

Contrôle intégré du parasitisme gastro-intestinal des petits ruminants au pâturage en zone tropicale humide

MAHIEU M. (1), ARQUET R. (2), FLEURY J. (2), COPPRY O. (2), MARIE-MAGDELEINE C. (1), BOVAL M. (1), ARCHIMEDE H. (1), ALEXANDRE G. (1), BAMBOU J.-C. (1), MANDONNET N. (1)

(1) UR 143 – INRA–URZ, domaine Duclos, 97170 Petit–Bourg

(2) UE 1294 – INRA–PTEA, site de Gardel, 97160 Le Moule

RESUME - L'élevage des petits ruminants en zone tropicale humide est très affecté par le parasitisme gastro-intestinal, avec des pertes pouvant excéder 50 % du potentiel de production. La température moyenne autour de 25°C (extrêmes 15 - 35°C) et la forte hygrométrie permettent un développement rapide des nématodes parasites (environ une semaine de l'œuf déposé dans les fèces au stade larve infestante), pendant la majeure partie de l'année, même dans les régions à saison sèche marquée. Le chargement animal permis par la production fourragère est important, d'où un niveau élevé de recontamination. L'administration systématique de médicaments anthelminthiques a entraîné en quelques années la sélection de populations parasitaires résistant à la plupart des molécules utilisées. La pérennité de l'élevage des petits ruminants passe donc par l'adoption de mesures de contrôle intégré, ne faisant appel aux médicaments qu'en dernier recours, pour en prolonger l'efficacité. Il faut pour cela combiner une politique génétique adaptée, un niveau alimentaire suffisant, l'utilisation éventuelle de ressources à propriétés anthelminthiques, la gestion des populations parasitaires comme composante de la gestion du pâturage à l'échelle de tout le système d'élevage, l'association d'herbivores à spectre parasitaire différent, et des traitements anthelminthiques basés sur des diagnostics individuels (méthode Famacha©). Ces mesures devront être adaptées au contexte de chaque élevage. Quelques exemples des effets de ces méthodes appliquées à l'élevage caprin de l'INRA-PTEA en Guadeloupe sont apportés.

Integrated control of gastrointestinal parasitism in grazing small ruminants in the humid tropics

MAHIEU M. (1), ARQUET R., FLEURY J., COPPRY O., MARIE-MAGDELEINE C., BOVAL M., ARCHIMEDE H., ALEXANDRE G., MANDONNET N.

(1) UR 143 – INRA–URZ, domaine Duclos, 97170 PETIT–BOURG

SUMMARY

Small ruminant farming in the humid tropics is constrained by gastrointestinal nematodes (GIN), which result in production losses up to 50% of the potential. Climate (average temperatures about 25°C, ranging 15 to 35°C, combined with a high hygrometry) allows a fast development of the parasite nematodes (about one week from the egg to the infective larva) during most of the year, even in marked dry season areas. Forage availability allows high stocking rates, which in return results in heavy pasture contamination. Systematic drenching led within a few years to the wide spreading of nematode strains resisting to most of the anthelmintics. Therefore the durability of the small ruminant industry requires the design and adoption of integrated control policies, combining genetic tools (including the resistance to GIN criterion), a suitable nutrition level, the use of anthelmintic properties of local plant resources, the management of GIN populations as a component of the pasture management, at the farm scale, the mixed grazing of animal species bearing different GIN species, and finally the drenching of only animals unable to cope with GIN (targeted drenching such as the Famacha© method). Such integrated control policies must be fitted to each small ruminant farm. Some examples of integrated control components applied to goat farming in Guadeloupe (INRA-PTEA experimental unit) are exposed.

INTRODUCTION

Aux Antilles françaises comme dans toutes les zones tropicales humides le parasitisme des petits ruminants au pâturage est dû principalement aux nématodes gastro-intestinaux (NGI) *Haemonchus contortus*, hématophage de la caillette, puis *Trichostrongylus colubriformis* localisé dans le duodénum, et enfin *Oesophagostomum columbianum* du côlon. Le niveau d'infestation parasitaire des élevages de petits ruminants est tel que plus des trois quarts de la mortalité avant le sevrage (soit environ 40 % pour les caprins) sont liés aux NGI (Aumont *et al.*, 1997). Depuis les années 1960, le contrôle des nématodes repose quasi exclusivement sur l'emploi systématique de médicaments anthelminthiques. Cette pratique a conduit à la sélection et à la diffusion de souches de NGI résistant à une, puis deux et parfois trois familles d'anthelminthiques (Van Wyk *et al.*, 1997 ; Jabbar *et al.*, 2006). Dans les cas extrêmes, ceci a conduit à l'abandon de l'élevage de petits ruminants (Blake et Coles, 2007). Bien que deux nouveaux anthelminthiques soient en cours de

développement ou de mise en marché, il apparaît crucial de mettre au point et de diffuser de nouvelles méthodes de contrôle des NGI qui en préservent l'efficacité à moyen et, si possible, à long terme. De plus, la prise de conscience grandissante des risques liés à l'utilisation de médicaments (atteintes à l'environnement, résidus dans les produits alimentaires) incite à une diminution de l'utilisation des anthelminthiques de synthèse. Enfin, dans de nombreux pays "du Sud", la faible disponibilité des anthelminthiques, leur coût relatif élevé, les possibles contrefaçons dont sont victimes les éleveurs rendent nécessaire l'adoption de nouvelles méthodes de contrôle du parasitisme.

La conceptualisation des systèmes de contrôle intégré traduit l'abandon d'une logique de chimio-prévention au profit d'une gestion raisonnée des équilibres entre les populations d'hôtes et de parasites. Elle nécessite la mobilisation des connaissances sur les interactions hôte-parasite et sur l'épidémiologie des nématodes gastro-intestinaux, pour chaque système d'élevage.

1. FACTEURS MODULANT LES RELATIONS HÔTES-PARASITES

1.1. FACTEURS INDIVIDUELS

L'âge et le passé immunitaire font que les jeunes, les animaux primo-infestés sont plus sensibles à l'infestation, en raison du temps nécessaire à la maturation du système immunitaire et au montage d'une réponse efficace à l'infestation (Colditz *et al.*, 1996).

Le stade physiologique intervient en raison de changements de priorité dans l'allocation de l'énergie et des acides aminés vers les fonctions de reproduction aux dépens des fonctions immunitaires et de maintenance des tissus lésés par les parasites, au moins dans les cas de nutrition infra-optimale (Adams et Liu, 2003 ; Roy *et al.*, 2003). Les systèmes de régulation hormonale qui se mettent en place au cours du développement modulent l'allocation des ressources entre les fonctions de croissance et de défense immunitaire, et les mâles en croissance sont plus sensibles aux NGI que les femelles (Klein, 2004).

D'une manière générale, une sous-alimentation, surtout protéique, peut entraîner un affaiblissement des mécanismes de défense. *A contrario*, une alimentation suffisante permettrait l'expression du potentiel génétique de l'animal, jusque dans ses dimensions de lutte contre des agresseurs comme les NGI (Kahn, 2003 ; Walkden-Brown et Eady, 2003 ; Kyriazakis et Houdijk, 2006).

Enfin, quel que soit le niveau des facteurs précités, il existe des différences d'origine génétique dans les capacités individuelles d'une part à s'opposer à l'installation, limiter la fertilité ou la durée de vie des parasites (résistance), d'autre part à produire malgré l'infestation (résilience) (Mandonnet *et al.*, 2006 ; Beraldi *et al.*, 2007).

Le niveau de pathogénicité peut aussi être le reflet de la coévolution de l'hôte et du parasite, un hôte résistant à un type de parasite peut s'avérer plus sensible ou moins résilient à des espèces ou même à des souches parasitaires allopatriques, avec lesquelles il n'a pas été confronté au cours de son évolution (Jackson et Tinsley, 2005).

1.2. FACTEURS EPIDEMIOLOGIQUES

Le niveau d'infestation des hôtes dépend du nombre de larves de NGI ingérées au pâturage, qui dépend lui-même du nombre d'œufs déposés par unité de surface ou par kg de MS de fourrage, c'est-à-dire du chargement et du niveau d'infestation des hôtes ayant contribué à la contamination, et du taux de développement puis de survie des larves (Aumont *et al.*, 1991). Ce taux de développement et de survie des œufs en larves infestantes peut être affecté par :

- le niveau des réserves stockées dans les œufs, liées aux conditions de vie des parasites femelles,
- les conditions d'alimentation des stades larvaires, fonction de la densité des œufs dans les fèces, et de la composition des fèces (Marie-Magdeleine, 2009),
- les conditions environnementales, en particulier température, humidité, rayonnement solaire (Berbigier *et al.*, 1990 ; Dijk *et al.*, 2009),
- l'activité d'organismes susceptibles de les détruire tels que virus, bactéries, champignons nématophages (Chandrawathani *et al.*, 2002), vers, arthropodes coprophages, prédateurs divers (Waghorn *et al.*, 2002 ; d'Alexis *et al.*, 2009).

1.3. PARTICULARITES EPIDEMIOLOGIQUES DES TROPIQUES HUMIDES

Avec une température moyenne d'environ 25°C et des extrêmes compris entre 15 et 35°C, les œufs de NGI déposés avec les fèces se développent en larves infestantes (L3) en une semaine environ, avant de se disperser dans la strate herbacée. Les populations de L3 retrouvées dans l'herbe sont maximales deux à trois semaines après le dépôt des fèces avant de diminuer rapidement sous l'effet des rayonnements solaires et de l'épuisement de leurs réserves énergétiques (Aumont *et al.*, 1991). Au bout de six à sept semaines les populations larvaires du pâturage tombent sous le seuil de détection, ce qui permet d'envisager les rotations de pâturage comme un moyen de contrôle. Malheureusement le rythme de croissance des fourrages tropicaux et la diminution rapide de leur valeur alimentaire sont tels que dans la pratique le schéma de rotation est basé sur un système à cinq parcelles équivalentes exploitée pendant une semaine après quatre semaines de repousse, ce qui ne suffit pas à réduire le risque parasitaire à un niveau acceptable pour des animaux sensibles comme des femelles autour de la mise-bas ou des jeunes autour du sevrage. Par ailleurs, la probabilité des pluies même pendant les périodes sèches, la forte hygrométrie, la faible variabilité des températures, l'irrigation des pâtures, expliquent la permanence du risque d'infestation tout au long de l'année. Enfin, la production fourragère est importante et permet des chargements très élevés, de l'ordre de vingt à cinquante chèvres ou dix à vingt cinq brebis suitées / ha (Alexandre *et al.*, 1997, Mahieu *et al.*, 1997).

2. ÉLÉMENTS D'UN SYSTÈME DE CONTRÔLE INTÉGRÉ DES NGI

Un système de contrôle intégré des NGI peut être défini comme la mise en œuvre d'un ensemble de techniques visant à renforcer les capacités de résilience et de résistance de l'hôte, à limiter le nombre de parasites installés et à diminuer la probabilité de rencontre hôte parasite. Le choix des éléments constitutifs dépend de leur impact relatif, mais aussi de leur disponibilité, des possibilités économiques et organisationnelles de leur mise en œuvre, et de leur acceptabilité par les éleveurs.

2.1. RENFORCEMENT DES DEFENSES DE L'HÔTE

2.1.1. Amélioration génétique

La sélection sur des critères de résistance aux NGI nécessite une organisation pérenne des éleveurs et le soutien durable de techniciens et d'ingénieurs pour mettre en place le recueil des informations utiles, leur analyse, et leur retour sous forme opérationnelle dans les élevages impliqués. Nombre de pays tropicaux ne disposent pas de ce type de soutien. Cependant, le gain possible est important à moyen et long terme (Eady *et al.*, 2003). Un programme de sélection des caprins Créoles de Guadeloupe incluant des critères de résistance aux NGI est en phase de mise en place (communication de C. de la Chevrotière *et al.*, 3R 2009). L'utilisation des races locales, qui ont été soumises depuis longtemps à la sélection naturelle par les parasites locaux, représente un atout en termes de lutte intégrée contre les NGI, par rapport à un recours aux races "améliorées" plus fragiles (Baker *et al.*, 2003).

2.1.2. Vaccins

Il existe des vaccins expérimentaux contre *H. contortus*, et contres d'autres espèces de NGI, mais aucun vaccin commercial n'est efficace contre les infestations pluri-spécifiques qui sont la règle en zone tropicale. Compte tenu de ces difficultés (Vercruyse *et al.*, 2004), il n'est pas envisageable d'utiliser la vaccination dans un programme de contrôle intégré du parasitisme.

2.1.3. Alimentation

D'autres méthodes visent à renforcer les capacités de défense immunitaire des animaux, via une alimentation non limitante, en particulier en protéines (Coop et Kyriazakis, 2001). La complémentation par des sources alimentaires riches en métabolites secondaires (tanins, acides aminés non protéiques, etc.) peut réduire les effets du parasitisme par les NGI (Marie-Magdeleine, 2009). Ces méthodes de supplémentation alimentaire sont à la portée des éleveurs, qu'ils fassent appel à des produits de l'agro-industrie ou à des ressources locales de protéines ou de métabolites bioactifs, comme des arbres fourragers ou des co-produits de récolte (Nguyen *et al.*, 2005).

Bambou *et al.* (2008) ont nourri des chevrettes Créoles de Guadeloupe âgées de sept mois et pesant 12 à 14 kg avec un fourrage de qualité médiocre complémentées avec du concentré à 16 % MAT (matière azotée totale), à raison de 0, 100, 200 ou 300 g / j, avant de les infester expérimentalement à raison de 10000 L3 d'*H. contortus* par animal. La mesure de l'excrétion d'œufs de parasites trente cinq jours après infestation indique que les régimes complémentés en réduisent fortement l'impact (de 8000 œufs par g de fèces (opg) pour le groupe non complémenté à 2000-3000 opg pour les groupes complémentés, $P < 0,01$). De même, l'hématocrite (indicateur d'anémie) des animaux complémentés s'est maintenu au même niveau que celui d'un groupe témoin non infesté (30-32 %), alors qu'il a chuté de 30 % à moins de 15 % pour les animaux infestés non complémentés ($P < 0,01$).

3. CONTROLE BIOLOGIQUE DES STADES LARVAIRES

Les champignons nématophages pourraient être utilisés pour réduire la contamination larvaire des pâtures. Cela nécessite en amont une industrialisation de la production de spores et de son incorporation à un complément alimentaire distribué quotidiennement (Chandrawathani *et al.*, 2002). Ce n'est envisageable que si un marché solvable de taille suffisante existe, ce qui exclut la plupart des pays où l'élevage ne génère que de faibles revenus, de même que ceux où la population de ruminants est trop faible.

L'utilisation des vers de terre *Pontoscolex corethrus* et *Perionyx excavatus* pour limiter les populations de L3 de NGI a donné des résultats encourageants en laboratoire à l'URZ (d'Alexis, 2009).

La manipulation des populations autochtones de coprophages n'est cependant pas opérationnelle à grande échelle, et dans tous les cas, l'introduction d'espèces allochtones potentiellement invasives présente des risques qui doivent être évalués de manière approfondie avant toute mise en œuvre.

4. TRAITEMENTS CIBLES DES ADULTES ET PATURAGE EN AVANT DES JEUNES

Parmi les techniques qui peuvent être mises en place de

façon autonome dans chaque élevage, les traitements ciblés visent à réduire de façon significative l'usage des anthelminthiques pour préserver leur efficacité future. Ils se basent sur le diagnostic individuel de la capacité à surmonter l'infestation par les NGI. Seuls les animaux fortement affectés sont traités par anthelminthique, les animaux non traités jouant le rôle de refuge permettant le maintien d'une population de NGI majoritairement porteurs d'allèles de sensibilité aux médicaments utilisés (Van Wyk, 2001). Une des plus connues est la méthode Famacha© (Bath *et al.*, 1996) de traitement piloté par diagnostic de l'anémie provoquée par *H. contortus*. Cette méthode est applicable partout où cette espèce est la cause principale d'anémie, et elle ne nécessite qu'une formation initiale des éleveurs. D'autres méthodes reposent sur l'analyse des symptômes plus frustes provoqués par des associations de NGI non hématophages. Basées sur des chutes anormales de croissance (Besier, 2005), ou sur un indice de consistance des fèces (Broughan, 2007). Elles sont à la fois plus difficiles à calibrer et à mettre en œuvre que la méthode Famacha©. Enfin, l'identification de sous-groupes d'animaux susceptibles d'être les plus fortement infestés, comme les chèvres à fort potentiel laitier (Hoste *et al.*, 2002), ou les jeunes autour du sevrage, peut permettre d'effectuer des traitements ciblés efficaces en terme de constitution de refuge, sous réserve d'une gestion adéquate des populations de parasites à l'échelle de l'élevage.

La méthode Famacha© a ainsi été adoptée pour le contrôle des NGI chez les chèvres Créoles de Guadeloupe adultes des troupeaux expérimentaux de l'INRA-PTEA (site de Gardel). Cette méthode permet de ne traiter que 20 % environ de la population parasitaire, ce qui doit pérenniser l'efficacité des anthelminthiques actuels dans les troupeaux de reproductrices (Mahieu *et al.*, 2007).

Cependant, les jeunes autour du sevrage, qui cumulent les handicaps du stress du sevrage et de l'immaturité de leur système immunitaire, sont très sensibles aux NGI, avec une évolution très rapide des symptômes. En pratique, il est préférable de continuer à leur appliquer les anthelminthiques encore efficace de façon systématique, pour maintenir un niveau de mortalité et de perte de production acceptable. Si les jeunes sevrés sont mis à pâturer des parcelles dédiées, il en résultera une pression de sélection maximale des populations de NGI qui conduira rapidement à la généralisation des résistances aux anthelminthiques.

Nous testons sur le site de Gardel de la PTEA l'intérêt de faire partager la même population de NGI par les jeunes sevrés traités systématiquement au sevrage puis tous les deux mois, et par les adultes traités individuellement en fonction des besoins (méthode Famacha©). Ce partage est réalisé via le pâturage "en avant" des jeunes sur les mêmes parcelles que les adultes. Les premiers résultats (sur 481 chevrettes) montrent que, malgré un niveau d'infestation plus élevé (1730 vs. 490 œufs de NGI par g de fèces, $P < 0,0001$), les chevrettes pâturant "en avant" des adultes ont vu leur croissance augmentée d'environ 50 % par rapport aux témoins (45 vs. 32 g/j, $P < 0,0001$), probablement en relation avec un meilleur choix alimentaire (hypothèse en cours de vérification).

5. ASSOCIATIONS D'ESPECES AU PATURAGE

Une des voies pour diminuer l'impact du parasitisme au

pâturage consiste à diminuer le chargement des animaux sensibles aux NGI, pour diminuer la taille des populations de L3 et donc le niveau de recontamination. Cependant il faut que le pâturage soit exploité par une charge animale suffisante, faute de quoi l'embroussaillement est rapide.

Les bovins et les petits ruminants ne sont généralement pas sensibles aux mêmes NGI, bien que les ovins puissent héberger des *Cooperia* de bovins (Giudici *et al.*, 1999), et que des bovins puissent héberger quelques *Haemonchus contortus*, mieux adaptés aux petits ruminants (Amarante *et al.*, 1997 ; Jacquet *et al.*, 1998 ; Achi *et al.*, 2003).

À chargement global équivalent, l'association entre bovins et petits ruminants au pâturage devrait conduire à une diminution du niveau de contamination par les parasites de chaque espèce, par diminution du chargement partiel de chaque espèce, et du fait d'un taux d'installation généralement faible ou nul chez l'autre espèce, au moins dans le cas d'association de races relativement résistantes aux NGI.

Nous testons actuellement sur le site de Gardel les effets du ratio caprin / bovin (100 / 0, 75 / 25, 50 / 50, 25 / 75, en PV^{0,75}) sur le niveau d'infestation et sur les performances de croissance de jeunes caprins sevrés. Les premiers résultats indiquent une diminution significative de la prévalence (100 %, 100 %, 73 % et 76 % des animaux hébergeant des NGI, $P < 0,0001$) et de l'intensité de l'infestation (1 430, 825, 240 et 145 œufs de NGI par g de fèces, $P < 0,0001$) avec la diminution du chargement partiel en caprins. Si on fixe à 100 le niveau de contamination du pâturage pour le lot témoin (ratio 100 / 0), on obtient des niveaux de 43, 8 et 3 pour les ratios 75 / 25, 50 / 50, 25 / 75, respectivement. Les croissances varient à l'opposé du chargement partiel, avec des gains de poids de 30, 38, 45 et 53 g / j, respectivement ($P < 0,0001$). Les effets possibles de l'association sur l'alimentation sont en cours de vérification. Aucun effet négatif sur la croissance des bovins associés n'a pu être observé, et nous n'avons pas décelé de passage de parasites entre bovins et caprins créoles de Guadeloupe.

CONCLUSION

Les connaissances acquises sur l'épidémiologie des parasites et leurs interactions avec leurs hôtes permettent de proposer des éléments d'un système de contrôle intégré pour la zone tropicale humide qui s'affranchirait au moins partiellement du recours aux anthelminthiques de synthèse, et par là augmente leur durée de vie potentielle, et permet d'en limiter les effets sur la qualité des produits animaux et sur l'environnement. Les résultats partiels déjà obtenus permettent d'espérer un niveau d'efficacité correct, en termes de contrôle des parasites et de performances de production, grâce à une meilleure utilisation des ressources animales et végétales.

Les travaux menés à l'URZ et à la PTEA bénéficient du soutien financier de la Région Guadeloupe et de l'Europe dans le cadre des contrats de plan État-Région.

Achi Y.L., Zinsstag J., Yao K., Yeo N., Dorchie P. et Jacquet P., 2003. *Vet Parasitol*, 116, 151-158
Adams N.R. et Liu S.M., 2003. *Aust J Exp Agric*, 43, 1399-1407
Alexandre G., Aumont G., Fleury J., Coppry O., Mulciba P. et Nepos A., 1997. INRA Prod Anim, 10, 43-54
Amarante A.F.T., Bagnola J., Jr., Amarante M.R.V. et Barbosa M.A., 1997. *Vet Parasitol*, 73, 89-104

Aumont G., Gruner L. et Berbigier P., 1991. *Revue Elev Méd vét Pays trop*, 123-132

Aumont G., Pouillot R., Simon R., Hostache G., Varo H. et Barre N., 1997. INRA Prod Anim, 10, 79-89

Baker R.L., Nagda S., Rodriguez-Zas S.L., Southey B.R., Audho J.O., Aduda E.O. et Thorpe W., 2003. *Anim Sci*, 76, 119-136

Bambou J.C., De la Chevrotière C., Arquet R., Gonzalez Garcia E., Mahieu M., Archimède H., Alexandre G. et Mandonnet M., 2008, *9th International Conference on Goats*, 469

Bath G.F., Malan F.S. et Van Wyk J.A., 1996, *7th annual congress of the livestock health and production group of the South African Veterinary Association*, 152-156

Beraldi D., McRae A.F., Gratten J., Pilkington J.G., Slate J., Visscher P.M. et Pemberton J.M., 2007. *Int J Parasitol*, 37, 121-129

Berbigier P., Gruner L., Mambrini M. et Sophie S.A., 1990. *Parasitol Res*, 76, 379-385

Besier R.B., 2005, *4th international workshop "Novel Approaches to the Control of Helminth Parasites of Livestock"*, 16

Blake N. et Coles G., 2007. *Vet Rec*, 161, 36

Broughan J.M. et Wall R., 2007. *Int J Parasitol*, 37, 1255-1268

Chandrawathani P., Jamnah O., Waller P.J., Høglund J., Larsen M. et Zahari W.M., 2002. *Vet Res*, 33, 685-696

d'Alexis S., Loranger-Merciris G., Mahieu M. et Boval M., 2009. *Vet Parasitol*, 163, 171-174

Colditz I.G., Watson D.L., Gray G.D. et Eady S.J., 1996. *Int J Parasitol*, 26, 869-877

Coop R.L. et Kyriazakis I., 2001. *Trends Parasitol*, 17, 325-330

Dijk J.v., Louw M.D.E.d., Kalis L.P.A. et Morgan E.R., 2009. *Int J Parasitol*, 39, 1151-1156

Eady S.J., Woolaston R.R. et Barger I.A., 2003. *Livest Prod Sci*, 81, 11-23

Giudici C., Aumont G., Mahieu M., Saulai M. et Cabaret J., 1999. *Vet Res*, 30, 573-581

Hoste H., Chartier C., Lefrileux Y., Goudeau C., Broqua C., Pors I., Bergeaud J.P. et Dorchie P., 2002. *Vet Parasitol*, 110, 101-108

Jabbar A., Iqbal Z., Kerboeuf D., Muhammad G., Khan M.N. et Afaq M., 2006. *Life Sci*, 79, 2413-2431

Jackson J.A. et Tinsley R.C., 2005. *Int J Parasitol*, 35, 29-37

Jacquet P., Cabaret J., Thiam E. et Cheikh D., 1998. *Int J Parasitol*, 28, 253-261

Kahn L.P., 2003. *Aust J Exp Agric*, 43, 1477-1485

Klein S.L., 2004. *Parasite Immunol*, 26, 247-264

Kyriazakis I. et Houdijk J.G.M., 2006. *Small Ruminant Res*, 62, 79-82

Mahieu M., Aumont G. et Alexandre G., 1997. INRA Prod Anim, 10, 21-32

Mahieu M., Arquet R., Kandassamy T., Mandonnet N. et Hoste H., 2007. *Vet Parasitol*, 146, 135-147

Mandonnet N., Menendez-Buxadera A., Arquet R., Mahieu M., Bachand M. et Aumont G., 2006. *Anim Sci*, 82, 283-287

Marie-Magdeleine C., 2009. Doctorat ès Sciences agronomiques, 255 pages

Nguyen T.M., Binh V.D. et Orskov E.R., 2005. *Anim Feed Sci Technol*, 121, 77-87

Roy N.C., Bermingham E.N., Sutherland I.A. et McNabb W.C., 2003. *Aust J Exp Agric*, 43, 1419-1426

Van Wyk J.A., Malan F.S. et Randles J.L., 1997. *Vet Parasitol*, 70, 111-122

Van Wyk J.A., 2001. *Onderstepoort J Vet Res*, 68, 55-67

Vercruyse J., Knox D.P., Schetters T.P.M. et Willadsen P., 2004. *Trends Parasitol*, 20, 488-492

Waghorn T.S., Leathwick D.M., Chen L.Y., Gray R.A.J. et Skipp R.A., 2002. *Vet Parasitol*, 104, 119-129

Walkden-Brown S.W. et Eady S.J., 2003. *Aust J Exp Agric*, 43, 1445-1454