Aedes aegypti* from Burkina Faso. *Environ Microbiol*. 2024 Mar;26(3):e16588.
59. Gnankine O, Dabiré RK. Natural occurrence of *Wolbachia* in *Anopheles* sp. and *Aedes aegypti* populations could compromise the success of vector control strategies. *Front Trop Dis*. 2024 July 22;5:1329015.
60. Sicard M, Dittmer J, Grève P, Bouchon D, Braquart-Varnier C. A host as an ecosystem: *Wolbachia* coping with environmental constraints. *Environ Microbiol*. 2014 Dec;16(12):3583–607.

61. Inácio Da Silva LM, Dezordi FZ, Paiva MHS, Wallau GL. Systematic review of *Wolbachia* symbiont detection in mosquitoes: An entangled topic about methodological power and true symbiosis. *Pathogens*. 2021 Jan 6;10(1):39.
62. Setegn A, Amare GA, Mihret Y. *Wolbachia* and lymphatic filarial nematodes and their implications in the pathogenesis of the disease. Marchand B, editor. *Journal of Parasitology Research*. 2024 May 2;2024:1–7.
63. Vavre F, Mavingui P. Les bactéries symbiotiques d'arthropodes et de nématodes: De nouvelles alliées dans le contrôle des maladies infectieuses. *Med Sci (Paris)*. 2011 Nov;27(11):953–8.
64. Coulibaly S, Sawadogo SP, Nikièma AS, Hien AS, Bamogo R, Koala L, et al. Assessment of *Culicidae* collection methods for xenomonitoring lymphatic filariasis in malaria co-infection context in Burkina Faso. Ionica AM, editor. *PLoS Negl Trop Dis*. 2024 Mar 29;18(3):e0012021.
65. Kambris Z, Blagborough AM, Pinto SB, Blagrove MSC, Godfray HCJ, Sinden RE, et al. *Wolbachia* stimulates immune gene expression and inhibits *Plasmodium* development in *Anopheles gambiae*. Vernick KD, editor. *PLoS Pathog*. 2010 Oct 7;6(10):e1001143.
66. Chepkemoi ST, Mararo E, Butungi H, Paredes J, Masiga DK, Sinkins SP, et al. Identification of *Spiroplasma insolitum* symbionts in *Anopheles gambiae*. *Wellcome Open Res*. 2017 Sept 26;2:90.
67. Straub TJ, Shaw WR, Marcenac P, Sawadogo SP, Dabiré RK, Diabaté A, et al. The *Anopheles coluzzii* microbiome and its interaction with the intracellular parasite *Wolbachia*. *Sci Rep*. 2020 Aug 14;10(1):13847.
68. Goto S, Anbutsu H, Fukatsu T. Asymmetrical interactions between *Wolbachia* and *Spiroplasma* endosymbionts coexisting in the same insect host. *Appl Environ Microbiol*. 2006 July;72(7):4805–10.
69. Bian G, Joshi D, Dong Y, Lu P, Zhou G, Pan X, et al. *Wolbachia* invades *Anopheles stephensi* populations and induces refractoriness to *Plasmodium* infection. *Science*. 2013 May 10;340(6133):748–51.

70. Barreto C, Cardoso-Jaime V, Dimopoulos G. A novel broad-spectrum antibacterial and anti-malarial *Anopheles gambiae* Cecropin promotes microbial clearance during pupation. Tennesen JA, editor. *PLoS Pathog.* 2024 Oct 23;20(10):e1012652.
71. Vandana V, Dong S, Sheth T, Sun Q, Wen H, Maldonado A, et al. *Wolbachia* infection-responsive immune genes suppress *Plasmodium falciparum* infection in *Anopheles stephensi*. Calvo E, editor. *PLoS Pathog.* 2024 Apr 10;20(4):e1012145.
72. Richman AM. *Plasmodium* activates the innate immune response of *Anopheles gambiae* mosquitoes. *The EMBO Journal.* 1997 Oct 15;16(20):6114–9.
73. Christophides GK, Zdobnov E, Barillas-Mury C, Birney E, Blandin S, Blass C, et al. Immunity-related genes and gene families in *Anopheles gambiae*. *Science.* 2002 Oct 4;298(5591):159–65.
74. Hughes GL, Rasgon JL. Transinfection: a method to investigate *Wolbachia* host interactions and control arthropod-borne disease. *Insect Molecular Biology.* 2014 Apr;23(2):141–51.