INFLUENCE DE L'INTENSITÉ DE LA PARASITÉMIE DE L'HÔTE SUR LA COMPÉTENCE VECTORIELLE DE *GLOSSINA MORSITANS MORSITANS* WESTWOOD, 1850 (MALL) INFECTÉE PAR *TRYPANOSOMA (NANNOMONAS) CONGOLENSIS* IL 1180

KAZADI J.M.*, KAGERUKA P.*, LOSSON B.** & MAMBOUNDOU B.M.*

Summary : INFLUENCE OF THE INTENSITY OF PARASITAEMIA ON THE VECTORIAL COMPETENCE OF *GLOSSINA MORSITANS MORSITANS* WESTWOOD, 1850 (MALL) INFECTED WITH *TRYPANOSOMA (NANNOMONAS) CONGOLENSIS* IL 1180

Two groups of teneral flies (aged less than 32 hours) of *Glossina morsitans morsitans* (Mall) were fed separately on two rats that had been infected with *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* IL 1180, among which one had a low parasitaemia (antilog 5.4-5.7) and the other a high parasitaemia (antilog 7.8-8.1). Following to the two modes of parasitaemia, variations of the procyclic indexes were found between males and females. When both sexes were considered, it was found that the intestinal infection rate was relatively higher in the flies that were fed on the rat with a low parasitaemia than in those fed on the rat with a high parasitaemia. Although no significant differences in metacyclic indexes were observed between sexes, the mature infection rate was most pronounced in the flies that were fed on the rat with high parasitaemia. When both sexes were considered, the vectorial competence (VC) reached 0.5532 and 0.5521 in the flies that had been fed on the rats with low and high parasitaemia, respectively. The VC of the two modes of infectious feeding was not significantly different. However, when considering the parasitaemia of antilog 5.4-5.7, the VC was relatively more important in the females than in the males. No significant difference in VC was detected between sexes when considering the antilog 7.8-8.1 parasitaemia. It was found that there is discrepancy in the way the metacyclic infection and the VC evolve in relation to the procyclic infection, suggesting that the intensity of the parasitaemia only influences the intestinal stage.

KEY WORDS : *Glossina morsitans morsitans*, *Trypanosoma congolense*, parasitaemia, cyclogenesis, vectorial competence.

Résumé :

Deux lots de mouches ténéales (âge < 32 heures) de *Glossina morsitans morsitans* (souche Mall) sont nourries séparément sur deux rats infectés par *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* IL 1180, dont l'un est faiblement parasitémié (antilog 5,4-5,7) et l'autre fortement parasitémié (antilog 7,8-8,1). Les résultats révèlent des variations d'indices procycliques entre les mâles et les femelles suivant les deux niveaux de parasitémie. Chez les deux sexes, le taux d'infection intestinale est relativement plus élevé chez les mouches nourries sur le rat faiblement que chez celles nourries sur le rat fortement parasitémié. Si aucune différence significative entre les indices métacycliques n'est observée entre les sexes, le taux d'infection mature est plus prononcé chez les mouches nourries sur le rat fortement parasitémié que sur celui faiblement parasitémié. Chez les deux sexes, la compétence vectorielle (CV) a atteint respectivement 0,5532 et 0,5521 chez les mouches alimentées sur le rat faiblement et fortement parasitémié. Aucune différence significative de CV n'est détectée entre les deux types de repas infectieux. Toutefois, en considérant la parasitémie d'antilog 5,4-5,7, la CV est relativement plus importante chez les femelles que chez les mâles. Aucune différence significative de cette CV n'a été détectée entre les sexes vis-à-vis de la parasitémie d'antilog 7,8-8,1. On note une discordance dans la façon dont l'infection métacyclique et la CV évoluent par rapport à l'infection procyclique, suggérant que l'intensité de la parasitémie du repas de sang influence uniquement le stade intestinal de développement du parasite chez la glossine.

MOTS CLÉS : *Glossina morsitans morsitans*, *Trypanosoma congolense*, parasitémie, cyclogénèse, compétence vectorielle.

INTRODUCTION

La transmission cyclique des trypanosomes africains est assurée par des glossines ou mouches tsé-tsé. Cette transmission est régie par d'innombrables facteurs biologiques, physiologiques et génétiques inhérents au vecteur, au trypanosome, à l'hôte

vertébré, mais aussi à l'environnement (Evans & Ellis, 1983; Jordan, 1965; Lambrecht, 1980). Ces facteurs influencent, conjointement ou séparément, le processus de la métacyclogenèse et déterminent la compétence vectorielle des glossines.

L'étude des interactions entre la glossine, le trypanosome et l'hôte s'avère nécessaire pour une meilleure compréhension de l'épidémiologie des trypanosomoses et une approche intégrée de leur contrôle. Un des facteurs peu étudié dans les expériences de transmission cyclique est le rôle de la parasitémie de l'hôte sur les taux d'infection des glossines.

Le but de ce travail est d'évaluer l'influence de l'intensité de la parasitémie sur les indices procyclique et métacyclique et donc sur la compétence vectorielle des

* Institut de médecine tropicale Prince Léopold, Département de santé animale, Nationalestraat 155, B-2000 Anvers, Belgique.

** Service de parasitologie, Faculté de médecine vétérinaire, B-43 Sart-Tilman, Université de Liège, 4000 Liège, Belgique.

Correspondance : Jean-Marie Kazadi.

Tél.: (32) 3 247 62 71 - Fax: (32) 3 216 14 31.

Email: jmkazadi@hotmail.com

mouches ténérals de *Glossina morsitans morsitans* (souche Mall) infectées expérimentalement par *Trypanosoma congolense* IL 1180.

MATÉRIEL ET METHODES

GLOSSINE

Glossina morsitans morsitans (souche Mall) Westwood, 1850 utilisée dans cette étude provient de l'insectarium de l'Institut de Médecine tropicale d'Anvers (IMT). Il s'agit d'une lignée établie par Gooding, à l'Université d'Edmonton, au Canada et dont la désignation Mall signifie *morsitans* allèles. Les conditions d'élevage de cette lignée ont été publiées par Elsen *et al.* (1994).

TRYPANOSOME

La souche clonale IL 1180 est issue du stock de *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* L 209 isolé sur un lion du parc de Serengeti en Tanzanie (Geigy & Kauffman, 1973). Ce clone a été fourni par le "Kenya Trypanosomiasis Research Institute" (KETRI) de Muguga. Nyeko *et al.* (1988) l'ont caractérisé comme une souche chimio-sensible. A l'IMT d'Anvers, elle a déjà été transmise cycliquement par *Glossina palpalis gambiensis* (souche Maisons-Alfort) et *G. m. morsitans* (souche Mall).

INOCULATION DES ANIMAUX

Deux rats pesant 200 g sont inoculés à la seringue, par voie intrapéritonéale, avec 0,5 ml du cryostabilat (code ITMAV 101095 PF) titrant l'antilog 7,8 selon l'échelle d'évaluation d'Herbert & Lumsden (1976). Par la suite, leur parasitémie est contrôlée jusqu'au moment du repas infectieux des glossines. Huit autres animaux servent à l'entretien des mouches.

REPAS INFECTIEUX

Deux lots (A et B) de mouches ténérals, âgées de moins de 32 heures, sont constitués. Les mouches (n = 450) sont mises en cages par groupe de 24 à 30 individus suivant le sexe. Les mouches du lot A ont été alimentées sur un rat faiblement parasitémique (antilog 5,4-5,7), tandis que celles du lot B ont été nourries sur un rat fortement parasitémique (antilog 7,8-8,1). En se basant sur l'échelle d'évaluation d'Herbert & Lumsden (1976), les valeurs d'antilog 5,4-5,7 et 7,8-8,1 utilisées dans ce travail correspondent à 250×10^3 à 500×10^3 et de 63×10^6 à 126×10^6 trypanosomes/ml de sang.

Le repas infectieux est offert une seule fois. Une série de mouches ténérals des deux sexes, utilisées à tour

de rôle, ont été nourries simultanément, pendant 20 minutes, sur les flancs des rats préalablement anesthésiés au pentobarbital sodique (Nembutal®, Ceva, 1030 Bruxelles, Belgique), à la dose de 30 mg/kg PV et placés en position de décubitus dorsal. Les glossines gorgées et non gorgées ont été séparées après une anesthésie de trois minutes réalisée sous une cloche contenant une atmosphère d'azote. Les mouches non repues lors du repas sont éliminées.

MAINTENANCE ET REPAS D'ENTRETIEN

Les conditions de maintenance des mouches sont décrites par Kazadi *et al.* (1996). Les deux lots de mouches sont nourris séparément pendant 20 jours, à intervalle de 48 heures sur des rats sains (n = 4), utilisés régulièrement à tour de rôle. A partir de J9, l'examen du "buffy coat" par concentration en tube capillaire (Murray *et al.*, 1977) est pratiqué pour dépister d'éventuelles infections cryptiques chez les hôtes d'entretien. Les animaux positifs sont remplacés par des individus indemnes.

DISSECTION

La dissection des mouches a été précédée d'une diète de 48 heures et a eu lieu à J20. Elle a été pratiquée selon la technique décrite par Kazadi *et al.* (1994). L'intestin moyen, le proventricule et le proboscis des mouches ont été observés au microscope à contraste de phase ($\times 400$) pour détecter les trypanosomes.

COMPÉTENCE VECTORIELLE ET ANALYSE STATISTIQUE

L'indice de compétence vectorielle (CV) a été évalué selon la formule de Le Ray (1989) :

CV = pxm dans laquelle :

- l'indice procyclique p = n'/n avec n' = nombre de glossines infectées au stade intestinal et n = nombre de mouches disséquées,

- l'indice métacyclique m = n''/n' avec n'' = nombre de glossines infectées dans l'appareil piqueur et n' = nombre de mouches infectées au stade intestinal.

Les données des bilans entomologique et parasitologique de cette expérience ont été analysées suivant le test du χ^2 de Pearson.

RÉSULTATS

BILAN ENTOMOLOGIQUE

Gorgement

Le taux global de gorgement des mouches au moment du repas infectieux est repris dans le tableau I. Pour les deux sexes, ce taux a été plus élevé ($\chi^2 = 4,29$; $P < 0,05$) chez les mouches nourries sur le rat fortement parasité.

Lot	Antilog	Sexe	N	Gorgées	%	Mortes	%	Disséquées	n' (p)	n'' (m)	CV = pxm
A	5,4-5,7	Mâle	114	102	89,48	0	0,00	102	63	48	0,4705
		Femelle	110	101	91,81	6	5,94	95	79	61	0,6421
		Total	224	203	90,62	6	2,96	197	142	109	0,5532
B	7,8-8,1	Mâle	111	106	95,50	34	32,08	72	43	39	0,5416
		Femelle	115	110	95,65	19	17,27	91	56	51	0,5604
		Total	226	216	95,58	53	24,54	163	99	90	0,5521

N = nombre initial de mouches; n' = nombre de mouches infectées au stade intestinal; n'' = nombre de mouches infectées au stade métacyclique; p = indice procyclique; m = indice métacyclique; CV = compétence vectorielle.

Tableau I. – Taux de gorgement et de mortalité et développement de *T. congolense* chez *G. m. morsitans* (souche Mall) en fonction de l'intensité de la parasitémie de l'hôte nourricier.

Mortalité précoce

La mortalité précoce a été observée entre J2 et J10. Dans le lot A, le taux de mortalité a été relativement plus accusé ($\chi^2 = 6,24$; $P < 0,05$) chez les femelles que chez les mâles, tandis que dans le lot B, ce taux a été relativement plus élevé ($\chi^2 = 6,38$; $P < 0,05$) chez les mâles que chez les femelles. Sexes confondus, le taux de mortalité a été plus prononcé ($\chi^2 = 40,28$; $P < 0,001$) dans le lot B que dans le lot A (tableau I).

Bilan parasitologique

L'intensité de la parasitémie d'antilog 5,4-5,7 a été détectée chez le rat trois jours après l'infection, tandis que celle d'antilog 7,8-8,1 a été observée après six jours.

Indice procyclique (p)

Les indices p sont consignés dans le tableau I. Dans le lot A, l'indice p a été plus élevé ($\chi^2 = 11,18$; $P < 0,001$) chez les femelles que chez les mâles. Aucune différence significative de cet indice n'a été observée, ni entre les mâles et les femelles du lot B, ni entre les mâles du lot A et du lot B.

Chez les femelles, l'indice p a été plus marqué ($\chi^2 = 10,91$; $P < 0,001$) dans le lot A que dans le lot B. Les deux sexes confondus, cet indice a été plus élevé ($\chi^2 = 5,18$; $P < 0,05$) chez les mouches du lot A que chez les mouches du lot B.

Indice métacyclique (m)

Aucune différence significative de l'indice m n'a été observée entre mâles et femelles, quelle que soit l'intensité de la parasitémie des hôtes. De même, aucune différence significative de cet indice n'a été détectée entre les mâles du lot A et du lot B. Par contre, l'indice m a été significativement plus prononcé ($\chi^2 = 4,45$; $P < 0,05$) chez les femelles du lot B que du lot A. Tous sexes confondus, cet indice a été plus élevé ($\chi^2 = 8,11$; $P < 0,01$) dans le lot B que dans le lot A (tableau I).

Compétence vectorielle (CV)

Les valeurs de CV sont consignées dans le tableau I. Dans le lot A, la CV a été significativement plus importante ($\chi^2 = 5,85$; $P < 0,05$) chez les femelles que chez les mâles. Aucune différence significative de CV n'a été détectée entre les mâles et les femelles du lot B. Tous sexes confondus, aucune différence significative de CV n'a été observée entre les deux lots.

DISCUSSION

TAUX DE GORGEMENT LORS DU REPAS INFECTIEUX

Tous sexes confondus, il existe une différence significative du taux de gorgement des mouches soumises aux deux types du repas infectieux, mais aucun indice ne permet d'affirmer ni d'infirmer que ce taux est lié à l'intensité de la parasitémie. Cette différence est peut être seulement liée aux rats eux-mêmes. Néanmoins, le taux de gorgement enregistré dans ce travail montre que l'attractivité et l'appétence des glossines pour le rat anesthésié sont conservées. Le réflexe de piqure/succion est bien présent chez les mouches ténéales de *G. m. morsitans* (souche Mall) vis-à-vis de l'animal anesthésié. Ces résultats indiquent que, dans les expériences de transmission cyclique, le rat peut être utilisé comme hôte infectieux et hôte nourricier.

MORTALITÉ PRÉCOCE

Dans le lot B, le taux de mortalité est huit fois supérieur par rapport au lot A. Toutefois, cette mortalité survient entre J2 et J10, période correspondant à l'installation des infections méso-procyclics (observations personnelles). Dans ce travail, on peut avancer que le taux élevé de mortalité est dû au refus de certains individus de se nourrir au moment du repas d'entretien. De ce fait, le risque de mortalité croît chaque fois que l'intervalle de ces repas augmente.

RELATION ENTRE L'INDICE P ET L'INTENSITÉ DE LA PARASITÉMIE

L'infection intestinale est le premier stade de la métacyclogenèse, en ce sens qu'elle s'installe après la transformation des formes sanguicoles en trypomastigotes procycliques. On sait qu'une mouche à jeun pèse environ 0,20 g et qu'elle ingère 0,30 g de sang. Dans notre expérience, les mouches ont été exposées à une faible et à forte parasitémie. On peut estimer que pour une faible parasitémie, chaque mouche a absorbé au moins 200 000 trypanosomes et que pour une forte parasitémie, elle en a absorbé au moins 1,5 million. Ces doses sont suffisantes pour initier une transmission cyclique. Selon Maudlin & Welburn (1989), un seul trypanosome (*T. congolense*) est théoriquement capable d'infecter une mouche tsé-tsé (*G. m. morsitans*).

On pourrait s'attendre à ce que l'intensité élevée de la parasitémie induise des taux importants d'infections procycliques chez les mouches. Les résultats de ce travail démontrent le contraire. Néanmoins, ils suggèrent qu'une parasitémie élevée entrave la survie des trypomastigotes du fait de leur forte concentration dans le tractus digestif de la mouche. Ce blocage se traduit probablement par le manque de proline, source énergétique essentielle du parasite, l'arrêt de la synthèse de plusieurs protéines et finalement la lyse du parasite due en partie aux mécanismes multiples et complexes d'action des lectines (Harmsen, 1973; Maudlin & Welburn, 1988; Vickerman *et al.*, 1988; Grubhoffer *et al.*, 1994; Van Den Abbeele *et al.*, 1996; Welburn & Maudlin, 1997).

Dans cette expérience, on observe qu'en présence d'une faible parasitémie, l'indice procyclique est plus élevé chez les femelles que chez les mâles. Ces résultats sont similaires à ceux de Moloo (1981) et Mwangelwa *et al.* (1987). Nos données confirment l'hypothèse de Moloo & Gooding (1995) selon laquelle le milieu intestinal des mâles et des femelles est suffisamment différent pour affecter la survie des trypanosomes sanguicoles et leur transformation en formes procycliques. Maudlin & Ellis (1985) affirment que la réceptivité des glossines à *T. congolense* est associée à la présence des Rickettsia-like organisms (RLOs) dans leur intestin. Si cette hypothèse est exacte, ces symbiontes seraient beaucoup plus importants chez les femelles que chez les mâles de *G. m. morsitans* (souche Mall).

RELATION ENTRE L'INDICE M ET L'INTENSITÉ DE LA PARASITÉMIE

L'indice métacyclique traduit la migration des trypomastigotes de l'intestin moyen vers le proventricule, puis le proboscis. Cette migration s'accompagne, dans ce dernier organe, de la transformation biologique du

parasite des formes procycliques non infectieuses en formes métacycliques infectieuses. Dans ce travail, on observe que l'indice métacyclique est plus élevé dans le lot B que dans le lot A. On peut se demander s'il existe une relation entre l'indice métacyclique et l'intensité de la parasitémie.

Nos données montrent que cette relation est difficile à établir, puisqu'on note une discordance de la manière dont l'infection métacyclique et la CV évoluent par rapport à l'infection procyclique. Si l'indice procyclique est relativement plus élevé dans le lot A que dans le lot B, ces résultats ne se retrouvent pas au niveau de l'indice métacyclique. Ils indiquent simplement qu'une forte parasitémie initie une bonne migration de trypomastigotes et laissent supposer que le processus de maturation n'est pas régulé par l'intensité de la parasitémie. A cet égard, Welburn & Maudlin (1989) soutiennent que ce processus est déclenché par un signal provenant des lectines de l'hémolymph.

RELATION ENTRE LA CV ET L'INTENSITÉ DE LA PARASITÉMIE

L'indice de CV représente la proportion des mouches infectées au stade métacyclique sur le nombre total des mouches disséquées. Plusieurs auteurs utilisent cet indice pour déterminer les taux d'infection des mouches. Si l'intensité de la parasitémie de l'hôte nourricier influence l'infection intestinale, elle n'influence pas la CV des mouches. La CV enregistrée dans ce travail relance la polémique concernant l'influence du sexe sur la métacyclogenèse. A titre comparatif, Moloo (1981) n'a pas noté de différence significative de CV entre les mâles et les femelles de *G. m. morsitans* infectés par *T. congolense*. Avec le même couple vecteur-trypanosome, Mwangelwa *et al.* (1987) ont montré que même si le taux d'infection intestinale est plus élevé chez les femelles, la CV des mâles est significativement plus importante que celle des femelles. Ces observations sont confirmées par Maudlin *et al.* (1991); Dale *et al.*, 1995; Welburn *et al.*, 1995). De leur part, Reifenberg *et al.* (1996) ont observé que la valeur de cet indice est supérieure chez les femelles que chez les mâles de *G. tachinoides* infectés par *T. congolense* E325, type moléculaire "savane".

Pour tenter d'expliquer les indices de CV enregistrés dans cette étude, il importe de rapprocher brièvement les points de vue de certains auteurs. Le nombre des trypanosomes ingérés au moment du repas infectieux est considéré comme un facteur qui module les taux d'infection des mouches ténéales. Les résultats de cette étude ne révèlent pas de différence significative de CV entre l'intensité de la parasitémie faible et la parasitémie élevée. En outre, ils confirment les observations de Dipeolu & Adam (1974), Otieno *et al.* (1983) selon lesquelles, la dilution de la dose infec-

tieuse n'affecte pas le taux d'infection salivaire de *G. m. morsitans*, mais interfère uniquement sur son indice procyclique.

Chez le complexe *brucei*, par exemple, l'intensité de la parasitémie est accompagnée de l'apparition des formes longues, intermédiaire et trapues. D'où le terme pléomorphisme. La présence de ces formes complique l'évaluation de l'influence de l'intensité de la parasitémie sur la CV des glossines. Cependant, en examinant ces formes, Van Hoof (1974) admet que bien que la morphologie du parasite est importante, la CV n'est pas négligeable, lorsque *T. b. gambiense* est plus abondant dans le sang de l'hôte.

Sur le terrain, la CV d'une glossine dépend de la quantité de trypanosomes inoculés et de la réponse immunitaire de l'hôte (Reifenberg *et al.*, 1996). En infectant *G. m. morsitans* (souche Mall) par le stock de *T. congolense* (ZRE/G143/90) titrant l'antilog 7,8-8,1, Kazadi *et al.* (1996) ont obtenu une CV de 0,5476 et 0,4411, respectivement chez les mâles et les femelles. Avec une dose infectieuse identique, la présente étude révèle une CV de 0,5416 et 0,5604, respectivement chez les mâles et les femelles de *G. m. morsitans* (souche Mall). Si dans ces deux expériences, la sensibilité des femelles est différente vis-à-vis de la souche de trypanosomes utilisés, les résultats révèlent que la CV varie selon les individus.

Pour Maudlin & Dukes (1985), la réceptivité de *G. m. morsitans* à *T. congolense* est un caractère extrachromosomique héréditaire. La maturation de ces infections semble liée principalement au génotype du trypanosome et serait contrôlée par un allèle récessif lié au sexe (Maudlin *et al.*, 1991).

CONCLUSIONS

Les mouches ténérales de *G. m. morsitans* infectées par *T. congolense* IL 1180 révèlent une grande différence d'indices p et m vis-à-vis d'une parasitémie d'antilog 5,4-5,7 et d'antilog 7,8-8,1. Sexes confondus, l'indice p est plus élevé dans le lot A que dans le lot B et l'indice m est plus prononcé dans le lot B que dans le lot A.

En outre, les deux niveaux de parasitémie du sang nourricier n'induisent de CV significativement différente chez les mouches. Aucune preuve n'est apportée d'une relation entre les niveaux de parasitémie du sang nourricier et la métacyclogenèse. Il faudrait répéter l'expérience avec ce couple vecteur/parasite, mais avec d'autres couples glossines/trypanosomes.

Les taux d'infections intestinale et proboscidiennne ont été déterminés uniquement par l'observation microscopique. Il est nécessaire de poursuivre ce type de recherche avec d'autres protocoles et techniques

d'étude moléculaire, notamment la polymérase chain reaction (PCR) ou l'amplification en chaîne par polymérase (ACP) (Reifenberg *et al.*, 1997) et les sondes ADN (Kukla *et al.*, 1987).

REMERCIEMENTS

Cette publication fait partie d'un programme de recherche soutenu financièrement par l'Administration générale à la coopération et au développement, sous les auspices du gouvernement belge. Les auteurs remercient le Prof. Dr. S. Geerts de l'Institut de médecine tropicale d'Anvers qui a bien voulu lire et corriger ce manuscrit. Ils témoignent également leur gratitude aux deux lecteurs anonymes de la revue *Parasite*, dont les remarques et suggestions ont contribué à améliorer le fond et la forme de cet article.

RÉFÉRENCES

- DALE C., WELBURN S.C., MAUDLIN I. & MILLIGAN P.J.M. The kinetics of maturation of trypanosome infections in tsetse. *Parasitology*, 1995, 111, 187-191.
- DIPEOLU O.O. & ADAM K.M.G. On the use of membrane feeding to study the development of *Trypanosoma brucei* in *Glossina*. *Acta Tropica*, 1974, 31, 185-200.
- ELSEN P., VAN HEES J. & DE LIL E. L'historique et les conditions d'élevage des lignées de glossines (Diptera, Glossinidae) maintenues à l'Institut de médecine tropicale Prince Léopold d'Anvers. *Journal of African Zoology*, 1994, 107, 439-449.
- EVANS D.A. & ELLIS D.S. Recent observations on the behaviour of certain trypanosomes within their insect hosts. *Advance Parasitology*, 1983, 22, 1-42.
- GEIGY R. & KAUFFMANN M. Sleeping sickness survey in the Serengeti area (Tanzania) 1971: Examination of large mammals for trypanosomes. *Acta Tropica*, 1973, 30, 12-23.
- GRUBHOFFER L., HYPSE V. & VOLF P. Lectins (Hemagglutinins) in the gut of important disease vectors. *Parasite*, 1997, 4, 203-216.
- HARMSSEN R. The nature of the establishment barrier for *Trypanosoma brucei* in the gut of *Glossina pallidipes*. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 1973, 67, 364-373.
- HERBERT W.J. & LUMSDEN W.H.R. *Trypanosoma brucei*: a rapid «matching» method for estimating the host parasitaemia. *Experimental Parasitology*, 1976, 40, 427-431.
- JORDAN A.M. The hosts of *Glossina* as the main factor affecting trypanosome infection rates of tsetse flies in Nigeria. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 1965, 59, 423-431.
- KAZADI J.M.L., ELSEN P., JOCHEMS M., VAN HEES J., VAN DEN ABEELE J. & KAGERUKA P. Amélioration de la technique de dissection du tractus digestif et des glandes salivaires des glossines pour la mise en évidence des divers stades de développement de trypanosomes. *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays tropicaux*, 1994, 47, 89-92.

- KAZADI J.M., KAGERUKA P., MARTIN O., LOSSON B. & VAN HEES J. Infection expérimentale de *Glossina morsitans morsitans* (Mall) par *Trypanosoma congolense* (ZRE/G143/90). Cycle du parasite et compétence vectorielle de la glossine. *Veterinary Research*, 1996, 27, 579-587.
- KUKLA B.A., MAJIWA P.A.O., YOUNG J.R., MOLOO S.K. & OLEMOIYO O. Use of species-specific DNA probes for detection and identification of trypanosome infection in tsetse flies. *Parasitology*, 1987, 95, 1-16.
- LAMBRECHT F.L., Ecological and physiological factors in the cycle transmission of African trypanosomiasis. *Insect Science and its Application*, 1980, 1, 47-54.
- LE RAY D. Vector susceptibility to African trypanosomes. *Annales de la Société Belge de Médecine Tropicale*, 1989, 69 (suppl. 1), 165-171.
- MAUDLIN I. & ELLIS D.S. Association between intracellular rickettsial-like infections of midgut cells and susceptibility to trypanosome infection in *Glossina* spp. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 1985, 71, 683-687.
- MAUDLIN I. & DUKES P. Extrachromosomal inheritance of susceptibility to trypanosome infection in tsetse flies. 1. Selection of susceptibility and refractory lines of *Glossina morsitans morsitans*. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 1985, 79, 317-324.
- MAUDLIN I. & WELBURN S.C. The role of lectins and trypanosome genotype in the maturation of midgut infections in *Glossina morsitans*. *Tropical Medicine and Parasitology*, 1988, 39, 56-58.
- MAUDLIN I. & WELBURN S.C. A single trypanosome is sufficient to infect a tsetse fly. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 1989, 83, 432-433.
- MAUDLIN I. Transmission of African trypanosomiasis: Interactions among tsetse immune system, symbionts and parasites. In: *Advances in Disease Vector Research*. New-York, Ed., Kerry F. Harris Springer-verlag, 1991, 7, 117-148.
- MAUDLIN I., WELBURN S.C. & MILLIGAN P. Salivary gland infection: a sex linked recessive character in tsetse? *Acta Tropica*, 1991, 48, 9-15.
- MOLOO S.K. & GOODING R.H. A comparison of *Glossina morsitans centralis* originating from Tanzania and Zambia, with respect to vectorial competence for pathogenic *Trypanosoma* species, genetic variation and inter-colony fertility. *Medical and Veterinary Entomology*, 1995, 9, 365-371.
- MOLOO S.K. Effects of maintaining *Glossina morsitans morsitans* on different hosts upon the vector's subsequent infection rates with pathogenic trypanosomes. *Acta Tropica*, 1981, 38, 125-136.
- MURRAY M., MURRAY P.K. & MCINTYRE W.I.M. An improved parasitological technique for the diagnosis of African trypanosomiasis. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 1977, 71, 325-326.
- Mwangelwa M.I., Otieno L.H. & Reid G.D.F. Some barriers to *Trypanosoma congolense* development in *Glossina morsitans morsitans*. *Insect Science and its Application*, 1987, 8, 33-37.
- NYEKO J.H.P., GOLDER T.K. & OTIENO L.H. Detection for the drug resistance in *Trypanosoma congolense* during cyclic through *Glossina morsitans morsitans* and drug treated rabbits. *Acta Tropica*, 1988, 45, 21-26.
- OTIENO L.H., DARJI N., ONYANGO P. & MPANGA E. Some observations on factors associated with the development of *Trypanosoma brucei brucei* infections in *Glossina morsitans morsitans*. *Acta Tropica*, 1983, 40, 113-120.
- REIFENBERG J.M., CUISANCE D., GIDUDU A., CUNY G., DUVALLET G. & FREZIL J.L. Evaluation de la capacité vectorielle de *Glossina tachinoides* (Diptera, Glossinidae) vis-à-vis de *Trypanosoma (Nannomonas) congolense*: implications épidémiologiques. *Parasite*, 1996, 3, 267-276.
- REIFENBERG J.M., SOLANO P., BAUER B., KABORE I., CUNY G., DUVALLET G. & CUISANCE D. Apport de la technique PCR pour une meilleure compréhension de l'épizootologie des trypanosomes bovins: exemple de la zone d'aménagement pastoral de Yalé au Burkina Faso. *Revue d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays tropicaux*, 1997, 50, 14-22.
- VAN DEN ABEELE, J., VAN DRIESCHE E., CLAES Y., LE RAY D. & COOSEMANS M. Trypanosome-binding proteins of the tsetse flies *Glossina palpalis gambiensis* and *G. morsitans morsitans*. *International Journal for Parasitology*, 1996, 26, 113-116.
- VICKERMAN K., TETLEY L., HENDRY K.A.K. & TURNER C.M.R. Biology of African trypanosomes in the tsetse fly. *Biology of the Cell*, 1988, 64, 109-119.
- WELBURN S.C. & MAUDLIN I. Lectin signalling of maturation of *T. congolense* infections in tsetse. *Medical and Veterinary Entomology*, 1989, 3, 141-145.
- WELBURN S.C., MAUDLIN I. & MILLIGAN P.J.M. *Trypanozoon*: Infectivity to humans is linked to reduced transmissibility in tsetse. I. Comparison of human serum resistant and human serum sensitive field isolates. *Experimental Parasitology*, 1995, 81, 404-408.
- WELBURN S.C. & MAUDLIN I. control of *Trypanosoma brucei brucei* infections in tsetse, *Glossina morsitans*. *Medical and Veterinary Entomology*, 1997, 11, 286-289.

Reçu le 26 juin 1998

Accepté le 12 novembre 1998