

## Nouvelles données sur les vecteurs de *Wuchereria bancrofti* à Madagascar

Influence de la température sur la vitesse de développement du parasite et le taux d'infection du vecteur \*

J. BRUNHES <sup>1</sup>

*Trois espèces de moustiques ont été reconnues comme des vecteurs naturels de Wuchereria bancrofti à Madagascar : Anopheles funestus, A. gambiae et Culex pipiens fatigans. Les essais d'infection expérimentale ont abouti au développement de W. bancrofti chez A. gambiae A et B, A. coustani, A. mascarensis, Culex p. fatigans et Culex antennatus.*

*En laboratoire, une hausse de la température ambiante accélère l'évolution du parasite chez le vecteur. Elevés à 20°C, 25°C et 30°C, les insectes femelles gorgés sur filariens sont porteurs de stades infectants respectivement après 27, 14 et 11 jours. La température a également une influence, variable selon l'espèce, sur le taux d'infection et la capacité de transmission des vecteurs.*

*Suivant l'auteur, il semble justifié d'attribuer, du moins en partie, aux conditions climatiques régnant à Madagascar l'inégalité de la répartition de l'endémie filarienne sur l'île.*

Madagascar est une île montagneuse que l'on peut schématiquement diviser en trois régions climatiques: la côte est, battue par la mousson, les hauts plateaux (1000 à 1400 m), la côte ouest, sèche et chaude.

Les moyennes mensuelles des températures horaires prises sous abri varient beaucoup suivant ces régions: sur la côte est, à Tamatave, elles varient de 20,8°C en juillet à 26,3°C en février; sur les hauts plateaux, à Tananarive, les moyennes mensuelles des températures ne dépassent jamais 19°C et varient entre 12,2°C en juillet et 18,9°C en janvier; sur la côte ouest, à Majunga, elles passent de 25,4°C en juillet à 29°C en avril.

Or toutes les enquêtes sur la répartition géographique de l'endémie filarienne (filariose à *Wuchereria bancrofti*) font apparaître que la maladie est très inégalement répartie dans les trois régions distinguées ci-dessus.

Observons la carte (fig. 1) sur laquelle figurent les isothermes de la température moyenne de février et les cantons où ont été dépistés des filariens (Brygoo,

1958; Brygoo & Grjebine, 1957). Elle montre, et c'est là son intérêt essentiel, qu'il y a très peu de cantons infestés dans la zone délimitée par l'isotherme de 20°C, isotherme qui recouvre en grande partie les hauts plateaux. Signalons de plus qu'il s'agit dans ces cantons de dépistages isolés et que l'origine de l'infection ne se situe pas obligatoirement sur les hauts plateaux. D'autre part, le petit nombre de cantons infestés figurant sur la côte ouest peut partiellement s'expliquer par un moindre niveau d'endémicité, par une densité de population faible ainsi que par l'absence de prospection dans de très vastes zones.

Afin de mieux comprendre les raisons de l'inégalité dans la répartition de l'endémie filarienne qui apparaît malgré tout sur cette carte, il nous a semblé essentiel de tester le pouvoir vecteur de quelques moustiques particulièrement agressifs pour l'homme et d'apprécier l'influence des conditions climatiques sur le développement des microfilaries chez les vecteurs reconnus.

### VECTEURS EFFECTIFS ET EXPÉRIMENTAUX

*Espèces naturellement infectées par W. bancrofti*

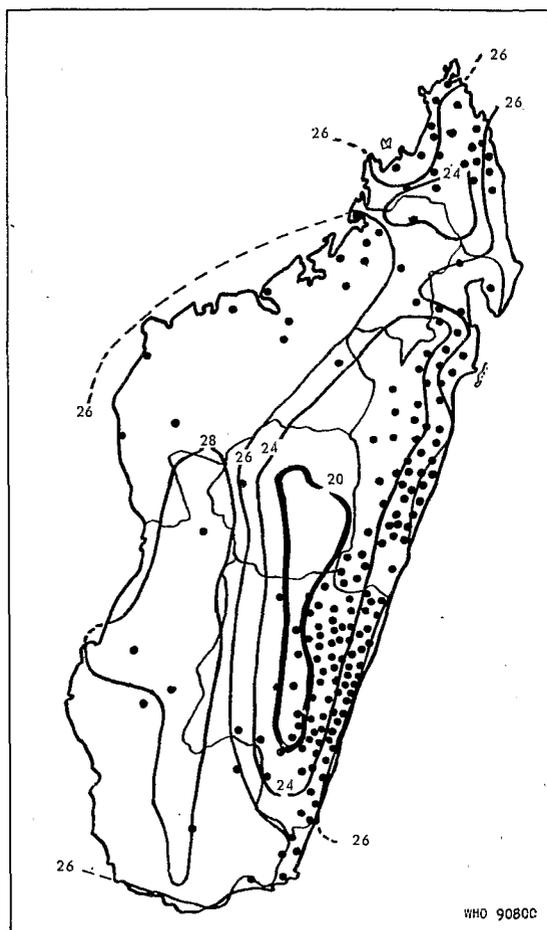
*Anopheles funestus.* Lors d'une enquête effectuée en 1951 à Vangaindrano, Doucet a trouvé 8,3%

O. R. S. I. O. M.

Collection de Référence

n° ex 1, 573-1

FIG. 1  
ISOTHERMES DE LA TEMPÉRATURE MOYENNE  
DE FÉVRIER A MADAGASCAR ET RÉPARTITION  
DES CANTONS INFESTÉS<sup>a</sup>



<sup>a</sup> Chaque point marque l'emplacement d'un canton infesté.

(10/120) d'*A. funestus* porteurs de filaires infectantes. Malheureusement, ces stades III n'ont pas été conservés ni déterminés.

En 1966-1967, plus au nord, dans la région de Manakara, nous avons disséqué 214 femelles de cette espèce; 7 d'entre elles étaient porteuses de stades III de *W. bancrofti* et 6 autres porteuses de stades I et II non identifiables; une des femelles portait à la fois des stades II et I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ces déterminations ont été effectuées par le Professeur G. S. Nelson, London School of Hygiene and Tropical Medicine.

*Anopheles gambiae* s.l. Sur 239 dissections effectuées en différents points de la côte est, nous n'avons trouvé que trois femelles infectées, l'une par un stade II non identifiable, les deux autres par des stades III de *W. bancrofti*.

*Culex pipiens fatigans*. Un lot de femelles gorgées, capturées à domicile dans la ville de Majunga (côte ouest) et ramenées à Tananarive pour obtenir des pontes, nous a donné plusieurs stades infectants de *W. bancrofti*, après 14 à 16 jours de captivité.

On peut donc être certain de l'existence à Majunga d'une transmission par cette espèce si la longévité naturelle de *Culex p. fatigans* atteint une quinzaine de jours.

#### *Espèces permettant le développement de W. bancrofti en laboratoire*

Les espèces mentionnées ci-dessous se sont gorgées sur un filarien originaire de la côte est qui présentait, de 20 heures à 21 h 30, 34 à 77 microfilaries par 20 mm<sup>3</sup> de sang. Les insectes femelles ont ensuite été élevés dans une pièce dont la température était maintenue à 25°C.

*Anopheles gambiae* B. A Madagascar, les travaux de Chauvet et al. (1964) sur le complexe *A. gambiae* ont montré que l'espèce B est seule présente sur les hauts plateaux malgaches. Pour nos expériences, nous avons utilisé des *A. gambiae* B élevés en laboratoire et provenant de cette région.

Sur les 89 femelles ainsi gorgées et disséquées 14 jours après, 81 furent trouvées porteuses de stades infectants, soit 91%.

*Anopheles gambiae* A. A l'inverse de ce que l'on observe pour l'espèce B, il n'existe pas de région climatique où l'espèce A soit seule présente; aussi avons-nous été contraints d'utiliser une méthode beaucoup plus complexe que précédemment. Après s'être gorgées sur un filarien, les femelles sauvages supposées appartenir à l'espèce A furent invitées à pondre. Leur détermination définitive fut effectuée par la méthode de Chauvet, basée sur l'étude des soies thoraciques des larves au IV<sup>e</sup> stade. Par cette méthode de détermination a posteriori, nous avons reconnu avoir fait se gorger 8 femelles d'*A. gambiae* A; or 5 d'entre elles se sont infectées, soit 63%.

*Culex p. fatigans* (souche de Tananarive). A Majunga, Moreau (1965) a réussi à infecter, sur un filarien originaire de la côte est, 33% de *Culex p. fatigans* locaux; l'élevage a été effectué à la température du laboratoire. A Tananarive, Tristan et al. (1963) ont aussi obtenu l'infection de *Culex p. fatigans*.

Pour nos expériences, nous avons utilisé des larves recueillies dans l'agglomération de Tananarive et élevées en laboratoire. Sur 71 femelles gorgées et disséquées après 14 jours d'observation, 7 seulement ont permis le développement de stades infectants, soit 10%.

*Anopheles coustani* Laveran. Nous avons obtenu 5 infections sur 8 femelles gorgées.

*Anopheles mascarensis* de Meillon. Les deux seules femelles que nous ayons pu élever en laboratoire et maintenir en vie plus de 14 jours se sont infectées.

*Culex (C.) antennatus* (Becker). Cinq femelles sauvages, gorgées sur filarien, se sont infectées. Cette espèce a été trouvée en Haute-Volta naturellement porteuse de stades infectants de *W. bancrofti* (Bregues, communication personnelle). Abondante et agressive sur la côte est de Madagascar, elle doit être un vecteur secondaire dont il conviendra d'apprécier l'importance.

*Espèces n'ayant pas permis le développement de W. bancrofti en laboratoire*

Gorgées puis élevées dans les mêmes conditions que les espèces vectrices, trois espèces culicidiennes n'ont jamais permis le développement de stades infectants; il s'agit de 9 *Aedes (S.) albopictus* (Skuse), 7 *Mansonia (M.) uniformis* (Theobald) et 6 *Culex (C.) giganteus* Ventrillon.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA VITESSE DE DÉVELOPPEMENT DES MICROFILAIRES DE *W. BANCROFTI* CHEZ LE MOUSTIQUE

*Anopheles gambiae* B et *Culex p. fatigans* (souche de Tananarive) ont été élevés en laboratoire, la première espèce à partir des œufs, la seconde à partir de larves récoltées dans les gîtes naturels de la banlieue de Tananarive.

Après un jeûne de 48 heures pour *A. gambiae* B et de 72 heures pour *Culex p. fatigans*, les femelles ont été invitées à se gorger, entre 20 heures et 21 h 30, sur un filarien originaire de la côte est. Au cours des expériences, ce volontaire présentait de 34 à 77 microfilaires par 20 mm<sup>3</sup> de sang.

Les femelles gorgées ont été élevées à 20°C, 25°C, 30°C et 35°C; elles avaient en permanence de l'eau miellée à leur disposition.

*Développement chez A. gambiae B (tableau 1, fig. 2)*

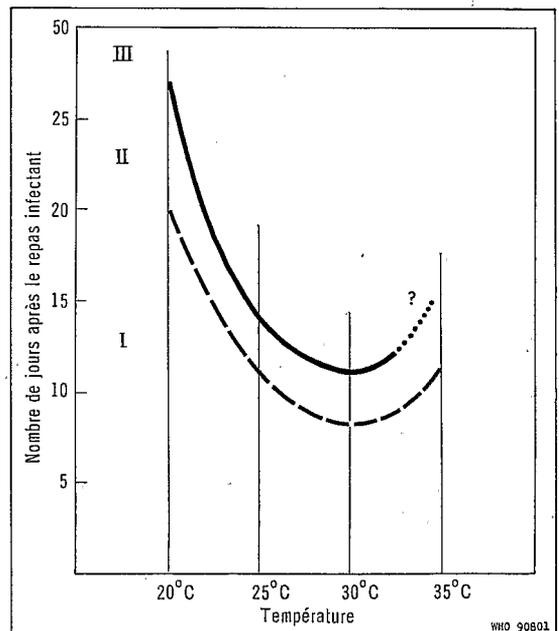
A 20°C, les premiers stades II apparaissent 20 jours après le repas infectant; il faut attendre

TABLEAU 1  
INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA VITESSE DE DÉVELOPPEMENT DE *W. BANCROFTI* CHEZ *A. GAMBIAE* B

Température de la pièce d'élevage	Date d'apparition (en nombre de jours après le repas infectant)		Nombre de femelles disséquées entre l'apparition du premier stade II et celle du premier stade III	Nombre de femelles disséquées après l'apparition du premier stade III
	du premier stade II	du premier stade III		
20° C	20	27	31	37
25° C	11	14	21	89
30° C	8	11	33	30
35° C	11	?	8 <sup>a</sup>	

<sup>a</sup> Ces 8 femelles infectées étaient porteuses de stades I et II ou de stades I ou II.

FIG. 2  
INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA VITESSE DU DÉVELOPPEMENT DE *W. BANCROFTI* CHEZ *A. GAMBIAE* B



--- Apparition des stades II  
— Apparition des stades III

27 jours pour voir apparaître les premiers stades III. La coexistence des stades I et II ne dure qu'un jour alors que celle des stades II et III peut durer 2 jours.

A 25°C, les premiers stades II apparaissent 11 jours après le repas infectant et les premiers stades III à partir du 14<sup>e</sup> jour. Comme à 20°C, la coexistence des stades I et II dure un jour et celle des stades II et III dure 2 jours.

A 30°C, la vitesse de développement du parasite s'accélère encore; les stades II apparaissent au bout de 8 jours et les stades III au bout de 11 jours. La coexistence des stades I et II dure 2 jours et celle des stades II et III dure 3 jours.

A 35°C, la vitesse de développement, au lieu de s'accélérer, se ralentit. Les premiers stades II demandent 11 jours pour apparaître et, bien que nous ayons disséqué 14 moustiques entre le 11<sup>e</sup> et le 16<sup>e</sup> jour après le repas infectant, nous n'avons trouvé aucun stade III. Il semble qu'une température aussi élevée provoque, en plus d'un ralentissement de l'évolution, un développement aberrant des microfilaires; en effet, après 11 jours d'incubation, nous avons observé des stades normaux et d'autres anormalement gros ainsi que des stades I au début de leur évolution.

#### Développement chez cinq autres espèces

*Développement chez Culex p. fatigans.* Nous avons fait s'infecter, puis disséqué, plusieurs centaines de *Culex p. fatigans* provenant de différents endroits de Madagascar et nous avons pu constater que chez cette espèce la température influait rigoureusement de la même façon que chez *A. gambiae* B sur la vitesse de développement du parasite.

A 20°C, les premiers stades III apparaissent après 27 jours d'évolution; à 25°C, ils apparaissent au bout de 14 jours et à 30°C au bout de 11 jours. A 35°C, nous observons, comme chez *A. gambiae* B, un ralentissement très net de la vitesse de développement; 15 jours après le repas infectant, nous n'observons toujours que des stades II.

*Développement chez Anopheles gambiae A, Anopheles coustani, Anopheles mascarensis et Culex (C.) antennatus.* Nous avons également infecté puis élevé à la seule température de 25°C quatre autres espèces de moustiques: *A. gambiae* A, *A. coustani*, *A. mascarensis* et *Culex (C.) antennatus*. Nous avons obtenu les premiers stades III 14 jours après le repas infectant, soit après le même délai que chez *A. gambiae* B et *Culex p. fatigans*.

#### Discussion

Le problème de l'influence du climat sur la transmission de *W. bancrofti* a retenu l'attention des épidémiologistes travaillant en régions montagneuses ou en zones partiellement tempérées.

Hu (1939) a observé que les basses températures hivernales de Shanghai provoquaient une mortalité importante des microfilaires ingérées par le vecteur.

Basu & Rao (1939), qui ont effectué des élevages de moustiques infectés à 15,5°C, 21,1°C, 26,6°C et 32°C, ont observé que les stades infectants apparaissaient respectivement au bout de 47, 20-21, 10 et 9-10 jours. La courbe qu'ils auraient pu tracer grâce à ces résultats se rapproche de celle que nous avons obtenue.

Omori (1958) a montré qu'une température de 16°C avait un effet létal sur les microfilaires et les stades II et III.

Abdulcader et al. (1965) ont infecté puis élevé des *Culex p. fatigans* dans une ville montagnarde de Ceylan; la température de la pièce d'élevage oscillait entre 21°C et 7°C; les dissections effectuées entre le 13<sup>e</sup> et le 17<sup>e</sup> jour après le repas infectant ne leur ont permis de déceler que quelques stades I.

Omori (1966) a observé qu'une température de 14,6°C bloquait le développement du parasite; il pense qu'au-dessus de 18°C l'influence de la température sur la vitesse de développement peut être représentée par une droite de type  $y = 0,703(x - 14^\circ\text{C})$  dans laquelle « x » est la température de l'élevage et « y » la vitesse de développement. Il signale qu'au-dessus de 30°C la température devient défavorable au développement du parasite.

Lors de notre expérimentation, nous avons observé que de faibles variations de température peuvent se traduire par de notables différences dans la vitesse de développement: élevé à 20°C, un moustique gorgé sur filarien mettra deux fois plus de temps (27 jours) pour devenir infectant qu'un moustique élevé à 25°C (14 jours); si la température extérieure est de 30°C, le développement du parasite ne nécessitera plus que 11 jours.

L'élévation de la température jusqu'à un optimum situé entre 30°C et 35°C accélère donc le développement du parasite; cet optimum dépassé, la vitesse de développement du parasite se ralentit. Il semble d'autre part qu'une température trop élevée provoque un développement aberrant du parasite.

Nous pensons que les variations de la vitesse de développement du parasite en fonction de la température peuvent s'exprimer par une courbe proche d'une parabole (fig. 2) dont il conviendra ultérieurement.

ment de préciser le tracé pour des températures de 17°C, 28°C et 32°C.

Elevées à la même température, les six espèces culicidiennes qui se sont révélées vectrices sont devenues infectantes au terme du même temps de maturation. En conséquence, et dans l'attente d'une expérimentation qui portera sur un plus grand nombre d'espèces, nous pouvons dire que la vitesse de développement du parasite semble être indépendante de l'espèce culicidienne qui l'héberge.

#### INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LE TAUX D'INFECTION DES MOUSTIQUES

Au cours de l'expérimentation précédente, nous avons également constaté que, pour un même vecteur, un nombre variable d'individus s'infecte suivant les températures auxquelles sont effectués les élevages.

Nous avons particulièrement étudié les variations de la capacité vectrice d'*A. gambiae* B et de *Culex p. fatigans* en fonction de la température.

#### Variations de la capacité vectrice d'*A. gambiae* B (tableau 2, fig. 3)

Elevées à 20°C, 81% des femelles gorgées sur filarien possèdent, 27 à 28 jours après, des filaires au stade III.

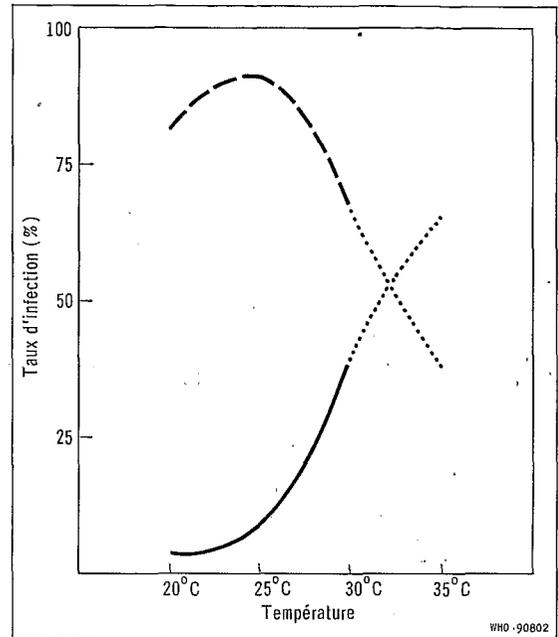
Nous avons observé que les femelles élevées à 25°C s'infectent le plus fréquemment (91%). Par contre, 69% des femelles élevées à 30°C ont été trouvées porteuses de stades III.

TABLEAU 2  
INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LE TAUX  
D'INFECTION D'*A. GAMBIAE*

Température de la pièce d'élevage	Nombre de femelles disséquées après l'apparition du premier stade III	Nombre de femelles infectées	Taux d'infection (%)
20° C	37	30	81
25° C	89	81	91
30° C	80	55	69
35° C	18 <sup>a</sup>	7 <sup>a</sup>	39 <sup>a</sup>

<sup>a</sup> Sur les 18 femelles disséquées après 11 jours d'observation, 7 étaient porteuses de stades I ou II.

FIG. 3  
INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LE TAUX  
D'INFECTION D'*A. GAMBIAE* B ET DE *CULEX P. FATIGANS*



--- *A. gambiae* B  
— *Culex p. fatigans*

L'augmentation de la température se montre donc favorable à l'infection jusqu'à 25°C, puis, au-delà de 25°C, elle semble la freiner progressivement.

Ce phénomène s'amplifie à 35°C; sur 18 femelles disséquées après 11 jours d'observation, seules 7 étaient porteuses de stades II, soit 39%. On peut donc penser que le taux de femelles infectées serait encore moindre si l'observation pouvait être poussée au-delà de 16 jours jusqu'à l'apparition éventuelle de stades III.

L'analyse statistique montre que les taux d'infection obtenus aux différentes températures sont significativement différents.

#### Variations de la capacité vectrice de *Culex p. fatigans* (tableau 3, fig. 3)

Elevées à 20°C, 3 femelles seulement sur les 92 gorgées, soit environ 3%, ont permis le développement de stades III.

Elevées à 25°C, 7 femelles sur les 71 gorgées se sont infectées, soit 10% d'infection.

TABLEAU 3  
INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LE TAUX  
D'INFECTION DE *CULEX P. FATIGANS*

Température de la pièce d'élevage	Nombre de femelles disséquées après l'apparition du premier stade III	Nombre de femelles infectées	Taux d'infection (%)
20° C	92	3	3
25° C	71	7	10
30° C	58	22	38
35° C	14 <sup>a</sup>	9 <sup>a</sup>	64

<sup>a</sup> Sur les 14 femelles disséquées après 11 jours d'observation, 9 étaient porteuses de stades I ou II.

Elevées à 30°C, 38% des 58 femelles gorgées permettent le développement du parasite; *Culex p. fatigans* se révèle donc bon vecteur de *W. bancrofti*.

A 35°C, 9 femelles sur les 14 disséquées après 11 jours d'observation, soit 64%, étaient porteuses de stades II; le rôle favorable de la température sur l'infection semble donc se confirmer.

Comme précédemment, l'analyse statistique montre que les taux d'infection obtenus aux différentes températures sont significativement différents.

#### Discussion

*A. gambiae* B atteint le maximum de sa capacité vectrice autour de 25°C; celle-ci semble décroître ensuite rapidement lorsque s'élève la température. Avec un taux d'infection oscillant entre 70% et 90%, *A. gambiae* B se montre donc un excellent vecteur de *W. bancrofti* et ceci quelle que soit la température.

Basu & Rao (1939) ont mis en évidence l'influence de la température sur le taux d'infection de *Culex p. fatigans*. Ils ont élevé des moustiques infectés à 15,5°C, 21,1°C, 26,6°C et 32°C, et ont observé que le taux d'infection passait alors respectivement de 2,5% à 31,6%, 52,2% et 42%. Ainsi que nous l'avons nous-mêmes constaté, les basses températures sont également défavorables à l'infection de *Culex*

*p. fatigans*. Nous avons observé, avec la souche de Tananarive, que lorsque la température passe de 20°C à 25°C puis à 30°C, le taux des femelles infectées passe de 3% à 10% puis à 38%.

Nous constatons donc que la variation du taux d'infection en fonction de la température est spécifique de chaque vecteur. Ceci peut partiellement s'expliquer si l'on considère que ces variations résultent de l'antagonisme de deux composantes sur lesquelles agit la température: le pouvoir de résistance du moustique parasité et la vitalité du parasite. Les résultats de cette lutte entre le parasite et son hôte dépendent d'une part de chaque variation de la température et d'autre part de l'identité des antagonistes.

#### CONCLUSIONS

Pour limitée qu'elle soit, notre expérimentation a montré que de nombreux moustiques anthropophiles sont susceptibles de transmettre *W. bancrofti*. De nouvelles études doivent être entreprises afin de dresser la liste de tous les vecteurs potentiels et de mieux connaître leur biologie, car il est certain que nombre d'entre eux doivent voir leur rôle effectif limité par une longévité trop faible ou une zoophilie marquée.

La température, par son influence sur la vitesse de développement du parasite chez le vecteur et sur la capacité vectrice des moustiques, se révèle être un facteur de première importance dans la transmission de *W. bancrofti*.

Pratiquement, il conviendrait que soient standardisées les expériences tendant à évaluer le pouvoir vecteur des moustiques; l'emploi d'un certain nombre de températures fixes, comme 20°C, 25°C et 30°C, serait nécessaire pour en apprécier les variations chez une espèce donnée ainsi que pour effectuer la comparaison des résultats obtenus dans le monde entier.

Les conditions climatiques de Madagascar permettent d'expliquer partiellement d'une part, l'existence de vastes zones indemnes de filariose comme les hauts plateaux et, d'autre part, l'existence de zones à transmission intense telles que les régions basses et côtières, beaucoup plus chaudes.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer notre très vive reconnaissance à M. G. Ramalanjaona, Secrétaire général du Comité de la Recherche scientifique technique malgache, pour l'aide décisive qu'il nous a apportée.

## SUMMARY

NEW DATA ON THE VECTORS OF *WUCHERERIA BANCROFTI* IN MADAGASCAR:  
THE INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE RATE OF DEVELOPMENT OF THE PARASITE  
AND ON THE VECTORIAL INFECTION RATE

Madagascar is a mountainous island with 3 distinct climatic zones, and bancroftian filariasis is unevenly distributed over the island. Very few cases occur in areas with a mean February temperature of less than 20°C.

The 3 main vectors of the parasite in nature are *Anopheles funestus*, *Anopheles gambiae* s.l. and *Culex pipiens fatigans*. Laboratory studies showed that the parasite could develop to the infective stage in the following species: *Anopheles gambiae* A, *Anopheles gambiae* B, *Anopheles coustani*, *Anopheles mascarensis*, *Culex pipiens fatigans* and *Culex (C.) antennatus*.

When *An. gambiae* B and *Culex p. fatigans* (Tananarive strain) were raised at different temperatures in the laboratory, larvae of *Wuchereria bancrofti* reached

stage III after 27 days at 20°C, after 14 days at 25°C and after 11 days at 30°C, but at 35°C development was slower. A similar rate of development of the parasite was found in 4 other vector species raised at the same temperatures.

At 20°C, 81% of the engorged females of *An. gambiae* B were infective, at 25°C 91% were infective while at 30°C only 69% carried stage-III larvae. With *Culex p. fatigans* females raised at the same temperatures, however, the percentages infective were as follows: 20°C, 3%; 25°C, 10%; and 30°C, 38%.

The relation between temperature and infection rate is thus specific for each vector and it is suggested that future studies of vectorial capacity should include tests at a range of temperatures.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdulcader, W. H. M., Rajakone, P., Tharumarajah, K. & Mahadeva, R. (1965) *J. trop. Med. Hyg.*, **68**, 254-256
- Basu, B. C. & Rao, S. Sundar (1939) *Indian J. med. Res.*, **27**, 233-249
- Brygoo, E. R. (1958) *Arch. Inst. Pasteur Madagascar*, **26**, 23-39
- Brygoo, E. R. & Grjebine, A. (1957) *Mém. Inst. scient. Madagascar*, **9**, 252-258
- Chauvet, G., Coz, J., Gruchet, H., Grjebine, A. & Lumaret, R. (1964) *Méd. trop.*, **24**, 27-44
- Doucet, J. (1951) *Mém. Inst. scient. Madagascar*, **6**, 83-114
- Hu, S. M. K. (1939) *Amer. J. Hyg.*, **29**, 67-74
- Moreau, J. P. (1965) *Méd. trop.*, **25**, 486-490
- Omori, N. (1958) *Yokohama med. Bull.*, **9**, 382-390
- Omori, N. (1966) *Progr. med. Parasitol. Jap.*, **3**, 471-507
- Tristan, M., Dodin, A. & Brygoo, E. R. (1963) *Rev. méd. Madagascar*, **3**, 3-7