HAL
open science

Compétence vectorielle des Glossina tachinoides Westwood et Glossina palpalis gambiensis Vanderplank infectées simultanément par Trypanosoma brucei brucei EATRO 1125

Jean-Marie Kazadi, Pasteur Kageruka, Bertrand Losson, Jos van Hees

To cite this version:

Jean-Marie Kazadi, Pasteur Kageruka, Bertrand Losson, Jos van Hees. Compétence vectorielle des Glossina tachinoides Westwood et Glossina palpalis gambiensis Vanderplank infectées simultanément par Trypanosoma brucei brucei EATRO 1125. Veterinary Research, 1998, 29 (6), pp.511-518. hal-00902543

HAL Id: hal-00902543

https://hal.science/hal-00902543

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Vet. Res. 29 (1998) 511–518
© Inra/Elsevier, Paris

Article original

Compétence vectorielle des *Glossina tachinoides* Westwood et *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank infectées simultanément par *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125

Jean-Marie Kazadi[a,b]*, Pasteur Kageruka[a], Bertrand Losson[b], Jos Van Hees[a]

[a] Département de santé animale, Institut de médecine tropicale Prince Léopold, Nationalestraat 155, B-2000 Anvers 1, Belgique
[b] Service de parasitologie, Faculté de médecine vétérinaire, B-43 Sart-Tilman, Université de Liège, 4000 Liège, Belgique

(Reçu le 12 mai 1998 ; accepté le 6 août 1998)

Abstract – Vectorial competence of *Glossina tachinoides* WESTWOOD and *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank infected by *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125. The vectorial competence (VC) of teneral (less than 32 h) *Glossina tachinoides* Westwood and *G. palpalis gambiensis* Vanderplank, fed simultaneously on a guinea-pig infected with *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125, was assessed. Statistical analysis of the experimental results revealed that female *G. tachinoides* had a significantly higher midgut infection rate than males. Such a sex-related difference was not observed in *G. p. gambiensis*. Male *G. p. gambiensis* had higher midgut infection rates than male *G. tachinoides*. The metacyclic index did not differ between both subspecies, although *G. p. gambiensis* showed relatively more metacyclic infections than *G. tachinoides*. A global VC of 0.0242 and 0.0483 was found for *G. tachinoides* and *G. p. gambiensis*, respectively. VC did not differ significantly either between sexes or between the two species. However, *G. tachinoides* more rapidly infected the feeding host than *G. p. gambiensis*. In all infected flies, the procyclic index value was superior to the metacylic index value, suggesting that the infection is established by an ascending origin. Both large and slender parts of the salivary glands were constantly infected. Longitudinally dividing trypomastigotes of unequal length have been observed in the alimentary canal of the flies. © Inra/Elsevier, Paris.

***Glossina tachinoides* / *G. palpalis gambiensis* / *Trypanosoma brucei brucei* / guinea-pig / simultaneous infection**

Résumé – Ce travail rend compte des résultats de la compétence vectorielle (CV) des mouches ténérales (< de 32 h) de *Glossina tachinoides* Westwood (N'Djamena) et *Glossina palpalis gambiensis*

* Correspondance et tirés-à-part
Tél. : (32) 3 247 62071 ; fax : (32) 3 216 1416

Vanderplank (Bobo-Dioulasso) appâtées simultanément sur un cobaye infecté par *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125. L'analyse statistique des données révèle que chez *G. tachinoides*, l'indice procyclique des femelles était plus élevé que celui des mâles. Aucune différence significative de cet indice n'a été mise en évidence chez les deux sexes de *G. palpalis gambiensis*. Au niveau interspécifique, l'indice procyclique des mâles de *G. p. gambiensis* était plus élevé que celui des mâles de *G. tachinoides*. Aucune différence significative d'indice métacyclique n'a été observée chez les mouches des deux espèces. Sexes confondus, les mouches de *G. p. gambiensis* étaient relativement plus infectées que celles de *G. tachinoides*. Une CV globale de 0,0242 et 0,0483 a été enregistrée, respectivement chez *G. tachinoides* et *G. p. gambiensis*. Aucune différence significative de cette CV n'a été observée entre les deux espèces. Toutefois, les individus de *G. tachinoides* ont transmis plus rapidement l'infection chez le cobaye que ceux de *G. p. gambiensis*. Chez toutes les mouches infectées, la valeur de l'indice procyclique était supérieure à celle de l'indice métacyclique, suggérant que l'infection cyclique s'établit par filiation ascendante. Les portions large et effilée des glandes salivaires ont été infectées invariablement. Des divisions longitudinales inégales du trypomastigote ont été observées dans le tractus digestif des mouches. © Inra/Elsevier, Paris.

***G. tachinoides* / *G. palpalis gambiensis* / *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 / cobaye / infection simultanée**

1. INTRODUCTION

Les trypanosomoses animales africaines restent un fléau économique majeur dû à la présence des glossines, vecteurs cycliques de ces endémies. Les taux d'infections des tsétsé par les trypanosomes pathogènes ont été rapportés dans diverses régions d'Afrique subsaharienne [1, 14] Dans ce vaste biotope évalué à plus ou moins 10 millions de km^2, moins de 4 % des mouches révèlent l'infection mature à *Trypanosoma brucei* spp. [9, 13, 19, 22].

Des colonies d'élevage de différentes espèces des glossines existent depuis longtemps en Europe, notamment en Angleterre, Autriche, Belgique, France, Portugal et Suisse. Toutefois, de nombreux travaux consacrés à l'étude de la compétence vectorielle ont mis peu d'accent sur les expériences d'infections simultanées des glossines par les trypanosomes. La plupart de ces expériences ont été réalisées avec *Trypanosoma congolense, T. simiae* et *T. vivax* [6, 8, 24, 25]. Les données concernant *T. brucei* spp. sont rares.

L'objectif de ce travail est de comparer la compétence vectorielle (CV) de *Glossina tachinoides* (N'Djamena) et *Glossina palpalis gambiensis* (Bobo-Dioulasso) en nourrissant simultanément les mouches ténérales de ces deux espèces sur un même cobaye infecté par *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125.

1.1. Choix du modèle expérimental

Le choix du modèle utilisé se justifie pour les raisons suivantes.

– *Trypanosoma brucei brucei* EATRO est une souche qui conserve son potentiel pléomorphique, malgré son séjour prolongé en laboratoire. Elle a subi avec succès plusieurs expériences de transmissions cycliques. En outre, *G. tachinoides* et *G. palpalis gambiensis* sont deux espèces appartenant au groupe *palpalis*. Les mouches de ce groupe sont réputées être de bons vecteurs des trypanosomes du sous-genre *Trypanozoon*. Par ailleurs, le rôle exact de *G. tachinoides* dans l'épidémiologie des trypanosomoses est relativement méconnu [29].

– Il est établi que l'origine du repas de sang peut avoir une influence sur les taux d'infection des mouches, de même que la nature de l'hôte au cours des repas de sang ultérieurs [5, 23]. D'où l'utilisation du cobaye comme hôte infectieux et hôte d'entretien. On sait que l'intensité de la parasitémie et partant, la formule pléomorphique fluctuent grandement chez un mammifère infecté par *T. brucei* sensu lato. Le gorgement simultané des

mouches et particulièrement de *G. tachinoides* et *G. palpalis gambiensis* offre aux individus de ces deux espèces la possibilité de s'infecter sur un animal présentant un degré de parasitémie et une formule plémorphique identiques. Ce qui permet de mieux comparer, dans le temps et l'espace, leur CV.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Glossines

L'historique de l'élevage et la caractérisation génétique de *G. palpalis gambiensis* (Bobo-Dioulasso) ont été publiés par ailleurs [3, 4]. L'élevage de *G. tachinoides* a été établi, en 1987, à l'Institut de médecine tropicale d'Anvers (IMT), à partir des trois lots de pupes récoltés par J. Gruvel, à Riggil, sur la rive camerounaise de la vallée du Bas-Chari (Elsen, communication personnelle).

Des mouches ténérales (n = 2 688) de moins de 32 h et appartenant aux deux espèces ont été testées. Elles proviennent des modules d'élevage de l'IMT d'Anvers. Leur population respective était composée de 663 mâles et 758 femelles pour *Glossina tachinoides* et de 541 mâles et 726 femelles pour *G. palpalis gambiensis*.

Lors de l'éclosion, les mouches ont été anesthésiées par refroidissement à 4 °C pendant 5 min, puis séparées suivant le sexe. Elles ont été réparties en 28 cages par groupe de ± 25 individus, soit mâles, soit femelles. Par la suite, les mouches ont été transférées dans un local prévu pour les transmissions cycliques.

2.2. Trypanosomes

Trypanosoma brucei brucei MAVUBWE/66/EATRO/1125 a été isolée sur une antilope, *Tragelaphus scriptus* Pallas [28]. Cette souche est entretenue depuis 32 ans en laboratoire ; le cryostabilat utilisé provient du sang de cobaye infecté précédemment par *G. p. gambiensis* [15].

2.3. Cobayes

Un cobaye sain appartenant à un groupe de dix animaux et pesant environ 900 g a été inoculé, par voie intrapéritonéale, avec 0,5 mL du cryostabilat de *T. b. brucei* EATRO 1125 titrant l'antilog 7,8–8,1 selon l'échelle d'évaluation d'Herbert et Lumsden [10]. L'évolution de sa parasitémie a été suivie, par examen à frais, jusqu'au moment de la prise du repas infectieux par les mouches. Les animaux ont reçu une ration à base de granulés (Huybrechts, Pavan Service, Carfil Quality, Goordijk, 10 B-2360 Oud-Turnhout, Belgique) et ont été abreuvés à volonté.

2.4. Repas infectieux

Les mouches ténérales des deux espèces ont été appariées suivant le sexe, puis appâtées simultanément, pendant 15 min, sur les flancs d'un seul cobaye parasitémique (antilog 8,1). L'animal, placé dans une cage de contention en bois, était soutenu par trois sangles.

Pendant ce repas, une goutte de sang prélevée à l'oreille du cobaye était examinée pour évaluer l'intensité de la parasitémie (microscope à contraste de phase, × 400) et établir la formule pléomorphique (microscope à immersion, × 100). Celle-ci a été établie après coloration des frottis sanguins au May-Grünwald-Giemsa.

2.5. Maintenance des mouches

Les mouches gorgées ont été séparées des mouches non gorgées et maintenues pendant 35 j dans un local climatisé [15]. Les repas d'entretien des mouches ont été donnés journellement, pendant 10 min, sauf le week-end, sur un lot de quatre cobayes sains par espèce. Ces animaux ont été utilisés à tour de rôle.

À partir du j_{10} post-infection, l'examen du *buffy coat* par l'hémoconcentration [26] a été réalisé pour détecter la parasitémie subliminale chez tous les animaux nourriciers ; les cobayes infectés ont été écartés de l'expérience et remplacés par des individus sains.

2.6. Dissection, compétence vectorielle et analyse statistique

La dissection des tsé-tsé [27] a été précédée d'un jeûne de 48 h et a eu lieu à partir de J_{35} post-infection. L'intestin moyen et les glandes salivaires des mouches ont été examinés séparément au microscope à contraste de phase (× 400) pour la mise en évidence des trypomastigotes. Le taux de mortalité précoce des mouches a été enregistré.

La compétence vectorielle a été estimée selon la formule de Le Ray [18]. Les données relatives aux bilans entomologique et parasitologique (p,

m et la CV) ont été analysées au sein d'une même espèce et entre les deux espèces des mouches suivant le test du χ^2 de Pearson.

3. RÉSULTATS

3.1. Bilan entomologique

3.1.1. Gorgement

Plus de femelles de *G. tachinoides* ($\chi^2 = 15{,}15$; $p < 0{,}001$) et de *G. p. gambiensis* ($\chi^2 = 18{,}45$; $p < 0{,}001$) se sont gorgées que leurs congénères mâles. Aucune différence significative du taux de gorgement n'a été observée ni entre les mâles ni entre les femelles de ces deux espèces. Sexes confondus, les mouches de *G. p. gambiensis* étaient relativement plus gorgées que celles de *G. tachinoides* ($\chi^2 = 3{,}94$; $p < 0{,}05$) (*tableau I*).

3.1.2. Mortalité précoce

Chez *G. tachinoides* ($\chi^2 = 6{,}91$; $p < 0{,}001$) et *G. p. gambiensis* ($\chi^2 = 5{,}70$; $p < 0{,}05$), le taux de mortalité était plus élevé chez les mâles que chez les femelles. Sexes confondus, aucune différence du taux de mortalité n'a été enregistrée entre les mouches de *G. tachinoides* et celles de *G. p. gambiensis* (*tableau I*). L'examen microscopique du tractus digestif des trois femelles de *G. p. gambiensis*, mortes à J_3, J_4 et J_5, a révélé la présence de trypomastigotes procycliques.

3.2. Bilan parasitologique

3.2.1. Formule pléomorphique

La formule pléomorphique calculée au moment du repas infectieux a révélé 126 ± 39 formes longues, 71 ± 31 formes intermédiaires et 19 ± 14 formes trapues.

3.2.2. Indice procyclique (p)

Chez *G. tachinoides*, l'indice p des femelles a été relativement plus élevé ($\chi^2 = 6{,}25$; $p < 0{,}05$) que celui des mâles. Aucune différence significative de cet indice n'a été notée entre les deux sexes de *G. p. gambiensis*. Toutefois, l'indice p des mâles de *G. p. gambiensis* a été relativement plus élevé que celui des mâles de *G. tachinoides*

Tableau I. Bilans entomologique et parasitologique de mouches de *G. tachinoides* et *G. p. gambiensis*.

Espèce	*G. tachinoides*			*G. p. gambiensis*		
Sexe	Mâle	Femelle	Total	Mâle	Femelle	Total
Nombre utilisé	663	758	1421	541	726	1267
Gorgées (%)	137 (21)	225 (30)	362 (25)	122 (23)	244 (34)	366 (29)
Mortes (%)	19 (14)	13 (6)	32 (9)	18 (15)	17 (7)	35 (10)
Disséquées (n)	118	212	330	104	227	331
n'	5	27	32	13	19	32
p	0,04	0,13	0,10	0,12	0,08	0,10
n''	2	6	8	7	9	16
m	0,40	0,22	0,25	0,54	0,47	0,50
CV = $p \times m$	0,017	0,028	0,024	0,067	0,04	0,048

Indice $p = n'/n$ où n'est la proportion des glossines hébergeant des trypomastigotes procycliques et n le nombre des mouches disséquées ;
Indice $m = n''/n'$ où n'' est la proportion des mouches à infection procyclique ayant développé l'infection métacyclique.

($\chi^2 = 5{,}06$; $p < 0{,}05$). En revanche, aucune différence significative de cet indice n'a été observée ni entre les femelles ni entre la population de ces deux espèces (*tableau I*).

Une grande proportion de mouches des deux espèces est restée réfractaire à l'infection procyclique. L'examen microscopique du tube digestif des mouches infectées a révélé une présence massive de trypomastigotes procycliques, très mobiles, dans des pochettes formées entre la membrane péritrophique et la parois intestinale. Douze mouches, dont quatre mâles de *G. tachinoides* et huit femelles de *G. p. gambiensis* ont hébergé des trypomastigotes procycliques « en formes de rosette ». Par ailleurs, onze formes procycliques en division ont été observées chez *G. tachinoides*, dont cinq chez les mâles et six chez les femelles. Ces formes ont montré des divisions longitudinales et inégales du parasite, la cellule-fille, grêle, restant accolée ventro-latéralement à la cellule-mère. Des divisions multinucléées ont été observées chez quatre femelles de *G. tachinoides*, tandis qu'une forme géante du parasite a été détectée chez une femelle de *G. p. gambiensis*.

3.2.3. Indice métacyclique (m)

Sexes confondus, une faible proportion de mouches à infections procycliques a développé une infection métacyclique de l'ordre de 8 % et de 16 %, respectivement chez *G. tachinoides* et chez *G. p. gambiensis*. Aucune différence significative d'indice m n'a été enregistrée entre les deux sexes de chaque espèce. Sexes confondus, les mouches de *G. p. gambiensis* étaient relativement plus infectées ($\chi^2 = 4{,}26$; $p < 0{,}05$) que celles de *G. tachinoides* (*tableau I*).

Des formes trypomastigotes mixtes (épimastigotes et métacycliques) à prédominance métacyclique ont été observées chez *G. tachinoides*, tandis que des formes trypomastigotes mixtes à prédominance épimastigotes ont été rencontrées chez *G. p. gambiensis*. Dans les glandes salivaires, le parasite a été observé sous une forme libre ou fixe. Chez cette dernière forme, les trypanosomes étaient isolés ou groupés parfois en îlots et exécutant de mouvements pendulaires.

Dans les glandes salivaires infectées, les trypomastigotes n'ont pas montré de sites préférentiels : les portions effilée et large de l'organe (*figure 1* et *2*) ont été invariablement atteintes. L'observation microscopique était plus aisée aux lieux de ruptures des glandes où les trypomastigotes ont été extrudés avec les amas de salive.

3.2.4. Compétence vectorielle (CV)

Aucune différence significative de CV n'a été notée au niveau intra- ou interspécifique (*tableau I*).

3.2.5. Infection des cobayes

Les quatre cobayes nourriciers de *G. tachinoides* se sont révélés positifs à l'examen du *buffy coat* à J_{17}, tandis que deux des quatre

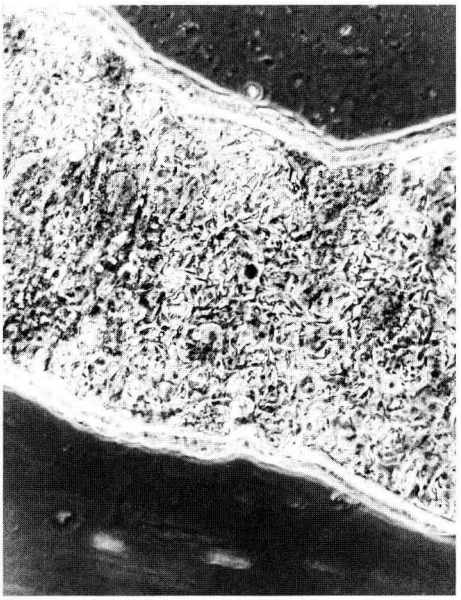

Figure 1. (× 400) Localisation des trypomastigotes dans la portion médiane de la glande salivaire de *G. palpalis gambiensis* (Bobo-Dioulasso).

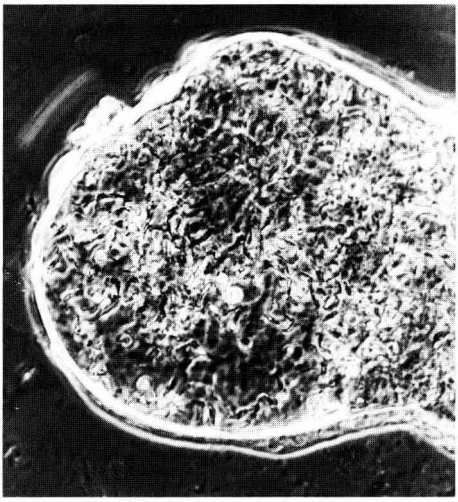

Figure 2. (× 400) Localisation de trypomastigotes dans la dernière portion de la glande salivaire de *G. palpalis gambiensis* (Bobo-Dioulasso).

cobayes d'entretien de *G. p. gambiensis* étaient positifs à J_{21} et J_{22}, respectivement. Ces résultats soulignent la précocité de certains individus de *G. tachinoides* dans l'acquisition et la transmission des métatrypanosomes par rapport à ceux de *G. p. gambiensis*.

4. DISCUSSION

Dans cette expérience, une CV globale de 0,0242 et 0,0483 a été enregistrée respectivement chez *G. tachinoides* et *G. p. gambiensis*. Kazadi et al. [15] n'ont pas enregistré de différence significative de CV entre les mâles et les femelles de *G. p. gambiensis* nourris sur cobaye infecté par *T. b. brucei* EATRO 1125. Les résultats de ce présent travail confirment cette observation. En revanche, Duke [2] a observé que les femelles de *G. palpalis* étaient souvent plus infectées que les mâles par *T. gambiense* ou *T. rhodesiense*.

Ce travail révèle qu'une grande proportion de mouches des deux espèces ne s'infecte pas. Il montre également que l'échec de l'établissement des formes sanguicoles en trypomastigotes procycliques inhibe le prépositionnement des autres stades cycliques. Pour Maudlin [20], la variation de la sensibilité entre les espèces est due aux différences liées aux titres de lectines et de RLOs *(Rickettsia-like-organisms)* dans l'intestin moyen des glossines. Dans ce présent travail, aucune différence de sensibilité n'a été observée entre les individus des deux espèces testées, bien qu'Ibrahim et al. [11] signalent l'absence d'une lectine agglutinant les érythrocytes dans l'intestin moyen de *G. tachinoides*.

Dans cette expérience, la souche *T. b. brucei* EATRO 1125 a été transmise expérimentalement par *G. tachinoides* et *G. p. gambiensis*, vecteurs n'ayant pas de liens géographiques avec le trypanosome utilisé. Nos résultats montrent que dans les conditions de laboratoire, les mouches sont à même de développer et transmettre l'infection métacyclique. Cependant à Busoga, région où *T. b. brucei* EATRO 1125 fut identifié, Reid et al. [28] ont pu inventorier divers mammifères sauvages, mais le parasite ne fut isolé que chez *Tragelaphus scriptus* Pallas, suggérant que l'origine du repas sanguin ainsi que la nature de l'hôte nourricier peuvent influer sur la CV des mouches [5, 23].

Nos données indiquent que *T. b. brucei* EATRO 1125 est bien adaptée au cobaye et aux mouches utilisées. Malgré son long séjour en laboratoire (32 ans) combiné aux diverses manipulations, cette souche conserve son capital pléomorphique et de ce fait demeure potentiellement transmissible. Le taux des formes trapues observées au cours de l'infection a fluctué entre 1 % et 21 %. Ce taux n'est pas négligeable, car d'après Vickerman [32], les formes trapues sont préadaptées à la survie chez la mouche. En outre, Wijers et Willet [34] estiment que l'infection des mouches dépend de la composition de la population des trypanosomes chez l'hôte animal. Selon ces auteurs, cette infection est en relation avec le nombre absolu de formes courtes présentes au moment du repas infectieux.

Dans ce travail, les mouches ont été infectées, une fois, sur un cobaye présen-

tant une parasitémie d'antilog 7,8–8,1, soit 63 095 000 à 125 892 541 trypanosomes par mL de sang. Cette dose a permis d'induire, chez chaque espèce, un taux d'infection procyclique globale d'environ 10 %. Partant de ce taux, la proportion des mouches ayant développé l'infection métacyclique a été deux fois plus importante chez *G. p. gambiensis* que chez *T. tachinoides*. Si ces résultats ne révèlent pas de différence significative d'indice m, ils révèlent néanmoins que la métacyclogenèse s'accomplit plus rapidement chez *G. tachinoides* que chez *G. p. gambiensis*.

Le stade mésocyclique n'a pas fait l'objet d'observation dans le présent travail. Les données de Kazadi et al. [16, 17] sur la CV de *G. m. morsitans* (Mall) et de *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) montrent une corrélation positive entre les formes procycliques et mésocycliques. L'existence d'un trypanosome géant et la division longitudinale inégale des trypomastigotes procycliques, observées chez certaines mouches, confortent la thèse de l'existence d'échanges génétiques à l'intérieur du vecteur [12]. Selon Schweizer et al. [31], la fréquence de cette apparition varie suivant les différents sérodèmes.

Bien que l'état ténéral des mouches soit considéré comme un des principaux facteurs de modulation de la CV [7, 14, 30, 33], l'héritabilité de la sensibilité des mouches semble concerner seulement l'établissement des infections intestinales, tandis que la maturation apparaît comme un caractère associé principalement au stock du trypanosome et notamment à son génotype [21].

Une CV globale de 0,0242 et 0,0483 a été enregistrée, respectivement chez les mouches de *G. tachinoides* et *G. p. gambiensis* infectées simultanément par *T. b. brucei* EATRO 1125. L'analyse statistique des données a montré qu'il n'existait pas de différence intra ou interspécifique de cet indice. Certains individus de *G. tachinoides* ont révélé une précocité de transmission des métatrypanosomes par rapport à ceux de *G. p. gambiensis*. Chez toutes les mouches examinées, la valeur de l'indice procyclique était supérieure à celle de l'indice métacyclique, suggérant que l'infection intestinale suit une évolution cyclique par filiation ascendante avec ou sans apparition du stade métacyclique.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été soutenu financièrement par l'A.G.C.D. (Administration générale à la coopération et au développement, Gouvernement belge). Les auteurs remercient le professeur S. Geerts de l'institut de médecine tropicale d'Anvers qui a bien voulu lire et corriger ce manuscrit. Ils remercient également le professeur G. Torreele pour l'analyse statistiques des données. Enfin, les auteurs témoignent leur gratitude aux deux lecteurs anonymes de la revue *Veterinary research*, dont les remarques et suggestions ont contribué à améliorer le fond et la forme de cet article.

RÉFÉRENCES

[1] Buxton P.A., The natural history of tsetse flies, Memoir of London School of Hygiene and Tropical Medicine, no. 10, Lewis, London, 1955.

[2] Duke H.L., Studies on the factors that influence the transmission of the trypanosomes polymorphic by tsetse. IV. On the spontaneous disappearance of flagellates from an infected *Glossina*, Ann. Trop. Med. Parasitol. 27 (1933) 431–435.

[3] 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, J. Afr. Zool. 107 (1993) 439–449.

[4] Elsen P., Roelants P., De Lil E., Dujardin J.P., Le Ray D., Claes Y., Cytogenic and isomic comparisons of two laboratory lines of *Glossina palpalis gambiensis*, Ann. Trop. Med. Parasitol. 5 (1994) 511–522.

[5] Geigy R., Kauffmann M., Steiger R., Brun R., Influence of blood-meals from different donors on the infection rates of *Trypanosoma brucei* in *Glossina*, Acta Trop. 28 (1971) 164–169.

[6] Gray A.R., Roberts C.J., The cyclical transmission of strains of *Glossina congolense* and *T. vivax* resistant to normal tharapeutic doses of trypanocidal drugs, Parasitology 63 (1971) 67–89.

[7] Harley J.M.B., The influence of the age of the fly at the time of the infecting feed on infection of *Glossina fuscipes* with *Trypanosoma rhodesiense*, Ann. Trop. Med. Parasitol. 65 (1971) 191–196.

[8] Harley J.M.B., Wilson A.J., Comparison between *Glossina morsitans, G. pallidipes* and *G. fuscipes*

as vectors of trypanosomes of the *Trypanosoma congolense* group: the proportion infected experimentally and the numbers of infective organisms extruded during feeding, Ann. Trop. Med. Parasitol. 62 (1968) 178–187.

[9] Harmsen R., The nature of establishment barrier for *Trypanosoma brucei* in the gut of *Glossina pallidipes,* Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 67 (1973) 364–373.

[10] Herbert W.J., Lumsden W.H.R., *Trypanosoma brucei:* A rapid 'matching' method for estimating the host's parasitaemia, Exp. Parasitol. 40 (1976) 427–431.

[11] Ibrahim E.A.R., Ingram G.A., Molyneux D.H., Haemagglutinins and parasite agglutinins in haemolymph and gut sections of *Glossina*, Trop. Med. Parasitol. 35 (1984) 151–156.

[12] Jenni L., Marti S., Schweizer J., Betschart B., Le Page R.W.F., Wells J.M., Tait A., Pandavoine P., Pays E., Steinert M., Hybrid formation between African trypanosomes during cyclical transmission, Nature 322 (1986) 173–175.

[13] Jordan A.M., Recent developments in the ecology and methods of control of tsetse flies (*Glossina* spp.) (Dipt., Glossinidae) – a review, Bull. Entomol. Res. 63 (1974) 361–399.

[14] Jordan A.M., Tsetse flies as vectors of trypanosomiasis, Vet. Parasitol. 89 (1976) 435–451.

[15] Kazadi J.M.L., Van Hees J., Jochems M., Kageruka P., Étude de la capacité vectorielle de *Glossina palpalis gambiensis* (Bobo Dioulasso) vis-à-vis de *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125, Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop. 44 (1991) 437–442.

[16] 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, Vet. Res. 27 (1996) 579–587.

[17] Kazadi J.M., Kageruka P., Losson B., Jochems M., Van Hees J., Influence de l'intervalle du repas d'entretien sur la compétence vectorielle de *Glossina palpalis palpalis* (Mongo-Bemba, Zaïre) vis-à-vis de *Trypanosoma brucei brucei* EATRO 1125 – Morphologie et cycle du parasite, Rev. Elev., Méd. Vét. Pays Trop. 49 (1996) 199–206.

[18] Le Ray D., Vector susceptibility to African trypanosomes, Ann. Soc. Belge Méd. Trop. 69 (suppl.1) (1989) 165–171.

[19] Llyod L.L., Johnson W.B., The trypanosome infections of tsetse flies in Northern Nigeria and a new method of estimation, Bull. Entomol. Res. 14 (1924) 265–288.

[20] Maudlin I., Transmission of African trypanosomiasis: Interactions among tsetse immune system, symbionts and parasites, in : Kerry F. (éd), Advances in Disease Vector Research, Harris Springer-Verlag, New York, 1991, pp. 117–148.

[21] Maudlin I, Welburn S.C., Milligan P., Salivary gland infection: a sex-linked recessive character in tsetse?, Acta Trop. 48 (1991) 9–15.

[22] Mohamed-Ahmed M.M., Ahmed A.I., Ishag A., Trypanosome infection rate of *Glossina morsitans submorsitans* in Bahr El Arab, South Darfur Province, Sudan, Trop. Anim. Health. Prod. 21 (1989) 239–244.

[23] Moloo S.K., Effects of maintaining *Glossina morsitans morsitans* on differnt hosts upon the vector's subsequent infection rates with pathogenic trypanosomes, Acta Trop. 38 (1981) 125–136.

[24] Moloo S.K., Kutuza S.B., Comparative study on the infection rates of different laboratory strains of *Glossina* species by *Trypanosoma congolense,* Med. Vet. Entomol. 2 (1988) 253–257.

[25] Moloo S.K., Zweygarth E., Sabwa C.L., Comparative study on the susceptibility of different laboratory strains of *Glossina* species to *Trypanosoma simiae,* Med. Vet. Entomol. 8 (1994) 225–230.

[26] Murray M., Murray P.K., McIntyre W.I.M., An improved parasitological technique for the diagnosis of African trypanosomiasis, Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 71 (1977) 325–326.

[27] Pollock J.N., Manuel de lutte contre la mouche tsé-tsé, FAO, Rome, 1982.

[28] Reid H.W., Burridge M.J., Pullan N.B., Sutherst R.W., Wain E.B., Survey for trypanosome infections in domestic cattle and wild animals in areas of East Africa, Br. Vet. J. 126 (1970) 622–626.

[29] Reifenberg J.M., Cuisance D., Gidudu A., Cuny G., Duvallet G., Frezil J.L., Évaluation de la capacité vectorielle de *Glossina tachinoides* (Diptera, Glossinidae) vis-à-vis de *Trypanosoma* (*Nannomonas*) *congolense* : Implications épidémiologiques, Parasite 3 (1996) 267–276.

[30] Roberts C.J., Gray A.R., A comparison of *Glossina morsitans submorsitans* Newst. and *G. tachinoides* West., collected and maintained under similar conditions, as vectors of *Trypanosoma congolense (Nannomonas) congolense, T.(N.). simiae* and *T. (Duttonella) vivax,* Ann. Trop. Med. Parasitol. 66 (1972) 41–53.

[31] Schweizer J., Tait A., Jenni L., The timing and frequency of hybrid formation in African trypanosomes during cyclical transmission, Parasitol. Res. 75 (1988) 98–101.

[32] Vickerman K., Tetley L., Hendry K.A.K., Turner C.M.R., Biology of African trypanosomes in the tsetse fly, in : Biology of the Cell, Elsevier, Paris, 1988, pp. 109–119.

[33] Wijers D., Factors that may influence the infection rate of *Glossina palpalis* with *Trypanosoma gambiense*. I. The age at the time of the infected feed, Ann. Trop. Med. Parasitol. 52 (1958) 385–390.

[34] Wijers D.J.B., Willet K.G., Factors that may influence the infection rate of *Glossina palpalis* with *Trypanosoma gambiense*. I. The number and the morphology of the trypanosomes present in the blood of the host at the time of the infected feed, Ann. Trop. Med. Parasitol. 54 (1960) 341–350.