

ENTOMOLOGIE MÉDICALE

Compétence vectorielle des mouches non ténérales de *Glossina morsitans morsitans* (Souche Mall) infectées par *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* IL 1180.

J. M. Kazadi (1, 2), B. Losson (1) & P. Kageruka (2)

(1) Département de santé animale, Institut de médecine tropicale Prince Léopold, Nationalestraat 155, B-2000 Anvers, Belgique.
Tél : 32 3 247 62 71, fax : 32 3 216 14 31, e-mail : jmkazadi@hotmail.com

(2) Service de parasitologie et de pathologie des maladies parasitaires, Université de Liège, Faculté de médecine vétérinaire, Bd. De Colonster, 20, B-43 Sart-Tilman, B-4000 Liège, Belgique.

Manuscrit n° 2023. "Entomologie médicale". Reçu le 5 janvier 1999. Accepté le 26 janvier 2000.

Summary: The vectorial competence of the non-teneral tsetse flies of *Glossina morsitans morsitans* (strain Mall) infected by *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* IL 1180.

Non-teneral tsetse flies of Glossina morsitans morsitans (strain Mall) about 16 days old were fed, once, on a rat infected by Trypanosoma congolense IL 1180. The global vectorial competence (VC) of these flies was appraised at 0.1035. VC in males was more important than for females. Infection by mesoprocyclic index was greater in female flies than in male ones, whereas for metacyclic index the reverse was true. This work shows that the age limits, but does not impede metacyclogenesis of non-teneral tsetse flies of G. m. morsitans (strain Mall).

Résumé :

Des mouches non ténérales de Glossina morsitans morsitans (souche Mall), âgées d'environ 16 jours, ont été nourries, une fois, sur un rat infecté par Trypanosoma congolense IL 1180. Sexes confondus, la compétence vectorielle (CV) globale de ces mouches a été évaluée à 0,1035. La CV des mâles a été plus importante que celle des femelles. Plus de femelles que de mâles ont été infectées au stade méso-procyclique, tandis que plus de mâles que de femelles ont été infectés au stade métacyclique. Les résultats de cette étude montrent que l'âge limite, mais n'abolit pas, la métacylogenèse chez les mouches non ténérales de G. m. morsitans (souche Mall).

*Glossina morsitans morsitans
Trypanosoma congolense
non-teneral fly
vectorial competence
laboratory*

*Glossina morsitans morsitans
Trypanosoma congolense
mouche non ténérale
compétence vectorielle
laboratoire*

Introduction

L'âge est un des facteurs intrinsèques qui semble moduler la compétence vectorielle (CV) des glossines, diptères strictement hématophages. Plusieurs auteurs (10, 11, 15, 19, 30, 31, 33, 37) admettent que les mouches ténérales sont plus sensibles à *Trypanosoma brucei* spp. que les mouches plus âgées. Cette hypothèse a été confirmée également chez les mouches ténérales de différentes espèces de glossines infectées par *Trypanosoma congolense* (4, 5, 17).

Les mouches ténérales sont des individus n'ayant ingéré aucun repas de sang après leur éclosion. En outre, si l'état ténéral des glossines dépend de la disponibilité de la source trophique, l'âge des mouches est un facteur important dans la transmissibilité de trypanosomes. Pour induire la CV, DUKE (6), WIJERS (37) et HARLEY (10) soutiennent que le repas initial doit être infectieux et que les mouches doivent être ténérales au moment de ce repas.

Cependant, MOLOO et SHAW (25) ont fait état de transmission cyclique de *Trypanosoma congolense* par les mouches non ténérales de *Glossina morsitans* spp. Précédemment, KAZADI et coll. (17) ont rapporté une CV de 36 % chez les individus

non ténéraux de *G. m. morsitans* (souche Mall), âgés de 80 à 96 heures et infectés par la même souche clonale du trypanosome. Pour confirmer ou infirmer ces observations, il nous a paru opportun d'initier d'autres expériences de transmission cyclique utilisant des mouches non ténérales plus âgées. Ce travail a pour but d'évaluer la sensibilité ultérieure des mouches non ténérales de *G. m. morsitans* (souche Mall), âgées environ de 16 jours, vis-à-vis de *Trypanosoma congolense* IL 1180.

Matériel et méthodes

Trypanosome

Trypanosoma congolense IL 1180 est un clone dérivant du stock L 209 qui a été isolé sur un lion du parc de Serengeti, en Tanzanie (9). Le cryostabilat utilisé est identifié sous le numéro de code ITMAV 101195 et a été inoculé au rat.

Glossine

Glossina morsitans morsitans Westwood 1850 (souche Mall) (7) est élevée dans l'insectarium de l'Institut de médecine

tropicale d'Anvers. Trois cent vingt-trois mouches non ténérales, dont 162 mâles et 161 femelles, ont été mises en cage suivant les sexes, puis nourries pendant 14 jours sur des lapins sains.

Rat

Huit rats indemnes, de souche Wistar albinos, pesant environ 220g, ont été fournis par la firme Janssen Pharmaceutica (B-2340 Beerse, Belgique). Parmi eux, deux sujets ont été utilisés pour initier l'infection des glossines. Ces animaux ont été inoculés mécaniquement, par voie intrapéritonéale, avec 0,5 ml de cryostabilat titrant l'antilog 7,8 selon la "matching method" d'HERBERT et LUMSDEN (13). Tous les rats ont été nourris avec des pellets (Pavan Service, B-2360, Oud-Turnout, Belgique) et abreuvés à volonté.

Infection

Avant la prise du repas infectieux, toutes les glossines ont été soumises à un jeûne de 48 heures. Au terme de celui-ci, leur âge maximal a atteint 16 jours et les mouches ont été alimentées une seule fois, pendant 20 minutes, sur les flancs des deux rats parasitémiques (antilog 7,8-8,1); ceux-ci ont été anesthésiés préalablement au pentobarbital sodique (Nembutal®, CEVA, 50 avenue Jean-Jaurès, 1030 Bruxelles, Belgique), à la dose de 30 mg/kg PV.

Maintenance

Seules les mouches gorgées lors du repas infectieux ont été retenues pour l'expérience. Elles ont été maintenues pendant 20 jours dans un local de transmission cyclique à une température de 25 ± 5 °C et 70 ± 5 % d'humidité relative, avec une alternance automatique de lumière artificielle-obscurité. Trois lots de deux rats nourriciers ont été constitués et utilisés par rotation à intervalle de deux jours. À partir de J6 et avant chaque repas d'entretien des glossines, une goutte caudale de sang de ces animaux a été examinée régulièrement par la méthode du "buffy coat" (26) pour détecter la parasitémie subpatente. Les animaux positifs ont été remplacés par des sujets sains.

Dissection

À J18, les mouches survivantes ont été soumises à une diète de 48 heures, puis disséquées sous une loupe binoculaire (x 160) suivant la technique de dissection proposée par KAZADI et coll. (16). L'intestin moyen, le proventricule et le proboscis ont été observés séparément au microscope à contraste de phase (x 400).

Compétence vectorielle et analyse statistique

La compétence vectorielle (CV) a été calculée selon la formule de LE RAY (18):

$$CV = p \times m \text{ ou } n'/n.$$

Avec l'indice méso-procyclique $p = n'/n$, où n' est le nombre des glossines infectées dans l'intestin moyen et n le nombre total des mouches disséquées.

Avec l'indice métacyclique $m = n''/n'$, où n'' est le nombre des mouches infectées dans le proboscis et n' le nombre des sujets porteurs des infections intestinales.

Le test de χ^2 de PEARSON a été utilisé pour comparer, d'une part, les taux de gorgement entre les sexes lors du repas infectieux et, d'autre part, les taux de mortalité des glossines. Les indices de la CV ont été analysés entre les sexes suivant la même méthode.

Résultats

Bilan entomologique

Gorgement

Un taux de gorgement de 93 % ($n = 150/162$) et de 98 % ($n = 157/161$) a été observé respectivement chez les mâles et les femelles de *G. m. morsitans* (souche Mall) lors du repas infectieux (tableau I). Ce taux n'a pas révélé de différence significative entre les 2 sexes.

Tableau I.

Bilans entomologique et parasitologique des mouches non ténérales de *G. m. morsitans* (souche Mall) infectées par *T. congolense* IL 1180.

Entomological and parasitological results for non-teneral *G. m. morsitans* flies infected with *T. congolense* IL 1180.

sexe	nb	gorgées	%	mortes	%	disséquées	n' (p)	n'' (m)	CV=p x m
mâle	162	150	93	19	13	131	46	22	0,1679
femelle	161	157	98	8	5	149	79	7	0,0470
total	323	307	95	27	9	280	125	29	0,1036

Mortalité précoce

Sexes confondus, 9 % de mouches ($n = 27/307$) sont mortes précocement au cours de l'expérience entre J6 et J12 (tableau I). Plus de mâles que de femelles sont morts ($\chi^2 = 5,48$; $P < 0,05$).

Bilan parasitologique

Indice méso-procyclique

Environ le tiers des mâles et la moitié des femelles ont révélé une infection procyclique (tableau I). Plus de femelles que de mâles ont été infectées ($\chi^2 = 9,04$; $P < 0,01$). L'infection méso-cyclique (= proventriculaire) a été détectée chez toutes les mouches porteuses d'infection procyclique, d'où l'utilisation du terme méso-procyclique.

Indice métacyclique

Parmi les 46 mâles infectés de formes méso-procycliques, 48% ($n = 22/46$) ont développé l'infection métacyclique. En revanche, sur 79 femelles hébergeant les trypanostigotes méso-procycliques, 9 % ($n = 7/79$) ont révélé l'infection métacyclique (tableau I). Plus de mâles que de femelles ont développé l'infection métacyclique ($\chi^2 = 24,77$; $P < 0,001$).

Compétence vectorielle (CV)

Sur 280 mouches ayant pris le repas infectieux, 10 % ont révélé une CV, dont 17 % ($n = 22/131$) de mâles et 5 % (7/149) de femelles (tableau I). Par ailleurs, la CV des mâles a été significativement plus importante ($\chi^2 = 10,98$; $P < 0,001$) que celle des femelles.

Transmission cyclique

L'infection a été détectée à J9, J14 et J17, respectivement chez les premier, deuxième et troisième lots des rats nourriciers. Tous ces animaux sont morts après une période de survie moyenne de 12 jours et après avoir montré un pic parasitémique d'antilog 8,4-8,7.

Discussion

L'indice de CV de 10 % observé dans ce travail met en évidence la réceptivité plus ou moins marquée des mouches non ténérales de *G. m. morsitans* (souche Mall) vis-à-vis de *T. congolense* IL 1180. Ces résultats vont à l'encontre de la thèse généralement répandue selon laquelle seules les mouches ténérales sont capables de mener à terme la métacyclogenèse. Plusieurs auteurs (11, 19, 28, 29, 30, 37) signalent que les mouches ténérales du groupe *palpalis*, âgées de plus de

48 heures, sont réfractaires à *T. brucei* spp. DISTELMANS et coll. (5), KAZADI et coll. (17) signalent également que les mouches non ténérales de *G. palpalis palpalis* et *G. p. gambiensis* ne transmettaient pas *T. congolense* IL 1180.

La CV globale de 10 % de *G. m. morsitans* (souche Mall) obtenue dans cette expérience est 4 à 10 fois inférieure à celle des mouches ténérales (âge < 32 heures) de la même lignée infectée par la même souche clonale de *T. congolense* IL 1180 (KAZADI et coll., non publié). Ces résultats indiquent que l'âge réduit, mais n'abolit pas, la métacyclogenèse chez les mouches de *G. m. morsitans* (souche Mall). De plus, ils confortent les observations de MWANGELA et coll. (27) qui ont souligné que les mouches non ténérales de *G. m. morsitans*, dérivant de la colonie de Lanford (Bristol), sont difficilement infectées par *T. congolense*.

Les données observées dans notre travail confirment les résultats de MOLOO et SHAW (25) qui ont enregistré une CV de 29 % et 4 %, respectivement chez les mouches ténérales et non ténérales de *G. m. centralis* infectées par *T. congolense* IL 1180. En outre, MAWUENA et coll. (23) font remarquer que les mouches de *G. morsitans* sont déjà infectantes dès le 14^{ème} jour de leur vie et qu'au-delà du 43^{ème} jour, celles qui ne le sont pas encore peuvent le devenir. La CV enregistrée dans ce travail semble refléter la réalité du terrain. À cet égard, DIALLO (3) précise que, dans la nature, la dynamique de la structure des populations des tsé-tsé intervient, dans une large mesure, sur les taux d'infections, d'autant plus que les individus les plus âgés sont "épizootologiquement" les plus dangereux, une population jeune ayant peu de chance de présenter des infections matures.

Plusieurs hypothèses, souvent controversées, sont avancées pour élucider le phénomène de réceptivité et de résistance des glossines aux infections trypanosomiennes. WIGGLESWORTH (36), WILLET (38), HARMSSEN (12) ont évoqué le rôle de la membrane péritrophique (MP), dont la chitïnisation constitue une barrière physique qui empêche la poursuite du cycle biologique des trypanosomes. La chitïnisation de cette membrane augmente avec l'âge des glossines. C'est précisément pour cette raison qu'il est important d'infecter les mouches le plus tôt possible après leur éclosion.

À la lumière des résultats obtenus dans cette expérience, il apparaît que le rôle de la membrane péritrophique doit être relativisé. Selon HARMSSEN (12), la formation de la membrane péritrophique est complète 80 heures après l'éclosion des mouches. Si la présence de cette membrane constituait une barrière physique dans l'évolution biologique des trypanosomes africains, aucune infection n'aurait pu avoir lieu chez les glossines adultes. Par ailleurs, en utilisant un inhibiteur de synthèse de la chitine, le diflubenzuron, DE SAEDELEER (2) n'a pas observé de différence significative de compétence vectorielle entre les mouches traitées et non traitées infectées par *T. brucei brucei* EATRO 1125.

Dans la présente étude, les glossines ont été entretenues régulièrement sur des lapins sains avant d'être nourries, une seule fois, sur deux rats parasitiques. WELBURN et coll. (34) affirment que les mouches qui se sont gorgées initialement du sang non infectieux éliminent plus rapidement les trypanosomes dans leur intestin moyen que les mouches ténérales. Cette élimination se traduit par une lyse du parasite due à une concentration plus élevée de protéases intestinales (1, 8) qui sont constituées principalement de trypsine (14). Cependant, MIHOK et coll. (24) ont observé une faible corrélation entre les niveaux des protéases intestinales et les taux d'infection de *G. m. morsitans*. Nos résultats ne confirment pas cette assertion, puisque les glossines utilisées au cours de cette

expérience ont pris plusieurs repas sanguins avant le repas infectieux.

Pour MAUDLIN et ELLIS (20), MAUDLIN et WELBURN (21), la résistance des glossines aux trypanosomes serait due surtout à l'action inhibitrice de lectine glucosyle. Selon WELBURN et coll. (35), le titre de cette molécule atteint son pic, chez *G. m. morsitans*, aux environs de J6. En outre, WELBURN et coll. (34) soutiennent que la période de diète diminue graduellement la quantité de lectine contenue dans l'intestin moyen des glossines; ce fait favoriserait l'installation et le développement des trypanosomes. On peut alors se demander si le jeûne de 48 heures adopté dans le protocole de notre expérience a pu favoriser le développement du cycle biologique de *T. congolense* IL 1180 chez les mouches non ténérales de *G. m. morsitans* (souche Mall).

MAUDLIN et WELBURN (22) estiment que la sensibilité des tsé-tsé à *T. congolense* est héréditaire et reste associée à la présence des *Rickettsia*-like organisms (RLOs). Ces symbiotes influent sur la compétence vectorielle des glossines en produisant la chitïnase (32). Si MOLOO et SHAW (25) ont détecté une quantité abondante de RLOs dans les cellules épithéliales des mouches non ténérales de *G. m. centralis*, ils n'ont pas pu établir de corrélation entre ces organismes et l'infection des mouches de cette lignée. *G. m. morsitans* (souche Mall), élevée en insectarium à l'IMT d'Anvers, semble bénéficier de conditions biochimiques intestinales particulières qui méritent d'être caractérisées.

Conclusion

Les mouches de *G. m. morsitans* (souche Mall), âgées d'environ 16 jours, ont été réceptives vis-à-vis de *T. congolense* IL 1180. Sexes confondus, cette réceptivité s'est traduite par une compétence vectorielle de 0,1036, celle des mâles étant plus importante que celle des femelles. Ces résultats indiquent que chez les mouches non ténérales de *G. m. morsitans* (souche Mall) infectées par *T. congolense* IL 1180, l'âge est un facteur intrinsèque qui limite quantitativement, mais n'abolit pas qualitativement, la métacyclogenèse.

Remerciements

Ce travail fait partie d'un programme de recherche qui a bénéficié d'un financement de l'administration générale à la coopération et au développement du gouvernement belge. Les auteurs remercient le Prof. Dr. S. GEERTS de l'Institut de médecine tropicale Prince Léopold d'Anvers pour ses précieux conseils lors de la rédaction de ce manuscrit et M. J. VAN HEES pour son aide.

Références bibliographiques

- CHEESMANMT & GOODINGR - Proteolytic enzymes from tsetse flies, *Glossina morsitans* and *Glossina palpalis* (Diptera: Glossinidae). *Insect Biochem*, 1985, **15**, 677-680.
- DE SAEDELEER L - Effect of the chitin synthesis inhibitor Diflubenzuron on the vectorial capacity of *Glossina palpalis palpalis* (Diptera: Glossinidae) for *Trypanosoma brucei brucei*. Thèse MSC, IMTA, n°38, Anvers, 1996, 90 p.
- DIALLOA - *Glossina morsitans submorsitans* Newstead 1910 en zone de savane soudano-guinéenne au Mali. IV. Rôle dans la transmission des trypanosomes dans un ranch d'élevage bovins N'dama à Madina Diassa. *Revue Elev Méd Vét Pays Trop*, 1985, **37**, 130-142.
- DISTELMANSW & D'HAESELEERF - The susceptibility of gamma-irradiated *Glossina palpalis palpalis* at different ages to infection with *Trypanosoma congolense*. *Ann Soc belge Méd trop*, 1982, **63**, 21-28.

5. DISTELMANS W, D'HAESELEER F, KAUFMAN L & ROUSSEEUW P - The susceptibility of *Glossina palpalis palpalis* at different ages to infection with *Trypanosoma congolense*. *Ann Soc belge Méd trop*, 1982, **62**, 14-74.
6. DUKE H. - On the factors that may determine the infectivity of a trypanosome to tsetse. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1935, **29**, 203-206.
7. ELSEN P, VAN HEES J & DE LIL E - L'histoire 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*, 1993, **107**, 439-449.
8. ENDEGEWO, LONSDALE-ECCLESJD, OLEMBONK, MOLOOSK & OLE-MOI YOI OK - Purification and characterization of two fibrinolysins from the midgut of adult female *Glossina morsitans centralis*. *Comp Biochem Physiol*, 1989, **92 B**, 25-34.
9. GEIGY R & KAUFFMANN M - Sleeping sickness survey in the Serengeti area (Tanzanie) 1971: Examination of large mammals for trypanosomes. *Acta trop*, 1973, **30**, 12-23.
10. HARLEY J - 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*, 1965, **65**, 191-196.
11. HARLEY JMB - Further studies on age and trypanosome infection rates in *Glossina pallidipes* Aust in Uganda. *Bull entomol Res*, 1967, **57**, 459-477.
12. HARMSSEN R - The nature of establishment barrier for *Trypanosoma brucei* in the gut of *Glossina pallidipes*. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1973, **67**, 364-373.
13. HERBERT WJ & LUMSDEN WHR - *Trypanosoma brucei*: a matching method for estimating the host parasitemia. *Exp Parasitol*, 1976, **40**, 427-431.
14. IMBUNGA MO, OSIR EO, LABONGOVL, DARJIN & OTIENOLH - Studies on tsetse midgut factors that induce differentiation of bloodstream *Trypanosoma brucei brucei* in vitro. *Parasitol Res*, 1992, **78**, 10-15.
15. JORDAN AM - Tsetse flies as vectors of trypanosomiasis. *Vet Parasitol*, 1976, **2**, 143-152.
16. KAZADI JM, 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 des trypanosomes. *Rev Elev Méd Vét Pays Trop*, 1994, **47**, 89-92.
17. KAZADI JM, KAGERUKA P, LOSSON B, TORREELE G, DE DEKEN R & GNANVI C - Compétence vectorielle des mouches de *Glossina palpalis palpalis*, *G. p. gambiense* et *Glossina morsitans morsitans* vis-à-vis d'un clone de *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* IL 1180. *Parasite*, 1998, **5**, 159-165.
18. LE RAY D - Vector susceptibility to African trypanosomes. *Ann Soc belge Méd Trop*, 1989, **69** (suppl. 1), 165-171.
19. MAKUMYAVIRI AM, DEMEY F, CLAES Y, VERHULST A & LE RAY D - Caractérisation de la capacité vectorielle de *Glossina morsitans morsitans* (Diptera: Glossinidae) vis-à-vis de *Trypanosoma brucei brucei* 1125 (AntAR 1). *Ann Soc belge Méd trop*, 1984, **64**, 365-372.
20. MAUDLIN I & ELLIS DS - Association between intracellular rickettsial-like infections of midgut cells and susceptibility to trypanosome infection in *Glossina* spp. *Z Parasitenkd*, 1985, **71**, 683-687.
21. MAUDLIN I & WELBURN SC - Lectin-mediated establishment of midgut infections of *Trypanosoma congolense* and *Trypanosoma brucei* in *Glossina morsitans*. *Trop Med Parasitol*, 1987, **38**, 167-170.
22. MAUDLIN I & WELBURN SC - The role of lectins and trypanosome genotype in the maturation of midgut infections in *Glossina morsitans*. *Trop Med Parasitol*, 1988, **39**, 56-58.
23. MAWUENA K, DOUMEY K & AKAPO K - Nombre probable de *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* transmis par *Glossina morsitans*. *Revue Elev Méd Vét Pays Trop*, 1984, **37** (N° spécial), 186-191.
24. MIHOK S, OLUBAYO RO, DARJI N & ZWEYGARTH E - The influence of host blood on infection rates in *Glossina morsitans* spp infected with *Trypanosoma congolense*, *T. brucei* and *T. simiae*. *Parasitology*, 1993, **107**, 41-48.
25. MOLOO SK & SHAW MK - Rickettsial infections of midgut cells are not associated with susceptibility of *Glossina morsitans centralis* to *Trypanosoma congolense* infection. *Acta trop*, 1989, **46**, 223-227.
26. MURRAY M, MURRAY PK & MCINTYRE WIM - An improved parasitological technique for the diagnosis of African trypanosomiasis. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1977, **71**, 325-326.
27. MWANGELA MI, OTIENO LH & REID GDF - Some barriers to *Trypanosoma congolense* development in *Glossina morsitans morsitans*. *Insect Sci Applic*, 1987, **8**, 33-37.
28. OTIENO LH & DARJI N - Some observations on factors associated with the development of *Trypanosoma brucei brucei* infections in *Glossina morsitans morsitans*. *Acta trop*, 1983, **40**, 113-120.
29. VAN HOOFF L - Observations on trypanosomiasis in the Belgian Congo. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1947, **40**, 728-761.
30. VAN HOOFF L, HENRARD C & PEEL E - Influences modificatrices de transmissibilité cyclique du *Trypanosoma gambiense* par *Glossina palpalis*. *Ann Soc belge Méd trop*, 1937, **17**, 249-263.
31. WARD RA - The susceptibility of *Glossina austeni* to infection with *Trypanosoma brucei*. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1968, **62**, 672-678.
32. WELBURN SC, ARNOLD K, MAUDLIN I & GOODAY GW - *Rickettsia*-like organisms and chitinase production in relation to transmission of trypanosomes by tsetse flies. *Parasitology*, 1993, **107**, 141-145.
33. WELBURN SC & MAUDLIN I - The nature of the teneral state in *Glossina* and its role in the acquisition of trypanosome infection in tsetse. *Ann Trop Med Parasitol*, 1992, **86**, 529-536.
34. WELBURN SC, MAUDLIN I & ELLIS DS - Rate of trypanosome killing by lectins in midguts of different species and strains of *Glossina*. *Med Vet Entomol*, 1989, **3**, 77-82.
35. WELBURN SC, MAUDLIN I & MOLYNEUX DH - Midgut lectin activity and sugar specificity in teneral and fed tsetse. *Med Vet Entomol*, 1994, **8**, 81-87.
36. WIGGLESWORTH VB - Digestion in the tsetse-fly: A study of structure and function. *Parasitology*, 1929, **21**, 288.
37. 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*, 1958, **52**, 385-390.
38. WILLET KC - Development of the peritrophic membrane in *Glossina* (tsetse flies) and its relation to infection with trypanosomes. *Exp Parasitol*, 1966, **18**, 290-295.