

BIOGEOGRAPHIE DU COMPLEXE *ANOPHELES GAMBIAE* DE MADAGASCAR, VECTEUR DU PALUDISME

Olga B. RALISOA

Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences, BP 906, Université d'Antananarivo, 101
MADAGASCAR

ABSTRACT.- *Anopheles arabiensis* and *A. gambiae* are the two main members of the *A. gambiae* complex involved in the transmission of malaria in Madagascar. In the central highlands, above 1000 m, *A. arabiensis* is the only species present. Elsewhere in the country the two species are sympatric and their frequencies appear to form a gradient related to altitude and climatic factors; *A. gambiae* is more common with lower altitude and increased humidity. Comparison of the different karyotypes of the polytenic chromosomes in the ovaries of each species shows that: 1) *A. arabiensis* is characterized by Xbcd, 2Rb/+, 2La and 3Ra/+, with only 2Rb/b homozygous individuals present in the central highlands, and 2Rb/+ polymorphic populations only occur at low altitudes on the dry western plains and the semi-arid southern plateau; 2) *A. gambiae* is characterized by Xag, 2Rb/+, and 2La/+, with 2Rb/+ polymorphic chromosomes present only in the semi-arid southern plateau, and 2Rb found in all other areas where the species is present. Comparison with continental Africa confirms that populations of *A. gambiae* and *A. arabiensis* in Madagascar are very close if not identical to those in East Africa (Ethiopia, Mozambique, Tanzania, Kenya, and the Comoro Islands) and Central Africa (Burundi), but differ from those in West Africa (Gambia, Guinea-Bissau, Burkina Faso, Senegal, Togo and Benin), in which numerous, complex chromosomal inversions occur.

KEY-WORDS.- *Anopheles gambiae*, Chromosomal polymorphism, Ecology, Madagascar

RESUME.- Deux espèces du complexe *Anopheles gambiae*, impliquées dans la transmission du paludisme sont présentes à Madagascar: *Anopheles arabiensis* et *Anopheles gambiae*. Sur le Haut Plateau Central, au dessus de 1000 m d'altitude, *arabiensis* est la seule espèce existante. Dans le reste du pays, les deux espèces sont sympatriques et leurs fréquences apparaissent suivant un gradient lié à l'altitude et au climat. En effet, l'abondance de *gambiae* croît au fur et à mesure que l'altitude diminue et que l'humidité augmente. Par ailleurs, la comparaison des différents karyotypes établis par l'examen des chromosomes polyténiques ovariens montre que: 1. *Anopheles arabiensis* est caractérisé par Xbcd, 2Rb/+, 2La et 3Ra/+ avec sur le Haut Plateau Central la présence uniquement d'homozygotes inversés 2Rb/b, les populations à polymorphisme 2Rb/+ n'existant qu'à basse altitude sur les plaines occidentales sèches et sur le plateau semi-aride du Sud. 2. *Anopheles gambiae* est caractérisé par Xag, 2Rb/+, 2La/+; le polymorphisme 2Rb/+ n'existant que sur le plateau semi-aride du Sud. Partout ailleurs dans l'île, 2Rb est standard. La comparaison avec l'Afrique continentale permet d'affirmer que les populations d'*Anopheles gambiae* et d'*Anopheles arabiensis* de Madagascar sont très proches sinon identiques à celles d'Afrique de l'Est (Ethiopie, Mozambique, Tanzanie, Kenya, îles Comores) et de l'Afrique Centrale (Burundi). Par contre elles sont sensiblement éloignées de celles d'Afrique occidentale qui présentent des inversions plus nombreuses et plus complexes (Gambie, Guinée-Bissau, Burkina-Fasso, Sénégal, Togo et Bénin).

MOTS CLES.- *Anopheles gambiae*, Polymorphisme chromosomique, Ecologie, Madagascar

INTRODUCTION

La plupart des moustiques ont d'abord été décrits selon des critères morphologiques. Cependant, la réalité génétique révèle qu'il existe des populations constituées d'individus interféconds isolés reproductivement des autres espèces. Chez les Anophèles, le nombre d'espèces biologiquement différentes est plus élevé que celui des espèces morphologiquement distinctes. On a ainsi des mélanges d'espèces jumelles appelés complexes d'espèces.

Le complexe *Anopheles gambiae* nous intéresse car il constitue le vecteur du paludisme humain le plus efficace dans la région afrotropicale.

A Madagascar, deux espèces sont impliquées dans la transmission du paludisme: *Anopheles arabiensis* et *Anopheles gambiae*. L'étude de leur distribution géographique a été faite par l'examen des chromosomes polyténiques des trophocytes ovariens.

ZONES D'ETUDES: CARACTERISTIQUES CLIMATIQUES (CF. TABLEAU I)

Le haut plateau central

Caractérisé par une riziculture intense dans les vallées perchées entre 1200 et 1700 m d'altitude. La pluviosité dépasse 1300 mm, répartie sur 160 jours, d'octobre à mai, période où l'on enregistre les températures maximales (moyenne de la période 22°).

La région orientale

Altitude inférieure à 1000 m. C'est la région la plus humide de l'île, sous l'influence de l'alizé. Le versant couvert de forêts denses et humides, de plus en plus ravagées par les feux, constitue la zone de transition vers la plaine côtière.

La plaine présente un gradient d'humidité et de pluviosité décroissant du Nord (plus de 3500 mm d'eau annuelle sur 235 jours à Mahavelona) au Sud (2400 mm d'eau sur 199 jours à Manakara).

La région occidentale

Altitude inférieure à 900 m. Sur le versant, la pluviosité annuelle varie de 1200 mm (Mandoto) à 1425 mm (Miandrivazo). Sur la côte à Morondava, il pleut moins (780 mm), l'humidité relative a un niveau bas, environ 60% avec des températures maximales très élevées pouvant atteindre 40°C et une très forte amplitude thermique. Plus au nord, à Mahajanga, les températures ne sont pas différentes mais l'amplitude thermique est parmi la plus faible enregistrée à Madagascar (3°C). La pluviosité annuelle élevée (1558 mm) est concentrée sur une courte période (80 jours au total). L'humidité relative est également faible avec 60%.

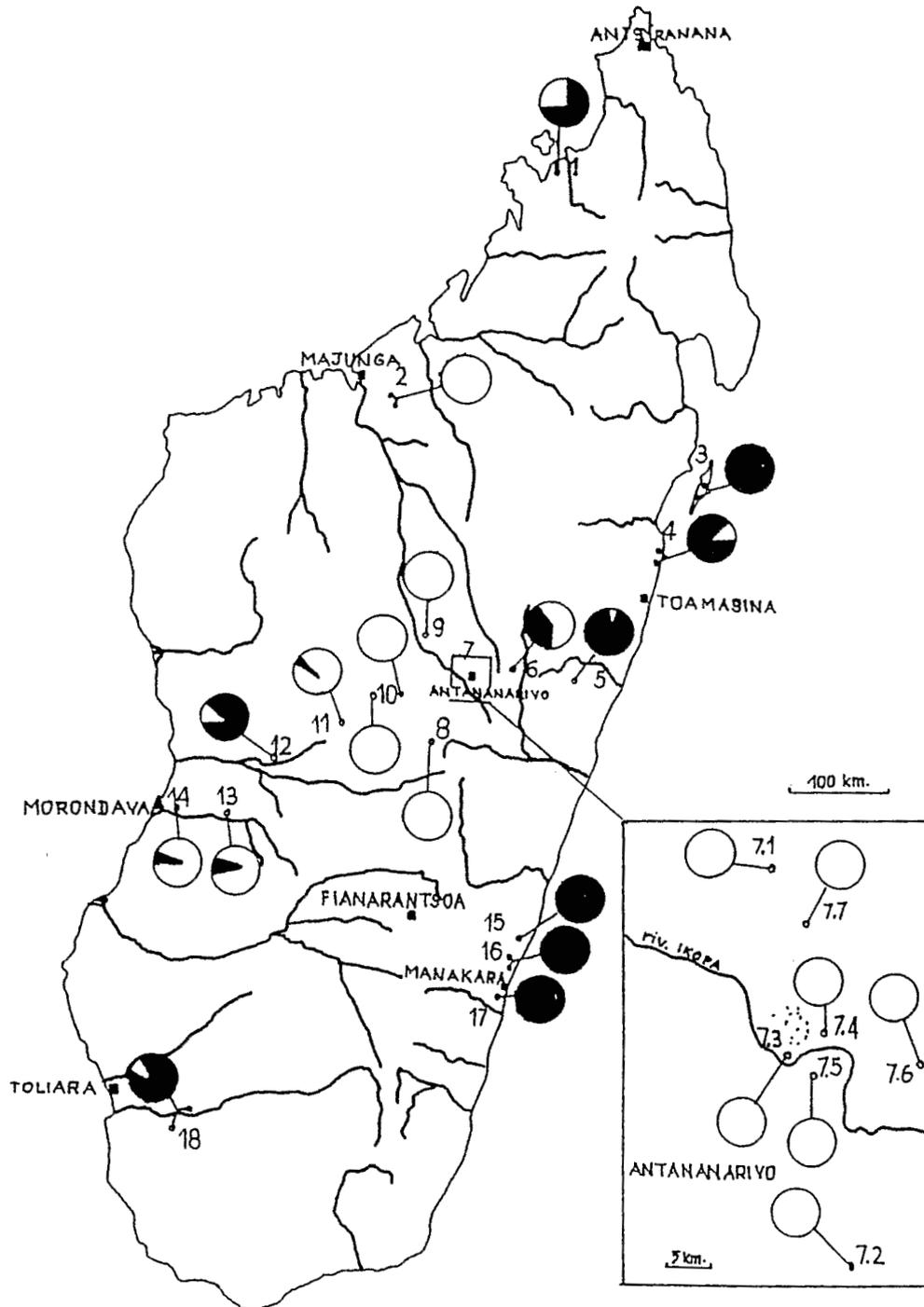


Fig. 1. Distribution d'*Anopheles arabiensis* (cercles blancs) et d'*Anopheles gambiae* (cercles noirs) dans différentes strates éoclimatiques de Madagascar. Localités: 1 Ambanja, 2 Mahajanga, 3 Ste. Marie, 4 Mahavelona, 5 Beforona, 6 Anjoro, 7 Antananarivo (7.1 Merimandroso, 7.2 Mandrosoa, 7.3 Androndra, 7.4 Ankatso, 7.5 Alasora, 7.6 Anjeva, 7.7. Itafy), 8 Sambaina (Antsirabe), 9 Miantso, 10 Mahasolo-Antanetibe, 11 Mandoto, 12 Miandrivazo, 13 Ankilizato, 14 Morondava, 15 Ampasimanjeva, 16 Manakara, 17 Vohipeno, 18 Betsioky, Bezaha

La plaine du Sambirano (nord)

Caractérisée par l'absence de saison sèche et froide. Le régime pluviométrique est intermédiaire entre celui de l'Est et de l'Ouest: 2172 mm d'eau répartie sur 129 jours. La moyenne des températures minimales dépasse 20°C, l'amplitude thermique est faible (3,8°C).

Le plateau mahafaly (sud)

Zone où persiste la forêt primaire de type xérophile. La pluviosité est la plus basse de l'île: 500 mm d'eau répartie sur 50 jours seulement. On a noté un écart très marqué entre les températures minimale (6,1°C) et maximale absolue (38,9°C).

MATERIEL ET METHODES

Captures et préparation des moustiques

Les captures se font à l'aide d'un aspirateur à bouche (ou à pile) à l'intérieur duquel est placé un gobelet en carton qui sert à la réception des moustiques (COLUZZI & PETRARCA, 1973). Les moustiques capturés le matin sont gardés à l'obscurité à une température et une humidité convenables, puis fixés dans du Carnoy en fin d'après-midi (entre 16 et 17 heures).

Préparation des chromosomes

Seules les femelles semi-gravides sont utilisées pour les préparations chromosomiques suivant la technique de COLUZZI (1967).

Identification chromosomique des espèces

La lecture des chromosomes polyténiques se fait sous un microscope à contraste de phase en s'aidant de la carte chromosomique établie par COLUZZI *et al.* (non-publiée).

RESULTATS ET INTERPRETATIONS

LE COMPLEXE GAMBIAE A MADAGASCAR

La distinction des espèces se fait avec l'hétérochromosome X qui est subtélocentrique remarquablement court et le plus souvent isolé. Il présente des inversions fixes: b, c, d, pour *A. arabiensis*, a, g, pour *A. gambiae*

Les autosomes 2 et 3 présentent chacun deux bras généralement liés par leur centromère. Ils sont constitués respectivement des bras 2R-2L et 3R-3L (COLUZZI, 1967).

Distribution des espèces

A. arabiensis et *A. gambiae* sont les espèces les plus répandues du complexe à Madagascar. Leur distribution n'est pas uniforme. Fig. 1. *A. arabiensis* est la seule présente sur le Haut Plateau Central au-dessus de 1000m d'altitude. *A. gambiae* se rencontre sur les versants Ouest et Est en-dessous de 900 ou 1000 m d'altitude où il coexiste avec *A. arabiensis* mais les fréquences sont en faveur de ce dernier. En effet les caractéristiques climatiques de ces versants sont assez voisines de celles du Haut Plateau Central (sauf au niveau de Beforona et de Ranomafana). Les plaines côtières sont les domaines d'*A. gambiae*.

Distribution des caryotypes (cf. Tableau II)

A. arabiensis: caractérisé par Xbcd, présente les inversions suivantes: b sur 2R, a sur 3R, avec respectivement les arrangements alternatifs +b,b et +a, a. L'homocaryotype 2R b/b est le seul présent au-dessus de 900 m d'altitude. Ces populations sont très zoophiles avec un indice d'anthropophilie allant de 2,1% sur le Haut Plateau Central (34/1579) à 4,55% sur le versant occidental (6/132). Cependant, sur les plaines occidentales, les populations d'*arabiensis* présentent quelques hétérozygotes 2Rb/+ dont la fréquence peut atteindre 21,74% et elles sont beaucoup plus anthropophiles (18,6% d'indice d'anthropophilie, 38/208).

A. gambiae: caractérisé par Xag, présente les inversions suivantes: a sur 2L et b sur 2R. Les caryotypes observés sont: 2L +/+, +/a, a/a et 2R +/+, +/b et b/b avec une fréquence faible (1,15%). Ces populations sont anthropophiles à plus de 80% et constituent les vecteurs du paludisme les plus redoutables.

COMPARAISON AVEC L'AFRIQUE CONTINENTALE

En Afrique de l'Ouest, *A. arabiensis* présente des inversions plus nombreuses qu'à Madagascar. Exemple: au Mali, on observe sur 2R les inversions a, b, c, d, e, et f avec à 90% les arrangements b, bc et ab. Les principaux caryotypes sont b/b, b/bc, ab/b, ab/bc

(ou abc/b). Ils sont portés par des individus d'une seule population (TOURE *et al.*, 1983, 1984) En Afrique orientale, on note beaucoup de similitudes avec Madagascar. En Ethiopie, on a noté dans la vallée de l'Awash que la fréquence du caryotype 2R b/b augmente avec l'altitude: 0% à 460 m (à Dubti) et 28,5% à 1565 m (à Bati) avec des valeurs intermédiaires entre ces extrêmes (MEKURIA YLMA *et al.*, 1982). Par contre le caryotype standard 2R b+/b+ varie en sens inverse de celui-ci.

En ce qui concerne *A. gambiae*, le tableau III ne montre pas de différence entre Madagascar et l'Afrique orientale. Les arrangements chromosomiques sont très simples. Par contre, en Afrique occidentale, ils sont très compliqués (COLUZZI *et al.*, 1985). La complexité extrême est enregistrée au Mali où l'on distingue trois populations avec des caryotypes du bras 2R bien distincts:

Bamako: Jcu/Jcu, Jcu/Jbcu, Jbcu/Jbcu

Savane: b/b, b/cu, bcu/b, bcu/cu, b/+ cu/+

Mopti: bc/bc, bc/+, bc/+, bc/u, u/u, u/+, +/+

Toutes ces populations ne sont pas significativement différentes sur le plan biométrique et électrophorétique. Elles donnent des hybrides fertiles en laboratoire mais inconnus dans la nature et présentent des variations spatiales, saisonnières ou annuelles de fréquences qui influent sur la transmission du paludisme.

Signalons que les espèces d'eau saumâtre sont réparties comme suit: *A. merus* en Afrique de l'Est et à Madagascar, *A. melas* en Afrique de l'Ouest.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les données morphologiques et biométriques n'ont pas permis de comprendre les variabilités éthologiques et biologiques des populations du complexe *gambiae*. En effet si on se base sur elles, on pourrait établir les liens suivants: *gambiae-arabiensis* et *melas-merus*.

L'étude des chromosomes a permis de montrer le lien d'évolution entre les arrangements chromosomiques et la spéciation (Fig. 2).

A. quadrimaculatus avec le complément polyténique intermédiaire Xf/+ - 2Ri/+ serait la forme ancestrale si l'on considère sa distribution et son écologie; sa zoophilie et son exophilie étant des caractères primitifs.

La similitude morphologique entre *gambiae* et *arabiensis* serait le résultat d'une convergence. De même *merus-melas*, en dépit de leur affinité écologique (eaux saumâtres) sont engagés dans des processus de spéciation différents. Les caractères morphologiques (indice palpal, nombre des sensilles coeloconiques, taille des oeufs) qui permettent de les distinguer partiellement des espèces d'eau douce résultent d'un phénomène de convergence. L'arrangement original standard par l'homozygote inversé b/b sur le bras 2R d'*arabiensis* résulte d'une sélection naturelle, et dans ce cas l'inversion viable correspond à une étape importante de l'évolution.

Si l'on admet qu'un grand polymorphisme chromosomique correspond à un grand pouvoir d'adaptation, il devrait aboutir à la colonisation des milieux les plus variés. Pour

ce qui concerne les Anophèles vecteurs du paludisme, cela pose de sérieux problèmes en épidémiologie, comme c'est le cas en Afrique occidentale.

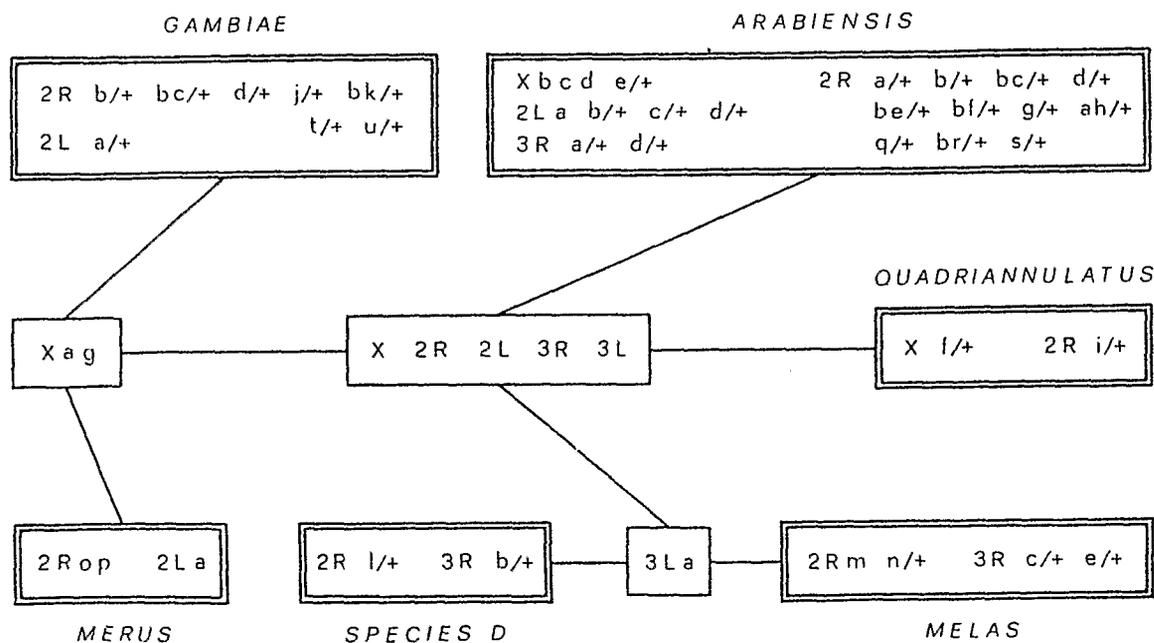


Fig. 2. Différentiation du complexe *Anopheles gambiae*.

Malgré certaines similitudes caryotypiques entre *A. gambiae* et *A. arabiensis* de Madagascar et ceux d'Afrique de l'Est, on peut cependant noter que certains caractères éthologiques (zoophilie et exophilie en particulier) apparaissent plus tranchés à Madagascar. Ceci tendrait à prouver que dans l'île, les populations de ces Anophèles présentent une spécificité due à cette insularité. On peut alors se poser la question de savoir si cette spécificité a un rapport quelconque avec le peuplement humain relativement récent de l'île (au VII^{ème} siècle d'après les données archéologiques les plus récentes par datation aux radio-éléments (RAKOTOARISOA, 1995, Comm. pers.).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce aux financements octroyés par l'OMS/Banque Mondiale, l'Agence Internationale de l'Energie Atomique et la Coopération Italienne ainsi que l'appui scientifique et technique de l'Institut de Parasitologie de l'Université de Rome « La Sapienza ».

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKOGBETO, M., M.A. DI DECO, O. MUKABAYIRE & M. COLUZZI, 1990. The *Anopheles gambiae* complex in Togo and Benin: Species identification and inversion polymorphisms. Proc. ICOPA VII Paris, France, Aug. 20-24, 1990.
- COLUZZI, M., 1993. Advances in the study of Afrotropical malaria vectors. *Parassitologia*, 35(Suppl): 23-29.
- COLUZZI, M. & V. PETRARCA, 1973. Aspirator with paper cup for collecting mosquitoes and other insects. *Mosquito News*, 33(2): 249-250.
- COLUZZI, M., V. PETRARCA & M.A. DI DECO, 1985. Chromosomal inversion intergradation and incipient speciation in *Anopheles gambiae*. *Bull. Zool.*, 52: 45-63.
- COLUZZI, M. & A. SABATINI, 1967. Cytogenic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, 9(2): 73-88.
- COLUZZI, M., A. SABATINI, V. PETRARCA & M.A. DI DECO, 1979. Chromosomal differentiation and adaptation to human environments in the *Anopheles gambiae* complex. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 75(5) 483-497.
- COOSEMANS, M., V. PETRARCA, M. BARUTWANAYO & M. COLUZZI, 1989. Species of the *Anopheles gambiae* complex and chromosomal polymorphism in a rice-growing area of the Rusizy valley (Republic of Burundi). *Parassitologia*, 31: 113-122.
- MEKURIA, Y., V. PETRARCA & TESFAMARIAM TAMIRAT, 1982. Cytogenetic studies on the malaria vector mosquito *Anopheles arabiensis* Patton in the Awash valley, Ethiopia. *Parassitologia*, 24:
- MNZAVA, A.E.P. & M.A. DI DECO, 1986. Polimorfismo cromosomico in *Anopheles gambiae* e *Anopheles arabiensis*. *Parassitologia*, 28: 286-288.
- PETRARCA V. & J.C. BEIER, 1992. Intraspecific chromosomal polymorphism in the *Anopheles gambiae* complex as a factor affecting malaria transmission in the Kisumu area of Kenya. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 46(2): 229-237.
- PETRARCA, V., G. CARRARA, M.A. DI DECO & G. PETRANGELI, 1983. Il complesso *Anopheles gambiae* in Guinea Bissau. *Parassitologia*, 25: 29-39.
- PETRARCA, V., G.C. CARRARA, M.A. DI DECO & G. PETRANGELI, 1984. Osservazioni citogenetiche e biometriche sui membri del complesso *Anopheles gambiae* in Mozambico. *Parassitologia*, 26: 247-259.
- PETRARCA, V., G. PERTANGELI, P. ROSSI & G. SABATINELLI, 1986. Etude chromosomique d'*Anopheles gambiae* et *Anopheles arabiensis* à Ouagadougou (Burkina-Faso) et dans quelques villages voisins. *Parassitologia*, 28: 41-61.
- PETRARCA, V., G. SABATINELLI, M.A. DI DECO & M. PAPAKAY, 1990. The *Anopheles gambiae* complex in the Federal Islamic Republic of Comoros (Indian Ocean): some cytogenetic and biometric data. *Parassitologia*, 32: 371-380.
- PETRARCA, V., J. VERCRUYSSSE & M. COLUZZI, 1987. Observations on the *Anopheles gambiae* complex in the Senegal River Basin, West Africa. *Medical and Veterinary Entomology*, 1: 303-312.

- RALISOA, O., A. SABATINI, R. RAKOTOSON, D. BOCCOLINI, E. RANDRIANARISOA & M. COLUZZI, 1990a. Malaria transmission in Madagascar with particular reference to the vectorial capacity of *Anopheles arabiensis* in the Antananarivo area. Proc. ICOPA VII, Paris, France, Aug 20-24, 1994, p. 1188, Abstr. 10C42.
- RALISOA, O., A. SABATINI, R. RAKOTOSON, D. BOCCOLINI, E. RANDRIANARISOA E. & M. COLUZZI, 1990b. Rôle d'*Anopheles arabiensis* dans la transmission de *Plasmodium falciparum* dans la zone d'Antananarivo, Madagascar. Parassitologia, 32(Suppl): 220-221.
- RALISOA-RANDRIANASOLO, B.O. & M. COLUZZI, 1987. Genetical investigations on zoophilic and exophilic *Anopheles arabiensis* from Antananarivo area (Madagascar). Parassitologia, 29: 93-97.
- RISHIKESH, N., M.A. DI DECO, V. PETRARCA & M. COLUZZI, 1985. Seasonal variations in indoor resting *Anopheles gambiae* and *Anopheles arabiensis* in Kaduna (Nigeria). Acta Tropica, 42: 165-170.
- TOURÉ, Y.T., V. PETRARCA & M. COLUZZI, 1983. Nuove entità del complesso *Anopheles gambiae* in Mali. Parassitologia, 25: 367-370
- TOURÉ, Y.T., V. PETRARCA & M. COLUZZI, 1984. The *Anopheles gambiae* complex in Mali. Proc. XI International Congress for Tropical Medicine and Malaria, Calgary, Canada. Sept. 16-22, 1984.
- TOURÉ, Y.T., V. PETRARCA & M. COLUZZI, 1987. Patterns of geographical and seasonal distributions of the Mopti karyotypes of the *Anopheles gambiae* in Mali. Proc. 3rd International Conference on Malaria and Babebiosis, Annecy, France, Sept. 7-11, 1987 p. 172.

Tabl. I - Zones d'étude et leurs caractéristiques climatiques

Zones d'études et altitude	Pluies Total annuel en mm	Pluies Nombre de jours	Humidité relative %	Moy des max. en °C	Moy des min. en °C	Max. abols en °C	Min. abols en °C	amplitude thermique en °C
<u>Haut Plateau Central</u>								
Antananarivo 1200 a 1433 m	1354	161	75	22°6	12°3	31°5	2°	6°75
Antisirabe 1500 m	1250	170	70	20°	7°8	28°8	-4°5	
<u>Versant oriental</u>								
Anjiro 1000 m	2200	190	80	22°	12°			
Beforona 650 m	3000	209	82	24°	16°			
<u>Plaine orientale</u>								
Mahavelona 5 m	3529.4	235	84	27°4	20°8	35°2	14°5	5°4
Manakara 4 m	2433	199	82	25°7	19°6	35°	15°	
<u>Versant occidental</u>								
Mandoto 915 m	1200	150	65	23°	12°	33°	6°	8°5
Miandrivazo 200 m	1425		58	29	23°7	40°	17°	15°
<u>Plaine occidentale</u>								
Morondava 8 m	780	60	65	30°	19°8	38°2	8°7	6°4
Mahajanga 22 m	1558	80	60	31°8	22°1	37°5	13°7	3°1
<u>Plaine du Nord</u>								
Ambanja 40 m	2172	129	76	31°	20°4	34°4	11°	3°8
<u>Plateau du Sud</u>								
Betioky 263 m	633	50	54	27°7	19°6	39°8	6°1	7°5
Bezaha 100 m	517	52		28°6	19°9			

Tabl. II - Distribution des espèces et des cariotypes du complexe *Anopheles gambiae* dans les différentes strates écoclimatiques de Madagascar

Zones d'étude et principales localités	N	Anopheles arabiensis						Anopheles gambiae								
		N	2R			N	3R			N	2L			N	2R	
		+/+	+b	b/b	+/+	+a	a/a	+/+	+a	a/a	+/+	+b	b/b	+/+	+b	b/b
		%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
<u>Plaine de Sambirano</u> Ambanja (Nord)	56	12	-	4	8	14	10	4	40	13	15	12	21	18	3	
			33.33	66.67		71.43	28.57			32.5	37.5	30.0		85.71	14.29	
<u>Plaine orientale</u> Mahavelona Manakara	373	22	-	-	22	22	19	3	321	93	160	68				
					100		86.36	13.64		28.97	49.84	21.18				
<u>Versant oriental</u> <u>Beforona</u> <u>Ranomafana</u>	478	1			1	1	1		471	162	223	86				
					100		100			34.39	47.35	18.26				
Anjiro	157	119			119	117	112	5	37	14	13	10				
					100		95.73	4.27		37.84	35.14	27.03				
<u>Haut Plateau Central</u> Antananarivo Antsirabe Anzojorobe Miantso Soavinandriana	2039	953			953	907	854	51	2							
					100		94.16	5.62	0.22							
<u>Versant occidental</u> Mandoto	71	53			53	54	44	9	1	1						
					100											
Miandrivazo	44	3			3	3	3		29	3	14	12				
					100		100			10.43	48.28	41.38				
<u>Plaine occidentale</u> Ankilizato Morondava Mahajanga	305	253	3	55	195	258	254	4	15	8		7				
			1.19	21.74	77.07		98.45	1.55		53.33		46.67				
<u>Plateau Mahafaly (Sud)</u> Betioky Bezaha	102	15			1	15	13	2	87	2	31	54	87	70	16	1
					6.67	93.33	86.67	13.33		2.3	35.63	62.07		80.46	18.39	1.1
	3625	1431				1391			1001				108			

Tabl. III Polymorphisme chromosomique d'*Anopheles gambiae* en Afrique orientale et aux Comores

PAYS	SYSTEMS D'INVERSION (ARRANGEMENTS ALTERNATIFS)	
	2L	2R
Ethiopie (MEKURIA YILMA <i>et. al.</i>)		+b , b
Mozambique (PETRARCA V. <i>et. al.</i>)	+a , a	+b , b
Tanzanie (MNZAVA A.E.P. DI DECO M.A)	+a , a	+b , b
Burundi (COOSEMANS M. <i>et. al.</i>)	+a , a	+b , b
Kenya (PETRARCA V., BEIER J.C.)	+a , a	+b , b
Les Comores (PETRARCA V. <i>et. al.</i>)	+a , a	+b , b