THESE

DE DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITE DE PARIS VI

par

Jean GRUVEL

pour obtenir

le grade de Docteur Es-Sciences

CONTRIBUTION A L'ETUDE ECOLOGIQUE DE *GLOSSINA TACHINOIDES* WESTWOOD, 1850 *(DIPTERA, MUSCIDAE)* DANS LA RESERVE DE KALAMALOUE, VALLEE DU BAS-CHARI

soutenue le 20 Mars 1974 devant la Commission d'Examen:

Mr. B. POSSOMPES Président

Mme J. RACCAUD

Examinateurs

Mr. R. PAULIAN

M. P.C. MOREL
M. J. ITARD

T H E S E

DE DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A l'UNIVERSITE DE PARIS VI

par

Jean GRUVEL

pour obtenir
le grade de Docteur Es-Sciences

CONTRIBUTION A l'ETUDE ECOLOGIQUE DE GLOSSINA TACHINOIDES WESTWOOD, 1850 (DIPTERA, MUSCIDAE) DANS LA RESERVE DE KALAMALOUE, VALLEE DU BAS-CHARI.

Soutenue le 20 Mars 1974 devant la Commission d'Examen :

Mr. B. POSSOMPES Président

Mme J. RACCAUD
Mr. R. PAULIAN
Examinateurs

CONTRIBUTION A L'ETUDE ECOLOGIQUE DE GLOSSINA TACHINOIDES WESTWOOD (1850) (DIPTERA MUSCIDAE) DANS LA RESERVE DE KALAMALOUE, REGION DU BAS-CHARI

-=-=-=-=-=-=-=-

J. GRUVEL.

TABLE DES MATIERES

- TABLE DES TABLEAUX -

- INTRODUCTION -

Distribuées sur près de II millions de kilomètres carrés compris entre les parallèles 29º Sud et I4º Nord, 23 espèces de glossines, mieux connues sous le nom de mouches tsé-tsé, sont susceptibles de transmettre les trypanosomoses humaine et animales.

Ces maladies constituent encore à l'époque actuelle une menace grave et permanente tant pour l'homme que pour les troupeaux dont il vit. De nombreux foyers subsistent, en Afrique centrale notamment; la plupart en régression (Tchad, Cameroun, Gabon), certains en extension (République Centrafricaine, Congo, Zaïre).

Le danger est sérieux et touche aux domaines du médecin, du vétérinaire, de l'agronome, voire de l'économiste, puisque sévissant dans des pays déjà pauvres et dont l'élevage tend à se développer sous l'impulsion des gouvernements locaux, conscients de la malnutrition et de l'augmentation des besoins de leurs populations.

Les inappréciables renseignements acquis actuellement tant sur l'épidémiologie de ces maladies que sur la connaissance zoologique de l'insecte lui-même, ont fait progresser nos interventions sur les plans de la prévention et des traitements. Cependant la lutte contre les trypanosomoses s'oriente de plus en plus vers une action contre le vecteur et nécessite une connaissance profonde de sa biologie et de son écologie.

C'est dans cet esprit que l'étude présentée ici sur Glossina tachinoides Westwood 1850 a été effectuée dans une portion bien individualisée de son aire de répartition, caractérisée par une situation marginale marquant une tendance à s'isoler des autres foyers et limitée à une zone protégée ayant conservé sa constitution d'origine.

Je suis heureux de pouvoir exprimer ma reconnaissance aux personnes qui se sont intéressées à cette étude et m'ont aidé au cours de son exécution.

Je remercie très vivement Monsieur le Professeur POSSOMPES qui m'a fait le grand honneur de présider le jury de ma thèse.

Je remercie tout particulièrement Monsieur le Recteur PAULIAN qui, m'ayant encouragé à entreprendre mon travail et éclairé de ses précieux conseils, m'a fait le grand honneur de participer à ce jury.

Je remercie également Madame RACCAUD qui a bien voulu accepter de prendre part à ce jury.

Cette entreprise a pu être menée à bien grâce à la compréhension de Monsieur PAGOT, ancien Directeur Général de l'I.E.M.V.T. et de Monsieur THOME, Directeur Général de l'I.E.M.V.T., qui m'ont accordé la plus grande liberté pour sa réalisation et m'ont témoigné leur confiance; je leur exprime mes plus sincères remerciements et ma profonde gratitude.

Mes recherches ont été effectuées au Laboratoire de Farcha, Centre de recherches de l'I.E.M.V.T. en Afrique Centrale, avec tout l'appui de ses Directeurs successifs, Messieurs M. GRABER et A. PROVOST. Je les remercie vivement de leur aide et de leurs conseils, ainsi que mes autres confrères du laboratoire, D. CUISANCE, G. TACHER, A. GASTON, qui m'ont assuré de leur compétence en diverses occasions.

Mes confrères de Maisons-Alfort, P. MOREL et J. ITARD, ainsi que mes amis R. STOCKMANN, de la Faculté des Sciences de Paris VI, R. DAJOZ du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et J. PERICART, membre de la Société Entomologique de France, ont accepté de relire mon manuscrit; je les en remercie bien sincèrement.

Je remercie Monsieur le Dr. BOREHAM, de l'Imperial College Field Station, à Ascott (Grande Bretagne), qui a assuré la détermination de l'origine des repas de sang pris par nos G. tachinoides.

L'exécution de ce travail aurait été impossible sans la collaboration constante et patiente de mes collaborateurs africains, Bouba BITSI, Gaston SERMA, Adama DJINGUI et Moussa MADJINGUE que je tiens à remercier tout particulièrement pour leur dévouement, leur compétence et leur fidélité au cours des douze années de recherches poursuivies en commun.

Mes remerciements vont également à Monsieur le Préfet de Fort-Foureau et à Monsieur l'Inspecteur des Parcs et Réserves du Cameroun qui m'ont autorisé à poursuivre mes études à la Réserve de Kalamaloué. Ils s'adressent également à tout le personnel du laboratoire qui, à des titres divers, m'a aidé dans mon dessein.

GENERALITES

A. Présentation de l'espèce étudiée : GLOSSINA TACHINOIDES WESTWOOD I850.

I. Description, place dans la classification.

Glossina tachinoides est l'une des plus petites espèces de tsé-tsé; la taille de la femelle est légèrement supérieure à celle du mâle. La longueur totale est de 6,4 à 8,8 mm pour le mâle et de 7,6 à 8,9 mm pour l'autre sexe.

Elle appartient au groupe palpalis (sous-genre Nemorhina Robineau-Desvoidy I830) dont elle possède les caractéristiques anatomiques générales au niveau des pièces génitales externes. Elle se distingue avec précision des autres espèces de ce groupe par les paramères du mâle et par l'armature génitale de la femelle (A. de BARROS MACHADO, I954).

II. Répartition générale.

Glossina tachinoides est présente dans treize Etats africains qui sont d'Ouest en Est : la Guinée, le Mali, la Côte-d'Ivoire, la Haute Volta, le Ghana, le Togo, le Dahomey, le Niger, le Nigéria, le Cameroun, le Tchad, la République Centrafricaine et l'Ethiopie. Elle s'y trouve le plus souvent en compagnie de plusieurs autres espèces, mais peut s'y rencontrer seule dans les régions les plus septentrionales de ces Etats. L'aire de répartition est discontinue au niveau du Soudan qui en est privé et se situe donc presque entièrement en Afrique Occidentale et Centrale. Elle y constitue une bande qui s'étend du 9è au 20è degré de longitude Est sur une largeur variable, toujours comprise entre les 6è et I4è parallèles Nord. En Ethiopie, elle ne se rencontre qu'à l'Ouest, en quelques foyers (J. BALIS et P. BERGEON, I968, I970). (Fig. I).

Nous ne rappelons que pour mémoire celui signalé en 1906 par R.M. CARTER à l'extrême Sud-Ouest de l'Arabie, dont la présence est discutée à l'heure actuelle (J. SMART, 1956).

C'est au Tchad et en République Centrafricaine que se situe la limite orientale de la répartition continue de G. tachinoides qui, dans ces deux états, se trouve entièrement liée au réseau hydrographique appartenant au bassin versant du Lac Tchad. (Fig. 2, Fig. 3, Fig. 4).

Elle est la plus septentrionale des espèces d'Afrique centrale : elle remonte jusqu'au Lac Tchad, au Nord du 12è parallèle par la vallée du bas-Chari. Depuis le lac, sa limite générale se confond approximativement avec une ligne qui suit la rive droite du Chari, du Bahr Erguig et se dirige vers l'Est, au delà du Lac Iro, à Zakouma. Là, elle prend une direction Nord-Sud jusqu'au centre de la République Centrafricaine, puis s'incurve vers le Sud-Ouest, l'Ouest et le Nord-Ouest, selon une large courbe qui englobe les hautes vallées du Bamingui, Gribingui, Ouham et Nana Barya. A la jonction des trois états, Tchad, République Centrafricaine et Cameroun, les contreforts de l'Adamaoua lui imposent un retour vers l'Est avant de reprendre une direction Nord-Ouest qui est conservée le long du versant Nord de ce massif (P. FINELLE et Coll., 1963; J. GRUVEL, 1966; J. GRUVEL et coll., 1970).

III. Intérêt de l'étude de Glossina tachinoides

L'importance épidémiologique de G. tachinoides est considérable. Dans toutes les régions où on ne rencontre plus G. palpalis, elle devient le seul agent vecteur de la maladie humaine à Trypanosoma gambiense.

Elle peut également assurer la transmission des trypanosomes pathogènes pour les animaux, notamment de T. vivax et T. congolense largement répandus dans les régions les plus septentrionales. G. tachinoides apparaît ainsi particulièrement dangereuse tout au long de son aire de répartition.

Une adaptation intéressante de G. tachinoides est révélée par D.A.T. BALDRY (1964, 1970) : dans certaines zones du Nigéria oriental, cette espèce vit dans des villages éloignés de toute rivière et s'y nourrit sur les porcs domestiques, constituant ainsi des populations qu'il qualifie de péri-domestiques. Cette possibilité qu'offre G. tachinoides de modifier son écologie présente un intérêt épidémiologique certain.

Strictement hématophages et vivipares, les glossines ont suscité un grand intérêt et entraîné de nombreux travaux, portant sur l'anatomie, l'histologie et la biologie, révélant leur constante originalité. Beaucoup d'entre eux sont dûs à des auteurs de langue anglaise ayant étudié les espèces les plus répandues. Parmi celles-ci, G. tachinoides apparaît un peu délaissée; les études qui lui sont consacrées sont peu nombreuses, effectuées presque uniquement en Nigéria, et présentées sous une forme le plus souvent dispersée.

L'absence de tout travail d'ensemble en langue française sur cette espèce, la possibilité de l'étudier dans une région bien particulière de son aire de répartition, justifient l'attention que nous lui avons portée pour l'orientation de nos recherches.

B. DEROULEMENT ET ORIENTATION DE NOS RECHERCHES.

Nos études relatives à Glossina tachinoides se sont déroulées selon deux phases distinctes.

- La première s'est étalée sur six années (de 1962 à 1968) et a été consacrée à l'établissement des cartes de répartition des glossines au Tchad et au Cameroun, au Nord de l'Adamaoua. Dans cette phase, l'étude de G. tachinoides s'est trouvée mêlée à celle des deux autres espèces présentes : G. morsitans submorsitans N. et G. fuscipes fuscipes N.. Les résultats de ces enquêtes : distribution des espèces et conditions écologiques générales en rapport avec elle ont été publiées, en 1966 pour le territoire du Tchad, et en 1970 pour le Cameroun du Nord. (J. GRUVEL, ouvrage cité).

- La deuxième phase, chevauchant chronologiquement la précédente, en partie, a débuté dès 1967, et s'est poursuivie jusqu'à ces derniers mois. Elle a été uniquement consacrée à des études physiologiques, éthologiques et écologiques faites sur G. tachinoides, dans son biotope et au laboratoire. La nécessité de poursuivre de telles recherches avec un maximum de régularité et de rigueur, tant dans l'exécution du travail que dans la permanence du milieu naturel, nous a conduit à adopter comme lieu d'observations une petite réserve forestière et de faune située dans la vallée du bas-Chari, dans une région excentrée proche de la limite septentrionale de son aire de répartition. La Réserve de Kalamaloué nous a ainsi paru propice, par son état d'équilibre, à des études prolongées pendant plusieurs années. (Fig. 3).

C. PLAN ET PRESENTATION DE L'EXPOSE.

Après avoir étudié la physiologie de la glossine : cycle reproducteur, besoins alimentaires, digestion, perception du monde extérieur et montré que la vie de G. tachinoides est réglée par des lois physiologiques bien établies dont les manifestations peuvent être modifiées par des facteurs extrinsèques, nous nous proposons d'examiner ses relations avec le milieu naturel et d'en analyser les populations.

Ce développement comprend deux chapitres. Chacun d'eux présente tout d'abord les méthodes et les lieux de nos études, puis expose successivement pour chaque sujet envisagé, un résumé des recherches antérieures, nos observations personnelles et les discussions qui découlent de la confrontation des différents résultats.

L'analyse statistique de nos résultats, puis leur interprétation, a été abordée dans la limite des notions données par D. SCHWARTZ dans " Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes ", 3ème édition, Flammarion.

Chapitre I : PHYSIOLOGIE.

METHODES D'ETUDES PHYSIOLOGIQUES.

Nos recherches sur quelques aspects de la physiologie de Glossina tachinoides impliqués dans l'étude écologique, ont été pratiquées au laboratoire grâce au maintien d'un élevage et par examen de spécimens, pupes et adultes, prélevés sur le terrain où quelques observations complémentaires ont été également poursuivies.

I. Etudes dans les gîtes.

I. Des pupes.

Le rythme journalier des éclosions a été établi dans les gîtes après groupage des pupes à l'endroit même où elles ont été récoltées, dans des boîtes cylindriques sans fond, surmontées d'une cage où se rassemblent les mouches écloses.

Des pupes de laboratoire, d'âges connus, ont été placées dans les mêmes conditions et ont permis une estimation des durées de pupaison à différentes saisons.

2. Des adultes.

Iº Relâchés dans les gîtes.

Des glossines, lâchées après avoir été nourries et marquées, ont été recapturées à des délais courts, variables, permettant d'apprécier, après dissection, le stade de leur digestion et d'en déduire le cycle de la faim.

2º Groupés en cages d'élevage.

Les études en petites cages dans les gîtes n'ont intéressé que les femelles et ont permis de déterminer les variations dans le rythme de ponte et les possibilités de survie et de fécondation retardée des femelles vierges

Les cages correspondant à une même série d'observations étaient groupées sur un plateau garni de sable dissimulé sous un buisson ombragé et les contrôles effectués toutes les 24 heures.

II. Etudes au laboratoire.

I. Elevage.

Un élevage réduit, expérimental pour les régions tropicales, a été entretenu au Laboratoire de Farcha dès I960.

Il a été constitué à partir de pupes et de glossines adultes provenant de la Réserve de Kalamaloué.

Après leur récolte, les pupes sont placées en tubes à essais groupés pour le transport dans de petites cages métalliques grillagées, bourrées autour des tubes de coton hydrophile mouillé en permanence. L'évaporation produite maintient à l'intérieur de ceux-ci une température de I8º à 23º dans une ambiance voisine de 35º. Ce dispositif permet d'éviter toute altération des pupes pendant le déplacement.

Les glossines capturées sont groupées par sexe en cage Roubaud et nourries sur un animal de laboratoire avant le départ des gîtes. Les cages sont alors placées dans une boîte isotherme refroidie par l'introduction de bacs à glace isolés des cages par quelques touffes d'herbe. A l'arrivée au laboratoire, les mouches sont immédiatement introduites en salle d'élevage où un deuxième repas leur est proposé.

L'élevage est installé dans une petite salle de I5 mètres cubes environ, bien isolée. La température y est maintenue constante à 25º, l'humidité oscille constamment entre 65 et 95 p.I00, produite par un humidificateur à fonctionnement intermittent, et les variations de lumière suivent celles du milieu extérieur.

Les cages d'élevage sont placées sur un dispositif particulier permettant de maintenir plus de I.000 glossines sous un faible encombrement. Le tulle constituant les cages réservées aux pondeuses a des mailles larges qui éliminent tout risque d'étranglement des larves. Les pupes sont groupé automatiquement dans des bacs de ponte qui renferment un fond de sable saturé d'eau recouvert d'une mince couche de sable sec. Après trois semaines, ce bac est enlevé et remplacé par un autre; il est alors recouvert d'une grande cage reposant sur l'une de ses grandes faces ouverte et dont une petite face laisse passage à un tube en communication avec une cage d'éclosion. L'ensemble bac-grande cage est placé dans une partie sombre et la cage d'éclosion à la lumière. Les mouches développées sont alors facilement collectées.

L'alimentation des glossines est pratiquée sur oreilles de lapin grâce à l'appareil de contention utilisé à Maisons-Alfort. Cette méthode permet de nourrir dans la salle.

Notre élevage de Faroha a permis d'entreprendre observations :

- Sur la reproduction : rythme des pontes, ovulation chez les femelles vierges, enfouissement des larves, poids des pupes.
- Sur la nutrition : fréquence des repas, quantité de sang absorbé, vitesse de digestion.
- Sur les émissions de sons par les adultes.

Il peut être en outre utilisé comme relai en conservant quelques temps des glossines provenant de l'élevage de Maisons-Alfort, avant de les relâcher dans les gîtes.

2. Dissections

Des dissections de pupes et d'adultes, de brousse ou d'élevage, ont été pratiquées par les techniques classiques; le sujet étant maintenu immergé dans une solution physiologique à 6 p. I000.

3. Histologie.

Dès leur capture, les mouches destinées à une étude histologique ont été immergées dans le fixateur choisi (Bouin ou Carnoy) et conservées au frais dans un bac à glace avant d'être traitées au laboratoire.

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES INTERESSANT LES ETUDES ECOLOGIQUES.

Première partie : REPRODUCTION.

A. VIE GENITALE DE LA FEMELLE.

Nous n'examinerons que la vie génitale de la femelle.

La particularité du cycle ovarien, l'élaboration dans l'utérus maternel d'une larve unique qui est pondue alors qu'elle est prête à se transformer en pupe, les facultés adaptatrices permettant de choisir des lieux de ponte et de se soustraire aux conditions climatiques rigoureuses constituent, de la part de la femelle, autant d'éléments qui contribuent à la pérennité des populations et présentent de ce fait une importance capitale. De ce point de vue, le mâle ne montre qu'un faible intérêt, limité à l'instant de l'accouplement.

Avant d'aborder l'étude des différents aspects envisagés de la vie génitale de G. tachinoides, il convient de rappeler les principales caractéristiques de l'appareil reproducteur femelle.

Anatomie : (Fig. 5 A).

Les premières descriptions de l'appareil génital femelle des glossines ont été faites dès le début du siècle par E.A. MINCHIN (1905), F. STUHLMAN (1907), E. ROUBAUD (1909).

En 1960, D.S. SAUNDERS, étudiant quatre espèces de glossines, a montré que chaque ovaire est composé de 2 ovarioles et non d'un seul comme on l'indiquait auparavant. Ce détail anatomique les apparente aux Pupipares (Mélophages et Hippobosques).

L'anatomie générale de cet appareil est maintenant bien connue et se révèle identique dans toutes les espèces : deux ovaires avec les oviductes, un utérus, deux spermathèques et une glande utérine. Chez G. tachinoides sa description a été précisée par J. ITARD (1966); nous la rappelons brièvement :

- Les deux ovaires sont bien individualisés et distingués en ovaire droit et gauche. Chacun d'eux renferme deux ovarioles couverts par une membrane commune (gaine ovarienne) qui se prolonge du côté distal pour former les oviductes. Un ovariole est constitué par un germarium auquel fait suite le follicule qu'il a produit; l'ensemble est enveloppé d'une fine membrane (= intima) qui adhère étroitement à ces deux éléments et se prolonge du côté distal par un tube folliculaire mince caractérisant la portion efférente de l'ovariole.

- Les deux oviductes émanant de chaque ovaire se réunissent en un oviducte impair et court qui débouche dans l'utérus en région antéro-supérieure.

- L'utérus est situé dans la partie ventrale de l'abdomen et se présente sous la forme d'une poche très extensible dont les dimensions varient selon le stade de la gestation. Vide, il est sensiblement ovale avec une série d'étranglements; dilaté au maximum il occupe la presque totalité de la cavité abdominale en refoulant vers l'avant les organes digestifs.

  Immédiatement en arrière de sa jonction avec l'oviducte, l'utérus porte deux saillies coniques accolées, au sommet desquelles débouchent les conduits des spermathèques. Un peu plus dorsalement il reçoit le canal de la glande utérine. Il s'ouvre à l'extérieur par l'orifice génital situé entre les plaques génitales.

- Les deux spermathèques sont accolées, de couleur brun-orangé et libres dans la cavité générale. De chacune d'elles part un canal long et étroit qui aboutit à l'une des papilles signalées ci-dessus.

- La glande utérine est constituée d'un ensemble de tubes blanchâtres ramifiés, situé sur la face dorsale de l'utérus, se réunissant en un canal impair qui se termine à la base des saillies dorsales utérines. Les dimensions et le nombre des ramifications varient suivant l'état de gestation; celles-ci sont plus nombreuses chez les femelles gravides que chez les jeunes.

Physiologie :

Le cycle ovarien des glossines entraîne la formation et le développement d'ovules qui sont élaborés successivement dans chaque ovariole et expulsés vers l'utérus selon un ordre constant, alternativement d'un ovaire à l'autre.

Chaque ovule mûr se trouve fécondé, lors de sa descente dans l'utérus, par une petite fraction de sperme prélevé sur la réserve accumulée dans les spermathèques après l'accouplement.

Robert

L'oeuf se fixe alors dans l'utérus et se transforme en une larve dont la nutrition est assurée par la sécrétion lactée produite par la glande utérine.

La larve a terme est expulsée au cours de son troisième stade larvaire qu'elle achève après s'être transformée en pupe.

Une glossine femelle produit ainsi régulièrement plusieurs larves au cours de sa vie.

La physiologie génitale des femelles de glossines est donc dominée par la formation dans l'utérus maternel d'une larve unique. Le faible pouvoir reproducteur est compensé par une protection in-utéro, suivie d'une protection pupale. Entre ces deux périodes, la vie larvaire libre est brève, s'effectue dans le sol et n'offre que peu de prise aux prédateurs.

I. Fonctionnement ovarien.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Chez une femelle fécondée.

L'oogénèse normale a été étudiée chez G. tachinoides par J. ITARD (I966) à la suite des travaux de H. MELLANBY (I937) chez G. palpalis, de D.S. SAUNDERS (I960) chez G. morsitans, G. f. fuscipes, G. pallidipes et G. brevipalpis, de G. VATTIER (I964) chez G. p. palpalis et G. f. quanzensis, de A. CHALLIER (I964) chez G. p. gambiensis. S.K. MOLOO (I97I) en précise certaines particularités en étudiant G. morsitans.

Iº Cycle ovarien.

I) Données générales. Le cycle de l'oogénèse découle des faits généraux suivants, communs à toutes les espèces :

+ Les follicules sont du type polytrophique; chaque ovariole contient à la fois des cellules nourricières et l'oocyte, élaborés par le germarium qui donne initialement un syncitium à I6 noyaux entouré de tissu folliculaire. Puis, autour de ces noyaux, s'organisent I6 cellules distinctes dont l'une deviendra l'oocyte et les I5 autres les trophocytes.

+ Il n'y a normalement qu'un seul follicule par ovariole; un follicule ne se détache du germarium que plusieurs jours après l'élimination du précédent.

+ Il y a deux ovarioles par ovaire.

+ Au cours de son développement un follicule passe par les stades suivants :

- Tout récemment détaché du germarium, le jeune follicule est sphérique et comprend I6 cellules indifférenciées.
- Nettement distinct du germarium, il a alors tendance à s'ovaliser; on y remarque facilement l'oocyte en région distale, surmonté des quinze cellules nourricières.
- Il se présente sous une forme ovalaire et l'oocyte s'accroît considérablement, dépassant en volume l'ensemble des cellules nourricières qui se sont multipliées.
- Lorsque son allongement est maximum, l'oocyte en occupe la totalité; le résidu des cellules nourricières est refoulé à son sommet. Il est alors prêt à être " pondu " ou " ovulé ".

- Lors de son expulsion, appelé alors ovule mûr ou oocyte, il rompt l'intima distendue qui l'enveloppait et laisse en place un sac mince qui se rétracte ensuite progressivement en se débarrassant de la plus grande partie de ses inclusions (reste de cellules nourricières, épithélium folliculaire) et persiste sous la forme d'une petite dilatation ou relique folliculaire. Celle-ci se maintient à l'extrèmité distale du follicule suivant, mais est expulsée à la nouvelle ovulation. Il n'est donc pas possible de distinguer un ovariole ayant ovulé plusieurs fois de ceux n'ayant ovulé qu'une seule fois.

+ Chacun des quatre ovarioles d'une femelle nouvellement éclose est à un stade différent; classés par ordre décroissant de taille, ils répondent aux positions suivantes :

- ovariole interne de l'ovaire droit
- ovariole interne de l'ovaire gauche
- ovariole externe de l'ovaire droit
- ovariole externe de l'ovaire gauche

et sont respectivement désignés par les lettres A, C, B, D.

+ Les ovulations s'effectuent dans un ordre constant qui est celui indiqué ci-dessus, les follicules éliminés successivement étant repérés ainsi selon l'ovariole d'origine : A_I, C_I, B_I, D_I, A_2, C_2, B_2, D_2 etc.

2) Rythmes des pontes ovulaires.

Les pontes ovulaires se succèdent ainsi alternativement d'un ovaire à l'autre en débutant par l'ovariole interne de l'ovaire droit désigné conventionnellement par A pendant toute la vie de la femelle. Ce cycle de développement est préétabli pendant la période nymphale.

Dans les conditions d'élevage; G. tachinoides émet son premier ovule vers le 9è-I0è jour; le second vers le 20è-22è jour, le troisième vers le 30è-32è et le quatrième vers le 40è-42è jour. Les pontes ovulaires s'effectuent ainsi, en moyenne, tous les 8 ou I0 jours à partir de la première ovulation. (Fig. 6).

La deuxième ovulation de l'ovariole A s'effectue après les mêmes délais, soit vers le 50è-52è jour; un cycle ovarien complet a donc une durée de quarante jours environ et est achevé lorsque la mouche atteint une cinquantaine de jours (J. ITARD, I966).

3) Dimensions des follicules.

Chez la jeune femelle ténérale de G. tachinoides les ovarioles renferment des follicules présentant les dimensions moyennes suivantes : 0,455 mm pour A, 0,I60 mm pour C, le follicule B n'étant pas encore détaché du germarium et D non encore élaboré. Au moment de sa ponte, le follicule mûr atteint une longueur voisine de I,5 mm (J. ITARD, I966).

L'allongement des follicules au cours de l'oogénèse de G. tachinoides se fait selon les valeurs indiquées par les courbes du graphique de la fig. 6 .

2º Facteurs agissant sur l'oogénèse.

I) Alimentation.

La concordance gonotrophique qui est la règle chez les Diptères hématophages Brachycères et Nématocères ne s'observe pas chez les glossines. Il n'y a pas de relation entre le volume du sang absorbé et le taux de croissance au niveau des follicules; il n'y a pas de seuil dans la taille du repas de sang au dessous duquel une augmentation du développement des follicules ne se produit pas (D.S. SAUNDERS, I96I, sur G. morsitans).

2) Température.

Le cycle ovarien et le développement intra-utérin sont sous la dépendance de la température; les périodes entre deux pontes successives pouvant varier de 8 jours à 30º à près de 25 à I8º (R.W. JACK, I939).

Des températures élevées :

- peuvent être léthales pour le développement embryonnaire si elles sont maintenues en permanence (E. ROUBAUD et J. COLAS-BELCOUR, I936);

- peuvent entraîner une dégénérescence des follicules dans les ovaires (D.S. SAUNDERS, I960).

3) Irradiations.

W.H. POTTS (I958) signale des anomalies comparables chez les mouches écloses de pupes irradiées.

Quelle que soit la dose d'irradiation, les femelles issues de pupes irradiées (G. m. morsitans) sont stériles. A la dissection, on constate un arrêt du développement ovarien (J. ITARD, I966).

2. Chez une femelle vierge.

Les études sur les femelles vierges mettent en évidence plusieurs aspects intéressants de leur physiologie : fonctionnement ovarien, longévité, mortalité ou possibilité de descendance normale après un accouplement tardif.

Iº Retard des ovulations.

" Chez les femelles vierges, l'ovulation ne suit pas le développement du premier ovule ";E. ROUBAUD (I909).

H. MELLANBY (I937) et F.L. VANDERPLANK (I947) chez G. palpalis, D.S. SAUNDERS (I960) chez G. m. morsitans, notent un retard dans l'ovulation des femelles vierges et la présence de plusieurs ovules mûrs groupés dans les ovaires.

A. CHALLIER (I964), observe chez G. p. gambiensis plusieurs femelles vierges possédant un nombre d'ovules mûrs correspondant à celui des larves qui auraient due être pondues. Il constate que la plupart du temps les oeufs s'arrêtent et dégénèrent au milieu de l'oviducte en produisant un empilement de chorions aplatis.

2º Ovulations normales.

Le fonctionnement ovarien peut être normal dès le début de la vie de la femelle vierge, après la première ovulation du 8è jour (D.S. SAUNDERS, I960).

Après libération d'ovules retenus dans l'ovaire, le cycle peut reprendre un rythme normal après le 22è jour (F.L. VANDERPLANK, I947).

Les ovules sont alors éliminés sans se fixer dans l'uterus (D.S. SAUNDERS, I960, avec G. m. morsitans; J.M.B. HARLEY, I966, avec G. fuscipes et G. brevipalpis).

3º Longévité et inséminations tardives.

Les femelles vierges peuvent avoir une excellente longévité.

T.A.M. NASH et R.J. KERNAGHAN (I965) signalent avoir conservé 566 femelles de G. palpalis pendant 88 jours. Mais ils remarquent une forte mortalité après l'accouplement chez celles qui se sont révélées non inséminées : 73 p.I00 des 593 femelles dans ce cas sont mortes dans les 6 jours suivant l'accouplement.

D. CUISANCE (comm. personnelle, I969) signale que sur 60 femelles de G. austeni conservées vierges (marquées au Zn^{65} et au Fe^{59}), il n'a observé aucune mortalité pendant des périodes de 2I à 38 jours, volontairement limitées par sacrification de l'insecte. D'autre part il a noté des descendances normales chez des femelles vierges fécondées à I5, 30 et 45 jours. Les cinq inséminées après ce dernier délai, ont survécu 25 jours et au delà après l'accouplement. Trois

d'entre elles ont pondu chacune une larve de I6 à I8 jours après l'accouplement. Ces mouches ont été sacrifiées le 27è jour après l'insémination, soit à l'âge de 72 jours.

G.J. DEAN, S.A. CLEMENTS et J. PAGET (I969) observent que les taux d'insémination décroissent lors d'accouplement avec les femelles âgées de plus de 8 jours et que ceux-ci deviennent nuls chez celles âgées de 28 à 83 jours.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nos observations ne concernent que les femelles vierges et résultent de remarques disparates en ce qui concerne la longévité, de deux expériences contrôlées relatives aux possibilités d'inséminations tardives chez des femelles âgées et de l'examen des appareils génitaux de femelles mortes naturellement, indiquant les variations des anomalies selon l'âge des mouches.

I. Longévité des femelles vierges.

Les femelles conservées vierges ne présentent pas de mortalité précoce; celle-ci s'échelonne tout au long de leur vie de la même manière que chez les femelles fécondées. Des durées de vie supérieures à 35 jours ont été couramment notées. La durée moyenne de vie des femelles vierges se situe entre celle des mâles et celle, plus longue, des femelles gestantes. Les vierges qui vivent le moins longtemps ont présenté souvent à la dissection une rétention ovulaire importante due à la présence de 4 ou 5 ovules mûrs bloqués dans les ovaires. Cette masse importante crée un volume non négligeable dans la cavité abdominale qui réduit la quantité de sang absorbable et peut entraîner la mort par rupture des oviductes.

2. Fécondations tardives.

Nos observations ont été faites sur deux lots de G. tachinoides maintenus, l'un en brousse, l'autre au laboratoire.

Ière étude : en brousse.

Les femelles à l'étude ont été laissées en cage Roubaud, placées sur un plateau garni de sable, sous un abri végétal favorable. Elles ont été alimentées chaque jour.

Soixante deux femelles ont été ainsi conservées vierges pendant I7 jours, puis mises en présence d'autant de mâles, âgés de 9 à I2 jours, pendant 48 heures.

A la séparation des sexes (I9è jour) on notait la mort de 20 femelles; au cours des I7 jours suivants, I9 autres morts ont été constatées.

Les 23 mouches restantes, alors âgées de 48 jours et accouplées depuis 30, ont été rapportées au laboratoire et disséquées. Cinq d'entre elles étaient mal conservées et leur dissection impossible. Les I8 autres ont montré des ovaires sans rétention ovulaire; I4 ayant des spermathèques pleines et des utérus vides, les 4 dernières n'étant pas inséminées. Les I4 femelles fécondées présentaient des ovaires traduisant des suites d'ovulations normales permettant de les classer dans leur groupe d'âge physiologique.

Cette suite d'observations révèle des mortalités importantes à la suite de l'accouplement, l'absence de rétention ovulaire après 48 jours et un nombre élevé de femelles inséminées après accouplement au I4è jour.

2ème étude : au laboratoire.

Le processus suivi diffère du précédent par le fait que les 4I femelles conservées vierges ont été accouplées à des dates différentes, du 3è au 26è jour après la naissance. On a noté des résultats variables appréciés, soit par dissection (après sacrification ou mort naturelle), soit par observation des pontes. Les femelles donnant naissance régulièrement à des larves ont été gardées pour l'élevage.

Les résultats montrent qu'après accouplement avant le I0è jour, toutes les ovulations sont normales et toutes les mouches inséminées. Au-delà du I2è jour, I2 mouches seulement se révèlent avoir un fonctionnement ovarien normal, parmi lesquelles I0 ont été fécondées. Dix-huit autres mouches dont 4 inséminées, avaient des ovules retenus dans les ovarioles A et C.

D'autre part, de nombreuses femelles vierges accouplées tardivement sont mortes peu après l'accouplement.

Tab. I - Fécondations tardives chez les femelles vierges.

Nº mouche	Age à accouplem.	Age à Ière ponte	Délais après accou.	Age à la mort	Délais après accoup.	Etat physiologique
I	3	I9	I6	vie normale		2è I. 27 j. ; 3è 1. à 36 j.
2		22	I9	vie normale		2è 1. 29.j. ; 3è I. à 35 j.
3	4	2I	I7	vie normale		
4		20	I6	2I	I7	
5		I9	I5	vie normale		
6	6	22	I6	29	23	2è I. in. utéro
7	8	I8	I0	35	27	2è I. au 29è j.
8	I0	2I	II	vie normale		2è 1. au 30è j.
9	I2	-	-	I4	2	sperm. + . rétention
I0		-	-	I7	5	sperm. + . rétention
II		-	-	(I4	2)	sperm. - . rétention
I2		-	-	(I4	2)	sperm. - . ovulation normale
I3		20	8	vie normale		sperm. + . ovulation normale
I4		20	8	vie normale		sperm. + . ovulation normale
I5		20	8	vie normale		sperm. + . ovulation normale
I6		-	-	(I4	2)	sperm. + . ovulation normale
I7		2I	9	30	I8	dissection impossible
I8	I3	-	-	I4	I	sperm. - . rétention
I9	I4	-	-	I6	2	sperm. + . rétention
20		-	-	I5	I	sperm. - . rétention
2I		-	-	(20	6)	sperm. - . rétention
22		-	-	(20	6)	sperm. - . rétention
23		35 ?	2I ?	vie normale		sperm. + . ovulation normale
24	I6	-	-	I7	I	sperm. - . rétention
25		-	-	(22	6)	sperm. - . rétention
26		-	-	(3I	I5)	sperm. - . rétention
27		-	-	(3I	I5)	sperm. - . rétention
28		-	-	(3I	I5)	sperm. - . rétention
29		-	-	(3I	I5)	sperm. - . rétention
30		30	I4	vie normale		sperm. + . ovulation normale
3I		3I	I5	vie normale		sperm. + . ovulation normale
32		30	I4	vie normale		sperm. + . ovulation normale
33	I7	-	-	I8	I	sperm. + . rétention
34		-	-	I8	I	sperm. + . rétention
35	20			20	0	mort à accouplement
36	2I			22	I	sperm. - . rétention
37	22			32	I0	sperm. + . 2è I. in utéro
38	23			25	2	sperm. - . ovulation normale
39	24			26	2	sperm. - . rétention
40	25			3I	6	diss. impossible
4I	26			27		sperm. - . rétention

N.B. Les chiffres entre parenthèse indiquent que la mouche a été sacrifiée; sperm. + indique la réplétion des spermathèque.

3. Anomalies selon l'âge atteint par les femelles vierges.(Fig. 5 B, Fig. 7).

Les observations ont été faites au laboratoire pendant une période de 80 jours sur des femelles obtenues à partir de pupes d'élevage, toutes écloses en l'espace de trois jours, conservées vierges tout au long de l'étude.

Ces mouches ont été placées au départ à raison de 30 par cage Roubaud et stockées dans une salle soumise aux conditions climatiques ambiantes de l'époque. Pendant la durée de l'expérience, du 28 Mai au I5 Août (correspondant au passage de la saison chaude à celle des pluies) les températures sont restées toujours élevées, comprises entre 28º et 38º. Les humidités, basses tout d'abord (environ 40 p.I00), pouvaient atteindre 85 p.I00 après les premières pluies.

Dans les 5 premiers jours de l'expérience, 4I p. I00 des femelles sont mortes du fait de l'adaptation aux conditions imposées. L'effectif a ensuite décru régulièrement jusqu'à la fin des observations.

Les dissections et les examens des appareils génitaux ont été pratiqués sur les mouches mortes naturellement; il a été ainsi possible d'étudier I78 femelles.

L'ensemble des dissections regroupées par période de I0 jours, correspondant théoriquement aux changements de groupes des ovulations normales (voir âge physiologique), exprime nettement l'apparition de dysfonctionnement ovarien au cours du vieillissement et permet de conclure que la pathologie ovarienne des femelles vierges se manifeste d'autant plus fréquemment qu'elles sont plus âgées. Plus l'âge des femelles vierges augmente, plus les taux d'ovulations normales baissent. (Tab. 2).

Tab;.2 . Evolution des ovulations avec l'âge chez les vierges.

Age (en jours)	I-I0	I0-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	Totaux
Groupes d'âges(.)	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	
Nbres repères(.)	42I3	3I42	243I	I324	42I3	3042	243I	I324	
Ovulations normales	43	I9	II	4	7	9	2	I	96
Ovulations anormales	0	6	6	3	22	25	I2	8	82
Total des ovulations	43	25	I7	7	29	34	I4	9	I78
... par 30 jours			85			70		23	
Pourcent. de normales par décades	I00	76	64,7	57,I	24,I	26,4	I4,2	II,I	
Pourcent. de normales par périodes de 30 jours			85,8			28,5		I3	

(.) Groupes d'âges et nombres repères des ovulations normales (voir âge physiologique).

Les anomalies rencontrées concernent les rythmes d'ovulations, l'ordre de celles-ci, l'évolution des follicules retenus dans les ovaires et les oviductes. Elles peuvent être étudiées selon la classification suivante :

- Expulsions des ovules mûrs selon un ordre normal :

. Avec un rythme accéléré : par cette anomalie, les femelles apparaissent plus âgées qu'elles ne sont en réalité, l'image de l'ovaire indique un nombre d'ovulations supérieur à celui qu'aurait une mouche à cycles normaux. Dix femelles ont présenté cette anomalie, décelable entre le 40è et le 60è jour.

. Avec un rythme retardé : réciproquement on a pu observer des femelles qui " marquent " plus jeunes que leur âge réel par un allongement du cycle ovarien. De telles perturbations de la ponte ovulaire ont été observées dès la deuxième décade de la vie sur 24 G. tachinoides.

- Expulsions des ovules selon un ordre anormal.

Deux femelles ont révélé la possibilité d'un cycle de rythme normal mais caractérisé par une succession des pontes dans un ordre différent de celui indiqué antérieurement (voir physiologie normale). Ceci a été observé après la 4ème ponte ovulaire.

- Rétention des follicules dans les voies génitales supérieures.

Ce blocage des follicules au niveau des ovaires ou des oviductes peut s'accompagner d'une accumulation de plusieurs ovules mûrs en amont de celui initialement retenu. La disposition de ces ovules réalise un obstacle mécanique empêchant toute descente de follicule. Une libération fortuite peut alors se produire, mais dans un ordre anarchique : l'ovule C_I pouvant par exemple être expulsé alors que A_I, B_I et D_I restent en place. (Fig. 5 B). Ces cas d'accumulations d'ovules apparaissent généralement tardivement, à l'installation du 2è cycle; on peut cependant en observer dès après le IOè jour.

Une des conséquences de ces rétentions est la dégénérescence de l'un ou l'autre des ovules prisonniers dans l'ovaire; ce phénomène a été noté onze fois chez des mouches âgées de plus de 40 jours.

Ces différentes altérations de la physiologie ovarienne sont regroupées dans le tableau suivant : (Tab. 3).).

DISCUSSION.

Nos observations personnelles, concernant les femelles vierges, permettent de tirer les conclusions suivantes relatives à leur fonctionnement ovarien, leur longévité et leur possibilité d'insémination tardive.

I. Fonctionnement ovarien.

Les anomalies de la physiologie de l'appareil génital observées chez les vierges se situent principalement au niveau de l'ovaire dont le fonctionnement normal est perturbé.

Tab. 3 . Différentes altérations de la physiologie ovarienne.

Anomalies	Jours	I-IO	IO-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	Totaux
Ovulations normales accélérées						2	8	I		II
Ovulations normales ralenties			2	5	3	8	2	3	I	24
Ovulations dans l'ordre anormal							2			2
Rétentions ovulaires dues à l'obstruction par	A_I		4			7I	6	2		83
	C_I					2			3	5
	B_I			I		I	I			3
	D_I								I	I
	A_2						3	3		6
	C_2						I			I
	B_2									
	D_2								2	2
Dégénérescences ovulaires	A_I					I				I
	B_I et C_I					I	2			3
	B et C								I	I
	Tous ovarioles						2	4		6

Ces anomalies ne sont cependant pas la règle et on a pu observer un grand nombre de femelles vierges ovulant normalement et régulièrement selon le même rythme que celui décrit chez les fécondées.

proportion ?

Les manifestations de dysfonctionnement ovarien semblent pouvoir se classer en deux grandes catégories : celle des femelles présentant une rétention d'ovules mûrs, et celle où se révèle une inertie ovarienne s'accompagnant de la dégénérescence des follicules.

+ Rétention folliculaire entraînant une obstruction des conduits supérieurs. Elle peut se manifester au niveau des deux ovaires ou d'un seul, ou au niveau de l'oviducte commun.

- Au niveau des deux ovaires.

. Amoncellement et croissance d'ovules mûrs qui entraînent une dilatation de l'abdomen parfois énorme pouvant être fatale à la mouche.

. Maturation des autres ovules qui ne peuvent être éliminés et finissent par dégénérer sur place.

. Maintien dans un état de quiescence des autres ovarioles traduisant une mise au repos des ovaires.

. Dégénérescence du follicule " enclavé " dont l'élimination entraîne la reprise du cycle qui se révèle retardé ou accéléré.

- Au niveau d'un seul ovaire.

Le blocage d'un seul ovaire peut parfois ne pas géner le fonctionnement normal de l'autre si la rétention ovulaire dans l'un n'entraîne pas d'obstacles mécaniques à l'élimination dans l'autre.

- Au niveau de l'oviducte.

La descente du follicule est amorcée mais se limite à l'oviducte impair où il se bloque. Ce blocage est dû le plus souvent au follicule A_I, parfois A_I ou C_I. En général, le premier cycle s'effectue, mais les follicules restent retenus en amont de A_I.

+ Inertie ovarienne. Elle est marquée par la quiescence des ovarioles, sans aucune obstruction; elle aboutit à la dégénérescence des follicules.

2. Longévité des vierges.

La longévité n'est pas affectée par la virginité; cependant, lorsque se produit un blocage complet des ovaires par les ovules mûrs, la mortalité peut-être avancée.

3. Possibilité d'insémination tardive.

+ Sur les femelles à rétention ovulaire l'insémination est peu fréquente; De plus, l'accouplement sur de telles femelles est souvent fatal en produisant un traumatisme brutal.

+ Sur des femelles vierges à ovulation normale, l'insémination est possible si l'utérus n'est pas obstrué par un follicule en cours d'expulsion. La ponte larvaire résulte de la fécondation du premier ovule mûr éliminé après l'accouplement.

Les résultats de nos observations s'accordent avec ceux obtenus par la plupart des auteurs, confirmant l'existence de perturbations fréquentes dans la vie génitale des femelles vierges dont les causes ne sont pas connues. La connaissance de telles anomalies ovariennes présente quelque intérêt dans l'analyse des échantillons de femelles sauvages capturées; leur mise en évidence, ou non, pouvant faire conclure à la présence ou à l'absence de femelles vierges âgées dans les populations naturelles.

II. Accouplement.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Modalités.

L'accouplement chez les glossines ne présente pas de particularités notables. La femelle conserve une position normale en appui sur tous ses tarses et écarte largement ses ailes; le mâle l'étreint avec ses pattes antérieures et son hypopygium déplié enveloppe l'extrémité abdominale de la femelle, tandis que les cerques s'appliquent sur la face ventrale de l'abdomen au niveau du 6è segment où ils laissent leur empreinte (= cicatrice de copulation), (F.A. SQUIRE, I950-5I).

2. Durée.

Certains auteurs estiment que la copulation peut persister selon des durées allant de I à 24 heures. Ces durées semblent varier avec les espèces : R. TIBAYRENC (I970) a noté des délais moyens de 4 à 4h-30 chez G. m. morsitans, de 2h-30 à 3 heures chez G. austeni et de Ih-I5 à Ih-30 chez G. tachinoides.

3. Attraction sexuelle.

Iº Au laboratoire; G.J. DEAN, S.A. CLEMENTS et J. PAGET (I969), expérimentant sur G. m. orientalis Vanderplank ont étudié les rôles possibles de l'olfaction, de l'audition et de la vue dans le rapprochement des sexes :

- Leurs observations sur l'olfaction ne permettent pas de conclure à l'existence d'un phéromone responsable de l'attraction des mâles par les femelles.

- L'influence de l'émission de sons par vibrations des ailes et des haltères, supposée par F.L. VANDERPLANK (I948), n'est pas démontrée.

- Les mâles deviennent plus actifs après des mouvements des femelles, les accouplements se réduisent dans l'obscurité ou lorsque les mâles ont les yeux peints; ils ont, par contre, toujours lieu lorsque les femelles seules sont aveuglées. La vue apparait ainsi jouer un rôle primordial dans le rapprochement des sexes.

2º Dans la nature; les mâles de nombreuses espèces de glossines du groupe morsitans et du groupe palpalis se groupent en essaims d'individus sexuellement " affamés " qui sont en perpétuelle activité, suivant un hôte ou parcourant les gîtes en tous sens. Les femelles peuvent ainsi être inséminées dès leur éclosion comme D.S. SAUNDERS (I962) l'a observé chez G. fuscipes ou pendant leur repas (observations de J.M. HARLEY (I965), chez G. pallidipes).

4. Age de l'accouplement.

La copulation des femelles de G. palpalis en captivité se produit le plus fréquemment à l'âge de 2 ou 3 jours; elle est relativement rare le premier jour et au-delà de I0 jours, le nombre de femelles susceptibles de copuler étant très faible (A.M. JORDAN, I958).

5. Nombre d'accouplements.

D.A. DAME et H.R. FORD (I968) ont établi au laboratoire la multiplicité des accouplements d'une même femelle; mais dans la nature leur fréquence reste inconnue.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Au laboratoire.

Les élevages de G. tachinoides au laboratoire où les accouplements sont contrôlés, facilitent l'observation du rapprochement sexuel.

. Le plus souvent le contact mâle-femelle est spontané, sans préambule, dès l'introduction de l'un dans la cage de l'autre. Parfois, cependant, il est nécessaire de produire une excitation artificielle par agitation de la cage; geste qui a pour effet de provoquer immédiatement l'accouplement.

. Le mâle saisit alors brutalement sa partenaire qu'il agrippe fortement par ses pattes antérieures. La femelle vierge accepte cet assaut et s'y prête en écartant les ailes et en relevant légèrement l'extrémité de son abdomen vers celle du mâle qui la maintient fortement par ses cerques. Au laboratoire, l'accouplement peut-être observé sur des femelles au repos ou en train de prendre leur repas de sang.

L'ardeur génésique des mâles les conduit parfois à rechercher une union avec d'autres mâles ou même avec tout insecte dont la forme et l'agitation leur évoque les femelles convoitées.

Des tentatives d'accouplement sont également fréquemment observées de la part des mâles nouvellement nés, vis-à-vis de glossines en cours d'éclosion, non encore dégagées de la pupe et dont le sexe n'est pas encore décelable pour l'observateur.

Généralement, les durées des accouplements oscillent autour d'une heure trente. Elles peuvent cependant parfois varier jusqu'à des extrêmes de plusieurs heures ou de quelques minutes; dans ce dernier cas les accouplements sont infructueux.

Nous avons également pratiqué l'ablation des antennes chez les deux sexes et constaté que les accouplements et les taux d'insémination n'étaient pas modifiés par cette intervention. Notre attention a été attirée par les bruits émis par G. tachinoides; aucune relation entre leur émission et l'acte sexuel n'a pu être notée (voir Fonctions et relation).

2. Dans les conditions naturelles.

Dans la nature, les modalités de rapprochement sexuel des glossines sont plus difficiles à préciser. Il nous a été

cependant possible d'observer des accouplements qui se constituent avec une femelle, soit au repos sur un tronc, soit en train de prendre son repas.

Les mâles augmentent considérablement leurs chances de rencontrer les femelles par leurs déplacements incessants. Ces déplacements " en essaims " des mâles s'observent chez G. tachinoides d'une manière particulièrement nette en saison chaude lorsque leur zone d'action se restreint aux cônes des Morelia constituant les gîtes.

DISCUSSION.

I. Attraction sexuelle.

Ses mécanismes sont mal connus; il semble bien cependant que la vue joue un rôle primordial. Le rôle d'une émission sonore n'apparaît pas établie; le fait que des mâles tentent de s'accoupler avec des glossines en cours d'éclosion dont les aîles ne sont ni sorties, ni déplissées, donc incapables de vibrer, pourrait démontrer l'absence du rôle d'une émission sonore dans le phénomène d'attraction sexuelle.

2. Unicité de l'accouplement.

Cette question reste encore très discutée. Tous les auteurs s'accordent sur les points suivants :

. Les jeunes femelles vierges sont les plus aptes à être fécondées et se révèlent les plus attractives pour les mâles.

. Un seul accouplement fécondant permet à une femelle d'assurer des pontes régulières pendant toute sa vie.

. Les femelles qui acceptent plusieurs accouplements paraissent être celles dont les copulations précédentes se sont révélées insuffisantes ou inefficaces : réplétion incomplète des spermathèques ou obstacle à l'insémination chez des vierges âgées.

Bien que cela soit invérifiable dans la nature, il est possible que ces copulations répétées aient lieu; mais considérant que les jeunes femelles attirent plus volontiers les mâles, l'attention de ces derniers est reportée sur une

fraction de la population femelle et une seule femelle peut ainsi disposer de plusieurs mâles. Ceci expliquerait que toutes les femelles sont fécondées dans la nature, aucune femelle vierge âgée n'ayant pu y être décelée.

Cette question de l'unicité de l'accouplement, généralement admise, est très importante et reste préoccupante à une époque où le principe de lutte contre les glossines par lâchers de mâles préalablement stérilisés entre dans sa phase d'expérimentation. Toute tentative d'éradication par cette méthode devenant inopérante si une femelle ayant copulé avec un mâle stérilisé pouvait s'accoupler ultérieurement avec un mâle fécond.

!!

III. Insémination.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. L'appareil reproducteur mâle.

La spermatogenèse est totalement achevée à l'éclosion, les testicules ne contenant que des spermatozoïdes mûrs. Le stock de gamètes est ainsi acquis dès la naissance et ne pourra être renouvelé. Le mâle est capable d'effectuer plusieurs accouplements au cours de sa vie, mais un délai de 36 à 48 heures apparaît nécessaire entre chacun d'eux (J. ITARD, chez G. tachinoides, 1970).

2. L'insémination proprement dite.

Elle aboutit au stockage du sperme dans les spermathèques. Elle se déroule selon un processus particulier, rarement observé chez les Diptères supérieurs : un spermatophore, totalement produit par les glandes accessoires du mâle, occupe le volume de l'utérus, assure le remplissage des spermathèques et est éliminé dans les 24 heures qui suivent l'accouplement (J.N. POLLOCK, 1970; R. TIBAYRENC et J. ITARD, 1970).

Pollock 1972

A la dissection, une femelle inséminée se distingue par des spermathèques opaques, emplies de sperme, bien visibles.

Conservation des spermatozoïdes dans spermathèques (cf. Gréan, 1972)

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Le succès de l'accouplement n'est assuré que chez une femelle apte à être inséminée. Dans nos élevages, ce sont les vierges, âgées de moins de I0 jours qui se montrent les plus réceptives. Celles ayant subi un accouplement suffisamment prolongé se révèlent réfractaires par la suite à un nouvel assaut des mâles. Il en est de même parfois de la part des femelles très âgées.

Comme en témoigne leur descendance, les jeunes femelles qui ont accepté un accouplement et ultérieurement refusent d'autres assauts de la part des mâles, ont leur spermathèques pleines. Le refus de copuler de nouveau pourrait avoir son origine dans un réflexe neuro-hormonal consécutif à cette réplétion.

Chez les femelles vierges âgées, l'insémination ne se réalise que dans des cas assez rares. Ceci peut s'expliquer par des obstacles mécaniques empêchant la remontée du sperme jusqu'aux spermathèques.

IV. Gestation.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

Au moment de l'ovulation, l'ovule mûr de G. tachinoides est très allongé, dilaté postérieurement et porte un micropyle à son extrémité antérieure. Ses dimensions sont alors comprises entre I,450 et I,570 mm. Il est recouvert d'un chorion à réticulation polygonale devenant lisse et transparent au niveau du micropyle (J. ITARD, I966).

La fécondation s'opère lors de la descente de l'ovule mûr, lorsque son micropyle passe en regard de l'orifice des conduits spermathécaux; mais son mécanisme intime n'est pas connu. La réplétion des spermathèques suffit à assurer la fécondation de tous les ovules produits par une femelle au cours de sa vie. Le sperme reste viable jusqu'à 200 jours et plus, temps pendant lequel 20 larves peuvent être produites (F. de AZEVEDO et R. PINAHO, I964).

Roberts (1973) cf. Jacob, 1972

L'oeuf se place dans l'utérus en conservant son orientation longitudinale. Une formation chitinisée apparaît

bientôt en région antéro-supérieure; elle permet de déchirer le chorion selon une fente dorsale et celui-ci sera repoussé vers l'arrière par l'épaississement du plancher de l'utérus (appelé choriothèque), puis expulsé.

Ces transformations de l'oeuf aboutissent ainsi à la larve du Ier stade (larve I). Ce premier stade larvaire ne dure que quelques heures (E. ROUBAUD, 1909, E. BURTT et C.H.N. JACKSON, 1951). Il conduit au deuxième stade caractérisé par une larve présentant des lobes respiratoires postérieurs partiellement développés, un tégument épineux et une taille augmentée. Au troisième stade, la larve possède des lobes polypneustiques entièrement développés qui deviennent noirs à la fin de la vie intra-utérine. A la ponte, la larve n'a effectué qu'une partie de ce troisième stade dans l'utérus maternel; il s'achève dans la pupe.

Chez G. tachinoides, J. ITARD et coll. (1968) observent que la quantité de larves formées par femelle varie de 4 à 14,4; la survie de 50 p.100 de l'effectif des pondeuses étant de 55 à 65 jours.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

1. Stades larvaires in-utéro.

Les mensurations effectuées sur des larves à différents stades ont donné : 1,6 mm pour la larve I, 3,5 mm pour la larve II et 5,7 mm pour la larve III au moment de son expulsion.

2. Durée de gestation.

Les durées de gestation sont liées au cycle ovarie Notre élevage a permis de préciser les durées moyennes des pr cipales étapes de la reproduction. Les femelles y sont fécondé habituellement dès le 3è jour, la première ovulation se produi vers le 9è et 10è jour et la larve atteint sa maturité en six jours. La première ponte a ainsi lieu aux environs du 17è jou Il apparaît ainsi que toute fécondation réalisée avant les ne vième-dixième jours peut être fructueuse et suivie de pontes dans les délais normaux. Chaque ponte s'effectue ensuite tous les huit-dix jours en moyenne. Entre l'émission d'une larve et l'ovulation suivante, s'écoule un délai de 1 à 2 jours.

La gestation proprement dite, c'est-à-dire la période pendant laquelle l'utérus est plein, est de l'ordre de 6-8 jours dans les conditions de laboratoire. Ces durées peuvent être affectées par des facteurs externes, notamment la température.

3. Rythme et nombre des gestations.

Nous venons de voir qu'une femelle fécondée avant le 9è jour, maintenue en élevage à une température et une humidité constantes, pond sa première larve aux environs du I7è jour et que les pontes suivantes s'effectuent ensuite pratiquement tous les huit jours. Une série d'observations portant sur 70 périodes séparant deux pontes successives donne une moyenne de 8,43 jours comme durée de ces périodes.

Des irrégularités dans les délais successifs de ponte ont été observées, mais une régulation semble assurer le maintien du rythme; à une période interlarvaire courte en succède une plus longue. Par contre, les intervalles s'allongent chez les vieilles mouches ayant pondu plus de I0 larves.

Il faut, dans les conditions de notre élevage, une longévité d'au moins 93 jours pour qu'une femelle ponde I0 larves. Le nombre de I5, pondues par une seule mouche, paraît être un maximum; une femelle ayant atteint cette limite et ayant vécu I42 jours n'avait pas de larve en formation lors de la dissection post-mortem. La moyenne de larves pondues par nos G. tachinoides n'est que de 6,4 par femelle.

4. Sexe des larves.

Après avoir isolé I6 femelles fécondées, nous avons suivi selon l'ordre des pontes, la destinée de chacune des pupes formées afin de nous rendre compte de la succession des sexes dans les pontes de chaque femelle. Les résultats, consignés dans le tableau (fig. 4) indiquent la répartition des sexes selon l'ordre des pontes, pour chaque femelle pondeuse observée.

Tab. 4 . Répartition des sexes selon l'ordre des pontes.

	Sexes des différentes pontes									Mâles	Fem.	Non sexées	Total
	Ier	2è	3è	4è	5è	6è	7è	8è	9è				
I	m.	m.								2	0	0	2
2	f.	?								0	I	I	2
3	m.									I	0	0	I
4	m.	f.	f.	f.	f.	m.	m.	m.		4	4	0	8
5	f.									0	I	0	I
6	f.	f.	f.	m.						I	3	0	4
7	m.	f.								I	I	0	2
8	m.	m.	?	f.						2	I	I	4
9	m.	f.	f.	f.	m.					2	3	0	5
I0	m.									I	0	0	I
II	m.	f.	?	f.	m.	f.	m.			3	3	I	7
I2	m.	f.	f.	?	f.	m.	m.	f.	m.	4	4	I	9
I3	m.	?	?	f.	f.	f.				I	3	2	6
I4	f.									0	I	0	I
I5	m.	f.	m.	f.	m.	f.				3	3	0	6
I6	f.	f.	m.	m.	m.					3	2	0	5
Mâles	II	2	2	2	4	2	3	I	I	28			
Femelles	5	8	4	6	3	3	0	I	0		30		
non sex.	0	2	3	I	0	0	0	0	0			6	
Total	I6	I2	9	9	7	5	3	2	I				64

Sur 64 larves pondues, 6 pupes altérées n'ont pu avoir leur sexe déterminé, 28 ont donné des mâles et 30 des femelles.

- Considérant l'ensemble des pontes à sexes contrôlés, on peut conclure à une égalité des sexes (différence non significative).

- De même pour une même femelle ayant pondu un nombre suffisant de larves (ici 8 ou 9), apparaît une égalité statistique des sexes dans une même descendance, que l'on peut admettre comme probable d'une manière générale.

- L'ordre de ponte des larves " mâles " et " femelles apparaît, dans une même lignée, tout-à-fait anarchique.

DISCUSSION.

La gestation conduit l'oocyte jusqu'à un moment avancé du troisième stade du développement larvaire qui s'achève ensuite dans la pupe après une vie libre très brève de la larve.

Dans les conditions de laboratoire, la durée de gestation est de l'ordre d'une semaine; elle peut être prolongée ou raccourcie selon la température. La protection maternelle s'exerce pendant près d'un cinquième du temps total du développement préimaginal. La durée de gestation ne semble pas affectée par le sexe de la larve en formation.

La gestation s'effectue selon un rythme régulier tant que la réserve de sperme n'est pas épuisée. Entre chaque gestation s'installe une période de repos de l'utérus de un ou deux jours.

Le nombre de gestations que peut assurer une seule femelle dépend évidemment de sa longévité qui elle-même, résulte des conditions environnantes. Il semble qu'une quinzaine de gestations soit un maximum, observé dans les conditions les plus favorables.

B. CYCLE VITAL : DE LA LARVE A LA MOUCHE.

I. Ponte et vie larvaire.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Ponte de la larve.

La naissance d'une larve de glossine s'effectue très rapidement. Son expulsion est le résultat de ses propres mouvements; mais elle peut être aidée par des contractions de la paroi utérine (E.T. BURTT, 1952) ou par les pattes postérieures de la mère (R. HOFFMANN, 1954).

2. Moment de la ponte.

La ponte de la larve semble selon la majorité des auteurs se situer dans l'après-midi (E.T. BURTT; C.H.N. JACKSON, 1951 ; E. BURSELL, 1958).

En élevage, ce rythme peut être affecté, selon T.A.M. NASH et M.A. TREWERN (I972), par un facteur de perturbation du à l'activité du laboratoire, qui avance l'heure des pontes en semaine mais qui ne se manifeste pas le dimanche.

3. Vie larvaire.

Iº Evolution de la larve libre.

Dès sa sortie de l'organisme maternel, la larve de glossine est animée de mouvements incessants qui la conduiront vers le point où s'effectuera la transformation en pupe, état dans lequel elle restera, pendant près d'un mois, jusqu'à l'éclosion de l'adulte.

I) Etapes.

Les étapes de la vie d'une larve dans le milieu extérieur sont selon L.H. FINLAYSON (I967) au nombre de six :

- I. Reptation; la larve libre se déplace par des mouvements péristaltiques à la surface du sol puis s'y enfouit totalement.

- 2. Rotation et retournement; la larve effectue quelques mouvements de rotation, puis s'immobilise après avoir repris approximativement sa position initiale.

- 3 et 4. Rétraction céphalique et prise de la forme de tonnelet.

- 4. Durcissement du tégument; au cours des étapes 4 et 5, une sécrétion imbibe le corps entier, isolant la future pupe du substrat environnant.

- 6. Opacification du tégument; généralement rapide, cette étape est révélée par une coloration jaunâtre, puis brun acajou, et finalement noire.

2) Durée.

La durée totale de cette évolution de la larve libre en pupe est très variable : de quelques minutes à quelques heures selon les conditions environnantes. Elle serait d'autant plus longue que la larve est pondue plus tôt le matin (E. BURSELL, I958); ou exposée davantage à la lumière.

Normalement, lorsque les conditions sont favorables, la larve s'enfouit dans le sol immédiatement, au lieu même de la ponte ou après un parcours de quelques centimètres.

Les profondeurs de pénétration alors atteintes par les larves sont le plus souvent étalées entre I et 6 cm.

2º Facteurs agissant sur la durée de la vie larvaire.

Les variations de durée portent principalement sur la première étape et sont en relation avec le chemin parcouru par la larve avant l'enfouissement qui peut varier de 35 à I62 cm, à la lumière du jour comme à la lumière artificielle (L.H. FINLAYSON, I967).

Différents facteurs peuvent agir sur le comportement de la larve :

I) Le sol.

Un géotropisme positif a souvent été invoqué pour justifier la pénétration des larves dans le sol, mais aucune expérience ne semble avoir confirmé l'existence réelle et l'importance d'un tel tropisme.

La structure du sol détermine la facilité de l'enfouissement : une texture trop fine et homogène ou un sol trop dur, empêchent la pénétration de la larve. D.J. LEWIS (I934) note que 84 p.I00 des pupes qu'il a récoltées proviennent d'un sable grossier.

2) La lumière.

E.T. BURTT (I952), A.H. PARKER (I956) pensent que la recherche de l'enfouissement résulte d'un phototropisme négatif; ceci pourrait être acceptable si les larves pondues à l'obscurité ne cherchaient pas, elles aussi, à pénétrer dans le sol.

3) La température.

L'influence du facteur thermique sur le comportement larvaire ne semble pas avoir été étudié isolément. E. BURSELL (I960) signale cependant que les larves de glossines s'enfoncent d'autant plus profondément que la température extérieure est plus élevée (recherche d'une température plus basse).

4) L'humidité.

D.J. LEWIS (I934) observe avec G. m. submorsitans des tentatives d'enfouissement entrecoupée de retours en surface qui cessent dès qu'une aspersion d'eau sur le sol est effectuée.

L.H. FINLAYSON (1967) démontre ce rôle de l'humidité dans la recherche des lieux d'enfouissement des larves et établit clairement l'existence d'un hygrotropisme positif chez la larve.

F. de AZEVEDO remarque également que le comportement de la larve est orienté par la sélection d'une place de repos vers la partie humide d'un sol sableux.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Ponte.

Nous avons personnellement eu la chance d'être témoin d'une " naissance " dans un gîte. La femelle de G. tachinoides observée était posée sur le sol; l'expulsion de la larve ne dura qu'un instant; très active, elle s'enfonça immédiatement dans le sol. Après un repos d'environ une minute après l'évènement, la femelle s'envola. Aucune autre manifestation n'a été remarquée.

2. Moments de la ponte.

1º Dans la nature. Au cours de nos recherches de pupes de G. tachinoides, nous avons eu l'occasion de noter la présence de larves fraichement pondues, en cours de déplacement à la surface du sol ou déjà enfouies, mais non encore immobilisées. Dans tous les cas, ces découvertes se plaçaient au début de l'après-midi, aux heures les plus chaudes de la journée, en saison fraiche.

2º Au laboratoire. Au laboratoire également, le maximum de pontes de G. tachinoides que nous avons enregistré se situait entre 14 et 16 heures.

3. Facteurs agissant sur la vie larvaire.

1º Lumière.

Une expérience, faite en salle d'élevage à Farcha, nous a montré que la lumière pouvait avoir un certain rôle sur l'orientation du trajet suivi par la larve en surface. Sous des cages de femelles prêtes à pondre, nous avons placé un plateau recouvert d'un mince couche de sable ne permettant pas l'enfouissement. Sous l'action d'une lampe de faible intensité éclairant une partie du plateau, nous avons pu observer que les pupes formées se plaçaient en n'importe quel point du support

après des trajets divers n'indiquant aucune tentative pour échapper à la lumière. Par contre, avec un éclairage beaucoup plus intense, le nombre de pupes observées dans les parties sombres du plateau était plus important. Un seuil de réaction à la lumière pourrait ainsi exister chez la larve.

chaleur dégagée par lampe ?

2º Humidité.

Nos observations personnelles ont été faites à l'occasion d'expériences simples réalisées dans les conditions de l'élevage au laboratoire (25º C et 70-75 p.100 d'humidité relative), dans le but de déterminer les meilleures conditions de collecte des larves et de conservation des pupes. Les résultats concernant plus particulièrement ce dernier aspect seront donnés au chapitre suivant (pupaison).

Ière expérience. Cinq tubes de Borrel, préparés de façons différentes, surmontés chacun d'une cage de femelles à terme, ont ainsi reçu dès leur installation des larves de G. tachinoides.

+ Dans le tube (I) mis en place vide, les larves pondues se déplaçaient en suivant le tour du fond du tube. Leur transformation en pupe ne s'est effectuée qu'après plusieurs heures. Sur sept larves observées, trois n'étaient qu'au stade de l'immobilisation au bout de trois heures.

+ Dans le tube (2), empli de sable sec sur une hauteur de 2,5 cm, les larves suivaient inlassablement le périmètre du tube, à la surface du sable, sans chercher à s'enfoncer. Là aussi les pupes n'ont été formées que plusieurs heures après leur ponte.

+ Dans le tube (3), contenant la même hauteur de sable, mais totalement mouillé sur toute son épaisseur, les larves sont également restées en surface. La durée d'évolution vers l'état de pupe n'a pu être précisée.

+ Dans le tube (4), la même quantité de sable a été placée après introduction de I cc d'eau; il s'est ainsi constitué une couche inférieure de sable compact humide recouvert de sable sec. Les larves déposées s'enfouissaient alors immédiatement et les pupes pouvaient être trouvées

moins de deux heures après, incrustées dans la surface du sable humide.

+ Dans le tube (5), les 2,5 cm de sable ont été introduits sur 3 cm^3 d'eau; comme précédemment, deux couches de sable se sont établies et les larves ont immédiatement cherché à s'enfouir, les pupes se formant rapidement et se localisant dans le sable sec, légèrement au-dessus de la partie mouillée.

2ème expérience. Un bac, d'une surface d'environ 400 cm^2, a été rempli de sable saturé d'eau, et les cages des femelles pondeuses placées au-dessus. Pendant toute la durée de l'expérience, s'étalant jusqu'à la dessication complète du sable, on a pu observer trois périodes. La première pendant laquelle toutes les larves pondues se sont empupées à la surface ; la deuxième se caractérisant par un enfouissement des larves, et la troisième où les pupes réapparaissent formées en surface. Ces trois périodes correspondant à des taux d'humidité variant de la saturation à la dessication totale.

Ces expériences montrent que les larves refusent un substrat ou trop sec, ou trop humide. Elles recherchent donc une humidité optimum, perceptible à travers quelques centimètres de terrain sec, en évitant les couches profondes saturées qu'elles ne peuvent d'ailleurs pas pénétrer en raison de leur compacité.

4. Anomalies de l'évolution des larves.

Quelle que soit la durée de la vie libre de la larve, nous n'avons considéré jusqu'à présent que l'aboutissement normal : la constitution de la pupe. Parfois, cependant, se manifestent des anomalies, observées au moment de la ponte ou de la formation de la pupe.

Iº Au moment de la ponte.

Trois fois nous avons observé une élimination incomplète de la larve qui meurt et reste accrochée à la femelle, tandis que celle-ci peut s'alimenter et vivre encore quelques jours. Les larves, à peine brunies, ont dans les trois cas, pu être extraites par traction. Elles se présentaient sous une forme très arrondie dans leur partie antérieure avec un étranglement au niveau de l'avant-dernier segment.

2º A la formation de la pupe.

Le durcissement et le noircissement s'effectuent parfois sans que la larve ait réalisé sa rétraction céphalique et pris la forme en tonnelet. Ces pupes sont marquées par des segments nets séparés par des sillons plus ou moins profonds.

La larve commence son évolution comme précédemment, mais brunit incomplètement et reste au stade orangé.

La larve immobilisée peut prendre la forme de la future pupe, mais ne noirçit pas complètement. Nous avons pu observer des pupes " blanches " ou noircies sur des étendues variables de la partie antérieure.

Ces anomalies sont très rares.

DISCUSSION.

La naissance de la larve est un phénomène qui s'effectue rapidement mais dont les facteurs déclanchant restent encore mal connus. S'il est courant de noter des " avortements " chez des femelles quelque peu malmenées (au cours d'un transport par exemple), on explique mal que certaines larves mûres restent retenues parfois longtemps dans l'utérus maternel. L'observation des pontes au cours de l'entretien des élevages, le matin, est rare; par contre elles apparaissent plus régulièrement au début de l'après-midi lorsqu'il n'y a plus aucune activité au laboratoire. Ceci est à rapprocher du " facteur de perturbation " de NASH et TREWERN (1972).

Il apparait que les principaux facteurs agissant sur le comportement des larves soient avant tout l'humidité du substrat, puis la nature de celui-ci. La lumière et la température n'agissant, semble-t-il, que secondairement; cette dernière pouvant être modifiée au niveau du sol, par l'évaporation sous-jacente.

La durée de la vie larvaire est affectée par l'intensité des facteurs examinés ci-dessus. Nous avons vu qu'en l'absence de conditions favorables, la larve erre jusqu'au moment où elle parvient à s'immobiliser, puis à s'empuper. Les difficultés de trouver un milieu convenable prolongent la vie larvaire jusqu'à l'instant où se déclanchent les processus hormo-

naux responsables de l'immobilisation, de la rétraction céphalique, du durcissement et de la pigmentation. Il semble que les stimulations mécaniques jouent un rôle de premier plan dans l'accélération du processus de formation de la pupe. Expérimentalement, L.H. FINLAYSON a montré que certaines excitations mécaniques pouvaient raccourcir considérablement la durée de la vie larvaire libre. En suspendant des larves par les lobes polypneustiques, en collant ceux-ci sur un support ou en pinçant le tégument avec des pinces fines, il a pu réduire cette durée, respectivement de 60 à 18, puis à neuf minutes. L'enfouissement pourrait, dans les conditions naturelles, jouer le même rôle.

II. Pupaison.

Nous venons de suivre la destinée de la larve jusqu'au moment, où immobilisée, elle prend un aspect de tonnelet et se pigmente en noir. La pupe est alors formée. L'enveloppe extérieure, correspondant au tégument de la larve au 3è stade, porte le nom de puparium et conserve les structures externes de celle-ci. La nymphe s'organisera et évoluera à l'intérieur de cet étui (= étui pupal).

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Evolution des pupes.

L'évolution de la pupe a été bien étudiée par W.H. POTTS (1933), puis par E. BURSELL (1959) chez G. m. submorsitans.

1º Différentes phases de l'évolution.

La pupe se constitue à partir de la larve au 3è stade dont le contenu devient alors intimement associé au puparium auquel il adhère sur toute sa surface interne et se présente sous un aspect laiteux. Ce stade est appelé parfois prénymphal. Puis le contenu s'~~isole et se~~ limite par une fine membrane qui n'adhère plus au puparium qu'au niveau du rectum. C'est le 4è stade larvaire.

Tous les appendices de l'adulte sont ensuite reconnaissables; le stade nymphal est alors commencé. Il peut être subdivisé en différentes phases en considérant la progression de la pigmentation de la nymphe.

2º Durée de l'évolution.

I) Selon la température.

(I) Températures léthales.

- La température maximale supportée pendant une brève durée dépend du stade d'évolution de la pupe; elle est de 4I-42º pour des pupes récemment formées et de 43-44º pour celles plus âgées.

- Les minimums de viabilité par contre, sont beaucoup plus flous. Les pupes exposées à -IOº sont toutes tuées, alors qu'un faible pourcentage seulement meurt après I2 heures à 2º.

(2) Variations en fonction de la température.

La durée du stade pupal est sous la dépendance de la température; dans les limites compatibles avec la vie, elle varie en raison inverse de la température.

J.P. GLASGOW (I963) indique une formule donnant la durée de la période pupale, connaissant la température constante à laquelle les pupes sont exposées, égale à : $\frac{1}{0,0323 + 0,0028\ (T-24)}$

2) Selon le sexe.

Il existe une différence significative entre la durée de pupaison des mâles et celle des femelles (P.A. BUXTON, I955). Cette différence est confirmée notamment par J. ITARD et L. MAILLOT (I966) chez <u>G. m. morsitans</u> et par P. FINELLE (I968) chez <u>G. fusca</u>.

Chez <u>G. tachinoides</u> :-P.A. BUXTON et D.J. LEWIS (I934) relèvent à 30º des délais de pupaison de 2I, 88 j. ± 0,I6 pour les mâles et de 20,63 j. ± 0,09 pour les femelles avec des écarts respectivement de I9-24 jours et de I8-22 jours.

- J. ITARD indique les durées suivantes, à 25º :
  - les femelles : 27,8 jours avec des écarts de 26 à 30 j.
  - les mâles : 3I jours avec des écarts de 29 à 33 j.

2. Poids des pupes.

Iº Données générales.

Les poids moyens des pupes de glossines varient d'une espèce à l'autre.

P.A. BUXTON et D.J. LEWIS (I934) trouvent pour I.I55 pupes de G. tachinoides récemment formées au laboratoire, un poids moyen de I5,II mg avec des valeurs limites de 6 et 23 mg.

A l'élevage de Maisons-Alfort il est de I6,2 mg ± 0,I7 pour des pupes de 24 heures avec des extrêmes de 8 et 24 mg.

2º Facteurs agissant sur le poids.

Les larves sont d'autant plus grosses que les mères sont maintenues à des températures plus basses; (P.A. BUXTON et D.J. LEWIS, I934; R.W. JACK, I94I).

Il existe une corrélation positive entre la quantité de sang prise par la mère pendant la gestation et le poids du puparium; (H. MELLANBY, I937, avec G. palpalis; J.A. BOYLE, I97I, avec G. austeni).

3º Variations de poids au cours de la pupaison.

Au cours de la pupaison le poids des pupes diminue jusqu'à l'éclosion. P. FINELLE (I968) avec 997 pupes de G. morsitans relève une différence de l'ordre de 3 mg par pupe entre les poids du premier jour et du 25è jour. Cette différence étant sensiblement la même pour les pupes donnant des mâles (3,I6 mg), et pour celles donnant des femelles (3,I3 mg).

Les diminutions de poids des pupes au cours de la pupaison sont dues à des pertes d'eau; (P.A. BUXTON et D.J. LEWIS, I934; R.W. JACK, I939 et E. BURSELL (I958).

. En observant les chutes de poids chez G. submorsitans et G. tachinoides, les premiers auteurs ont montré que le poids des pupes en fin de pupaison est d'autant plus faible que l'humidité ambiante est plus basse.

. E. BURSELL (1958) étudiant les modalités de la perte d'eau chez la pupe de G. morsitans, conclut : les pertes par deshydratation apparaissent les plus élevées au stade larvaire de la pupe.

3. Anomalies dans le développement pupal.

Les humidités basses affectent considérablement les éclosions. A température constante (24º), les taux d'éclosion passent de 100 à 86 p.100 lorsque l'humidité décroit de 88 à 44 p.100; (observations de P.A. BUXTON et D.J. LEWIS sur G. tachinoides). Plus le poids perdu est grand et plus la mortalité en pupe est élevée.

Selon les espèces, les pupes de glossines présentent une sensibilité différente vis-à-vis de la dessication. Celles de G. palpalis et de G. tachinoides perdant plus facilement leur eau que les pupes de G. morsitans et G. submorsitans. Dans les deux premières espèces, l'influence de l'humidité apparaît donc comme primordiale pour l'obtention d'éclosions viables; une ambiance trop sèche compromet sévèrement l'évolution de la pupe.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Durées de pupaisons chez G. tachinoides.

Iº Au laboratoire.

Signalons tout d'abord que nous avons pu conserver sans dommage des pupes de G. tachinoides au frigidaire, à 5º, pendant 5 jours. Au-dessous de 18º, les pupes survivent longtemps à l'état de vie ralentie et ne reprennent leur développement qu'au-delà de cette température.

Sur un ensemble de 150 pupes pondues et maintenues dans notre élevage, nous avons relevé une durée moyenne de pupaison (à 24º5 $\pm$ 0,5) de 31,6 jours avec un intervalle de confiance de 0,48, toutes les éclosions se plaçant entre le 27è et le 35è jour.

Cinq lots de pupes, chacun d'âges différents, ont été reçus de Maisons-Alfort et placés dans les conditions d'élevage de Farcha. En dehors des 48 heures nécessitées par l'expédition, au cours desquelles les pupes ont été soumises à de basses températures, celles-ci ont effectué leur vie pupale entre 24º et 25º. Les âges de chaque lot au moment de l'envoi étaient respectivement de 20, I8, I2, I0 et 7 jours et les durées moyennes de pupaison pour chacun d'eux ont été de 33 j. ± 0,23, 33 ± 0,24, 34,5 ± 0,34, 34 ± 0,I9 et 32 ± 0,2I. Valeurs légèrement différentes, mais oscillant autour de la durée moyenne de 33,56 ± 0,I4 calculée pour les 626 pupes des cinq lots. Les écarts observés entre chaque lot peuvent provenir de la proportion d'éclosions de mâles et de femelles pour lesquels les durées de pupaisons diffèrent notablement.

Nous avons également noté sur les 626 pupes éclo-ses, en provenance de Maisons-Alfort et étudiées dans le paragraphe précédent, une différence entre les durées de pupaisons des mâles et des femelles hautement significative. Pour les 289 mâles la durée moyenne était de 34,72 ± 0,I2 contre 32,57 ± 0,I8 pour les femelles, avec des écarts d'éclosion respectivement de 33 à 37 jours et de 29 à 37 jours. Les conditions de température ne varient pratiquement pas d'un élevage à l'autre, mais l'effet inhibiteur prolongé dû à l'abaissement de la température pendant le transport a provoqué un léger allongement de la période pupale.

2º Dans les gîtes.

Des lots de pupes d'âges différents, provenant de Maisons-Alfort ont été placés dès leur arrivée dans les gîtes de la Réserve de Kalamaloué. Nous avons retenu deux lieux de ponte : l'un (nº I), où les températures à -2 cm variaient dans la journée de 23 à 30 degrés, l'autre (nº 2) où elles se maintenaient entre I9 et 25º. Nos pupes d'expérience ont été placées dans chacun des emplacements à raison de 3 lots de 50 pupes; chaque lot étant isolé dans une boîte cylindrique sans fond, de telle sorte qu'aucune ponte nouvelle ne puisse s'y ajouter.

Le contrôle des éclosions a été fait par le décompte des pupes vides, à chaque visite.

- Au lieu nº I, où les températures sont élevées, les durées moyennes de pupaison ont été de :

. 37 jours ± I,I2 pour les pupes après 2I jours de laboratoire,

. 3I jours ± 0,68 pour les pupes après I2 jours de laboratoire,

. 29 jours ± 0,68 pour les pupes après 6 jours de laboratoire.

Il apparaît ainsi que plus le temps de présence des pupes dans les gîtes est prolongé, plus la pupaison est raccourcie. Ceci est en accord avec le fait que dans le lieu considéré les températures sont plus élevées que celles de l'élevage au laboratoire.

- Au lieu nº 2, où les températures sont basses, nous avons noté les durées suivantes :

. 40,5 jours ± I,94 pour les pupes expédiées au I8è jour,

. 42 jours ± I,I2 pour les pupes expédiées au I0è jours,

. 47 jours ± 2,I8 pour les pupes expédiées au 5è jour.

A l'inverse de l'observation précédente, les durées de pupaison augmentent avec le temps pendant lequel les pupes sont soumises à des conditions de température inférieures à celles du laboratoire.

Dans la nature, les températures aux lieux de ponte s'étalent entre I9º et 25º en saison fraiche, et entre 23º et 33º en saison chaude. Si l'on admet qu'à ces deux saisons extrêmes, les températures moyennes sont 22 et 28º, les durées de pupaison déterminées par la formule sont respectivement de l'ordre de 38 (37,45) et 23 jours (22,98), soit en moyenne sensiblement I,6 fois plus longues en saison fraiche qu'en saison chaude.

2. Poids des pupes de G. tachinoides.

Iº A la formation.

Le poids moyen des pupes récemment formées varie sensiblement, malgré des conditions constantes de température et d'humidité, selon les lots étudiés au laboratoire. Ainsi, à Farcha, sur I7I pupes pesant de I0,5 à 22,5 mg, le poids moyen était de I6,77 mg ± 0,28. Une observation, faite à Maisons-Alfort, nous donnait un poids moyen de I6,20 mg ± 0,I7 avec des extrêmes de 8 à 24 mg.

2º) Variations en cours de pupaison.

I) Portant sur l'ensemble des pupes.

Sur un lot de 82 pupes de G. tachinoides, le poids moyen de chacune d'elles était : I5,07 mg à 24 heures, I3,I5 mg à la première semaine, I2,66 mg après quinze jours de pupaison, puis I2,05 mg à la troisième semaine.

2) Selon les sexes.

Chez G. tachinoides, nous avons observé, avec 30 pupes, des différences de poids entre la première et la dernière pesée, de 2,96 mg, et de 2,75 mg chez les femelles. En étudiant les variations quotidiennes des poids des pupes ayant donné des mâles et de celles ayant donné des femelles, les calculs statistiques indiquent qu'au cours de la pupaison les poids des pupes diffèrent d'une manière hautement significative et que les variations de poids des pupes mâles et des pupes femelles n'ont aucune différence significative.

Une différence semble exister entre le poids des pupes mâles et celui des pupes femelles, puisque d'une part les femelles adultes sont légèrement plus grandes que les mâles et que d'autre part, les poids moyens des pupes de moins de 24 heures apparaissent plus élevés pour les femelles que pour les mâles. Notre expérience avec G. tachinoides indique qu'au premier jour les pupes mâles pèsent I4,92 mg ± I,82 avec des maximums de 2I,7 mg et des minimums de I0,5 mg et que les pupes femelles pèsent I5,27 mg ± I,85 avec des écarts allant de II,3 mg à 2I,2 mg; ces différences de poids ne diffèrent pas significativement l'une de l'autre. La séparation des sexes par pesée des pupes de même âge s'avère ainsi irréalisable.

Chantier d'Alfort [illegible] des G. p. gosch.

3º Anomalies des pupes.

Chez G. tachinoides en élevage à Farcha, des anomalies relatives à la mauvaise évolution des pupes ont été parfois observées. En raison des variations constatées dans les taux d'éclosion, les dissections de toutes les pupes non écloses après un séjour de 3I jours à l'élevage ont été faites et ont permis de noter différentes altérations. Celles-ci sont en relation avec de mauvaises conditions de conservation, soit que leur substrat est trop humide, soit au contraire trop sec. Elles peuvent conduire à la conclusion qu'il existe deux types d'évolution de la pupe morte :

- Une évolution sèche où la mouche déjà formée, prête à éclore se dessèche et aboutit selon les délais à une masse amorphe, dure, évoquant une momification, sur laquelle peut parfois s'installer une moisissure,
- une évolution humide où le contenu de la pupe devient crémeux, puis liquide.

L'orientation vers l'une ou l'autre de ces évolutions semble dépendre de l'âge auquel la mort se produit et des caractéristiques thermo-hygrométriques du substrat.

La limite inférieure d'humidité pour obtenir quelques adultes viables apparaît être de l'ordre de 40 p.I00; valeur qui permet encore aux nymphes de parvenir à l'éclosion. Lors de nos premiers essais d'élevage de G. tachinoides au laboratoire de Farcha les pupes étaient conservées à une humidité ambiante de 40 p.I00 et les résultats sur 259 pupes étaient les suivants :

. 4I éclosions (I6 p.I00) de mouches viables,
. I63 mouches non évoluées, au stade " araignées " * (62 p.I00),
. 55 non écloses (22 p.I00), les nymphes étant mortes desséchées.

(*) Bien qu'impropre pour désigner un Diptère, nous avons conservé ce terme imagé dû à GEIGY (I948) qui observa à Bâle les mêmes anomalies dans son élevage de G. palpalis. Ce terme rend compte de l'aspect caractéristique des mouches écloses, non évoluées, dont les ailes, l'abdomen et la trompe ne se déplissent pas dans les heures qui suivent leur émergence de la pupe. Elles meurent en général le même jour.

DISCUSSION.

I. Influence de la température sur la pupaison.

Iº Des températures basses, non léthales, conservent les pupes en état de vie ralentie; le développement reprend dès que la température s'élève au-dessus de I8º. Ce phénomène expliquerait, selon quelques auteurs (dont F. EVENS), les augmentations subites de populations de glossines à certaines saisons.

2º Les durées de pupaison en fonction de la température peuvent être calculées d'après la formule suivante :

$$\frac{I}{0,0323 + 0,0028\ (t-24)}$$

Cette formule ne peut donner qu'une valeur moyenne de la durée de pupaison d'un ensemble de pupes; elle ne tient en effet pas compte des différences qui caractérisent les pupaisons des mâles et des femelles. Elle a l'avantage de rendre compte des différences appréciables de durées que l'on observe lorsque la température diffère d'un seul degré; pour 25º elle donne une durée de 28,49 jours, pour 24º de 30,95 et pour 26º de 26,38. Les délais donnés par cette formule restent cependant approximatifs et se distinguent de ceux observés en élevage.

3º Pour des pupes de même âge, nous avons noté que les écarts entre les premières et les dernières éclosions augmentent lorsque les durées moyennes de pupaison deviennent plus grandes. On a ainsi un écart de 38 jours pour la pupaison de 47 jours, de 3I pour celle de 40,5 jours, de I8 pour celle de 37 jours et de I2 pourcelles de 3I et 29 jours. Au laboratoire, les écarts sont généralement de 6 à 8 jours.

pen clair ?

En résumé, on peut affirmer que :

- les durées de pupaison sont d'autant plus courtes que la température est plus élevée;

- à une température donnée, la pupaison est plus longue pour les mâles que pour les femelles;

- les délais d'éclosion apparaissent d'autant plus étalés que la température est plus basse.

2. Variations de poids.

Le poids des pupes au moment de leur formation varie selon les espèces; celles de grande taille donnant les pupes les plus lourdes.

Pour une même espèce, des variations dans le poids initial des pupes peuvent être notées; elles résultent de fluctuations thermiques et d'une alimentation différente des mères pendant la gestation ainsi que de leur âge. Les pupes femelles apparaissent plus lourdes que celles donnant des mâles; mais dans nos observations sur G. tachinoides les différences de poids ne sont pas significatives.

Au cours de la pupaison, les pupes placées dans des conditions constantes de température et d'humidité perdent régulièrement du poids. Ces pertes, dues à la déshydratation, sont d'autant plus marquées que l'atmosphère ambiante est plus sèche; elles ne diffèrent pas selon le sexe.

3. Anomalies dans l'évolution des pupes : influence de l'humidité.

Elles sont le plus souvent, en relation avec de mauvaises conditions de conservation.

L'humidité exerce une influence sur la survie des pupes et la viabilité des éclosions obtenues. Une hygrométrie trop élevée est néfaste; trop faible, elle détermine une perte d'eau excessive qui, si elle n'est pas fatale à la nymphe, empêche l'adulte de se libérer du puparium ou de se développer après l'éclosion.

L'humidité n'apparaît pas avoir d'action sur la durée de la pupaison qui ne semble dépendre que de la température et du sexe de la future mouche. Toutes les mouches " araignées " émergeaient du puparium dans les mêmes délais que les glossines normalement formées.

Les altérations que nous avons relevées sont généralement dues à une dessication trop intense. Nos observations relatives aux recherches des meilleures conditions de conservation des pupes ont montré qu'elles souffrent davantage de la sècheresse pendant le premier tiers de la pupaison. C'est pendant cette période que des taux convenables d'humidité doivent être respectés. Ceci s'accorde avec les constatations de P.A. BUXTON

et D.J. LEWIS, puis de E. BURSELL qui montrèrent que les pertes par déshydratation sont les plus élevées au moment de la période larvaire de la pupe.

Ces observations expliquent pourquoi dans les élevages, une forte humidité, de 80 à 85 p.100 se révèle nécessaire pour obtenir les meilleurs taux d'éclosion.

III. Eclosions.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Mécanisme de l'éclosion.

Les expansions et contractions rythmiques du ptilinium, les mouvements alternés de la tête et du thorax entraînent l'ouverture circulaire apicale du puparium par laquelle la mouche achève sa sortie en s'aidant de ses pattes. L'adulte, totalement dégagé de son enveloppe, s'immobilise pour dilater son abdomen, déplisser ses ailes et ériger sa trompe vers l'avant, puis finalement prendre son essor.

2. Périodes où se font les éclosions.

Au laboratoire, où les facteurs externes susceptibles d'agir (température, humidité) sont constants, on a remarqué que les éclosions se réalisaient plus fréquemment l'après-midi chez G. morsitans, G. palpalis, G.f. quanzensis (VAN DER VLOEDT, 1969) et parfois le soir chez G.austeni, G. pallidipes et quelques espèces du groupe fusca (C.H.N. JACKSON 1948).

3. Facteurs agissant sur l'éclosion.

Ainsi que l'a remarqué A.M. JORDAN (non publié), des excitations mécaniques telles que des piqûres de l'extrémité antérieure du puparium, déclenchent des éclosions chez des pupes à terme.

De même, le rôle stimulateur des radiations gamma a été montré par G.J. DEAN, F. WILSON et S.M. WORTHAM (1968) et étudié récemment par C.F. CURTIS (1970). Le mode d'action de ces radiations reste cependant mal connu; on suppose qu'elles agissent sur la production ou la destruction d'un intermédiaire chimique conditionnant l'éclosion.

Rôle du froid - (retard de 3H à 10°C - éclosion immédiate du retour à 25°C. cf Curtis-Langley

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Achèvement de l'adulte.

L'éclosion proprement dite étant achevée, il faut encore quelque temps pour que la glossine prenne un aspect adulte définitif. Après quelques minutes de déplacements actifs à l'aide de ses pattes encore molles, légèrement arquées au niveau des fémurs, la mouche encore au stade "araignée" (phase de " crippling " des anglais) s'immobilise, effectue quelques mouvements de tête et manifeste des poussées convulsives avec des essais d'érection au niveau des parties non développées. Puis on assiste à un gonflement alternatif de la région ptiliniale qui s'accompagne d'un étirement de l'ensemble de la portion frontale.

Des mouvements de soufflet s'observent au niveau du thorax dans la zone d'insertion des ailes. Celles-ci se déplissent progressivement, les bords antérieurs s'étirant vers l'arrière et tendant les parties membraneuses qui se placent alors à plat sur l'abdomen.

Pendant ce temps, celui-ci a pris sa dimension définitive par des poussées internes successives. Agitées par d'amples mouvements rapides, les pattes prennent leur apparence normale. Nous avons observé que ce phénomène commençait par les pattes médianes, se continuait par les postérieures et s'achevait par les antérieures. La mouche entière est alors sous l'effet d'une pression interne, puissante, la tête se séparant du thorax par un cou tendu au maximum. Les antennes se dressent alors et acquièrent leur aspect définitif, puis, quittant leur position sternale, les palpes et la trompe se dressent vers l'avant d'un seul mouvement continu pour se maintenir normalement dans le prolongement du corps.

La durée habituelle de ces transformations n'est en général que d'une dizaine de minutes. Parfois, à la suite d'une pupaison défectueuse au laboratoire, les mouches restent au stade " araignée " d'une manière définitive et elles ne tardent pas à mourir.

Il arrive également que le stade " non évolué " se prolonge pendant quelques heures et aboutisse finalement à la forme adulte. Il suffit souvent, dans ce cas, de placer les mouches dans des conditions différentes (lumière vive par

exemple) pour que se déclenche le processus de transformation.

Les jeunes mouches ainsi formées, dont le ptilinium peut encore être éversé et dont le tégument est encore clair et souple, qui n'ont pas encore pris de sang, sont appelées mouches ténérales. Cet état sera conservé jusqu'au premier repas à la suite duquel elles seront quelifiées de non ténérales. La durée du stade ténéral semble variable selon les observations et les espèces considérées. Certains ont noté des jeûnes pouvant atteindre dix jours; cette durée extrême nous paraît inacceptable en ce qui concerne G. tachinoides qui ne survit pas à un manque de nourriture plus de trois jours. En règle générale, on estime que les mouches ténérales restent inactives pendant un ou deux jours; c'est bien là le délai moyen que nous avons observé entre la sortie de la pupe et la prise du premier repas de sang. C'est en général, pendant cette période ténérale que la mouche femelle est fécondée par le mâle.

2. Période où se font les éclosions.

Iº Au laboratoire.

Chez G. tachinoides, dans les conditions de notre élevage, nous avons remarqué une prédominance des éclosions le matin entre 8 heures 30 et I0 heures et en fin d'après-midi, entre I6 et I7 heures 30.

2º Sur le terrain.

Nous avons pratiqué, dans les gîtes à G. tachinoides deux séries d'observations d'éclosions contrôlées, l'une en saison chaude, (Mars-Avril), l'autre en saison fraiche (Décembre).

I) Technique d'observation :

A l'endroit de leur récolte, les pupes ont été regroupées à 2 cm de profondeur dans une boîte cylindrique sans fond, enfoncée dans le sol et s'ouvrant extérieurement dans une cage d'élevage de dimensions 9 x I6 x 28 cm. Le contrôle des éclosions a eu lieu toutes les heures; à chaque visite la température ambiante et au niveau des pupes, l'humidité ambiante et au sol, ainsi que l'intensité lumineuse reçue par la cage ont été mesurées. Ces observations, poursuivies en saison chaude durant deux semaines pendant lesquelles 5I4 éclosions ont été notées, ont duré I2 jours en saison fraiche et porté sur 80 éclosions.

2) Résultats.

Le tableau suivant donne, pour chaque heure, les valeurs moyennes des températures, humidités et intensités lumineuses enregistrées au cours de chaque période et le nombre d'éclosions observées (Tab. 5

Tab. 5 - Fréquences des éclosions selon l'heure et les conditions climatiques.

	Heures	6	7	8	9	I0	II	I2	I3	I4	I5	I6	I7	I8
Saison chaude	ta.	I9,I	20,4	24,9	28,9	32,2	34,5	36,2	37,2	37,6	37,2	35,5	33,2	29,8
	t. sol	22,6	22,6	24,I	25,8	26,7	28,5	30,2	3I,3	32,2	3I,6	3I,9	3I,2	29,5
	Ha.	66	4I	26	2I	20	I9	I7	I9	I8	I4	I8	I9	30
	H. sol	65	65	65	68	70	70	68	69	70	68	67	65	66
	Lum.(.)	44	700	2800	2800	5500	II000	II000	II000	II000	5500	2800	700	44
	éclosions Mâl.	55	2	4	20	20	I7	I2	2	0	0	I	29	II3	=275
	éclosions Fem.	96	6	I3	I2	9	I0	6	0	0	0	I	I4	72	=239
	éclosions Tot.	I5I	8	I7	32	29	27	I8	2	0	0	2	43	I85	=5I4
Saison fraiche	ta.	I6,6	I9,3	23,6	27,3	29,6	3I,5	32,I	32,3	32,8	33,2	3I,3	29	25,I
	t. sol	22	22,5	23,5	24,7	25,3	26,5	30	29,2	29	29,7	28,7	28	28
	Ha.	63	57	39	33	34	32	34	40	39	34	44	52	54
	H. sol	-	-	7I	80	85	90	90	87	87	85	83	82	80
	Lum.(.)	II	350	I400	I400	2800	2800	2800	2800	I400	700	350	88	I,4
	éclosions Mâl.	2	4	I	6	6	I	0	0	4	I4	7	2	= 47
	éclosions Fem.	I	7	I	4	6	0	0	0	I	5	6	2	= 33
	éclosions Tot.	3	II	2	I0	I2	I	0	0	5	I9	I3	4	= 80

(.) Valeurs exprimées en Lux, après transposition des indications de la cellule Lunasix.

3) Interprétation des résultats.

L'examen du tableau ci-dessus (Tab. 5) et des graphiques correspondant (Fig. 8 , montre que les éclosions n'ont lieu que le jour et présentent une interruption vers le milieu de la journée.

Les relations entre les rythmes d'éclosion et les facteurs écologiques dans chacune des deux séries d'observations apparaissent d'emblée difficilement comparables; il convient donc tout d'abord d'étudier séparément les résultats obtenus dans chacune d'elles.

(I) Saison chaude.

Arrêt des éclosions. Les éclosions sont interrompues au milieu de la journée, aux heures les plus chaudes et les plus lumineuses.

. Elles cessent dès que la température atteint 36º, l'intensité lumineuse étant alors dans le gîte à son niveau le plus élevé à II.000 Lux.

. Elles reprennent dès que la température devient inférieure à 36º, la lumière ayant déjà commencé à décroitre.

Il semble ainsi que l'association, température et luminosité élevées soit défavorable à l'éclosion des mouches.

Eclosions maximales. Les maximums d'éclosions se produisent peu après et peu avant les levers et les couchers du soleil lorsque la lumière est faible et les températures ambiantes encore inférieures à 32º.

Etalement des éclosions. Entre les limites déterminées d'une part par l'obscurité et d'autre part par l'intensité des facteurs examinés ci-dessus, les éclosions se répartissent autour d'heures moyennes calculées, théoriques, auxquelles correspondent des conditions que l'on peut considérer comme optimales. Les conditions limites et optimales sont exposées dans le tableau suivant (Tab. 6).

Tab. 6 — Conditions limites et optimales des éclosions (saison chaude).

Saison chaude	Cond. limitant les éclos.				Conditions optimales	
	Matinée		Après-midi			
	5 h +	I2 h +	I6 h-	I8 h +	7 h 20	I7 h 20
t. amb. t. sol	I9º 22º 5	36º 30º	35º5 32º	30º 29º5	22º 22º5	32º 3Iº
H.R. amb. H.R. sol	70 65	20 70	20 70	30 65	35 65	25 65
Luminosité	$\mathcal{E}$<44	II.000	II000 à 5.500	4,4	# I.400	# 500

(2) Saison fraiche.

L'interruption des éclosions vers la mi-journée correspond là aussi aux heures où les températures et les luminosités sont les plus élevées, dépassant respectivement 32º et 2.800 Lux. Ces valeurs sont nettement inférieures à celles observées en saison chaude, mais l'absence d'éclosion reste liée à l'association température et luminosité maximales de la journée.

Les moments d'éclosions maximales n'apparaissent pas nettement localisés dans le temps comme cela se remarque en saison chaude et l'étalement des éclosions se produit, dans les limites définies, autour d'heures théoriques qui sont ici 9 heures et I5 heures 50 (Tab. 7).

Tab. 7 - Conditions limites et optimales des éclosions (saison fraiche).

Saison fraiche	Condit. limitant les éclos.				Condit. optimales	
	Matinée		Après-midi		9 h	I5 h 50
	5 h 30	I0 h	I4 h	I7 h 30		
t. amb. t. sol	I7º 22º	30º 25º5	33º 29º5	27º 23º	26º5 24º5	32º 29º
H.R. amb. H.R. sol	65 -	35 85	35 85	50 80	32 80	45 85
Luminosité	$\varepsilon <$ II	2.800	2.800 à I.400	$\varepsilon <$ II	I.400	// 500

(3) Comparaison des résultats et discussion.

- En saison chaude comme en saison fraiche, les éclosions semblent en rapport avec des facteurs thermiques et lumineux dont l'association des valeurs maximales apparait constituer un facteur limitant. Dans le premier cas, les éclosions se font avec deux maximums nettement marqués, tôt le matin et tard le soir.

- En saison fraiche (hiver, soleil le plus bas) les intensités lumineuses et les températures ambiantes maximales sont inférieures à celles observées en saison chaude (soleil au voisinage du zénith), les éclosions s'observent avec deux maximums moins saillants que les précédents.

Les éclosions semblent ainsi s'étaler d'autant plus dans la journée que les températures et intensités lumineuses se maintiennent dans des valeurs moyennes.

La comparaison des températures et luminosités correspondant aux optimums d'éclosions montre qu'elles sont pratiquement identiques, quelle que soit la saison. A une température plus élevée s'associe une lumière moins intense et réciproquement (tab. 8). :

Tab. 8 - Température et lumière aux optimums d'éclosions.

	Saison chaude	Saison fraiche
Eclosions du matin	t = 19º ; I.Lum. : 44	t = 17º ; I.Lum. : II
	(t = 22º ; I.Lum. : I.400	t = 22º ; I.lum. : I.400
	t = 36º ; I.lum. : II.000	t = 30º ; I.Lum. : 2.800
Eclosions du soir	t' = 35º 5 : 5.500 > I.L. > 2.800	t = 33º : I.400 > I.L. > 700
	)t = 32º : I.Lum. : # 500	t = 32º : I.Lum. : # 500
	t = 30º ; I.Lum. inf. à 4,4	t = 27º ; I.Lum. Inf. à II

La différence des seuils thermiques du matin et du soir résulte des températures antérieures; la fraicheur de la nuit et la chaleur de la journée déterminant respectivement un seuil matinal bas et un seuil du soir plus élevé.

Le rôle de l'humidité est peu net; il est possible cependant que son action se manifeste en modifiant la température au niveau des pupes.

DISCUSSION.

- Nos observations dans les gîtes permettent de remarquer que :

. les éclosions n'ont lieu que le jour, nombreuses après et avant le coucher du soleil.

. aucune éclosion n'est observée aux heures les plus chaudes et les plus lumineuses de la journée; l'association d'une température extérieure élevée et d'une forte luminosité semble ainsi défavorable aux éclosions.

. Les éclosions se font de préférence autour d'une heure moyenne optimale, le matin et l'après-midi, où les températures et luminosités correspondantes sont pratiquement identiques.

. Le rôle de l'humidité, peu évident, pourrait se manifester dans le sol, en modifiant la température au niveau des pupes.

Au laboratoire comme dans les gîtes, les éclosions se font le matin et en fin d'après-midi. Les difficultés que nous éprouvons à rattacher d'une manière rigoureuse la manifestation de ce phénomène aux facteurs externes suggère que l'éclosion est une forme de l'activité de G. tachinoides qui pourrait être sous la dépendance de facteurs endogènes déterminant un rythme circadien propre. Cette notion que nous n'avons par ailleurs pas pu mettre en évidence, s'accorde assez bien avec les observation de DEAN (1968), PHELPS et JACKSON (1971) et BRADY (1972).

Deuxième partie : NUTRITION

A. ALIMENTATION.

I. Nature de l'alimentation.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Hématophagie.

L'originalité des glossines en matière d'alimentation réside dans l'hématophagie manifestée à la fois par les mâles et les femelles. Ce caractère particulier que D. BRUCE (1895) semble être le premier à avoir signalé, est-il aussi absolu ? Quelques auteurs ont noté des essais d'absorption de liquides libres (W.A. LAMBORN, 1916; C.F. SWYNNERTON, 1921; H.L. DUKE, HALL et HADDON, 1928) ou de sucs végétaux, J.J. SIMPSON, 1918; DAVIDSON, cité par BUXTON; R.H. HARRIS et A.B. WHITNALL, 1934; F. EVENS, 1964).

Oui

2. Hôtes choisis par les glossines.

Tous les vertébrés terrestres sont susceptibles de fournir aux glossines le sang nécessaire à leur alimentation.

Des observations de laboratoire ont montré que, en dehors des mammifères fréquemment recherchés, les amphibiens, les reptiles et les oiseaux pouvaient servir à nourrir les tsé-tsé. Couramment, dans les élevages modernes, le repas

quotidien est assuré par des cobayes, des chèvres et surtout des lapins; tous ces animaux étant par ailleurs faciles à élever et à manipuler.

Dans les conditions naturelles, les glossines montrent selon l'espèce, une préférence marquée pour quelques hôtes seulement ou, au contraire, s'accommodent d'un grand nombre. Cependant, certains animaux tels que le zèbre (Equus burchelli), l'Impala (Aepyceros melampus), les " Wildebeest " (Gorgon taurinus, Kobus ellipsiprymnus) ne seraient jamais sollicités par les glossines, là où elles abondent. Ceci serait dû aux vives réactions défensives de la part des animaux au moment de la piqûre.

A partir de plus de 25.000 repas provenant de différentes régions d'Afrique, WEITZ (1963) a regroupé les espèces de glossines en 5 catégories, selon leurs habitudes alimentaires (voir écologie : p. 185).

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Hématophagie.

Nos propres études ne permettent pas de trancher nettement la question de la stricte hématophagie des glossines; néanmoins, nous devons signaler deux observations qui révèlent qu'en des circonstances exceptionnelles G. tachinoides chercherait à absorber autre chose que du sang.

Une première fois, nous avons noté, parmi les mouches placées en grande cage dans un gîte, quelques unes d'entre elles posées sur le sol, au pied de l'arbre qui avait été primitivement arrosé en vue de modifier le microclimat, par opposition à celui ambiant, alors particulièrement critique (temp. voisine de 38º, humidité relative de l'ordre de 20 p.100). Les mouches s'étant placées sur la partie mouillée du sol, faisaient le geste de s'alimenter : palpes dressés, trompe verticale, mouvements alternatifs de celle-ci pour pénétrer la boue.

Une deuxième fois, quelques glossines rapportées de brousse au laboratoire, avaient été placées en salle dans une humidité relative inférieure à 30 p.100, dans un grand cristallisoir aménagé en vivarium dont le sol artificiel (mélange de sable et d'argile) était saturé d'eau. Quelques mouches ont pu là aussi être observées en train de manifester des velléités de piquer.

Dans aucune de ces observations l'absorption réelle de liquide par les mouches n'a pu être constatée, ni par augmentation du volume de l'abdomen, ni par dissection. Il est possible d'admettre qu'en cas de conditions climatiques particulièrement sévères (état hygrométrique très bas) les mouches cherchent à s'imbiber de liquide.

2. Hôtes choisis par G. tachinoïdes.

Iº Dans des conditions expérimentales.

Deux expériences conduites dans la cage géante du gîte S3 montrent comment se comporte G. tachinoides vis-à-vis d'hôtes différents. Dans chacune des observations l'homme a été placé en concurrence, d'une part avec un porc, d'autre part avec une chèvre. A chaque fois, pendant la journée, un capteur et l'un de ces animaux sont restés dans la cage, soumis passivement aux attaques des glossines présentes. Le nombre de mouches, mâles et femelles, observées en train de se nourrir sur chacun des hôtes a été noté et a permis de dresser le tableau suivant (tab. 9).

Tab. 9 - Repas pris par G. tachinoides sur Homme, Porc et chèvre.

G. tachinoides	Ière observation			2ème observation		
	Homme	Porc	Total	Homme	Chèvre	Total
Mâles	35 (92,10)	3 (7,9)	38	II9 (82,63)	25 (I7,37)	I44
Femelles	36 (87,30)	5 (I2,I9)	4I	25I (86,55)	39 (I3,45)	290
non sexées	2I6 (90,75)	22 (9,25)	238	-	-	-
Total	287 (90,53)	30 (9,46)	3I7	370 (85,25)	64 (I4,74)	434

N.B. Les chiffres entre parenthèses indiquent les pourcentages pour chaque ligne et chaque observation.

Il apparaît que l'homme est beaucoup plus sollicité que le porc ou la chèvre, mais dans des proportions différentes : la quantité de mouches attirée par la chèvre étant significativement différente de celle observée sur le porc.

2º Dans les conditions naturelles.

A Kalamaloué, G. tachinoides se nourrit principalement sur les Bovidés sauvages, peu sur les Suidés et rarement

sur les hommes. Ces résultats ont été obtenus en recherchant l'origine des repas de sang des glossines de la Réserve; ils seront présentés en détail à l'occasion du développement des recherches écologiques.

DISCUSSION.

Nous n'avons pas observé l'absorption de sucs végétaux par G. tachinoides.

Par contre, nous avons pu noter qu'en atmosphère chaude et sèche, elle tentait d'absorber de petites quantités d'eau. Ce fait, se manifestant dans des circonstances exceptionnelles, ne saurait en aucun cas se substituer à un apport nutritif normal qui n'est donné que par le sang des vertébrés.

G. tachinoides montre un opportunisme certain dans le choix de ses hôtes. Au laboratoire, tous les vertébrés sont aptes à lui fournir ses repas de sang. Dans la nature, ses préférences trophiques sont liées à la faune locale dont les représentants les plus abondants et les plus accessibles sont le plus souvent sollicités. (Voir écologie, p. I87).

II. Repas de sang.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

Quel que soit l'hôte nourricier choisi par les glossines, les modalités de prise de sang restent toujours les mêmes. Les tsé-tsé se distinguent par leur capacité à ingérer une grande quantité de sang en un temps très court. La durée du repas ne dépasse guère, en général, une minute.

Le sang est aspiré par l'action de la pompe pharyngale et par les ondes péristaltiques de l'oesophage. Il est canalisé immédiatement dans l'intestin moyen, puis dans le jabot qu'il emplit. Selon S.K. MOLOO et S.B. KUTUZA (I970) 54,8 à 82,3 p.I00 (soit environ 68 p.I00 en moyenne) de la masse sanguine pénètrent dans le jabot chez G. brevipalpis N.. La dilatation de celui-ci peut parfois prendre d'énormes proportions lorsque le repas est complet.

Ces mêmes auteurs ont indiqués que les poids des repas pris par les mâles sauvages affamés de cette espèce

en moyenne de II3 mg, variant entre 65,I3 et I56,85 mg; le poids le plus élevé réalisant une augmentation de celui de la mouche de 269 p.I00. Ils attribuent ces variations importantes aux différences " d'appétit " manifestées par les insectes étudiés et confirment cette manière de voir en soumettant des mâles sauvages à des périodes de jeûne de I à 5 jours. L'importance des repas augmente progressivement avec l'allongement de la durée de privation mais se révèle généralement plus faible au cinquième jour. De nombreuses mouches meurent après le 4ème jour et quelques unes pendant ou après le repas succédant à cette période.

A l'occasion d'études sur le marquage des glossines par des radio-isotopes, D. CUISANCE(comm. pers. I969) a pu mettre en évidence chez G. austeni N. les différences de quantités de sang prises par des mâles et des femelles nourris sur lapins.

Il apparaît que le poids de sang pris par les mâles est statistiquement inférieur à celui absorbé par les femelles dans le rapport 0,60 $\pm$ 0,08.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nos observations de laboratoire révèlent que la masse de sang ingérée varie selon le sexe, l'âge et l'état physiologique.

I. Sexe.

Il est courant de constater un degré de réplétion toujours inférieur chez le mâle à celui noté chez la femelle. Il arrive parfois que ceux là ingurgitent leur nourriture jusqu'à dilatation complète du jabot mais le plus souvent, leur abdomen n'est que partiellement gonflé lorsqu'ils cessent toute aspiration.

Deux expériences ont permis de fixer les poids de sang moyens absorbés par les mâles et les femelles de G. tachinoides.

+ Une série de pesées des I90 repas pris par I6 femelles ayant vécu plus de 30 jours a donné un poids de repas moyen de II,46 mg $\pm$ 0,96.

+ Deux lots de mouches mâles et femelles, l'un de 9 mâles et de 9 femelles, l'autre de I0 mâles et I0 femelles ont été suivis pendant une semaine; chaque individu étant pesé avant le repas, immédiatement après et une heure après (Tab. I0).

Tab. I0 - Poids de sang absorbé par G. tachinoides.

Ier lot de pesées			2ème lot de pesées		
P. sang mâles	P. sang femelles	Rapport	P. sang mâles	P. sang femelles	Rapport
I2,5	I9,79	0,63	9,07	I7,3I	0,52
7,62	7,35	I,03	7,68	7,I8	I,06
4,3I	II,60	0,37	I3	I2,76	I,0I
7,25	I3,62	0,53	I3	II	I,I8
3,37	I3,40	0,35	3,89	I2,95	0,30
II,2I	I0,68	I,04	4,77	I0,58	0,50
9,37	I2,58	0,74	5,32	II,I3	0,46
7,96	9,06	0,87	4,67	I0,04	0,46
4,53	9,27	0,26	I0,7I	8,64	I,23
			5,7I	I5,03	0,37

N.B. Dans chaque lot, les résultats des pesées sont donnés après regroupement par couples.

La comparaison statistique des poids de sang absorbés révèle :

- que les mâles du lot I et ceux du lot 2 absorbent des quantités de sang comparables; différence non significative à 5 p.I00 (t= 0,46; d.d.l. = 20);

- que les femelles des deux lots prennent des repas identiques; différence non significative à 5 p.I00 (t= 0,65; d.d.l. = I9);

- que dans chaque lot, la différence des poids de sang prélevés par les mâles et les femelles est hautement significative à 5 p.I00 (dans le Ier, t= 3; d.d.l. = 2I; dans le second, t= 5,75; d.d.l. = I8).

Compte tenu du fait que les résultats des pesées de chaque lot sont tout à fait comparables statistiquement, on peut conclure à la supériorité des repas pris par les femelles sur ceux pris par les mâles et évaluer le rapport des quantités absorbées par les deux sexes qui est de 0,67 ± 0,I5.

Le regroupement des résultats de chaque lot concernant les mâles d'une part et les femelles d'autre part, conduit à des repas d'un poids moyen de 7,39 mg ± I,35 pour les mâles et II,92 mg ± I,49 pour les femelles.

2. Age.

On observe généralement dans les élevages que l'ardeur des mouches à se nourrir varie selon leur âge. Ceci est particulièrement net chez les jeunes qui n'absorbent que peu de sang. Le premier repas n'est qu'exceptionnellement copieux, ce n'est que vers le 3ème ou 4ème jour que l'alimentation devient régulière, aux taux moyens indiqués plus haut. Les femelles n'affirment leur appétit normal qu'à partir du 3ème jour qui est celui où s'effectue l'accouplement.

3. Etat physiologique.

Si les mâles montrent une remarquable constance dans l'absorption de " petits " repas, les femelles gestantes par contre, révèlent à un examen attentif des variations dans les rythmes et l'abondance de leurs repas. Afin de préciser ces deux aspects de l'alimentation des femelles, nous avons conservé I4 de celles-ci (placées individuellement en tubes tarés changés à chaque manipulation) pendant plus d'un mois et effectué chaque jour, avant et après chaque repas, des pesées mettant en évidence la quantité de sang absorbée. Le schéma général du comportement alimentaire de ces glossines entre deux pontes consécutives met en évidence deux remarques relatives, l'une à la fidélité au repas quotidien, l'autre à la quantité de sang prélevée à chaque repas.

Iº Fidélité au repas quotidien.

Chaque femelle ne se nourrit pas obligatoirement à la présentation quotidienne d'un hôte nourricier; à un repas copieux succède souvent un repas réduit ou parfois aucun. Aussitôt après l'émission de leur larve, elles sont toutes avides de sang et se nourrissent copieusement. Peu avant les pontes, elles ne cherchent généralement pas à s'alimenter; rares sont celles qui prennent un faible repas.

Le fait de ne pas s'alimenter avant la ponte apparaît plus accusé chez les femelles âgées qui refusent parfois de se nourrir pendant les trois jours précédant l'expulsion de la larve.

2º Quantité de sang absorbée. (Tab. II et Fig. 9).

L'étude pondérale faite sur les I4 mouches permet de préciser les variations des repas pris par les femelles entre deux pontes. Le tableau suivant (tab. II) donne les valeurs moyennes des poids de sang absorbés par les glossines qui se sont nourries lors de la présentation au lapin-nourricier; l'ensemble des résultats étant ramené à une seule période séparant deux pontes successives.

Tab. II - Poids de sang absorbé par les femelles entre deux pontes.

Ponte	Ier repas	2è repas	3è repas	4è repas	5è repas	6è repas	7è repas	8è repas
Poids moyen (.) de sang (mg)	I5,64 ±3,I3	I7,37 ±6,27	I5,63 ±4,24	I0,I4 ±4,78	20,II ±4,80	I0,84 ±7,90	6,66 ±3,23	4,83 ±2,82
Nb de mouches nourries (sur I4 étudiées)	I4	8	II	7	9	8	6	6

((.) I3,59 mg ± I,80 pour l'ensemble des repas).

Ces moyennes sont données avec leur intervalles de confiance avec une probabilité de 5 p.I00; leur variation figure au graphique de la figure 9.

L'examen statistique des résultats, par comparaison des moyennes deux à deux à l'aide du test t, donne avec la probabilité à 5 p.I00 des positions limites à certaines valeurs de t ne permettant pas d'affirmer fermement les différences entre certaines moyennes; ces différences sont par contre nettement significatives à la probabilité de I0 p.I00 et il apparaît alors possible de conclure que :

. Les repas pris dans les deux jours qui précèdent la ponte sont moins copieux que ceux des trois jours qui lui succèdent.

. Un minimum d'alimentation apparaît le quatrième jour et se situe à un niveau voisin des repas pris les sixième et septième jours, mais supérieur à celui du huitième.

. Les mouches reprennent un repas copieux le cinquième jour, plus important que tous ceux qui lui succèdent.

On ne peut cependant pas affirmer qu'il est plus grand que ceux des trois premiers jours.

En conclusion, tout se passe comme si du point de vue des repas la période entre 2 pontes successives se divisait en deux intervalles égaux caractérisés chacun par des repas importants à leur début, se réduisant par la suite. On peut remarquer également que dans la première moitié de la période considérée, les femelles absorbent en moyenne I5,02 mg ± 2,00 de sang et dans la deuxième moitié II,62 mg ± 3,22. La comparaison de ces deux moyennes révèle qu'elles ne diffèrent pas significativement. (t = I,42 avec d.d.l. = 67). Les mouches ne s'alimentent pas différemment, en quantité, dans l'une ou l'autre des deux moitiés de la période séparant deux pontes.

Le graphique de la figure 9 montre par ailleurs les variations du poids des repas pris par l'une des femelles de l'expérience pendant un peu plus d'un mois, période au cours de laquelle ont été effectuées quatre pontes. On remarque ainsi que des quantités énormes de sang peuvent être absorbées; jusqu'à 32 mg parfois, poids supérieur au double de celui de la mouche à jeun.

CONCLUSIONS.

Le sang prélevé par les glossines est aspiré très rapidement et s'accumule aussitôt dans le jabot, principalement. Le poids absorbé au cours d'un repas normal peut atteindre jusqu'à plus de deux fois celui de la mouche à jeun.

Les femelles gestantes de G. tachinoides prennent des repas moyens de II,92 mg ± I,49; les mâles de 7,39 mg ± I,35. Ceux-ci s'alimentent ainsi moins que les femelles, selon un rapport de 0,67 ± 0,I5.

La quantité de sang nécessaire aux femelles varie selon l'état physiologique. Les vierges en absorbent moins que les gestantes; J.A. BOYLE (I97I) estime ainsi que 50 p.I00 du sang ingéré par celles-ci est utilisé à la formation de la larve.

B. DIGESTION.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE. Les étapes de la digestion.

Les étapes de la digestion se caractérisent par le transit du contenu digestif et par les transformations métaboliques de l'aliment sanguin.

I. Description des différentes phases de la digestion.

Iº Passage du sang du jabot à l'intestin.

Le transit du sang depuis le jabot vers l'intestin a été étudié par S.K. MOLOO et S.B. KUTUZA (I970).

La durée de la vidange du jabot est :

. variable avec la température, augmentée par un abaissement de celle-ci.

. non influencée par l'humidité relative.

. variable selon l'origine des glossines : les femelles sauvages vident leur jabot plus vite que les mâles sauvages, les mâles élevés au laboratoire plus vite que les mâles sauvages.

Lorsque le jabot est complètement vide de sang, la bulle d'air qui s'y trouve occupe la totalité du volume disponible.

2º Concentration du repas sanguin : excrétion primaire.

L'activité digestive s'accompagne d'un processus d'excrétion primaire qui élimine l'excès d'eau, réduisant ainsi le poids de la glossine (R.W. JACK, I939).

Le repas de sang perd de 79 à 55 p.I00 de son contenu en eau dans les trois heures qui suivent son absorption (E. BURSELL, I957, I960).

3º Digestion.

. La plus grande partie de la digestion s'effectue dans la portion moyenne de l'intestin moyen où se manifeste une forte activité protéolytique (V.B. WIGGLESWORTH, I929).

. Le taux de production des enzymes protéolytiques serait sous le contrôle d'un système neuroendocrinien (P.A. LANGLEY, I966);

- La sécrétion de ces enzymes suit un schéma régulier; l'activité enzymatique augmente très rapidement pendant les I2 premières heures qui suivent le repas, se maintient élevée pendant les I2 heures suivantes et décroit ensuite jusqu'à un faible niveau qui caractérise les mouches à jeun.

- Ce schéma se reflète nettement dans les taux d'apparition de l'hématine dans les excréments.

- Les mouches capturées dans la nature et celles maintenues au laboratoire montrent un taux de digestion différent (P.A. LANGLEY, I967).

- La digestion du sang parvient rapidement à son terme chez les mouches sauvages.

- Les mouches de laboratoire sont plus longues à digérer la totalité du repas, quel que soit l'hôte.

- Les mouches sauvages capturées perdent rapidement leur possibilité de digestion accélérée lorsqu'elles sont dans les conditions du laboratoire.

. Le taux de digestion des repas de sang chez G. morsitans est augmenté par l'activité du vol (E. BURSELL, I963).

2. Conséquences de la digestion.

Iº Aspects de la mouche en cours de digestion.

Au cours de la progression digestive, la mouche évolue du point de vue de l'aspect de son abdomen et de son comportement.

C.H.N. JACKSON (I933) a défini 4 catégories de mouches, chez G. morsitans, correspondant à 4 stades de la digestion; cette classification semble s'accorder avec celle mise au point par E. BURSELL (I96I) avec des mâles de G. swynnertoni, relativement à leur comportement, vis-à-vis d'un hôte. Ces observations peuvent se synthétiser ainsi :

. Stade I = mouches gorgées : ce stade comprend les mouches récemment alimentées chez lesquelles l'abdomen est gonflé, tendu, rougeâtre ou sombre et opaque dans sa totalité. Les glossines à ce stade ne cherchent plus à se nourrir ni à attaquer les captureurs.

- Stade 2 = mouches replètes; elles ont l'abdomen encore légèrement gonflé, sans ride; son examen par transparence indique une opacité occupant plus de la moitié de celui-ci. A ce stade, les mouches ne manifestent aucun appétit.

- Stade 3 = mouches intermédiaires; leur digestion est avancée. L'abdomen n'est plus tendu, mais d'aspect concave avec un tégument ridé; par transparence l'opacité occupe moins de la moitié postérieure de l'abdomen. Les glossines sont aptes à se nourrir.

- Stade 4 = mouches affamées; leur abdomen ne révèle aucune opacité, il est jaune foncé ou jaune clair. Les glossines affamées attaquent énergiquement et ont tendance à suivre les hôtes avec une insistance plus marquée que les précédentes. Dans cette catégorie se placent les mouches ténérales qui se distinguent de celles plus âgées à jeun par un abdomen plus soyeux et plus clair.

2º La faim.

La sensation de faim résulte d'un état digestif particulier de la glossine : une faible teneur en graisse associée à la vacuité du jabot (E. BURSELL, 1961).

L'intervalle de temps qui sépare des repas successifs pris spontanément par les mouches détermine le cycle de la faim qui est variable selon les espèces et les saisons. En saison sèche, il est de 3 à 4 jours chez G. m. morsitans et de 2 à 3 jours chez G. swynnertoni (C.H.N. JACKSON, 1954). La brièveté relative du cycle de la faim de G. swynnertoni peut expliquer qu'elle parvient à vivre en milieu aride.

Pour que cette sensation de faim disparaisse, il suffit que la glossine absorbe une quantité de sang supérieure au tiers d'un repas normal. Si la prise de sang est inférieure à ce taux, les essais d'alimentation se répètent (observations de E. BURSELL, 1958, sur des mouches au laboratoire). Le cycle de la faim peut ainsi être également lié au volume du repas absorbé précédemment.

3º Résistance au jeune.

La durée pendant laquelle des glossines peuvent vivre en l'absence de nourriture (période de jeûne), est variable selon les auteurs. Selon C.H.N. JACKSON (1937) G. swynnertoni et G. morsitans pourraientrésister à 10-12 jours de jeune dans la nature.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nos observations ont porté tout d'abord sur l'évolution du tube digestif pendant la digestion, puis sur les modifications qui en résultent, notamment au niveau de l'abdomen, permettant de tenter une distinction entre les différents stades de la digestion.

A ces observations faites en laboratoire s'ajoutent celles effectuées dans les gîtes, mettant en évidence l'état digestif des mouches en activité capturées au filet et des mouches au repos capturées au tube.

I. Etudes au laboratoire.

1º Etapes de la digestion.

1) Au niveau du tube digestif.

Afin d'examiner d'une manière simple les différents moments de la digestion d'un repas de sang par G. tachinoides, nous avons constitué un lot de femelles de même âge, copieusement nourries le jour de leur fécondation, auxquelles aucun nouveau repas n'a été donné ensuite. Quelques mouches prélevées à des temps variables, depuis une heure jusqu'à 75 heures après avoir été gorgées, ont été soumises à dissection, leur tube digestif étalé et le contenu des différents segments intestinaux noté. Nous considérons ainsi l'état de la digestion au niveau du jabot, de la première et de la deuxième moitié de l'intestin moyen, puis de l'intestin postérieur.

Le schéma moyen des étapes de la digestion se trouve résumé dans le tableau suivant (Tab. 12).

Tab. I2 - Etapes de la digestion de G. tachinoides au laboratoire.

	Fin du repas	I gorgées			II		III affamées		IV
T. écoulé (heures)	I	2	3	4	I2	24	48	72
Jabot	plein	vide	vide	vide	vide	vide	vide	vide
Intestin moyen: Moitié antérieure	un peu sang rouge	sang rouge	sang rouge	vide	vide	vide	vide	vide
Intestin moyen: Moitié postérieure	-(.)	sang rouge	sang rouge foncé	sang rouge foncé	sang foncé + caillots noirs	sang foncé + caillots noirs + traces marrons	Caillots noirs et déchets marrons	peu noir marron
Intestin postérieur	-(.)	filets sang noirci	noir	noir marron	noir marron	marron clair	marron clair	marron

(.) La vacuité de ces segments à ce stade dépend de l'ancienneté et du volume du repas précédent.

Il apparaît ainsi que la digestion débute dans les premières heures qui suivent le repas, la fin de celui-ci étant marquée par l'élimination d'une masse d'excréments brunâtres plus ou moins clairs, résidus du repas précédent, expulsés par la pression due à la dilatation du jabot qui occupe alors la plus grande partie de la cavité abdominale.

La digestion se trouve pratiquement achevée dès le 3ème jour (72è heure) lorsque tout le sang absorbé a été transformé et a laissé la place à une masse de déchets brunâtres s'éclaircissant peu à peu.

Il convient de remarquer l'existence de variations individuelles par rapport à ce schéma moyen. Quelques mouches ont montré une digestion achevée dès la 50ème heure, d'autres au-delà de la 75ème heure. Ces variations dépendent probablement, chez des femelles conservées dans les mêmes conditions, du volume du repas initial.

2) Au niveau de l'abdomen.

Ces étapes de la digestion, observées au niveau du tube digestif, trouvent leur reflet dans l'apparence extérieure de l'abdomen de la mouche. Immédiatement après la prise de sang, l'abdomen est dilaté au maximum et apparaît de couleur

rouge vif.Peu après, il prend une teinte noirâtre dans toute son épaisseur.

Progressivement, le volume du sang en digestion diminue et se concentre dans les parties terminales du tube digestif dont les circonvolutions se situent dans le tiers postérieur de l'abdomen. Cette évolution se traduit extérieurement par une réduction de l'opacité abdominale qui se localise en région postéro-inférieure et indique la vacuité des segments digestifs antérieurs. Le tégument ventral se creuse et se plisse vers l'avant.

En l'absence d'un nouveau repas, la digestion aboutit à l'élimination de toute trace sombre de sang et l'abdomen devient entièrement jaunâtre, aplati et plissé.

2º Classification des stades de la digestion.

Estimation de la " faim ".

L'examen simultané des phases de la digestion, de l'état extérieur de l'abdomen, puis du comportement des mouches envers un hôte, permet de mettre en évidence le moment de la digestion où elles sont capables de prendre un nouveau repas.

L'observation quotidienne des mouches d'élevage révèle que :

. des femelles nourries copieusement le matin acceptent rarement de piquer le soir;

. des mâles ayant absorbé de petits repas peuvent se nourrir de nouveau moins de I2 heures après.

La vitesse de digestion s'étant montrée d'autant plus grande que le repas est moins copieux (dans les mêmes conditions ambiantes), on doit admettre que le stade de la digestion où se manifeste la faim correspond à une vacuité complète des parties digestives antérieures et à une dégradation totale du sang dont les éléments sont groupés dans les circonvolutions terminales de l'intestin. Il se situe après la I2ème heure, après un repas normalement abondant. L'aspect extérieur de l'abdomen montre que la tache opaque se localise dans sa moitié postérieure, l'antérieure étant déprimée et plus ou moins plissée.

Le rapprochement de nos observations avec la classification des stades de la faim donnée par C.H.N. JACKSON conduit aux remarques suivantes :

- les mouches au stade I (= gorgées) sont celles qui ont pris leur repas dans l'heure qui précède leur examen; elles étaient alors aptes à se nourrir (replètes ou affamées), nous les considérons comme telles dans l'étude de la réplétion des glossines capturées;

- chez les femelles en gestation avancée, un repas récent se révèle par une opacité antérieure en croissant, la plus grande partie de la cavité abdominale étant comblée par la larve;

- en conclusion, seules seront considérées comme gorgées les glossines appartenant à la catégorie II de JACKSON; celles de la catégorie I, trop récemment nourries, sont groupées avec les mouches des deux derniers stades aptes à s'alimenter et considérées comme non gorgées.

2. Etudes dans les gîtes.

Iº cycle de la faim.

Des mouches des 2 sexes, capturées, nourries, marquées et relâchées le matin en saison chaude ont été vues le soir même en train de prendre un nouveau repas. Ainsi, en période sèche et chaude G. tachinoides peut prendre deux repas en moins de 24 heures.

La même expérience a été tentée au mois d'Octobre, mois où les températures et les humidités relatives sont élevées. Dès le lendemain des repas et marquages, il a été possible de retrouver des mouches cherchant à s'alimenter. On ne peut donc conclure à une augmentation de la durée du cycle de la faim avec celle de l'humidité ambiante. Le brièveté de ce cycle pourrait être rapprochée du fait que nos G. tachinoides n'ont qu'exceptionnellement survécu à plus de 2 jours (chez les mâles) et de 3 jours (chez les femelles), de jeune absolu succédant à un repas normal.

2º Degré de réplétion des mouches capturées.

I) Au filet : mouches en activité.

Lors de nombreuses captures de G. tachinoides effectuées au filet dans les gîtes de la Réserve de Kalamaloué

on pouvait remarquer que la presque totalité des glossines en activité, se posant sur les hommes cherchaient à piquer et à se nourrir si on leur en laissait le temps. L'activité des G. tachinoides ainsi observées semblait orientée uniquement vers la recherche alimentaire.

Afin de préciser cette impression, nous avons effectué deux sondages parmi ces mouches en activité; l'un en saison chaude, l'autre en saison fraiche. Pour exprimer les résultats nous avons séparé tout d'abord globalement les glossines gorgées de celles qui ne le sont pas, sans tenir compte, ni des différentes catégories de réplétion, ni des sexes (les mouches de la catégorie I, récemment alimentées, devant être sur le terrain considérées commes des affamées venant de prendre leur repas sur les hommes au moment de la capture). Seules celles appartenant à la catégorie II sont tenues pour gorgées, leur repas de sang étant antérieur à la présence de l'équipe de captureurs dans les gîtes. les résultats de ces sondages apparaissent dans le tableau suivant (Tab. I3) et révèlent que l'ensemble des mouches capturées renferme une grande majorité de non gorgées; (test de chi^2 donnant une différence hautement significative).

Tab. I3 - Etat digestif de G. tachinoides en activité.

Sondage nº I (Avril)			Sondage nº 2 (Décembre)		
Gorgées	non gorgées	Total	Gorgées	non gorgées	Total
20	75	95	I6(I8,60)	70(8I,39)	86

Le sondage de Décembre a permis de mettre également en évidence, selon les sexes, les différentes catégories de réplétion décrites plus haut (Tab. I4).

Tab. I4 - Etat digestif de G. tachinoides en activité selon les sexes.

Catég.		Gorgées (Inappétence)		Non gorgées (Affamées)		Total
		I	II	III	IV	
Mâles		3(6,82)	I4(3I,82) (87,50)	2I(47,72)	6(I3,63)	44
Femelles		2(4,76)	2(4,76) (I2,50)	22(52,38)	I6(38,I0)	42
Totaux	(I)	5(5,8I)	I6(I8,60)	43(50)	22(25,58)	
	(2)	2I(24,4I)		65(75,58)		

Totaux (I) : toutes catégories) à l'examen après
" (2) : gorgées et non gorgées) capture sans considérer l'ancienneté du repas.

A partir de ces résultats, on observe :

- que parmi les mouches capturées replètes, non affamées (catégorie II) il y a beaucoup plus de mâles que de femelles (87,50 p.I00 ± I7,67, contre I2,50 ± I6,57). Ceci est en accord avec les conclusions des auteurs selon lesquelles les mâles ont une activité orientée non seulement vers la recherche de nourriture, mais aussi vers la recherche de l'autre sexe; les femelles ne cherchant qu'à prendre leur repas. Ce fait est réciproquement confirmé par l'observation d'essaims de mâles volant d'une manière incessante autour des arbres ou des captureurs sur lesquels ils ne prennent qu'un repos furtif sans manifester le moindre intérêt pour les sources de nourriture voisines. Cette activité non orientée vers la recherche de nourriture témoigne en faveur d'une ardeur sexuelle des mâles, dont les résultats peuvent être constatés par des accouplements réalisés avec des femelles au repos;

- que parmi les mouches affamées (catégories I, III et IV), il y a davantage de femelles (57,I4 p.I00 ± II,82) que de mâles;

- que parmi les mouches affamées (catégories III, IV) -- après élimination de la catégorie I constituée de glossines très récemment nourries dont on ignore l'état digestif avant le repas- le plus grand nombre appartient à la catégorie III : 66,I5 p.I00 ± II,73. Ceci révèle que les glossines recherchent leur repas

dès que leur état physiologique déclenche la sensation de faim sans attendre la digestion complète (sauf les ténérales affamées qui se classent dans la catégorie IV).

. Les mâles affamés sont plus nombreux dans la catégorie III (77,77 p.100 ± 16,00), ce qui tendrait à prouver que ceux-ci se nourrissent de préférence avant la fin de la digestion du repas précédent et est en accord avec leur faible résistance au jeune.

. La répartition des femelles affamées est mieux équilibrée mais reste à l'avantage de la catégorie III (57,89 p.100 ± 16,01, contre 42,11 p.100 ± 16,01); les femelles semblent attendre plus facilement la fin de la digestion pour s'alimenter de nouveau.

2) au tube : mouches au repos.

Les captures de mouches au repos ont été faites en fin de saison chaude, à des températures souvent élevées qui déterminent leur concentration à la base des troncs ou dans les anfractuosités de ceux-ci et amollissent leurs réactions.

Dans le courant du mois de Juin il a été ainsi possible de capturer 1.182 mouches mâles et femelles au repos sur les Morelia du gîte C3 et de les classer selon leur sexe et leur degré de réplétion suivant le tableau ci-après (Tab. 15).

Tab. 15 - Etat digestif de G. tachinoides au repos.

	Gorgées	non gorgées	Total
Total	890	292	1.182
Mâles	544	202	746 (63,11)
Femelles	346	90	436 (36,89)

Parmi les G. tachinoides capturées au repos en fin de saison chaude dans le gîte C3, il y a ainsi :

- davantage de mouches gorgées que de non gorgées; le chi^2 est très hautement significatif pour les deux sexes (= 302 avec d.d.l. = 1); ainsi que pour les mâles (= 156) et les femelles (= 150).

- plus de mâles gorgés que de femelles gorgées : Chi^2 égal à 50,35 hautement significatif, avec d.d.l. = I;

- plus de mâles non gorgés que de femelles non gorgées : chi^2 égal à 42,95 hautement significatif, avec d.d.l. = I.

On remarque en outre qu'il y a plus de mâles au repos que de femelles; chi^2 = 8I, avec d.d.l. = I; hautement significatif.

DISCUSSION.

Nos recherches révèlent que la physiologie digestive de G. tachinoides ne diffère pas, dans l'ensemble, de celle des autres espèces de glossines.

- La fin du repas est marquée par le retrait de la trompe et par une dilatation importante de l'abdomen qui est rouge du sang accumulé dans le jabot;

- la durée de la digestion est estimée à 75 heures en moyenne chez G. tachinoides maintenue au laboratoire à 25º et à 70 p.I00 d'humidité relative;

- au cours de la digestion G. tachinoides passe, comme les autres espèces de glossines, par différents stades aisément décelables à l'examen de l'abdomen et auxquels correspondent divers comportements de la mouche vis-à-vis d'un hôte nourricier. Tant que la glossine a son jabot plein, puis son intestin moyen rempli de sang en voie de dégradation, elle ne manifeste aucun appétit. La faim n'apparaît que lorsque le jabot et les portions antérieures de l'intestin moyen sont vides;

- la durée de la période d'inappétence de G. tachinoide après son repas est estimée à I2 heures dans les conditions du laboratoire, mais est variable dans la nature. Elle détermine le cycle de la faim qui ne semble pas dépasser 48 heures, contrairement à ce qui est signalé chez d'autres espèces où il peut atteindre plusieurs jours.

Parmi les G. tachinoides capturées dans les gîtes au cours de leur activité, nous avons relevé devantage de mouches non gorgées que de gorgées, avec beaucoup plus de mâles que de femelles.

Les G. tachinoides prises au repos en fin de saison chaude montrent une prédominance de gorgées sur les non gorgées.

Troisième partie : FONCTIONS DE RELATION.

Les deux fonctions vitales dont nous venons d'examiner quelques aspects restent sous la dépendance étroite des fonctions de relation qui permettent à la tsé-tsé de rechercher sa nourriture, de trouver un partenaire, de s'adapter aux conditions extérieures. Les déplacements de glossines sont liés au vol et à leur perception du monde extérieur qui les oriente.

Notre contribution à l'étude des fonctions de relation se limite à l'observation du vol de G. tachinoides et de l'émission de sons, puis à la description d'un organe sensoriel prothoracique.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Le vol des glossines.

En dehors des déplacements passifs que les glossines peuvent effectuer en se laissant transporter, ceux qu'elles peuvent accomplir d'une manière active par leurs propres moyens ne se font qu'en volant. Les glossines ne marchent pratiquement pas, si ce n'est pour mieux se placer sur l'hôte qu'elles vont piquer ou pour corriger leur position de repos; mais le plus souvent ces légers changements de lieux se font par un bref envol.

Le vol normal des glossines est bref et peu soutenu : elles ne couvrent d'un seul bond que de faibles distances pouvant atteindre plusieurs dizaines de mètres. Les distances plus importantes que peuvent parcourir les tsé-tsé au cours de leur mouvements de dispersion, résultent de vols successifs auxquel peuvent s'ajouter des déplacements passifs.

On admet que la vitesse de vol est de l'ordre de 25 kilomètres à l'heure, atteinte probablement très rapidement. Immédiatement après le repas, le vol est si lourd que, selon J.P. GLASGOW (I96I), la vitesse de G. swynnertoni est réduite à seulement 3 ou 4 milles à l'heure. Il est évident que la rapide perte de poids après l'absorption de nourriture, due à la diurèse, est un immense avantage pour la mouche.

La plupart des espèces de glossines volent à faible hauteur. Certaines, telles que G. brevipalpis, G. m. submorsitans semblent se déplacer à hauteur de la tête au niveau de laquelle se situent la plupart de leurs attaques. D'autres, appartenant au groupe palpalis volent près du sol et attaquent le plus souvent aux jambes.

L'une des conséquences des vols effectués par les glossines se manifeste au niveau du bord postérieur des ailes dont l'altération s'accentue progressivement au cours de la vie. C.H.N. JACKSON (1946) mit à profit cette usure naturelle des ailes chez G. morsitans et G. swynnertoni pour établir une méthode de détermination de l'âge des mouches sauvages qui est décrite par ailleurs.

2. Production de sons et audition chez les glossines.

De nombreux insectes émettent des vibrations sonores de fréquences déterminées, spécifiques de l'espèce et de la nature de l'appel, capables d'être captées par des récepteurs appropriés.

Chez les glossines n'existent sur ce sujet que de rares observations peu concluantes.

Les vibrations sonores émises par les glossines en différentes circonstances doivent être distinguées du bourdonnement propre au vol. Ces vibrations ont été reconnues sous la forme de cris par quelques auteurs :

- P.A. BUXTON cite un cri de fuite signalé chez G. palpalis poursuivi en vol par des libellules;

- B.D. BURTT (1952) a perçu un cri de ponte émis immédiatement après la ponte d'une larve par G. swynnertoni;

- un cri d'appel sexuel a été remarqué par F.L. VAN DER PLANK (1948), produit par des femelles vierges qui appellent les mâles en produisant, en vol ou non, des sons d'une fréquence déterminée et spécifique. W.P. LANGRIDGE (1968) observa à l'aide de bande enregistrées que les mâles semblent attirés par les sons émis par les femelles; cet auteur conclut cependant à l'impossibilité d'affirmer l'importance pratique des sons comme moyens attractifs,

Travaux INRA
Labo accou Bayer
Jouy en Josas

- G.D. CARPENTER (1924) nota des émissions sonores chez G. brevipalpis et G. fusca immobiles avec leurs ailes fermées.

3. Organe sensoriel prosternal.

La présence d'un organe sensoriel prosternal a été signalée chez les Diptères brachycères, notamment chez les espèces du genre Stratiomyia, Eristalis, Calliphora (PETERS, 1962) ainsi que chez les Drosophiles (DEMEREC, 1966).

Le rôle de cet organe tactile, situé en région prothoracique antérieure et relié nerveusement au ganglion nerveux thoracique, reste inconnu bien qu'on lui reconnaisse la possibilité de renseigner la mouche sur les mouvements de la tête par rapport au thorax.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Le vol de G. tachinoides.

Le vol de G. tachinoides est généralement silencieux son approche est très discrète et seules les femelles alourdies par la gest tion peuvent parfois faire entendre un bourdonnement.

G. tachinoides vole à moins d'un mètre de hauteur et souvent au ras du sol en saison chaude; ses attaques se font d'ailleurs toujours sous le genoux et le plus souvent au niveau des chevilles de l'observateur.

La méthode de l'évaluation de l'âge par usure des ailes ne présente un intérêt que dans la mesure où une évaluation chronologique correspondant aux différents groupes de JACKSON peut être faite. Or, l'expérience montre que des G. tachinoides de même sexe, nouvellement nées, marquées et lâchées, sont retrouvées après un même délai de plusieurs semaines avec des ailes présentant des niveaux d'usure différents et que, réciproquement, un même degré d'usure peut se retrouver à des âges très différents. Il apparaît également que les ailes peuvent conserver leur intégrité pendant longtemps et que le processus de dégradation du bord postérieur, puis de la membrane alaire, s'accélère progressivement avec le temps. S'il existe une corrélation

évidente entre l'âge et le degré d'usure des ailes, elle n'apparaît pas de type linéaire.

En conséquence, l'application de cette méthode ne peut se faire par quelques sondages; elle nécessite encore plus que partout ailleurs des captures nombreuses et ne peut conduire qu'à des estimations relatives d'âge moyen. C'est cependant la seule méthode que l'on puisse utiliser pour l'étude des populations mâles.

2. Production des sons et auditions.

Iº Production des sons.

L'observation attentive de nombreuses G. tachinoides maintenues en cage Roubaud dans l'élevage du laboratoire ou dans les gîtes de Kalamaloué nous a permis de détecter dans tous les cas l'émission d'un bourdonnement aigu, produit lorsqu'elles sont dérangées au repos.

- Les conditions de production de ce bourdonnement sont toujours les mêmes. Chaque fois que l'observateur s'approche des cages d'élevage, les glossines, après une courte agitation, reprennent leur immobilité et émettent leur bruit caractéristique qui peut persister au-delà de 30 secondes, parfois même d'une minute. Nous avons donné à ce bruit le nom de " cri d'alarme ".

- Ce " cri " se manifeste à la suite d'une réaction visuelle des glossines. En pleine lumière, toute masse sombre approchée des cages le provoque. A l'obscurité, celui-ci ne se produit pas; il peut cependant être déclanché après l'agitation des cages.

- Il est poussé par toutes les G. tachinoides dérangées, quel que soit l'âge, le sexe ou l'état physiologique. Remarquons cependant que ce bourdonnement se produit plus volontiers lorsque les glossines sont nombreuses dans une cage. Il est plus rare de le noter chez une mouche isolée et il nous a été impossible de l'entendre en approchant les mouches libres, au repos dans leur gîte naturel. Une concentration des glossines semble ainsi associée à cette émission sonore.

- En plaçant une cage sur un microphone relié à un appareil d'enregistrement, il a été possible de déterminer la fréquence de ce bruit. Celle-ci a été évaluée à 560 Hz. et se révèle stable à plus ou moins IO Hz. près.

L'origine de ce " cri " peut être, à priori, attribuée à des vibrations des ailes ou des haltères, agissant simultanément ou non.

- Son étude, dans les mêmes conditions que précédemment, avec des glossines auxquelles on a coupé les ailes à ras du thorax, conduit à une fréquence oscillant de 560 à 600 Hz., moins constante qu'avec des mouches normales. Les ailes pourraient ainsi jouer un rôle de régulateur.

- L'ablation à la fois des ailes et des haltères ne rend pas les mouches totalement silencieuses et la fréquence des sons produits se révèle très variable et très difficile à mesurer. L'amputation parfaite et totale des haltères est très délicate et les bruits de fréquences différentes qui se produisent encore sont probablement dûs aux vibrations des moignons restants, selon leur longueur, aussi faible soit-elle.

- Il semble bien que le " cri d'alarme " de G. tachinoides trouve son origine dans les vibrations des haltères.

La production de tels sons n'apparaît pas équivalente de celle liée à l'échauffement avant l'envol, reconnue chez d'autres insectes; les " cris " de G. tachinoides sont au contraire souvent précédés d'une agitation désordonnée de leur part et suivis d'une période de calme.

2º Réception des sons.

A l'émission de sons par les glossines devrait logiquement correspondre une perception de ceux-ci.

Les organes récepteurs de sons sont mal connus chez les tsé-tsé. Il n'existe pas d'organes tympaniques; mais on admet que les nombreux poils du corps, l'arista des antennes, pourraient être sensibles aux ondes sonores.

Lors de nos observations sur G. tachinoides, nous avons soumis un lot de ces mouches aux différentes fréquences produites par un générateur de sons et noté leurs réactions au cours de l'augmentation des fréquences depuis les plus basses jusqu'aux plus élevées.

Les résultats ne se révèlent pas significatifs; dans les fréquences de quelques centaines de Herz, remarque-t-on tout au plus une légère agitation des mouches qui s'atténue et laisse la place à une prostration qui apparaît dès que l'on atteint les 560-600 Hz. du " cri " d'alarme " et se maintient ensuite jusqu'aux fréquences ultra-sonores.

3. Organe sensoriel prothoracique : organe prothoracique.

Iº Situation. (Fig. IO).

L'organe prosternal de G. tachinoides appartient au prothorax. Il se situe en position médiane au fond d'une dépression limitée, postérieurement, par une plicature de la région semi-membraneuse antérieure aux coxae I, latéralement par les sclérites bordant la région cervicale et antérieurement par le cou proprement dit. Cette dépression est partiellement recouverte vers l'avant et se trouve donc pratiquement dans l'angle inférieur que fait le thorax avec le cou où il se place dans une position sensiblement perpendiculaire à l'axe du corps. Il se prolonge vers le bas puis vers l'arrière par une bande médiane faiblement chitinisée, s'élargissant en s'estompant progressivement vers la région postérieure et portant de petites épines courtes irrégulièrement réparties.

2º Forme. (Fig. II).

L'aspect général de l'organe prosternal résulte de la continuité de deux régions nettement différentes; l'une supérieure, porteuse de soies, affectant sensiblement la forme d'une ellipse à grand axe horizontal et l'autre, inférieure, en forme de languette. Il est constitué de deux parties symétriques par rapport au plan sagittal, formant entre elles un léger dièdre concave vers l'avant. Chacune de ces parties présente une surface faiblement bombée, hérissée de longues soies et séparées par une dépression médiane.

3º Dimensions.

Dans son ensemble, l'organe prosternal apparaît inscriptible dans un carré de 0,I mm de côté, sa portion ellipsoïdale ayant une hauteur à peine supérieure à 0,05 mm.

Les soies portées par la plaque prosternale ont une longueur comprise entre 0,2 et 0,4 mm, le plus souvent voisine de 0,3 mm.

4º Constitution et structure. (Fig I2).

Au niveau des points de fixation des soies, la plaque prosternale constitue une sorte de socle dont l'épaisseur est de l'ordre de 0,0I mm. Chaque moitié de la plaque porte un nombre de soies, variables selon les individus, d'environ 40. Leur densité d'implantation apparaît plus importante sur les bords latéraux et supérieurs.

Ces soies, en forme de cônes très allongés, sont mobiles autour de leur base d'insertion. Chaque soie possède une base d'insertion qui lui est propre; leur ensemble est associé aux cellules caractéristiques des organes sensoriels du toucher : cellule tormogène, cellule trichogène, cellule sensorielle et soie qui constituent ainsi une unité fonctionnelle.

5º Connections nerveuses.

L'ensemble des unités fonctionnelles détermine derrière chaque moitié de la plaque sternale un cône d'environ 0,4 mm de hauteur dans lequel on reconnaît assez facilement trois zones correspondant aux groupes de cellules citées plus haut.

Les cellules sensorielles, les plus éloignées de la plaque, réunissent leurs axones au sommet de chacun des cônes pour constituer un nerf prosternal. Des coupes sériées transversales permettent de suivre le trajet des deux nerfs prosternaux; ceux-ci cheminent longitudinalement, suivant le bord interne d'un groupe musculaire de même direction, jusqu'à leur union, un peu en avant de la masse nerveuse thoracique, avec les nerfs prothoraciques inférieurs.

6º Rôle.

La structure de l'organe prosternal permet de lui attribuer un rôle sensoriel tactile qui est supposé renseigner l'insecte sur les mouvements de la tête. Il est en effet remarquable de constater l'épaississement de l'hypoderme au niveau de la partie inférieure du cou, là où les plis résultant des mouvements de la tête, peuvent entrer en contact avec l'extrémité des soies de l'organe prosternal.

DISCUSSION.

Les résultats de nos observations personnelles sur G. tachinoides s'accordent avec ceux obtenus par différents auteurs ayant étudié d'autres espèces.

- Le vol de G. tachinoides est limité à de courts instants pendant lesquels elle atteint l'objet qui a stimulé son déplacement, l'endroit du gîte qui constituera son lieu de repos, ou de ponte pour les femelles;

- l'appréciation de l'âge par examen du degré d'usure du bord postérieur des ailes ne constitue pas une méthode rigoureuse; elle nécessite au préalable l'établissement de repères chronologiques et ne permet que des comparaisons entre divers spécimens d'un même échantillonnage.

Nos recherches ont montré par ailleurs :

- que le rôle des sons, si important dans les relations d'autres insectes entre eux, ne semble pas tenir une place importante chez les glossines dont les rapports se limitent à l'accouplement, avant lequel nous n'avons pas remarqué d'appel sonore émanant d'une femelle vierge;

- l'existence d'un organe prosternal de G. tachinoides dont la description complète la connaissance des récepteurs sensitifs chez les glossines.

CONCLUSION DU CHAPITRE I.

Les résultats de nos études, présentés dans ce chapitre, montrent que G. tachinoides obéit à des lois physiologiques bien établies, communes à toutes les espèces de glossines.

Quelques critères peuvent s'en dégager et être appliqués à l'interprétation des phénomènes écologiques.

Des aspects incomplètement connus de la physiologie apparaissent, qui mériteraient d'être précisés par des recherches ultérieures conduisant à une meilleure connaissance de leur biologie.

Reproduction. Notre étude du cycle ovarien des femelles vierges nous a révélé la présence d'anomalies que nous n'avons pas décelées chez celles normalement fécondées. Ceci suggère que parmi les femelles sauvages capturées, où nous ne les avons pas observées, il n'y a pas de femelles vierges âgées; soit qu'elles ne survivent pas à leur virginité, soit, plus vraisemblablement, que toutes les femelles sont fécondées dans les premiers jours de leur vie.

Plusieurs auteurs ont déduit de la régularité du cycle ovarien normal, une méthode de détermination de l'âge physiologique des femelles par mise en évidence du nombre d'ovulations effectuées. Cette méthode n'est valable que jusqu'à la 8è ovulation; au-delà, le nombre d'ovules pondus ne peut être évalué avec exactitude. Il apparaît nécessaire de rechercher un caractère qui, se modifiant avec l'âge, permettrait de déterminer avec précision le nombre d'ovulations effectuées durant la vie de la femelle. A ce sujet, il convient de souligner que nous avons parfois remarqué chez de vielles femelles de notre élevage, un allongement des périodes interlarvaires ou une survie prolongée en l'absence de toute nouvelle ponte.

Un accouplement unique, fécondant, est suffisant pour assurer des pontes régulières pendant toute la vie de la femelle. Mais dans la nature les femelles peuvent-elles accepter plusieurs assauts de la part des mâles ? Cette question est importante et mériterait une réponse précise en considération des possibilités d'application d'une méthode de lutte par introduction de mâles stériles dans les populations naturelles.

Le potentiel reproducteur des glossines résulte du nombre de larves pondues et intéresse directement la dynamique des populations. Il dépend

du rythme ovarien et du développement intra-utérin dont les durées varient en raison inverse de la température. En élevage, à 25ºC, il faut plus de 90 jours pour qu'une femelle ponde IO larves. Dans ces conditions, un maximum de I5 pontes peut être parfois enregistré; le potentiel reproducteur dépend également de la longévité des femelles.

La pupaison est sous la dépendance de facteurs extérieurs, notamment de la température et de l'humidité. La température agit sur sa durée et l'humidité sur la survie de la nymphe. Une perte importante du poids des pupes au cours de la pupaison traduit une deshydratation intense pouvant conduire à l'épuisement précoce des réserves nécessaires à l'achèvement de l'adulte et à sa viabilité.

Ces conditions permettent de prévoir dès maintenant tout l'importance des facteurs climatiques sur les populations de G. tachinoides.

Les éclosions s'observent tôt le matin et en fin d'après-midi. Elles n'ont pas lieu aux heures chaudes et très lumineuses. Leur rythme apparaît comparable à ceux des activités des adultes, notamment en saison chaude.

Nutrition. G. tachinoides accepte de prendre ses repas sur des hôtes très différents.

Les femelles prennent des repas plus copieux que les mâles.

Les deux sexes ne résistent guère à un jeûne de plus de 48 heures; leur appétit se manifeste lorsque les portions antérieures du tube digestif sont vides, soit quelques heures après la prise du dernier repas. Le cycle de la faim est donc court et varie dans des limites étroites, de quelques heures à deux jours. Cette brièveté du cycle de la faim s'associe bien avec l'abondance et la proximité des hôtes nourriciers. Elle rend compte de la possibilité qu'a G. tachinoides de résister à des conditions climatiques parfois très rigoureuses.

Relations. Les relations des glossines avec le milieu environnant se manifestent à travers un certain nombre de tropismes parmis lesquels nous avons déjà retenu ceux en rapport avec le déplacement et l'enfouissement des larves. Ceux relatifs au comportement des adultes seront envisagés ultérieurement au cours des études écologiques.

Le vol des glossines est bref et peu étendu, mais il peut se répéter fréquemment et entraîne à la longue une usure du bord postérieur des

ailes dont on admet la proportionnalité avec l'activité de l'insecte. Les ailes des mâles ont de ce fait une usure plus rapide que celles des femelles. Nous verrons ce qu'il convient de penser de l'application de la méthode de détermination de l'âge qui découle de ce principe où il n'apparaît pas de relation constante entre le degré d'usure des ailes et l'âge réel.

Le bruit émis par G. tachinoides au repos n'intervient pas dans les phénomènes d'attraction sexuelle.

Chapitre II : ECOLOGIE

ZONE D'OBSERVATIONS ET METHODES D'ETUDES ECOLOGIQUES.

A. PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDES ECOLOGIQUES. LA RESERVE DE KALAMALOUE.

La région du bas-Chari s'étend selon une bande étroite, vers le Nord, en aval de Fort-Lamy* jusqu'au lac Tchad et se trouve ainsi au centre du bassin versant du lac, dans la partie Nord de la zone sahélo-saharienne (.) où l'alternance entre une saison humide courte (3-4 mois) et une saison sèche occupant le reste de l'année est fortement marquée. Le Chari modifie les conditions climatiques de la région qu'il parcourt et permet la persistance sur la presque totalité de ses rives et de celles de ses défluents, d'une végétation qui se présente sous l'aspect de galeries forestières où vit Glossina tachinoides. Cette étroite bande s'allonge sur plus de 150 km au Nord du 12ème parallèle qui constitue partout ailleurs en Afrique tropicale septentrionale la limite Nord des tsé-tsé, rarement dépassée (Fig. 3).

Le Chari détermine en outre, à ce niveau, la frontière entre le Tchad et le Cameroun. Créée en 1948, la Réserve de Kalamaloué s'étend sur la rive camerounaise, au niveau du confluent du Serbewel, cours d'eau qui relie le Chari au lac. Elle offre toutes les qualités nécessaires à des observations prolongées : glossines présentes en toutes saisons, faune sauvage abondante, végétation stable, isolement presque total des autres foyers de glossines (une seule continuité vers l'Ouest par le Serbewel), accès faciles et proximité relative du laboratoire. (Fig. 13).

---

* S'appelle désormais N'DJAMENA.

(.) Selon la définition donnée par A. AUBREVILLE (1949).

I. Description.

I. Etendue de la Réserve de Kalamaloué.

La Réserve de Kalamaloué couvre une surface d'environ 4.000 hectares en s'étirant dans une direction Sud-Est Nord-Ouest, sur près de I6 km le long de l'axe routier Fort-Foureau-Fotokol, vers le Nigéria; sa largeur variant de 2 à 3 km. Son centre répond aux coordonnées géographiques suivantes ; I2º09' de latitude Nord et I4º53'30" de longitude Est. Elle est bordée par le Chari et le Serbewel qui constituent ses limites naturelles Nord et Nord-Est; les autres limites étant marquées par des layons forestiers au-delà desquels s'étale la savane buissonnante ou arbustive, dominée par les épineux.

2. Facteurs écologiques fondamentaux.

Iº Climat*: pluie, température, humidité, vent, insolation (Fig. I4).

La Réserve est soumise à un climat sahélien typique.

La saison humide commence avec les premières pluies importantes qui s'étalent sur près de trois mois et demi (saison des pluies proprement dite), de Juin à Septembre, avec 63 jours de pluie apportant 560 mm d'eau. Elle se prolonge, quelque temps en Octobre, après les dernières tornades, où une forte élévation de température est de règle.

Au cours de la saison sèche s'observent les températures les plus basses et les plus élevées. C'est en général en Décembre que sont notés les minimums thermiques. La température moyenne de ce mois est de 24º8, comprise entre un maximum diurne de 35º2 et un minimum nocturne de I4º4 (écart de 20º8). Les maximums de température s'observent en mai; les variations en 24 heures ont moins d'amplitude (de 22º7 à 40º5) présentent un écart de I7º8, la température moyenne de ce mois étant de 32º8.

---

* Les chiffres donnés ci-dessous sont les moyennes calculées sur 4 années, de I967 à I970.

L'humidité varie régulièrement au cours de l'année entre son minimum, atteint en Février, et son maximum en pleine saison des pluies. Les valeurs minimales de Février se placent entre 9 et 50 p.I00, les maximales en Août entre 58 à 96 p.I00, en 24 heures.

Considérant les variations annuelles de la température et de l'humidité, l'année peut se diviser en 5 périodes caractéristiques :

I) la saison froide et sèche (Novembre, Décembre et Janvier)
2) la saison chaude et sèche (Février et Mars)
3) la saison très chaude à humidité croissante (Avril, Mai)
4) la saison des pluies (Juin, Juillet, Août et Septembre)
5) la saison chaude à humidité décroissante (Octobre).

Le vent est un facteur climatique important qui ne saurait être négligé. De Novembre à Mars souffle l'Harmattan, vent d'Est Nord-Est qui dessèche l'atmosphère. Plus tard dans l'année, de fortes sautes de vent peuvent être observées au cours des mois chauds, se manifestant parfois avec violence. Ce sont les tornades qui précèdent la saison des pluies où celles-ci s'abattent accompagnées de très fortes bourrasques.

L'insolation est toujours élevée; elle varie entre les valeurs moyennes mensuelles de 6,I à I0,2 représentant le nombre d'heures journalières d'ensoleillement. Elle peut être réduite sous l'action des " brouillards " de sable formés par les vents venant du désert, en Février notamment, ou par la couverture nuageuse lors de la saison des pluies.

Tous ces facteurs climatiques exercent un rôle considérable en agissant sur le biotope et les populations de G. tachinoides dont ils modifient les rythmes physiologiques et l'activité.

2º Hydrographie (Fig. I5).

Le Chari et le Serbewel déterminent des conditions locales favorables au développement d'une végétation riveraine où peuvent vivre les glossines. Ces conditions sont cependant périodiquement modifiées par leurs variations de niveau qui

présentent un écart très important entre les extrêmes et entraînent des inondations périodiques qui obligent les glossines à changer d'habitat au cours de l'année.

Les hauteurs d'eau du Chari auxquelles nous nous référons sont celles relevées quotidiennement à la station hydrologique des Travaux Publics de Fort-Lamy. Nous n'avons retenu que les valeurs notées tous les dix jours, relatives aux observations faites au cours des II dernières années, de I960 à I970. Les moyennes obtenues pour chaque décade révèlent que les basses eaux (0,92 m) se placent fin Avril et les hautes eaux (7,23 m) fin Octobre. Une différence de 6,3I m sépare donc ces deux niveaux caractéristiques qui se manifestent après un intervalle de temps de 6 mois.

Le niveau du Chari reste bas pendant la plus grande partie de l'année; il est inférieur à la valeur moyenne de 4,08 m pendant près de 8 mois, de la mi-Décembre à la mi-Août. La montée des eaux est très rapide lorsque les pluies des régions Sud arrosent les hautes vallées des bassins du Chari et du Logone. La décrue est encore plus rapide et très marquée jusqu'au mois de Décembre.

Ces variations de niveau affectent très nettement la Réserve qui, presque totalement inondée au mois d'Octobre, ne conserve plus que quelques mares intérieures au coeur de la saison sèche et un bras-mort en relation constante avec le Chari. Elles jouent un rôle déterminant sur les déplacements des populations de glossines dans la Réserve et modifient les microclimats des gîtes de bordure.

3º Végétation.

La Réserve fait partie, du point de vue physique, de la cuvette tchadienne dont le sol est constitué par de l'argile modifiée par les apports alluvionnaires du Chari.

La végétation qui la recouvre est de type sahélien : savane arbustive où se rencontrent des épineux. Ce type de végétation fondamentale est modifié près du Chari par des facteurs édaphiques permettant l'installation de forêts galeries constituant l'habitat normal des glossines.

On rencontre ainsi différentes formations végétales que G. tachinoides fréquente périodiquement selon les saisons.

I) - Savane sur sable; représentée par de petites surfaces de l'ordre de l'hectare, soit au bord des cours d'eau sur les rives hautes, soit à l'intérieur sur des parties exondées. On y retrouve des arbres, des arbustes : Tamarindus indica, Ziziphus mucronata, Guiera senegalensis, Kigelia africana et des herbes : Andropogon gayanus, Hyparrhenia dissoluta, Sesbania sesban, Securinega virosa, Chrozophora senegalensis, Urena lobata et Heliotropium supinum.

2) - Savane arbustive peu inondée : sur argile où les inondations se font en nappe. On y trouve des Mimosaceae Acacia ataxacantha, A. nilotica var. nilotica, A. sieberiana; des Capparidaceae : Cadaba farinosa, Boscia senegalensis et une Caesalpiniaceae, Bauhinia rufescens.

3) - Forêt galerie.

+ de nombreuses dépressions se rencontrent sous forme de bras ramifiés à l'intérieur de la Réserve. Les arbres le plus souvent présents sont Crateva religiosa et Morelia senegalensis auxquel se mêlent les lianes Paullinia pinnata et Merremia hederacaea. Selon la période de l'année on peut trouver des Gramineae : Panicum anabaptistum et Vetiveria nigritana.

+ la forêt ripicole en bordure des dépressions est composée d'arbres et de lianes : notamment Diospyros mespiliformis et quelques Morelia senegalensis et Paullinia pinnata.

4) - Berges sableuses et bancs de sable du Chari portant une végétation herbacée : Fimbristylis squarrosus, Cyperus imbricatus, C. maculatus, C. auricomus et Glinus lotoides.

4º Faune.

I) Vertébrés.

La réserve de Kalamaloué permet d'observer un grand nombre d'animaux sauvages en toute saison; mais c'est

après la décrue et après la dessication des plantes herbacées que les facilités d'observations sont les plus grandes. Les Vertébrés que nous citons sont les plus fréquemment rencontrés et susceptibles d'être à l'origine des repas de sang pris par les glossines.

. Parmi les Mammifères, les espèces les plus constantes sont les Antilopes : Cobs onctueux (Kobus defassa Rüppel), Cobs de Buffon (Adenota Kob Erxleben), Cobs des roseaux (Redunca redunca Pallas), Guibs harnachés (Tragelaphus scriptus Pallas), Céphalophes (Sylvicapra grimmia L.), auxquelles s'ajoutent les gazelles rufifrons (Gazella rufifrons Gray) dispersées plus loin dans la savane. Les phacochères (Phacochaerus aethiopicus Pallas) et hippopotames (Hippopotamus amphibius L.) sont également bien représentés. Une mention toute particulière doit être faite en ce qui concerne les éléphants (Loxodonta africana Blumenbach). Habitants temporaires de la Réserve où on ne les observe que de Janvier aux premières pluies (Juin), ils s'y font rapidement remarquer par l'empreinte dont ils marquent le milieu. En effet, grands destructeurs, grands gaspilleurs, ces animaux dont le nombre croît chaque année, infligent des modifications importantes au biotope de quelques galeries ripicoles. Les arbres peu résistants tels que les Crateva sont, en certains endroits, tellement maltraités que de vastes clairières ont remplacé la voûte végétale protectrice. Ces destructions sont d'une importance capitale lorsqu'elles se font dans les formations végétales arborées denses qui constituent les gîtes à glossines de saison chaude. C'est là un facteur écologique de grand intérêt sur lequel nous reviendrons.

Dans le décor de la végétation arborée proche des mares et des cours d'eau, on note l'activité des singes : singes verts (Cercopithecus aethiops tantalus Ogylby) et singes rouges (Erythrocebus patas Schreber); ces derniers, plus terrestres, s'enfoncent plus volontiers dans les hautes herbes des zones de savane.

A l'intérieur des galeries les plus sombres, des chauves-souris (Epomophorus gambianus Ogylby, Lavia frons E. Geoffroy, Nycteris aethiopica, Dobson) peuvent être observées dans leur vol silencieux.

A ces Mammifères, dont la présence est facile à remarquer, il convient d'ajouter celle de nombreux carnivores plus discrets; les servals, genettes, mangoustes, civettes, hyènes sont fréquents alors que la panthère est rare.

. Les principaux reptiles sont :

- les crocodiles (Crocodylus niloticus Laurenti), difficiles à dénombrer, peu nombreux en apparence, restent localisés aux rives bordant les cours d'eau et mares permanentes;

- les varans : varan de terre (Varanus griseus Daudin), varan d'eau (V. niloticus L.) fréquemment au repos sous les mimosées de bordure ou sur les branches d'arbres surplombant l'eau des mares;

- les serpents : Naja haje L.; Bitis lachesis Laurenti et Python sebae Gmelin ne sont pas rares, quoique peu visibles.

Bien qu'elle soit d'un très médiocre intérêt pour notre étude, nous ne saurions passer sous silence la riche avifaune de la Réserve. Oiseaux sédentaires, migrateurs venus de très loin, sont toujours très nombreux et très riches en espèces; plus de 70 peuvent être dénombrées.

Par sa richesse, la faune de Kalamaloué constitue pour les glossines une exceptionnelle source de nourriture qui est un des facteurs fondamentaux de leur présence constante dans la Réserve.

2) Invertébrés.

Les Invertébrés sont très richement représentés à Kalamaloué. Seuls les Arthropodes connus pour jouer un rôle de prédateurs ou de parasites vis-à-vis des glossines adultes ou des pupes ont retenu notre attention. Nos observations sont donc limitées aux Diptères Asilides et Bombylides (g. Thyridanthrax) et aux Araignées de la famille des Hersiilidae dont l'activité se révèle considérable à certaines périodes de l'anné

5º Présence humaine.

La fréquentation humaine de la Réserve n'est pas négligeable :-des villages de pêcheurs sont établis près de ses limites (Meskine, Fadjé) et même tolérés à l'intérieur; les habitants peuvent la traverser à pied par des sentiers traditionnels ou en pirogue en empruntant les bras morts ou les mares intérieures.

- des touristes viennent fréquemment la visiter en saison chaude.

L'homme constitue alors un appât sur lequel les glossines peuvent s'alimenter.

De plus, afin de faciliter l'observation des animaux, le Service des Eaux et Forêts du Cameroun fait annuellement brûler la savane. Ces feux ont une importance écologique sur laquelle nous reviendrons.

II - Modifications observées à la Réserve et aux environs.

Les caractères d'isolement de la Réserve signalés plus haut, relatifs principalement à la présence des glossines, n'ont pas toujours été marqués aussi nettement qu'aujourd'hui. Depuis une dizaine d'années que nous la connaissons, depuis bientôt 6 ans que nous y poursuivons des observations régulières, des changements notables méritent d'être mentionnés car ils aboutissent à en faire progressivement le seul îlot de végétation et de faune de la région.

I. Modifications extérieures à la Réserve.

Au cours des dix dernières années, nous avons pu assister à la destruction totale de toute la végétation ripicole qui s'étendait entre Riggil et la limite Est de Kalamaloué, soit sur près de 5 km. Toute cette zone, désormais cultivée, a été brûlée et débrousaillée, faisant ainsi disparaître les gîtes de Riggil où nous avions fait des observations en I962. Il en est de même vers l'Ouest, le long du Serbewel, aux environs de Maltam, où la végétation dense riveraine s'amenuise peu à peu, se réduisant, lorsqu'elle existe encore, à une bande unique de *Morelia senegalensis*. Vers le Sud cependant, au-delà de la route, s'étend

la savane à épineux, qui n'apparaît pas dégradée. Vers le Nord, au contraire, la rive tchadienne est totalement nue sur de très grandes surfaces, victime des déboisements intenses qui se pratiquent, de plus en plus loin autour de Fort-Lamy. Au Nord-Ouest, entre Serbewel et Chari, une grande savane fait suite à la galerie bordant le Serbewel depuis son confluent.

2. Modifications intérieures à la Réserve.

A l'intérieur de ses limites la Réserve a subi elle aussi quelques modifications dans le détail de ses massifs forestiers. C'est ainsi que certains gîtes présentent une réduction de leur surface, due à l'action conjuguée des éléphants et des feux qui se répète chaque année en saison sèche. Une évolution se manifeste également au niveau des mares intérieures dont les plus importantes voient leurs rapports avec le Chari se modifier progressivement. C'est ainsi que le défluent que nous appelons " bras-mort " de la Kalamaloué a son embouchure de plus en plus rétrécie par les bancs de sable qui s'étalent et s'allongent en réduisant considérablement la largeur du passage navigable en période de basses eaux. Il en est de même à l'embouchure du Serbewel. Il est possible que d'ici quelques années, ces cours d'eau se trouvent isolés du fleuve pendant quelque temps au coeur de la saison sèche.

III. Désignation des lieux étudiés.

I. Notion de gîtes.

Les paysages de la Réserve sont variés et déterminés par les groupements végétaux définis précédemment dont les emplacements résultent des conditions écologiques créées par les variations de hauteurs du Chari. En période de crue, celui-ci peut déborder très largement à l'intérieur; chaque endroit subit des inondations d'une durée inversement proportionnelle à son altitude et porte une végétation typique en rapport avec cette durée.

Les gîtes sont constitués par certains de ces groupements végétaux, d'étendues variables, où les glossines sont

présentes d'une manière permanente pendant plusieurs semaines ou plusieurs mois. Elles y trouvent le plus souvent de nombreux hôtes nourriciers et surtout une protection contre la chaleur, la lumière et le vent.

Chaque gîte est déterminé par une espèce d'arbre dominant qui lui donne son aspect caractéristique marqué principalement par la voûte végétale. Située à des hauteurs variables (2 à 5 m) selon l'espèce végétale et la densité d'implantation, elle assure un recouvrement plus ou moins parfait, déterminant un sous-bois ombragé et un isolement thermique convenable aux heures chaudes de la journée. La végétation inférieure, herbacée, peut être totalement absente lorsque les cimes sont parfaitement jointives et basses (gîtes à Morelia); par contre quelques arbustes peuvent s'installer en sous-étage lorsque les arbres sont plus élevés et moins serrés (cas des gîtes à Mitragyna et à grandes espèces telles que les Tamarindus, Diospyros etc.). Le dégagement des sous-bois constitue également un élément favorable à l'installation des glossines dans un gîte, celles-ci volant très bas, presque au ras du sol. Toute obstruction inférieure gêne leurs déplacements.

2. Gîtes étudiés.

Iº Situation, caractères généraux (Fig. I6).

La Réserve de Kalamaloué comprend un certain nombre de gîtes parmi lesquels nous avons retenu les plus caractéristiques. Ils sont au nombre de neuf et situés dans sa partie centrale. Leur forme, leur superficie et leurs rapports ont été déterminés à l'aide de photographies aériennes (au I/50.000 et au I/25.000 en infra-rouge) réalisées par une mission de l'Institut Géographique National. La connaissance de leurs rapports a été complétée par deux survols à faible altitude, effectués, l'un en période d'inondation maximale (Novembre I969), l'autre aux basses eaux (Avril I970). Ces gîtes sont désignés par la lettre C ou S selon qu'ils sont dépendants et adjacents, respectivement, au Chari et au Serbewel. Nous les avons classés en trois catégories d'après les durées d'inondations qu'ils subissent, auxquelles correspond un type de végétation particulier (Fig. I7, Fig. I8).

I) Gîtes exondés : parfois partiellement inondés par endroit en très hautes eaux, au plus pendant I mois. La végétation arborée se compose de grands arbres : Diospyros mespiliformis, Tamarindus indica, Ziziphus mucronata avec des lianes Paullinia pinnata, auxquels se mêlent quelques Mitragyna inermis vers les parties basses atteintes par les eaux. Vers l'arrière pays, Acacia ataxacantha, A. nilotica, A. sieberiana, Cadaba farinosa, Bauhinia rufescens leur succèdent. Le gîte SI répond à cette description.

2) Gîtes moyennement inondés : pendant une durée de 2 à 3 mois où Mitragyna inermis domine. Appartiennent à cette catégorie les gîtes C4 et C5.

3) Gîtes très inondés : suivant une durée de 4 à 6 mois et qui sont composés de Morelia senegalensis et Crateva religiosa avec quelques M. inermis en bordure. Parmi les gîtes CI, C2, C6, S2 et S3 de cette catégorie, C3 est le plus caractéristique.

2º Description.

Nous ne retiendrons pour cette description qu'un seul gîte appartenant à chacune de ces catégories, celui où les observations écologiques ont été le plus souvent pratiquées.

I) Gîte SI.

Le gîte SI s'étale tout en longueur sur la partie haute qui borde la rive Sud du Serbewel, de Maltam au grand coude de celui-ci et se prolonge vers l'Est en suivant une mare permanente. Sa végétation vient d'être décrite ci-dessus; elle présente son maximum de développement aux hautes eaux, période de l'année où peuvent se rencontrer de nombreuses glossines. La partie la plus massive de ce gîte, située au niveau du coude du Serbewel et désignée par SIa, est relativement bien délimitée et représente une surface évaluée à 7,24 hectares. La galerie linéaire qui le prolonge jusqu'à Maltam occupe I8,35 hectares. Au total, le gîte SI représente 25,59 hectares environ.

2) Gîte C5.

L'ensemble du gîte C5, mal délimité, s'étend depuis la rive du Chari vers l'intérieur selon des cordons plus ou moins serrés de M. inermis, convergents en direction du coude du Serbewel qu'ils n'atteignent cependant pas. Chacun de ces alignements borde une dépression linéaire, d'abord sableuse vers le fleuve, puis plus basse et argileuse vers l'intérieur. Occupé par les eaux d'Août à Novembre, ce gîte n'abrite les glossines que pendant peu de temps après la décrue. En Février, les Mitragyna commencent à perdre leurs feuilles et n'assurent plus aucune protection pendant la saison chaude et sèche.

3) Gîte C3 (Fig. 19).

Le gîte C3 borde, suivant la forme d'un long fuseau étroit, le défluent du Chari qui constitue en saison sèche le bras mort de la Kalamaloué. Sa surface est estimée à 4,96 ± 0,9 hectares. Il est constitué de Morelia senegalensis occupant les dépression argileuses et de Crateva religiosa sur les parties les plus élevées. Gîte nettement limité, il est bordé vers le bras mort par des Mimosa pigra et vers la savane par une dune élevée qui marque sa limite par quelques Mitragyna isolés.

Ce gîte n'est libéré des eaux que de Janvier à fin Juillet et peut être totalement immergé le reste de l'année, quelques dômes de Morelia émergeant ça et là lors des inondations maximales. Il n'est fréquenté qu'en saison sèche et surtout chaude; il constitue alors le seul refuge pour les glossines qui l'occupent en compagnie de quelques familles d'antilopes, guibs, notamment. C'est à cette époque de l'année que les éléphants et les feux de brousse y dévastent une partie de la végétation et créent des clairières chaque fois plus étendues.

Ce gîte nous a semblé particulièrement favorable pour la plupart de nos études écologiques puisqu'on y observe une période où les glossines sont totalement absentes, puis des périodes où celles-ci s'installent, se maintiennent et disparaissent.

B. METHODES D'ETUDES ECOLOGIQUES DES GLOSSINES.

Nos méthodes d'études concernent tout d'abord les récoltes de pupes et les captures des adultes constituant une forme d'échantillonnage des populations naturelles, puis l'utilisation de ces prélèvements. Parallèlement à certaines recherches entreprises, des mesures de température, d'humidité et de lumière ont été pratiquées.

Afin d'essayer de suivre plus facilement toutes les étapes de la vie des glossines, nous avons tenté de les maintenir dans un espace clos de leur milieu naturel, constitué par une cage géante construite à l'intérieur du gîte.

Toutes nos études sur le terrain ont été faites avec l'aide permanente de notre équipe de 4 captureurs.

I. Echantillonnages des populations

L'obstacle majeur auquel se heurte l'écologiste, lorsqu'il désire étudier une population naturelle, réside dans l'impossibilité qu'il a de saisir d'emblée la totalité des individus qui la composent. Pour surmonter cette difficulté, il doit avoir recours à une méthode d'échantillonnage lui permettant d'obtenir et d'étudier une fraction suffisamment représentative de la population locale.

Les populations naturelles de glossines se composent de larves libres, de pupes et d'adultes. La durée du stade larvaire libre est très brève, aussi l'observation de la larve est elle tout à fait exceptionnelle. Les méthodes d'échantillonnages que nous avons utilisées à Kalamaloué s'adressent donc aux seuls pupes et adultes régulièrement décelables dans les gîtes.

I. Populations préimaginales.

Iº Détection des lieux de ponte.

Les pupes se rencontrent dans le sol, sableux ou argileux, à l'intérieur des gîtes. Elles sont toujours situées sous un couvert végétal plus ou moins élevé projetant sur le sol une ombre permanente et très fréquemment sur les pistes de passage des animaux qui ameublissent la couche superficielle du sol. Parfois, lorsque les conditions climatiques deviennent

très sévères, les pupes peuvent être trouvées sous des troncs d'arbres couchés, dans les creux des troncs lorsqu'ils s'ouvrent au niveau du sol et sous les massifs de Mimosées. Souvent leur présence est révélée par les traces de grattages des pintades.

2º Récolte des pupes.

Bien que certains auteurs aient préconisé le ramassage des pupes par tamisage ou après arrosage du sol, nous avons toujours pratiqué de la manière la plus simple, par grattage de la couche pulvérulente du sol ou par dislocation des blocs argileux superficiels, selon les saisons. Les pupes ainsi découvertes étant prélevées manuellement à l'aide d'une pince souple entomologique.

2. Populations imaginales.

La méthode d'échantillonnage des glossines adultes repose sur le principe des captures faites aux moments où elles sont le plus accessibles à l'observateur. C'est-à-dire lorsqu'elles sont attirées par un sujet étranger à leur environnement, vivant ou non, jouant le rôle d'appât (sur lequel elles se posent temporairement ou se nourrissent), ou lorsqu'elles sont sur la végétation en repos prolongé. Il est également possible de capturer les adultes au moment de leur éclosion.

Iº Captures à l'éclosion.

L'obtention de glossines adultes est facilement réalisable à partir des pupes. Mais en raison de leur dispersion dans les lieux de ponte, il convient de les récolter et de les grouper dans des conditions de conservation convenables jusqu'à l'éclosion (voir méthodes physiologiques).

Par des visites fréquentes, il est possible, pour chaque série de pupes ainsi constituée de déterminer le rapport des sexes à la naissance.

Cette technique n'est cependant applicable valablement que pendant une partie de l'année, hors des périodes d'inondation, quand les pupes sont abondantes.

Cette méthode d'échantillonnage n'a qu'une valeur limitée. Elle n'intéresse qu'une portion de la population générale et ne donne aucun renseignement sur l'ensemble des adultes présents dans le gîte, quelle que soit la quantité de pupes récoltées.

2º Captures dans les lieux de repos.

Cette méthode est séduisante, mais elle se heurte dans sa pratique à de grandes difficultés qui tiennent à la recherche des lieux de repos et à la capture elle-même.

- la détection des mouches au repos n'est pas aisée en raison de leur dispersion dans un grand nombre d'endroits et de l'homochromie presque parfaite dont elles bénéficient sur leurs supports végétaux;

- leur capture est le plus souvent malcommode, le filet ne pouvant pénétrer dans les ramifications des branches et l'approche d'un tube provoquant souvent l'envol de l'insecte. La capture de nombreuses G. tachinoides au repos n'a été possible qu'aux périodes les plus chaudes de l'année lorsqu'elles se rencontrent à la base des troncs et sont engourdies par la chaleur. Elles ne sont alors pas dérangées par l'approche du tube de capture. En tout autre saison, le nombre des mouches décelées est infime et leur agilité est trop grande pour permettre l'utilisation régulière de cette méthode.

3º Captures sur appâts.

Certains appâts constituent un piège, conçu de telle sorte que les mouches venant à son contact sont retenues prisonnières.

D'autres, formés par un véhicule, un bateau, un animal ou l'homme lui-même, permettent de capturer les glossines au filet à Diptères.

I) Captures par pièges fixes.

Après quelques essais infructueux, nous avons renoncé à utiliser des pièges construits sur le modèle donné par MORRIS.

2) Captures au filet.

Les captures au filet sont effectuées par les équipes de captureurs qui prélèvent les glossines posées sur des objets en déplacement, sur un animal-appât ou le plus souvent sur eux-mêmes.

Les filets de capture que nous utilisons sont constitués d'un manche de 0,50 m de long environ, portant un cercle d'acier de 0,30 m de diamètre auquel est fixé une poche conique de tulle moustiquaire.

(I) Sur des objets en déplacement.

L'attrait exercé sur les glossines par tout objet en déplacement est d'observation courante. Il est particulièrement remarquable pour G. m. submorsitans qui a été très souvent capturée en plaçant notre équipe de captureurs sur la benne découverte d'un camion roulant à faible allure. G. tachinoides répond également à des sollicitations de cette nature, mais moins nettement. A Kalamaloué, nous avons cependant pu observer de véritables essaims de mouches posées sur ou dans la cabine du gros bateau de prospection, en période de hautes eaux, lorsqu'on peut naviguer à proximité des gîtes. Mais, le peu de commodités pour effectuer les captures, la courte durée des possibilités de navigation, n'ont pas permis d'adopter régulièrement cette méthode.

(2) Sur appât-animal.

De nombreux auteurs ont utilisé et utilisent encore fréquemment un animal piège : boeuf ou un petit ruminant.

Avec les chèvres et porcs que nous avons placés dans les gîtes de Kalamaloué, très peu de G. tachinoides ont été capturées; les manipulations de tels animaux se révèlant en outre souvent malcommodes, nous avons abandonné l'emploi de tels appâts.

(3) Sur les captureurs.

Les glossines sont capturées au filet au moment où elles se posent sur les captureurs et, selon l'usage ultérieur, sont tuées ou conservées vivantes. G. tachinoides attaquant toujours près du sol, les captureurs travaillent les jambes nues. Ils capturent de préférence sur eux-mêmes et leur habilité leur permet de capturer pratiquement tous les individus appâtés. Cette technique a été appliquée d'une manière constante

pour la totalité de nos échantillonnages de glossines en activité.

Les captures effectuées dans la Réserve de Kalamaloué se présentent sous deux aspects différents selon le but recherché.

- Dans un premier temps, nous avons détecté selon les saisons, les gîtes les plus fréquentés par les mouches. Pour cela nous avons utilisé la méthode des circuits (" Fly-round " des auteurs anglais), les captureurs parcourant en différents sens et à différentes heures, des itinéraires variés préalablement déterminés; zones boisées, savanes herbeuses, bosquets isolés etc.. Cette méthode présente, en outre, l'avantage d'apprécier l'agressivité de G. tachinoides hors des gîtes.

- Dans un deuxième temps, les captures ont été faites à l'intérieur des gîtes eux-mêmes, dans leur partie la plus facilement pénétrable, là où se font les attaques; l'équipe se déplaçant suivant un trajet très réduit.

Les captures qui ont servi de base à la majorité de nos observations ont pu être effectuées en toute saison dans les différents gîtes occupés par G. tachinoides. Ne disposant que d'une seule équipe de 4 captureurs, nous avons réalisé nos investigations par rotation dans les différents lieux de captures, permettant un nombre d'échantillonnages satisfaisant tout au long de l'année.

- A chaque fois, nos captures ont été poursuivies pendant toute la période d'activité journalière, de l'aube jusqu'au crépuscule et réalisées d'une manière discontinue à raison d'une demi-heure par heure; un quart d'heure avant et après l'heure de référence.

- Moins fréquemment, des sondages ont été effectués aux heures matinales et crépusculaires à l'extérieur des gîtes lorsque les glossines s'en éloignent.

4º Remarques sur les méthodes de captures des adultes.

Nous avons noté précédemment que les captures des adultes à l'éclosion ou dans les lieux de repos n'étaient pas réalisables en toute saison et ne permettaient pas d'obtenir un nombre de glossines suffisamment élevé pour représenter

un échantillonnage régulièrement valable de la population. Cette restriction est regrettable car les prélèvements de glossines au repos pourraient représenter une excellente méthode d'échantillonnage.

Les captures dans les pièges et au filet sur les animaux-appâts ou sur les captureurs découlent de méthodes plus souples, utilisables en toute saison et en tout lieu fréquenté par les mouches.

De nombreux auteurs ont comparé les résultats obtenus par chacune de ces méthodes, relativement aux quantités de mouches capturées et à la composition des échantillons.

Le plus souvent les pièges utilisés étaient du type MORRIS, plus ou moins modifié selon les observateurs. (K.R.S. MORRIS et M.G. MORRIS, I949; J.P. GLASGOW, I956; J.P. GLASGOW et B.J. DUFFY, I96I; D.S. SAUNDERS, I962-64).

Les animaux appâts étaient constitués généralement par des bouvillons de robe foncée. (K.R.S. MORRIS et M.G. MORRIS, I949; E. BURSELL, I96I; I.M. SMITH et B.D. RENNISON, I96I; D.S. SAUNDERS, I964).

Les captures par les captureurs sur eux-mêmes, distinguées des précédentes par le terme simplifié de <u>captures manuelles</u>, étaient effectuées selon la méthode du " fly-round ", terme créé et défini par POTTS en I930. (P.A. BUXTON, I955; D.S. SAUNDERS, I962; R.H. HARRIS, I932; R.W. JACK, I94I; I.M. SMITH et B.D. RENNISON, I96I).

Leurs observations montrent que la quantité et la composition des captures varient selon la méthode d'échantillonnage utilisée.

- En résumé, il apparaît d'une manière générale que :

+ les appâts-animaux (bouvillons) permettent de capturer plus de mouches que chacune des autres méthodes;

+ les mouches affamées sont plus volontiers attirées par les pièges ou les animaux-appâts;

+ les femelles sont obtenues en plus grand nombre avec les pièges et que celles-ci sont alors âgées ou gestantes;

+ les captures manuelles renferment surtout des jeunes mouches et des mâles à la recherche du sexe opposé, mais beaucoup moins de mouches affamées et de femelles gestantes.

- Ces conclusions peuvent être rassemblées dans le tableau suivant (Tab. I6).

Tab. I6 - Composition des captures selon les méthodes d'échantillonnage.

Aspect qualitatif des captures	Méthodes de captures		
	Pièges	Appâts-animaux	Captures manuelles
Nombre de captures	++	+++	+
Mouches affamées	++	++	+
Pourcentage de femelles	+++	++	+
Mouches âgées	++	+	+
Mouches gestantes	++	+	+
Mouches ténérales	+	+	++
Mâles en quête de femelles	+	+	++

N.B. Résultats des captures : + faible; ++ moyen; +++ fort.

- Toutes les espèces de glossines, dont G. tachinoides (selon MORRIS), répondent sensiblement de la même manière aux différentes sollicitations exercées par les pièges, les animaux et les captureurs.

Aucune des méthodes décrites par les auteurs n'apparaît totalement satisfaisante et l'application de l'une ou l'autre nécessite la plus grande prudence de la part de l'expérimentateur pour l'interprétation des résultats.

Les usages de pièges et d'animaux-appâts que nous avons faits se sont révélés toujours très décevants. Par contre, les captures manuelles sur les captureurs eux-mêmes ont montré une réponse constante de G. tachinoides à leur présence et ont toujours permis de prélever un nombre important d'individus.

Cette dernière méthode nous a donc paru la mieux adaptée à nos recherches, nous l'avons constamment utilisée et seuls les résultats qui en découlent ont été interprétés.

II. Utilisation des échantillons prélevés.

I. Utilisation des pupes.

Iº Sur le terrain.

De nombreuses pupes ont été regroupées en boîtes d'éclosion (cf. Physiologie).

Un certain nombre d'entre elles a été replacé dans la cage géante du gîte S3 (voir plus loin).

2º Au laboratoire.

Les dissections des pupes de brousse ont été effectuées généralement dès qu'elles parviennent au laboratoire. Lorsqu'elles sont immédiatement impossibles, les pupes sont conservées momentanément au réfrigérateur (à 5ºC) afin de stabiliser leur évolution.

Ces dissections permettent de mettre en évidence :

- le niveau d'évolution de la nymphe et d'en déduire son âge;
- la présence de parasites tels que Synthomosphyrum glossinae (Hyménoptère Eulophidae) et Thyridanthrax beckerianus Bezzi (Diptère Bombylidae);
- des altérations diverses naturelles.

2. Utilisation des adultes.

Quelle que soit la destinée des mouches capturées, leur nombre (mâles et femelles) a été relevé à la fin de chaque demi-heure de capture. Nous n'avons pas jugé nécessaire de ramener les nombres de ces captures à un seul captureur, en raison de la constance numérique de notre équipe. Les quantités indiquées sont donc celles réellement prélevées.

Iº Relâchés après simple capture.

Le plus souvent toutes les glossines capturées sont mises en cage Roubaud, nourries, puis relachées à la fin de chaque période horaire d'échantillonnage. Leur dénombrement après capture permet :

- d'apprécier l'activité de la population disponible; les modifications de l'activité au cours d'une journée sont concrétisées par les variations du nombre de captures d'une tranche horaire de captures à l'autre;

- d'estimer la densité apparente des populations; celle-ci est liée directement à l'activité manifestée par les glossines et ne présente qu'une valeur relative permettant de comparer les aspects de la population en un même lieu, à différents moments de l'année.

2º Relâchés après capture et marquage.

I) Techniques de marquage.

Les techniques de marquages que nous avons adoptées consistent à appliquer sur les glossines des substances colorantes adhérentes et non toxiques. Celles que nous avons utilisées se présentaient sous forme de gouache ou de poudre extrêmement fine (particules individuelles d'une dimension moyenne de 4 microns). Dans les deux cas, la matière colorante était de nature fluorescente donnant aux mouches marquées un très vif éclat à la lumière du jour et permettant, la nuit, de les déceler sous l'action de radiations U.V..

. Le principe de marquage par peinture est déjà ancien et a été appliqué à divers insectes, le plus souvent d'intérêt agricole. Il a été employé chez les glossines dès I933 par C.H. N. JACKSON. Nous l'avons repris en utilisant des gouaches fluorescentes qui nous ont donné satisfaction tout au long de nos quatre dernières années d'observations.

. L'utilisation de poudres fluorescentes est par contre beaucoup plus récente. Employées d'abord en Entomologie agricole, elles ont été essayées sur les tsé-tsé, au laboratoire, par R. TIBAYRENC, J. ITARD et D. CUISANCE (I97I). L'usage que nous avons fait personnellement de ces poudres constitue les premiers essais d'application de cette technique aux glossines, sur le terrain.

2) Conditions de marquages.

En général, les marquages ont été effectués à l'occasion de séries de captures destinées à l'étude des activités.

. A chaque mouche capturée, l'application de gouache acrylique 7-77 de marque Linel a été faite sous la forme d'une petite tache placée sur la partie dorsale du thorax, à l'aide d'une tige de bambou très finement taillée. La glossine ainsi marquée est toujours relâchée immédiatement.

. Les poudres fluorescentes Switzer Brothers (+) ont été appliquées, au contraire, sur des lots d'une dizaine d'individus placés en tube à essai dès leur capture et saupoudrés à l'aide d'un flacon poudreur. Une agitation légère de quelques secondes permet une pénétration des particules colorantes dans toutes les anfractuosités de leur tégument. Avant d'être relâchées les glossines ainsi marquées étaient gardées quelque temps en cage pour y perdre leur excès de colorant par leurs mouvements de toilette.

. Dans les deux cas, l'intervention est très facile et très rapide; elle ne nécessite pas d'anesthésie préalable.

3) Critique des techniques employées.

La valeur des techniques employées tient à leur facilité d'application, à leur innocuité pour l'insecte et à la persistance de l'élément coloré.

. Très faciles d'emploi, ces techniques nécessitent cependant quelques précautions relativement aux manipulations de la glossine. Les accidents de marquages sont cependant très rares et leur détection est assurée par la présence des mouches tombées sur le plateau d'envol sur lequel elles sont lâchées.

. L'innocuité des substances colorantes employées est totale. Gouaches et poudres se sont révélées atoxiques et sans effet sur la durée de vie des glossines après des essais prolongés au laboratoire.

. La persistance de la coloration est de longue durée.

Au laboratoire, la tache de gouache appliquée sur le thorax s'y maintient pendant toute la durée de la vie de la mouche. Dans la nature, elle peut être retrouvée intacte sur des glossines recapturées plusieurs semaines après les marquages. Cependant, il arrive parfois que des mouches reprises ne présentent plus qu'une zone sombre à la place du marquage, trace qui indique un marquage antérieur, mais ne permet plus d'en distinguer la couleur et traduit un décollement de la pastille de gouache. Ce défaut est assez rare et est dû à une trop grande viscosité de la gouache au moment de l'emploi.

(+) Distribuées par la Société des Peintures Valentine.

En élevage, les poudres fluorescentes persistent dans les anfractuosités du tégument jusqu'à deux mois après l'application. Dans les conditions naturelles, nos études révèlent qu'au-delà d'une quinzaine de jours la majorité des mouches poudrées (même celles traitées à l'éclosion) ne peut être décelée que par un examen sous loupe binoculaire ou sous rayonnement U.V..

Si ces techniques de marquages par substances colorées améliorent considérablement les moyens d'observations du chercheur, elles semblent mettre les glossines marquées dans une condition d'infériorité par rapport au reste de la population. Ces glossines deviennent extrêmement repérables par leurs ennemis et prédateurs qui s'en emparent alors, de préférence aux autres. Il est impossible de préciser l'importance de ces destructions naturelles des mouches marquées, mais elle est certainement très grande, surtout aux saisons où elles ont tendance à se concentrer dans les gîtes qui leur conviennent. Nos observations n'ont pas permis de mettre en évidence une influence quelconque du marquage sur le comportement ultérieur des glossines.

4) Utilisation des mouches marquées.

(I) Application de la méthode des captures-recaptures pour l'évaluation des densités de population.

(I) Principe : le principe de cette méthode est théoriquement simple. Il consiste à marquer un lot d'animaux capturés, à les relâcher, et à les retrouver parmi un deuxième lot capturé après un certain délai. L'effectif de la population est donné par l'application de la formule : $P = \frac{M.T.}{m}$ où M est le nombre d'animaux marqués, T celui de ceux recapturés et m celui des marqués retrouvés parmi T. Les valeurs calculées de P par la formule précédente se situent entre deux limites (déterminées avec une probabilité de 95 p.I00) données par la relation :

$\frac{M}{P} = \frac{m}{T} \pm 2\sigma$ ou σ est l'erreur-standard égale à $\sqrt{\frac{I}{T} \cdot \frac{m}{T} \cdot \frac{T-m}{T}}$

(2) Historique. Cette méthode a été appliquée, avec plus ou moins de perfectionnements, à l'étude de populations de Mammifères, d'Oiseaux , de Poissons, de Mollusques et d'Insectes. Ses essais d'application sur les glossines sont

dûs à C.H.N. JACKSON opérant dès I933 sur G. m. morsitans et G. swynnertoni dans l'Est africain. Cet auteur a amélioré cette méthode par combinaison de plusieurs couleurs. A sa suite Ll. LLOYD (I936) travailla sur G. tachinoides, J.P. GALSGOW (I96I) sur G. fuscipes, D.L. JOHNS (I957-58) sur G. pallidipes, J.M.B. HARLEY (I958) sur G. m. morsitans, H.A.W. SOUTHON (I959) sur G. swynnertoni.

. Discussion de la méthode.

L'application de cette méthode suppose que l'on s'adresse à une population stable, sans émigration ni immigration, sans natalité ni mortalité et que la première capture d'un individu ne modifie pas son comportement et les conditions de ses recaptures. Pour se placer au plus près des suppositions relatives à la stabilité de la population, évidemment non réalisées dans la nature, il convient donc de choisir des délais suffisamment courts entre captures et recaptures pour que l'on puisse considérer l'effectif total comme modifié. Des délais de 48 heures apparaissent satisfaisants et ont été retenus pour l'évaluation de nos populations. Dans certains cas, des recaptures ont été faites après des délais variables et plus longs, mettant en évidence la disparition progressive (par dispersion ou mortalité) des mouches marquées et permettant de se faire une idée de la longévité de quelques individus isolés.

Cette méthode ne peut donner des résultats valables que si les nombres sont assez grands. Cette condition est difficile à réaliser; elle dépend du nombre de mouches disponibles de la population que l'on étudie, de celui des captureurs et surtout de la quantité de mouches marquées recapturées. Malgré notre équipe réduite de 4 captureurs, les quantités de mouches des premières et deuxièmes captures ont toujours été suffisamment importantes; seul le nombre de recaptures marquées (paramètre m) s'est parfois révélé insuffisant et les résultats aberrants alors obtenus ont dû être rejetés. N'ont été retenues que les observations où le rapport $\frac{T}{m}$ est le plus petit possible avec m supérieur à I0. Nous verrons que le principe d'échantillonnage choisi entraîne des captures de femelles dans des proportions toujours faibles; en conséquence,

les femelles marquées sont recapturées en petit nombre, non exploitable. Pour cette raison nous n'avons presque uniquement utilisé que les captures de mâles dans l'application de la formule.

(2) Détection des lieux de repos.

Après marquage, par l'une ou l'autre des méthodes décrites, les glossines sont nourries et relâchées à l'endroit même de leur capture. Elles se posent alors en des points particuliers de la végétation voisine qui constituent leurs lieux de repos. Leur détection est alors aisée et permet l'étude de leurs caractéristiques et des conditions qui déterminent le choix des glossines. Le jour même du lâcher, la presque totalité de celles marquées peut être retrouvée; leur diminution dans les jours suivants rend compte de leur dispersion et, comme nous le verrons, de l'action de prédateurs.

Grâce à la fluorescence des marques colorées, la détection des glossines pendant la nuit est possible avec l'aide d'une lampe portative génératrice de lumière ultra-violette. Nous avons utilisé la lampe ML 46 de la firme américaine " Ultra-Violet Products ", produisant des radiations de l'ordre de 3.600 A. de longueur d'onde (ondes U.V. longues), qui permet un repérage très facile, à condition de ne pas tenir la lampe à plus de 3 m de l'objet marqué.

Après un poudrage récent, les glossines peuvent déposer un peu de poudre, là où elles se posent; il est alors également possible de détecter ces dépôts, témoins de leur présence antérieure.

3º Conservés en grande cage.

Afin de mieux suivre les différentes phases de son cycle vital, nous avons essayé de maintenir dans un espace limité une population importante de G. tachinoides.

I) Principe de la construction de la cage.

Les montants de la cage étaient constitués de tubes verticaux de 6 m plantés dans les espaces séparant les arbres du gîte et réunis par des entretoises horizontales.

La structure ainsi réalisée était recouverte de grillage moustiquaire disposé également à la partie supérieure de la cage, constituant un plafond haut de 5,80m. Le périmètre à la base était de 29,50 m, l'entrée de la cage se faisant par une porte grillagée basculante de 0,80 x 0,90 m.

2) Situation de la cage.

La cage, placée dans le gîte S3 facilement accessible à proximité d'un village, enfermait trois Morelia d'aspect très différent à feuillage jointif. La végétation dominante voisine étant constituée de Morelia senegalensis auxquels se mêlent quelques Mitragyna inermis.

3) Utilisation de la cage.

Les observations n'ont pu y être réalisées que de Février à Juin, période où le gîte est libéré des eaux.

Selon leur origine, les mouches introduites ont été marquées différemment et leur alimentation assurée par un porc, une chèvre ou des lapins; mais les meilleures conditions de nourriture ont été réalisées par la présence des captureurs et de nous-mêmes.

Les mesures de température et d'humidité ont été régulièrement effectuées et les observations réalisées d'une manière continue par une équipe de surveillance constamment présente.

L'emploi de cette cage a été fort utile dans la recherche des conditions climatiques influençant les lieux de repos. Les trois arbres de la cage ne présentant pas le même attrait pour les glossines, chacun d'eux a été numéroté et leurs conditions de protection ont été étudiées séparément.

La limitation de la dispersion des mouches lâchées a permis de comparer les durées de survie de celles d'élevage et de mâles préalablement stérilisés. Ces expériences sont du plus grand intérêt dans les études de l'application pratique de la méthode de lutte par lâcher de mâles irradiés.

4) Critiques de la méthode de maintien des mouches en cage géante.

Contrairement à ce que l'on pouvait supposer à priori, il n'a pas été possible de conserver pendant plus d'une semaine l'effectif total mis en cage. Bien que les échappées doivent être considérées comme rares (elles ne se font qu'au moment des franchissements de la porte), la plus grande partie des glossines introduites disparaît très rapidement. Cette disparition est due à la présence de nombreux prédateurs très actifs : araignées et lézards principalement. D'autre part, comme nous le verrons plus loin, les glossines effectuent, à l'époque de l'année où ont été faites nos observations, des déplacements nocturnes hors des gîtes. Il est probable que la forte mortalité observée dans l'effectif des mouches de la cage ait pour cause l'impossibilité de changer de microclimat pendant la nuit. Cette mortalité est reconnue par les nombreux cadavres tombés au bas du grillage qui sont très rapidement la proie d'Hémiptères Pyrrhocorides du genre Dysdercus.

4º Disséquées au laboratoire.

I) Transport jusqu'au laboratoire.

Chaque glossine capturée est placée dans un tube contenant du sérum physiologique à 6 p.I000, stocké dans un bac renfermant de la glace. A l'arrivée au laboratoire, l'ensemble de l'échantillonnage est stocké en réfrigérateur, ce qui permet de différer les dissections.

2) Recherches effectuées.

(I) Détermination de l'âge physiologique des femelles.

La technique d'examen de l'appareil génital nécessite son extraction et l'observation de ses différentes parties : spermathèques, utérus, ovarioles et reliques folliculaires.

(2) Détermination de l'âge par usure des ailes.

Le degré d'usure des ailes des glossines capturées peut être apprécié aussi bien chez les mâles que chez

les femelles. Les mouches sont amputées de leurs ailes immédiatement montées entre lame et lamelle dans un milieu de montage classique.

III. Mouches d'élevage.

En quelques occasions, il a été possible de libérer, dans les gîtes ou dans la cage géante, des glossines préalablement marquées provenant de notre élevage de Farcha et de celui de Maisons-Alfort.

Ainsi ont pu être évalués les lieux de repos des mouches d'élevage, leur aptitude à survivre et à se comporter dans leur milieu naturel. De nombreux mâles, irradiés et stérilisés avant leur expédition de France, ont pu être observés de la même manière.

L'intérêt de cette étude de mouches d'élevage relâchées dans la nature et plus particulièrement des mâles stérilisés par irradiation, réside dans la recherche des possibilités d'application de la méthode dite du " mâle stérile " dans la lutte contre les glossines. Nos recherches écologiques devraient permettre d'envisager les modalités d'application d'une telle méthode contre G. tachinoides, méthode qui jusqu'à présent reste très théorique.

IV. Mesures microclimatiques.

Les mesures de température, hygrométrie et intensité lumineuse ont été effectuées en différents points caractéristiques des gîtes, à l'occasion des captures horaires, des recherches de pupes et de lieux de repos.

Les variations microclimatiques journalières ont ainsi pu être précisées dans les " couloirs" de captures (traduisant l'ambiance du gîte), à différents niveaux des arbres, en quelques points du sol à des profondeurs variables.

I. Mesures de la température.

Les mesures de température ambiante ont été faites

avec un psychromètre-fronde (marque CERF) à thermomètres à mercure (Fig. 20).

Dans le sol et le long des troncs où se reposent les mouches, les températures ont été mesurées à l'aide de fins thermomètres à mercure, à olive de petit volume permettant son introduction dans les anfractuosités. (Fig. 2I, Fig. 22).

Nous avons également utilisé des thermographes enregistreurs afin d'apprécier les variations thermiques nocturnes; malheureusement, ce genre d'appareil se dérègle assez facilement et ne nous a donné que des indications peu précises.

2. Mesures de l'hygrométrie.

L'emploi du psychromètre précédemment décrit permet de déterminer l'hygrométrie avec une précision de 5 p.I00. Toutes nos mesures relatives à l'activité des glossines ont été faites avec cet appareil.

L'acquisition d'un humiditest CHAUVIN-ARNOUX a facilité les mesures au niveau du sol, en profondeur et dans les anfractuosités végétales. L'humiditest est d'une très grande sensibilité et d'un emploi commode. Nous lui reprochons cependant de ne pouvoir apprécier les humidités relatives inférieures à 30 p.I00 qui sont souvent observées dans notre région d'études.

L'usage de l'hygromètre enregistreur à cheveux a dû être abandonné en raison de ses déréglages fréquents et de son infidélité dans l'échelle des valeurs à mesurer. Cet appareil n'est d'une utilisation acceptable que dans un court intervalle de part et d'autre de la valeur de réglage.

3. Mesures de l'intensité lumineuse.

L'utilisation d'une cellule photoélectrique Lunasix 3 nous a facilité l'estimation de l'intensité lumineuse. Cet appareil ne constituant pas un véritable photomètre, nous n'avons retenu le plus souvent que les indications données par son échelle de sensibilité, graduée de 0 à 22. La correspondance avec les unités photométriques donnée par le constructeur est indiquée dans le tableau suivant (tabl. I7).

Graduations de la cellule	Unités photométriques	Graduations de la cellule	Unités photométriques (Lux)
I	0,I7	I2	350
2	0,35	I3	700
3	0,7	I4	I400
4	I,4	I5	2800
5	2,8	I6	5500
6	5,5	I7	II000
7	II	I8	22000
8	22	I9	44000
9	44	20	88000
I0	88	2I	I75000
II	I75	22	350000

Dans la mesure du possible, la cellule a toujours été utilisée dans les mêmes conditions (posée au sol et dirigée vers la source lumineuse en essayant de déterminer la valeur moyenne des variations de l'intensité lumineuse perçue, variations provoquées par les mouvements du feuillage.

Dans le développement nous donnons les intensités lumineuses en Lux, sauf pour les distributions en classes où elles sont exprimées en indices indiqués par la cellule photométrique.

CHAPITRE II

ECOLOGIE ET COMPORTEMENT DE G. TACHINOIDES

Nous étudierons successivement les relations des populations de G. tachinoides avec le milieu, leurs adaptations à ses variations et les conséquences d'une modification trop intense de celui-ci. Ces observations conduiront à envisager l'évolution des populations au cours des saisons.

Première partie : RELATIONS DES GLOSSINES AVEC LEUR MILIEU

A. STADES PREIMAGINAUX.

I. Lieux de Ponte.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Description générale.

Tous les auteurs s'accordent à reconnaître que, dans la nature, les pontes des glossines ont lieu à terre.

G. morsitans ?

Les endroits où les femelles déposent leurs larves sont le plus souvent situés dans les habitats normaux des adultes et répondent généralement à des conditions favorables au futur développement de la pupe. Ils présentent les caractéristiques générales suivantes :

- protection d'une insolation intense par des feuillages plus ou moins élevés, des plantes basses, des troncs abattus, des cavités naturelles du sol ou des arbres;

- un sol meuble en surface, souvent piétiné par les animaux et recouvert de feuilles, reposant sur un substrat profond plus humide.

Les pupes de G. fuscipes, espèce de galeries forestières, se trouvent sous une végétation basse de un à deux mètres de hauteur donnant une ombre dense et non sous les arbres élevés dépourvus de branches basses (W.F. FISKE, I920).

Chez les populations péridomestiques de G. tachinoides étudiées par D.A.T. BALDRY (I964-67-69), les pupes sont localisées au pied des palmiers, des pallissades ou sous les pots en terre proches des habitations

2. Nature du sol.

La répartition des pupes semble liée à la texture du sol, argileux ou sableux.

Sur 8000 pupes de G. tachinoides récoltées au Nigéria, la répartition s'établit ainsi : 7.240 dans du sable grossier, 525 dans du sable fin, II3 dans la cendre de bois, 80 dans les crevasses de boues séchées, 8 dans le torchis, 2 dans le gravier (W.B. JOHNSON et L.L. LLOYD, I923).

Selon D.J. LEWIS (I934), la taille optimum des particules du sol doit être comprise entre 0,2 et I mm pour G. m. submorsitans et G. tachinoides.

3. Caractéristiques thermo-hygrométrique.

Au niveau des lieux de ponte riverains de G. morsitans les variations d'humidité sont de 48 à 84 p.I00 (P.R. ATKINSON, I97I).

4. Variations des lieux de pontes.

Les lieux de ponte sont variables d'une saison à l'autre. Pour les espèces de galeries forestières, les déplacements des lieux de ponte s'accompagnent de différences sensibles dans le nombre de pupes décelables : nombreuses et concentrées en saison sèche, rares en saison des pluies du fait d'une plus grande dispersion des pontes (W.P. LANGRIDGE, R.J. KERNAGHAN et P.E. GLOVER, I963).

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Situation.

A Kalamaloué, les pupes de G. tachinoides se rencontrent en règle générale dans les gîtes fréquentés par les adultes, dans des endroits protégés de l'insolation par les voûtes végétales peu élevées des arbres Mitragyna et Morelia. Au niveau des lieux de ponte, l'ombre n'est pas toujours très dense et les sous-bois sont souvent dégagés, faciles d'accès; les animaux sauvages peuvent s'y déplacer et s'y coucher. En période de fortes chaleurs, lorsque le feuillage supérieur est moins touffu, les pupes sont dissimulées dans les dépressions à sous-sol encore humide, en bordure des gîtes, où persistent des plantes serrées, telles que Mimosa pigra.

2. Nature du sol.

Deux types fondamentaux de lieux de ponte peuvent être distingués selon la nature du sol.

Les langues de sable de certains gîtes comptent de très nombreuses pupes après la baisse des eaux d'inondation. Dans le gîte C5 leur présence n'y est cependant pas prolongée au-delà des mois de saison fraiche (Novembre, Décembre et Janvier). Dans le gîte C3, d'un niveau moins élevé, les nappes sableuses hébergent des pupes dès le retrait des eaux (Janvier), jusqu'en Mars.

Pendant la plus grande partie de l'année, les pupes sont récoltées dans les couches superficielles des sols argileux qui ont été ameublis par les passages répétés d'animaux ou lorsque la saison est trop rigoureuse, au plus profond des fentes de rétraction de l'argile, mais toujours sous les couverts végétaux.

3. Microclimat.

Les pupes de G. tachinoides se trouvent enfouies dans le sol à des profondeurs variables, le plus souvent à la limite de la couche meuble superficielle et de la couche compacte profonde plus humide.

Des mesures de températures et d'humidité ont été effectuées au niveau des pupes dans ces gîtes sableux et argileux.

I) Dans les sols sableux :

+ en Novembre, au gîte C5, alors que la température ambiante atteint 25º, celle au niveau des pupes n'est que de 20º5 avec une humidité de 80 p.I00, pratiquement constante au cours de la journée;

+ au gîte C3, en Janvier, plus tardivement libéré des eaux, les pupes se trouvent en quelques endroits sableux à 20º et 70 p.I00 d'humidité.

2) Dans les sols argileux du gîte C3 :

+ en Janvier nous avons observé trois lieux de pontes à des situations différentes : sur une proéminence sous Crateva, à mi-pente et dans un bas-fond sous Morelia. La température ambiante étant de 27º, nous avons trouvé des pupes : au premier lieu à 2Iº avec 60 p.I00 d'humidité, au deuxième à 2Iº avec 70 p.I00, au troisième à 20º avec 75 p.I00. Dans tous les cas, des sondages à I0 cm de profondeur, dans le substrat argileux compact, indiquent près de 80 p.I00 d'humidité;

+ bien plus tard, en saison chaude (Mars-Avril), les pupes se rencontrent dans les dépressions sous des mottes argileuses où la température ne dépasse pas 33º et où l'humidité est encore de 60 p.I00. Aux mêmes endroits, la surface du sol est à 38º avec moins de 30 p.I00 d'humidité relative, et à 20 cm de profondeur, la température est de 27º et l'humidité de 70 p.I00.

Les températures auxquelles sont soumises les pupes se maintiennent entre I9º et 25º pour les mois les plus froids et 23º et 33º pour les plus chauds. Elles varient toujours dans des limites extrêmes beaucoup plus étroites que celles du gîte et, pour l'ensemble de l'année, les plus grands écarts dans le sol ne dépassent guère une quinzaine de degrés contre une trentaine pour les variations ambiantes. Dans les gîtes, les larves sont ainsi pondues dans des lieux où les variations thermiques ont une faible amplitude journalière oscillant autour d'une valeur moyenne placée entre 22º et 28º selon les saisons. La température de 25º choisie généralement dans les élevages de glossines se situe à la moyenne des écarts maximaux annuels observés dans les gîtes.

4. Variations

Les gîtes à pupes des galeries forestières varient selon les saisons, suivant ou précédant les mouvements de descente et de montée des eaux d'inondation.

. En saison des pluies les lieux de ponte sont difficilement discernables; les pontes sont distribuées çà et là sans concentration particulière, sur les parties exondées protégées. Les récoltes de pupes sont alors exceptionnelles, en quantité infime, hors de proportion en regard du nombre élevé de mouches adultes rencontrées.

. Tout le reste de l'année, les larves sont pondues dans les gîtes sableux ou argileux.

- Les pupes n'abondent dans le sable que pendant une période limitée de l'année. Elles ne sont présentes dans un même lieu de ponte que pendant environ un mois, en saison fraiche, après le retrait des eaux. Ceci s'explique aisément : le sable perd rapidement son eau d'imbibition et la voûte végétale des Mitragyna s'éclaircit progressivement, éliminant les conditions favorables à la ponte et au maintien des pupes.

- Les gîtes de terrain argileux inondés pendant près de six mois conservent beaucoup plus longtemps le possibilité d'héberger des pupes. La partie profonde du sol restitue lentement l'eau qui l'a imbibée et conserve pendant plusieurs mois une humidité élevée dans les couches superficielles.

Les délais pendant lesquels les pupes peuvent se rencontrer en un même lieu sont variables. Ils sont liés à la durée de persistance d'un taux élevé d'humidité dans le sol. La protection de l'insolation à la surface du sol

limite les élévations thermiques et l'intensité d'évaporation. Au niveau des pupes, la température est maintenue relativement basse par l'évaporation de l'eau retenue dans le substrat à humidité élevée. L'évolution favorable des pupes est assurée tant que persiste l'association de ces conditions thermo-hygrométriques. Elle ne pourra être entravée que par une modification importante, occasionnelle de celles-ci, ou par l'action d'un parasite ou d'un prédateur.

Les lieux de ponte situés dans les endroits où l'humidité du sol se maintient élevée pendant une longue période renferment des pupes de tous âges. Lorsque cette humidité décroit rapidement (sols argileux pendant la forte chaleur en fin de saison sèche, sols sableux libérés progressivement par la décrue) des pupes jeunes sont trouvées dans les parties les plus humides non saturées, alors que dans les zones plus sèches ne se rencontrent que des pupes vides et âgées. Les larves semblent ainsi être pondues de préférence dans les parties ombragées des gîtes où le sol est le plus humide, sans toutefois atteindre la saturation. Ceci s'accorde avec le fait qu'une humidité élevée est nécessaire aux pupes en début de pupaison, à une période de leur développement où les pertes par déshydratation sont les plus importantes.

DISCUSSION.

Nos observations personnelles sur les stades préimaginaux de G. tachinoides à Kalamaloué permettent de préciser les points suivants :

- les pupes de G. tachinoides se trouvent à terre en des endroits particuliers appelés lieux de pontes;
- les lieux de pontes de G. tachinoides sont toujours protégés de l'insolation par le feuillage des arbres et des arbustes ou par les plantes basses des clairières ou des bordures de gîte. L'ombre qui y règne n'est jamais très dense. Ils ne s'étendent jamais dans la profondeur des formations végétales obstructives courant au ras du sol que les glossines ne peuvent atteindre en volant;
- le sol des lieux de pontes est sableux ou argileux. Au niveau des pupes la température, comprise entre I9º et 33º selon les saisons, est toujours largement inférieure à celle ambiante et l'humidité élevée, s'étale entre 50 et 80 p.I00. La profondeur d'enfouissement des larves dépend de la structure du sol et de ses caractéristiques microclimatiques au moment de la ponte; elle varie de zéro à I0 cm. Les larves s'immobilisent à la limite de la couche superficielle meuble et sèche et de la couche profonde compacte plus humide;

- les jeunes pupes sont souvent récoltées dans les lieux où l'hygrométrie est la plus forte par rapport à celle des endroits où se trouvent les plus âgées. Ce fait confirme la nécessité d'un taux élevé d'humidité au début de la pupaison, comme cela a été observé au laboratoire.

Nos conclusions rejoignent sur un grand nombre de points celles établies par d'autres observateurs. Pour toutes les espèces de glossines les lieux de pontes varient d'une saison à l'autre, les pupes peuvent subir des altérations mortelles ou être victimes de parasites et de prédateurs. Tous les auteurs signalent également l'importance de la nature et de la protection des lieux de pontes qui diffèrent cependant selon les exigences de chaque espèce.

Ces études sur G. tachinoides ont permis de préciser les caractéristiques microclimatiques des lieux de ponte et de confirmer la nécessité d'un taux élevé d'humidité en début de pupaison.

II. Altération des pupes.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

T.A.M. NASH (1939) constate dans le Nord de la Nigéria que les périodes où les femelles de G. morsitans abandonnent leurs lieux de ponte habituels coincident avec le début de l'apparition des mortalités en pupes.

A. VEY (1971) a mis en évidence, dans les pupes altérées de G. fusca congolensis, provenant de République centrafricaine la présence de germes (champignon et bactérie), pathogènes et mortels : Absidia repans V. Tiegh et Penicillium lilacium Thom.

Les altérations des pupes se caractérisent pondéralement par une diminution de poids. W.H. POTTS (1933) en déduisit une méthode de séparation des pupes par immersion dans des liquides de densités différentes.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Au laboratoire, maintenues dans une ambiance trop humide proche de la saturation ou trop sèche, les pupes subissent des altérations mortelles.

Dans la nature, de telles altérations peuvent se rencontrer. Nous ne les avons observées qu'en saison sèche. Au mois de Mai nous avons ainsi pu mettre en évidence, par dissection dès retour au laboratoire, 6 pupes altérées parmi les 18 récoltées en un même lieu (33 p.100). Les défauts présentés sont les mêmes que ceux qui ont été décrits par NASH.

L'origine de telles altérations peut se trouver :

- dans des lieux de ponte ou l'humidité a atteint par sa décroissance un niveau inférieur à celui indispensable à la survie des pupes;

- dans des bouleversements des lieux de ponte, par destruction de la végétation protectrice (passage d'éléphants) ou par déplacement des pupes (passages de divers animaux), les exposant à une plus forte insolation et à une dessication intense. Les I8 pupes mentionnées ci-dessus provenaient d'un endroit peu ombragé où la plupart d'entre elles se trouvaient pratiquement à la surface du sol.

Les pupes mortes peuvent se déceler par pesée, les altérations s'accompagnant d'une perte de poids importante. Nous avons ainsi remarqué que les pupes de G. tachinoides pesant moins de I0 mg présentaient toujours un contenu mort, affecté de l'une des anomalies citées plus haut.

CONCLUSION.

Lorsque l'humidité du sol décroit progressivement pour devenir inférieure au taux minimum nécessaire à la viabilité, le contenu des pupes meurt

III. Prédateurs et parasites de pupes.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

Dans leur milieu naturel les pupes de glossines sont fréquemment parasitées par des Insectes appartenant aux ordres des Hyménoptères et des Diptères.

· Dans la liste abondante de ces parasites, les Hyménoptères Eulophidae du genre Syntomosphyrum, Mutillidae du genre Mutilla et les Diptères Bombyliidae du genre Thyridanthrax sont les plus fréquemment signalés, parasitant notamment G. m. morsitans, G. pallidipes, G. palpalis, G. brevipalpis, G. austeni, G. m. submorsitans, G. tachinoides.

· Quelques espèces appartenant aux familles d'Hyménoptères des Béthylidae, Braconidae, Calliceratidae, Chalcidae, Diapriidae, Eupelmidae, Perilampidae, Pteromalidae, ont parfois été signalées comme parasites de pupes, mais beaucoup moins régulièrement.

En tant que prédateurs des stades préimaginaux, les Formicidae occupent, avec quelques Coléoptères une place importante parmi les Invertébrés. Les fourmis du genre Euponera (E. senraarensis) et Paltothyreus (P. tarsatus) s'attaquent respectivement aux larves de G. morsitans et G. palpalis, (W.A. LAMBORN, I9I5 - G.D.H. CARPENTER, I9I2); celles du genre Pheidole ont pu être

observées, détruisant jusqu'à 38 p.IOO de pupes de G. swynnertoni (J. FORD I940). Les coléoptères considérés comme destructeurs de pupes appartiennent aux familles des Carabidae, Elateridae, Melyridae (W.F. FISKE, I920, T.A.M. NASH, I933). Parmi les vertébrés, les pintades sauvages et les francolins sont soupçonnés d'être d'importants consommateurs de pupes (P.A. BUXTON, I955) ainsi que les musaraignes et les mangoustes (C.F.M. SWYNNERTON I92I-I936).

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

On peut observer un parasitisme des pupes de G. tachinoides à Kalamaloué par des Hyménoptères du genre Synthomosphyrum et des Diptères Bombylides Thyridanthrax. Ces parasites n'ont été mis en évidence qu'à certaines saisons : en Décembre pour les premiers, de Décembre à Mai pour les seconds, soit par dissection des pupes ou après attente des éclosions.

Nous n'avons pas décelé de prédateurs de pupes parmi les vertébrés, mais il est possible que les pintades, souvent abondantes dans les gîtes, en prélèvent un certain nombre, des traces de grattage étant souvent présentes sur les lieux de ponte.

L'importance du rôle des parasites et des prédateurs sera développée lors de l'étude des populations.

CONCLUSIONS.

En saison chaude et sèche les pupes sont fréquemment parasitées par le Diptère Bombylide Thyridanthrax beckerianus Bezzi.

B. STADES IMAGINAUX.

Considérations générales sur les manifestations de la présence de G. tachinoides.

Glossina tachinoides se manifeste dans les zones où l'association d'un certain nombre de conditions, climatiques, végétales et animales constitue un milieu dans lequel elle peut survivre et se reproduire. Ces zones se limitent généralement à des groupements végétaux ripicoles que nous avons définis antérieurement comme gîtes, réalisant un mésoclimat convenable et fréquentés par une faune de Vertébrés largement représentée. Permanents ou temporaires, les gîtes de Kalamaloué ne sont pas tous constamment occupés par G. tachinoides au cours de l'année en raison des modifications climatiques et des variations de niveau du Chari.

L'observation de l'état d'une population de tsé-tsé dans un gîte, à un instant donné, conduit à la mise en évidence de mouches au repos et de mouches en déplacement.

Les mouches au repos sont, soit en état de somnolence sous l'effet de conditions climatiques extrêmes ou de la digestion, soit en état de veille, à l'affût.

. Dans le premier cas les tsé-tsé occupent des situations bien particulières où elles restent indifférentes à toute sollitation extérieure Elles sont considérées alors en état de repos complet.

. Dans le deuxième cas, elles sont dites en repos temporaire, prêtes à prendre leur essor, à se mettre en mouvement vers tout objet, vivant ou non, animé ou non, qui se trouve dans leur champ visuel et les attire. Elles peuvent, selon sa nature, s'y nourrir, s'y poser momentanément ou se laisser transporter loin de leur point de départ. Ce dernier mode de déplacement, passif, pendant lequel les glossines sont en repos temporaire, prend parfois une importance considérable en permettant une dispersion lointaine.

Ces positions de repos temporaire caractérisent un des aspects de la période d'activité des glossines. L'autre aspect est constitué par leurs mouvements propres qui résultent de plusieurs motivations dont les principales sont : la recherche d'un hôte nourricier pour les deux sexes, celle des femelles pour les mâles et de lieux de ponte pour les femelles; traduisant la nécessité de répondre à d'impératifs besoins physiologiques : s'alimenter, s'accoupler, pondre.

I. Lieux de repos de G. tachinoides

Nous adopterons sans réserve la classification de H. DAVIES (1967) qui distingue les véritables lieux de repos (true resting sites), nocturnes ou diurnes, où les glossines restent totalement inactives et indifférentes, même à jeun, à la présence d'hôtes nourriciers, des lieux de surveillance (watching sites), de chasses ou de poursuite, où les tsé-tsé ne sont pas en repos absolu, mais au contraire en position d'attente au cours de leur période d'activité.

Dans ce chapitre, il ne sera question que des glossines en condition de repos complet. Leur passage à l'état de repos temporaire sera examiné aux chapitres des activités et déplacements.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

Les études des lieux de repos des glossines ont été nombreuses et consacrées aux espèces les plus répandues.

I. Nature des lieux de repos.

Dans les galeries forestières, les glossines en position de repos complet sont observées sur les arbres et les buissons constituant ou bordant les gîtes.

2. Emplacements des mouches au repos.

Les lieux de repos ont été observés de jour et de nuit.

. Le jour, les glossines se placent au repos à des hauteurs variables, sur les faces inférieures des branches horizontales ou obliques et sur les troncs des arbres ou des arbustes.

- Les hauteurs de repos varient de 2 à 4 m du sol pour G. morsitans (K.J.R. MAC LENNAN et W.W. KIRBY, I958; P.J. AITCHISON, I966), mais peuvent être inférieures à I,25 m aux heures chaudes. B. MOISER (I9I2) trouve G. tachinoides répartie principalement entre I5 et 20 cm du sol, parfois au-dessus, mais jamais au-delà de 3 m.

- G. longipennis et G. brevipalpis se placent plus volontiers sur les parties basses de la végétation, à proximité des sentiers suivis par le gibier (W.P. LANGRIDGE, I960).

. La nuit les points de repos sont généralement situés à des hauteurs plus élevées, constitués par les feuilles et les petites tiges des arbres mais jamais par les troncs et les grosses branches.(H.A.W. SOUTHON, I959; G.R. JEWELL, I956-58; W.A. MAC DONALD, I960, respectivement pour G.swynnertoni, G. palpalis et G. morsitans). P.E. GLOVER (I96I) a observé G. tachinoides dans les mêmes localisations, mais vers 0,90-I,20m, parfois plus haut.

La détection nocturne des glossines au repos est facilitée par leur marquage préalable, mais peu de mouches marquées sont retrouvées : G.G. ROBINSON (I965) ne retrouve que I6 p.I00 des 500 G. morsitans marquées.

Il n'y aurait pas de différence dans le choix et la hauteur des lieux de repos entre les mâles et les femelles (observations de G.R. JEWELL avec G. palpalis).

3. Composition des populations au repos.

La composition des échantillons de mouches prises au repos diffère de celle des prélèvements effectués au cours des séances de captures au filet. Il y a généralement prédominance de femelles et de mâles gorgés (F. ISHERWOOD, I957; D.A.T. BALDRY, I970). Mais la proportion des sexes varie

au cours de l'année (F. ISHERWOOD et B.J. DUFFY, I958).

4. Températures et lieux de repos.

La température au niveau des lieux de repos de G. morsitans est inférieure de 6 à I0º à celle de l'air ambiant (P. BLASDALE, I960).

R.P.D. PILSON et B.M LEGGATE (I962) ont noté qu'en saison chaude G. pallidipes n'utilise les lieux de repos des branches d'arbres ou d'arbrisseaux au-dessus de 0,90 mètres que le matin ou au moment du coucher du soleil. Quand la température de l'air dépasse 30º, les glossines amorcent un mouvement de descente vers le bas des troncs, les bois tombés ou les troncs de racines des grands arbres.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Modalités d'observations.

Iº Lieux d'observations.

G. tachinoides au repos a été observée dans les gîtes C5, C3, C6, S2 et S3 de la Réserve de Kalamaloué; à l'intérieur des gîtes eux-mêmes (observations diurnes) et parfois hors de ceux-ci, mais dans leur voisinage immédiat (observations nocturnes). L'installation de la cage géante dans le gîte S3 a permis, en réduisant la dispersion de mouches, d'en observer un plus grand nombre dans des conditions ambiantes identiques.

Les lieux de repos que nous avons ainsi été amenés à étudier se situaient sur les différentes parties des arbres caractéristiques des gîtes : Mitragyna inermis pour C5, Morelia senegalensis pour la cage de S3, C3, végétation arbustive ou herbacée à l'extérieur de ce dernier gîte où la plupart des mesures ont été effectuées.

2º Epoques d'observations.

Pour chacun des gîtes étudiés, les observations ont été faites aux périodes où les glossines apparaissent les plus nombreuses et sont le plus aisément décelables; c'est-à-dire lorsque les conditions climatologiques ambiantes sont défavorables aux déplacements des mouches et les maintiennent immobiles et relativement concentrées. Le gîte C3 a été étudié en saison chaude et les observations ont été faites de jour et de nuit.

Le gîte C5 a pu être prospecté en hiver, dès le retrait des eaux d'inondation du Chari, lors de la réinstallation de la population de G. tachinoides.

Tab. I8 - Périodes d'études des lieux de repos.

Ta / H.R. %	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
0-I0																	
I0-20								Mars	Mars	Mars	Mars	Mars	Mars	Avril	Mars	Avril	Avril
20-30				Janv. / Avril	Janv.	Janv. / Mars	Janv. / Mars	Févr. / Mars	Mars	Mars	Mars	Mars	Mars	Mars / Avril		Avril	
30-40	Janv.	Janv.	Janv.					Avril	Avril		Avril	Avril	Avril	Avril			
40-50								Avril		Avril	Avril	Avril / Juin					
50-60				Avril				Avril	Avril	Avril	Juin						
60-70						Avril		Avril	Avril	Juil.	Juil.	Juil.					
70-80																	
80-90			Août	Août													
90-I00																	

\ au gîte C3

<u>sans indication</u> : au gîte C3 et cage S3

Par contre, les recherches de mouches au repos se sont révélées le plus souvent infructueuses pendant la saison des pluies et lors de leur dispersion qui s'opère dans la végétation variée de la savane environnante au cours de la période d'inondation fluviale.

Le tableau ci-contre (tab. 18) indique les périodes de l'année où l'étude des lieux de repos a pu être réalisée, en rapport avec les températures et humidités relatives ambiantes correspondantes. Ce tableau montre, en outre, les relations thermohygrométriques caractéristiques des mois d'observations.

3º Conditions d'observations.

1) Repérage des mouches au repos.

L'homochromie presque parfaite entre les mouches et leur support rend leur repérage difficile lorsqu'elles sont au repos. De nombreuses observations ont cependant pu être faites sans artifice; mais le plus souvent nous avons procédé à leur marquage, après capture et avant relâcher, par une tache de peinture luminescente placée sur le thorax ou par poudrage. La détection des mouches et la distinction des sexes, marqués différemment a été ainsi rendue beaucoup plus aisée. Nous avons démontré par ailleurs que ce type de marquage ne modifiait en rien le comportement de la glossine vis-à-vis de sa recherche des lieux de repos. Ce procédé s'est révélé parfaitement adapté à la recherche des tsé-tsé à l'obscurité avec l'aide de la lampe à radiations ultraviolettes. Le repérage nocturne a été effectué dans les gîtes normaux et dans celui plus réduit constitué par la cage du gîte S3.

2) Mesures de la hauteur des lieux de repos.

La hauteur des lieux de repos a été établie par la mesure de la distance verticale entre l'emplacement de la mouche et le sol. Quelques glossines dérangées par la manipulation effectuaient un léger déplacement et retrouvaient immédiatement un autre endroit favorable voisin du précédent, pouvant donner lieu à une nouvelle mesure.

3) Mesures des facteurs climatologiques ambiants.

Les glossines changent de lieux de repos selon les heures de la journée; les observations suggèrent que ces changements s'effectuent sous l'action de divers facteurs extrinsèques parmi lesquels la température (Fig. 20), l'humidité, la luminosité ambiantes semblent à priori les plus influents. Ces facteurs ont été mesurés dans les gîtes aux moments des relevés des hauteurs des points de repos des mouches.

4) Estimations des conditions microclimatiques des points de repos.

L'appréciation de chacun des trois facteurs nommés précédemment au niveau des points précis où les glossines conservent leur immobilité n'est pas toujours aisée. Il a cependant été possible de pratiquer quelques mesures à différents niveaux des troncs et en d'autres points particuliers (creux, fissures etc.) en période chaude de Mars à Juin.

2. Résultats.

Iº Mode d'expression des résultats.

Les observations relatives à l'étude des lieux de repos de G. tachinoides dans la réserve de Kalamaloué sont d'ordre qualitatif et quantitatif.

Les résultats chiffrés concernent l'étude des hauteurs de points de repos et leurs variations en fonction des conditions climatologiques, locales, dans les gîtes : température, humidité, luminosité ambiantes et aux niveaux où se posent les mouches.

I) Hauteurs des points de repos.

Ces hauteurs, très variables, s'étalent entre 0 et 4 mètres depuis le sol; les plus élevées sont limitées à la hauteur de la voûte végétale des arbres des gîtes. Toutes les mesures ont été regroupées par classes conformément au tableau suivant (tabl. I9); les résultats y trouveront leur place dans les classes de hauteurs correspondantes.

Tab. I9 - Classes des hauteurs de repos.

Classes	Hauteurs (en cm)	Moyennes des classes (en cm)
I	de 0 à 24	I2
2	de 25 à 49	37
3	de 50 à 74	62
4	de 75 à 99	87
5	de I00 à I24	II2
6	de I25 à I49	I37
7	de I50 à I74	I62
8	de I75 à I99	I87
9	de 200 à 224	2I2
I0	de 225 à 249	237
II	de 250 à 274	262
I2	de 275 à 299	287
I3	de 300 à 324	3I2
I4	de 325 à 349	337
I5	de 350 à 374	362
I6	de 375 à 400	387

2) Températures et humidités.

Les températures et humidités ambiantes sont mesurées au psychromètre fronde. Les températures sont ainsi obtenues avec une précision telle qu'il est possible de les grouper par classes d'un degré dont la valeur moyenne est exprimée en degrés entiers. L'estimation des humidités par cette méthode est moins précise; nous les avons groupées par classe de IO en IO p.IOO avec des moyennes de classes de I5 p.IOO, 25 p.IOO, etc.. Pour chacune des classes de températures et d'humidités ambiantes, les moyennes de hauteurs de repos correspondantes ont été calculées avec leur intervalle de confiance.

Les températures au niveau des lieux de repos sont données par des graphiques indiquant leurs variations selon les heures et les différents niveaux considérés (Fig. 2I et 22). L'appréciation de l'humidité dans ces conditions n'a pu être faite que par quelques mesures dispersées.

Ne disposant pas d'appareil permettant de mesurer l'humidité ponctuelle, nous avons tenté cependant quelques sondages avec l'Humiditest, au plus près des points de repos.

2º Présentation des résultats.

I) Qualitatifs.

(I) Nature des emplacements recherchés par les mouches au repos.

Le plus souvent G. tachinoides au repos se rencontre sur les troncs et les branches des arbres constituant les gîtes. Parfois, dans des conditions extrêmes, on peut la rencontrer dans le feuillage, au niveau des brindilles, feuilles et fruits, à des hauteurs élevées (saison fraiche, nuit), ou au contraire dans des fourrés bas extérieurs aux gîtes (saison chaude, nuit).

La section du support végétal importe peu et dépend de la hauteur choisie par la mouche. Il est évident que plus les mouches sont basses, plus le diamètre de la branche est important et inversement. Parfois même, des mouches peuvent être observées à terre, dans des endroits particulièrement protégés.

Il semble que les glossines recherchent de préférence la végétation vivante; celles, peu nombreuses, aperçues sur les branches, brindilles ou souches mortes sont généralement des mouches en repos temporaire.

(2) Situation des mouches sur leur support végétal.

Les zones recherchées par G. tachinoides pour un repos prolongé se situent le plus souvent au niveau des parties des branches ou des troncs protégées du soleil et du vent. Pour rechercher les conditions les plus favorables elles se déplacent parfois, soit en marchant sur quelques centimètres soit en effectuant un petit vol autour du support.

(3) Position des mouches.

Au repos, G. tachinoides se place de telle sorte que sa tête soit toujours plus haute que son abdomen. Très peu ont été vues la tête en bas et étaient alors en immobilité temporaire; cette position nous apparaît donc tout à fait exceptionnelle. Les glossines se rencontrent sur des supports verticaux ou sur les parties inférieures des troncs et branches obliques ou horizontales, jamais sur les parties supérieures.

(4) Groupements des mouches.

Lorsque la température dans les gîtes est basse, les mouches au repos se répartissent en des points traduisant une grande dispersion; il en est de même pour les glossines observées la nuit.

Par contre, pendant les périodes les plus chaudes, on assiste à une concentration des tsé-tsé dans certains endroits caractéristiques particulièrement bien protégés : bases des troncs, creux et anfractuosités proches du sol. Leur densité peut alors y être très élevée; on a ainsi pu dénombrer jusqu'à 30 G. tachinoides sur des surfaces de l'ordre de 200 cm^2. Il est également remarquable d'observer de tels groupements sur quelques arbres seulement, des troncs voisins offrant apparemment un microclimat identique étant dépourvus de mouches.

Les causes exactes de ces rassemblements de glossines au repos restent inconnues.

- Le fait qu'ils soient particulièrement remarquables aux moments les plus chauds de l'année laisse penser que les endroits préférés par les mouches sont ceux les mieux protégés, possédant un microclimat particulièrement favorable et qu'ils constituent alors les meilleurs lieux de survie aux rigueurs climatiques de l'époque.

- Parfois, les arbres recherchés sont ceux sous lesquels on peut trouver des traces bien marquées du passage ou du stationnement prolongé d'animaux sauvages (sol très piétiné, empreinte du corps, excréments). Ces lieux de repos, proches d'un hôte nourricier, peuvent témoigner d'un minimum de déplacement des mouches pour regagner leur point de repos après leur repas.

- Le plus souvent, les arbres où s'observent de telles accumulations de glossines sont en bordure des gîtes et la partie du tronc où elles se placent est celle orientée vers les clairières ou les coulées d'animaux. Là encore, l'emplacement de repos semble lié à la proximité de l'hôte.

Ces remarques peuvent être également justifiées par l'observation des glossines au repos sur les Morelia différents circonscrits

par la grande cage. L'un d'eux attire un nombre de mouches beaucoup plus élevé que les autres; sa situation en bordure, sa végétation basse et bien fournie, la présence d'un porc attaché en permanence sont les facteurs qui paraissent déterminer une attraction plus nette sur les tsé-tsé.

(5) Etat physiologique des mouches au repos.

On rencontre au repos les deux sexes, à jeun ou en digestion; les femelles pouvant être observées à différents stades de gestation. L'état physiologique de G. tachinoides se révèle sans influence sur le choix de la hauteur et du lieu de repos.

Aux périodes les plus chaudes de l'année (Avril, Mai, Juin) nous avons noté plus de mâles que de femelles en état d'immobilité prolongée. Le test du " chi^2 " appliqué à 746 mâles et 436 femelles capturés est hautement significatif : $chi^2 = 8I,3$. De même, sur un total de I.483 mouches au repos, I.025 d'entre elles ont été trouvées gorgées. Le test du " chi^2 " là aussi hautement significatif (= I08,3) permet de conclure à la prédominance de G. tachinoides en cours de digestion sur celles à jeun.

2) Quantitatifs.

(I) Hauteurs de repos.

(I) Nombre de glossines étudiées.

Plusieurs milliers de glossines ont pu être observées au repos, mais seulement 3.538 ont permis des études convenables : I.590 ont été capturées pour la détection de l'origine des repas de sang; I.849 autres observations ont été accompagnées des mesures de hauteurs de repos diurnes, en relation avec les facteurs climatiques (I08 sur les Mitragyna, I.74I sur les Morelia) et 99 G. tachinoides ont été détectées la nuit. Leur répartition selon les gîtes et les sexes est donnée dans le tableau suivant (tab. 20).

L'intérêt de cette étude réside dans l'appréciation de l'influence des facteurs climatiques ambiants sur la hauteur des points de repos de G. tachinoides, puis dans la détection de leurs conditions microclimatiques. Les résultats particulièrement nets ont été obtenus par les observations faites de jour, alors que celles pratiquées la nuit n'ont, en raison de leur petit nombre, qu'une valeur indicatrice. Tous les résultats cités ici seront analysés au paragraphe suivant.

Tabl. 20 - Répartition des glossines selon les lieux de repos.

	Gîte	Type de végétation	Mâles	Femelles	Non sexées	Total par gîte
Repos diurnes (I.849)	C5	Mitragyna	27	50	3I	I08
	C3	Morelia	200	I09	-	309
	S2		25	36	-	6I
	C6		46	I4	-	60
	S3		3I0	385	6I6	I.3II
	Total	gîtes Morelia	58I	544	6I6	I.74I
Repos nocturnes (♂)	C3	Morelia	8	8	5	2I
	Cage S3	Morelia	33	8	-	4I
		grillage			37	37
	Total		4I	I6	42	99
Total général			639	6I0	689	I 948

② Lieux de repos diurnes (Fig. 23).

La différence d'aspect entre les gîtes à Mitragyna et à Morelia nous a orienté vers une étude distincte de la variation des hauteurs de repos sur chacun d'eux.

a. Gîtes à Morelia.

Ces gîtes présentent une très grande homogénéité de structure et les mouches y sont présentes pendant 6 à 7 mois consécutifs. Les études y ont été envisagées selon trois aspects :

- ensemble des mouches au repos, sans distinction, ni des sexes, ni des arbres; les mesures ont alors été faites constamment en relation avec les conditions ambiantes de températures et d'humidité. I.74I glossines ont ainsi été observées entre les températures de 27 et 4I degrés, correspondant à des variations hygrométriques comprises dans les classes de I5 à 85 p. I00. La répartition de la hauteur de ces mouches en rapport à la fois avec la température et l'humidité est donnée par le tableau nº 2I;

- ensemble des mouches, sans tenir compte des sexes, au repos sur les trois Morelia de la cage, présentant des statures différentes. Les observations ont porté sur 827 mouches et ont été faites simultanément

Tab. 2I - Hauteurs de repos (sur Morelia) - Température et humidité.

Tempér. / Humidité	27º	28º	29º	30º	31º	32º	33º	34º	35º	36º	37º	38º	39º	40º	41º	Total observ.
0-I0																
I0-20						(6) 82,83 ± 37,44	(7) 87,00 ± 42,26	(62) 6I,I9 ± 8,27	(I5) 57,00 ± I6,60	(36) 47,II ± II,I4	(I2) 43,25 ± I5,02	(3I) 4I,83 ± 7,62	(47) 22,55 ± 5,66	(I00) 26,25 ± 4,I6	(II2) 23,60 ± 3,84	(428)
20-30		(I) 37,00		(2) 24,50 ± 25	(8) II5,I2 ± 48,58	(55) 82,90 ± I3,62	(I8) 64,77 ± I3,92	(32) 46,37 ± 9,96	(62) 47,08 ± 9,78	(84) 44,09 ± 5,24	(II4) 37,00 ± 4,48	(306) 29,32 ± 2,42		(20) 28,25 ± I0,84		(699)
30-40						(I0) 79,50 ± I9,78	(23) 59,82 ± I4,36		(27) 5I,8I ± 9,42	(I6) 5I,06 ± I6,42	(2I) 43,57 ± I4,48	(35) 39,I4 ± 9,60				(I32)
40-50						(I0) I39,50 ± 38,32		(I2) 89,08 ± 32,24	(32) 7I,37 ± I0,92	(I43) 46,26 ± 5,02						(I97)
50-60		(2) 24,50 ± 25				(I0) I09,50 ± 39,74	(64) 87,39 ± II,46	(I2) 80,75 ± 2I,42	(I6) 33,87 ± II,04							(I02)
60-70				(2) I49,50 ± 25		(6) I66,I6 ± I5,36	(8) II5,I2 ± 43,82	(66) 6I,24 ± 7,32	(I8) 53,66 ± I5,64	(22) 4I,54 ± I0,20						(I20)
70-80																
80-90	(8) I53,66 ± 6,00	(53) I68,60 ± 8,08														(56)
90-I00																
Total	(3)	(56)		(4)	(8)	(97)	(I20)	(I84)	(I70)	(30I)	(I47)	(372)	(47)	(I20)	(II2)	(I.74I)

pendant un intervalle de temps où les conditions ambiantes étaient identiques, les températures variant de 32º à 4Iº. La répartition des tsé-tsé selon les arbres est très inégale; l'arbre nº I a permi de dénombrer I34 G. tachinoides (I6,20 p.I00), le nº 2 : 43I (52,II p.I00) et le nº 3 : 262 (3I,68 p.I00);

- mouches mâles et mouches femelles.

Les variations de hauteurs pour les 5I5 mâles et les 50I femelles ont été étudiées entre les températures de 3Iº et 38º et des humidités variant de la classe I5 à 65.

b. Gîtes à Mitragyna.

Ces gîtes sont souvent plus étendus, moins denses que les précédents; G. tachinoides ne s'y rencontre qu'en faible quantité et seulement pendant quelques semaines, en saison fraiche. En conséquence, l'observation de glossines au repos est difficile et n'a donné lieu qu'à I08 mesures faites à des températures ambiantes comprises entre 22º et 3Iº C. En raison de la dispersion de ces observations dans cette gamme thermique, il nous a paru plus commode de grouper les résultats selon les classes allant de 2 en 2 degrés.

③ Lieux de repos nocturnes (Fig. 23).

L'étude des lieux de repos nocturnes de G. tachinoides se révèle très décevante. Elle n'a guère été satisfaisante que pendant la saison chaude où un grand nombre de mouches a pu être marqué par des colorants fluorescents détectables à la lumière U.V.. Le marquage a toujours été réalisé dans l'après-midi précédant les recherches de nuit. Les observations ont été faites dans le gîte C3 et dans la cage du gîte S3.

a. Dans le gîte C3, quatre recherches ont été effectuées après un lâcher total de I.896 mouches et n'ont permis de retrouver que 2I d'entre elles, soit I,I0 p.I00 après des prospections chacune de plusieurs heures dans le gîte lui-même et sur ses bordures. Chacune des expériences a donné les résultats suivants :

- Ière : 407 marquées lâchées, 4 retrouvées, soit 0,98 p.I00 (23.4.7I)
- 2ème : 980 marquées lâchées, I5 retrouvées, soit I,53 p.I00 (29.4.7I)
- 3ème : 280 marquées lâchées, I retrouvée, soit 0,35 p.I00 (6.5.7I)
- 4ème : 229 marquées lâchées, I retrouvée, soit 0,43 p.I00 (9.5.7I)

La quantité de glossines détectées la nuit parmi celles marquées et relâchées quelques heures avant est ainsi toujours très faible. Ceci s'explique par la grande dispersion qui s'opère dès que les tsé-tsé quittent le gîte au crépuscule, (voir activités p. I76).

La répartion des 2I glossines observées au repos quelques heures après le coucher du soleil est la suivante : (tab. 22).

Tab. 22 - Lieux de repos nocturnes.

Mouches	sur branches extérieures des Morelia	sur brindilles à terre sous la voûte des Morelia	sur plantes basses bordure du gîte	sur les Mimosées
Mâles	-	I	6	2
Femelles	-	-	7	I
non sexées	I	-	3	-
Total	I	I	I6	3

On remarque qu'elles ont abandonné les branches internes des arbres protégées, pour se placer sur les plantes basses bordant le gîte, entre celui-ci et l'eau libre.

b. Dans la cage du gîte S3.

Afin d'apprécier la dispersion crépusculaire signalée plus haut, deux lâchers massifs ont été opérés dans la grande cage du gîte S3, en Mars et en Juillet, au début de la saison des pluies. La première fois, 3II mouches ont été libérées et une centaine a été décelée la nuit; sur les I88 glossines du deuxième lâcher, 78 ont été retrouvées.

. La première remarque qui s'impose est que le pourcentage de détections nocturnes est très inférieur à celui qu'on pouvait attendre dans un espace limité.

. La deuxième concerne la distribution des mouches au repos dans la cage. Sur l'ensemble des glossines observées la nuit, un très fort pourcentage se rencontre placé sur le grillage, à une hauteur comprise entre 0 et 3 mètres (la majorité se fixant vers I mètre), sur des surfaces orientées vers les zones extérieures le plus tardivement éclairées. Au cours de la deuxième étude, 37 mouches sur les 78 se trouvaient ainsi sur les parois de la cage. Les autres mouches étaient situées en majorité sur les parties les plus externes du feuillage des Morelia, à des hauteurs s'étalant de I,50 m à 4 m; quelques autres étant au sol ou sur les plantes herbacées. La répartition s'établit ainsi (tab. 23).

Tab. 23 - Répartition des glossines au repos, la nuit dans la cage.

	Sur Morelia			Sur lianes dans Morelia	Sur plantes herbacées	Sur débris végétaux au sol
	Feuilles	Branchet.	Fruits			
Mâles	I0	I0	-	I	5	7
Femel.	5	I	I	I	-	-
Total	I5	II	I	2	5	7
	hauteurs : I,50 m à 4 m				hauteurs : 0,00 à 0,50 m	

Dans la cage, les mouches sont retenues prisonnières la nuit en saison chaude; elles se placent alors sur les grillages au niveau des couloirs de passage vers lesquels elles ont tenté l'échappée crépusculaire; elles y restent la nuit. D'autres adoptent des positions élevées, sur le feuillage de l'arbre, dans les parties périphériques dégagées.

(2) Facteurs écologiques.

(I) Facteurs climatologiques ambiants.

Les facteurs climatologiques ambiants ont été mesurés dans les gîtes à l'occasion des captures horaires. Les variations horaires des températures ambiantes correspondant aux périodes d'observations des mouches au repos sont associées à celles relevées au niveau des lieux de repos sur les figures 2I et 22. Les températures, humidités et luminosités moyennes de ces mêmes époques sont données par le tableau 24.

(2) Microclimat des lieux de repos.

Dans le but d'apprécier les conditions microclimatiques particulières aux lieux où G. tachinoides a la possibilité de se fixer au repos, nous avons procédé à des relevés systématiques de températures, d'humidités et de luminosités au niveau d'un tronc de Morelia choisi parmi les plus fréquentés. Les valeurs données sont des moyennes résultant de plusieurs séries de mesures effectuées au mois d'Avril, période de l'année où les conditions de climat sont particulièrement rigoureuses : très forte chaleur, humidité encore basse mais en cours d'augmentation.

Les mesures de températures ont été faites à des hauteurs caractéristiques; celles d'humidité et de lumière ont été obtenues en regard de principaux points de concentration des mouches. A ces mesures, s'ajoutent quelques valeurs notées en des points particuliers tels que : creux dans les troncs,

Tab. 24 - Mesures des facteurs climatologiques : Avril I970; gîte C3

Heures	Températures		Humidités		Luminosité (Lux)	
	Ambiantes (vers Im)	Sur les troncs (de 0 à 2m)	Ambiantes	sur lieux de repos	Ambiantes	aux lieux de rep.
6	I9º	I9º5 à 22º	66	-	I45	
7	2I	20 à 20º5	6I	-	I.600	
8	29	26º5 à 33º5	2I	63	2.200	250
9	34	30º à 34º	I8	47	4.000	I.000
I0	38	3Iº5 à 35º5	I7	32	5.000	
II	39	33 à 34º5	20	30	II.000	350
I2	39º5	33º5 à 35º5	I5	20	5.000	I75
I3	39º5	34 à 35º5	I8	29	8.000	400
I4	38º5	34 à 35º5	20	3I	4.000	
I5	38º	33º5 à 36º	I8	27	30.000	
I6	36º5	33º à 36º5	I9	29	I.800	
I7	36º	32º à 34º5	2I	38	700	44
I8	32º	30º5 à 33º	30	22	5,5	0,35

Autres mesures dans le gîte C3, au niveau de différents points de repos particuliers.

Lieux	Températures	Humidités	Luminosités
Crevasses du sol Creux des troncs	27º 30º (36º)	40 (20)	
Sous-racines Creux de troncs	28º5 34º5 (37º5)	58 (22) 27 (2I)	22 (I.400)
Creux profonds	28º (39º5)		2,8 (5.500)
Sous racines	30º 32º (4Iº5)	35 (9,5)	350 (II.000)

N.B. entre parenthèses = mesures ambiantes

espaces sous racines apparentes, dans massifs de Mimosa pigra.

3º Interprétation des résultats quantitatifs.

I) Relations entre les hauteurs de repos et les principaux facteurs climatiques du gîte.

(I) Hauteurs de repos et température ambiante.

(I) pour l'ensemble des mouches sur tous les arbres examinés.

a. Gîtes à Morelia.

Pour les I.74I G. tachinoides observées, l'étude statistique révèle que : + les moyennes de hauteurs de repos diffèrent entre elles d'une manière hautement significative (F = I27,44);

+ il existe une corrélation hautement significative entre la température et la hauteur moyenne des points de repos; elle est négative (r = -0,64 avec t = 35,I).

La représentation graphique de la variation des hauteurs de repos en fonction de la température ambiante précise que celles-ci diminuent régulièrement lorsque la température augmente. Ceci est particulièrement net pour les températures supérieures à 30º. Dans l'intervalle envisagé, la relation s'exprime assez bien par une droite en coordonnées semi-logarithmiques (Fig. 24 et 27 A).

b. Gîtes à Mitragyna. En raison du faible nombre de mouches observées (I08 au total), leur répartition a été envisagée par classes thermiques de 2 degrés. Les calculs statistiques donnent ici un coefficient de corrélation négatif, hautement significatif (r = - 0,49 avec t = 5,83).

c. Comparaison entre les hauteurs de repos dans les gîtes à Morelia et à Mitragyna (Fig. 25). Cette comparaison n'est possible que pour un intervalle de température identique dans chaque gîte; c'est-à-dire entre 26º et 3Iº. Pour rendre l'interprétation cohérente, les distributions des mouches ont été regroupées en classes de 2 degrés. L'étude statistique par la méthode des plans à plusieurs facteurs révèle d'une part, que le facteur température est là encore significatif (F = 329,76 supérieur à F^1_2 égal à 98,5 pour la signification de I p.I00), et d'autre part, que le facteur gîte n'est que tout juste significatif à 5 p.I00.

(2) Pour l'ensemble des mouches observées simultanément sur trois arbres différents (tab. 25). Il s'agit des trois Morelia senegalensis

de faciès différents sur lesquels les mouches se posent selon une répartition inégale (voir plus haut à observations quantitatives).

Tab. 25 - Hauteurs de repos et températures pour 3 Morelia différents.

Température		32	33	34	35	36	37	38	39	40	4I
Arbre I	Moy.	62,00	65,57	60,07	49,50	45,33	44,50	32,58	32,00	20,82	2I,6I
	±	36,50	I6,80	37,62	I4,66	I6,I6	I0,I2	8,60	24,48	9,52	8,80
Arbre 2	Moy.	74,50	60,43	45,I9	44,8I	4I,08	30,42	27,00	I8,42	I6,54	I5,08
	±	27,I6	I3,06	9,26	7,88	7,62	7,48	5,76	3,72	2,38	I,92
Arbre 3	Moy.	I38,85	I32,63	97,57	79,85	74,82	67,76	62,00	54,86	5I,58	39,08
	±	I7,98	I0,20	I9,62	I0,54	8,I8	I8,02	2I,42	I4,28	II,22	I2,36

L'étude statistique par analyse de variance (plans à plusieurs facteurs) révèle que le facteur température et le facteur arbre sont hautement significatifs, à I p.I000; ($F = 46,79$ et I3,72 respectivement supérieurs aux valeurs F^2_{I8} et F^9_{I8} égales à I0,39 et 5,56).

Du fait que les arbres, dans l'ensemble, diffèrent significativement, on peut effectuer les comparaisons deux à deux; ce qui amène à conclure que les hauteurs des mouches sur les arbres I et 2 sont comparables, mais qu'elles diffèrent sur l'arbre 3, où elles sont plus élevées, tout en diminuant régulièrement lorsque la température augmente. Cette différence tient à l'aspect de l'arbre 3 qui se distingue des autres par une voûte végétale plus dense, plus étalée, qui rend les conditions thermiques moins rigoureuses au niveau du tronc.

Les figures 26 et 27 montrent, comme précédemment, que la relation hauteurs de repos-températures s'exprime assez bien par un droite en coordonnées logarithmiques.

③ Selon les sexes, observés sur Morelia (Fig. 28 et 29 A).

a. Mâles.

. Pour les 5I5 mâles il existe une corrélation significative négative entre hauteurs de repos et température : $r = -0,45$ ($t = II,44$);

. La représentation graphique montre une décroissance des hauteurs en fonction de la température d'allure identique à celle exprimée précédemment,

b. Femelles.

. Les conclusions pour les 50I femelles sont les mêmes que précédemment : - corrélation significative négative : $r = -040$ avec $t = 9,83$.

- décroissance d'aspect linéaire des hauteurs de repos en fonction de la température, en coordonnées logarithmiques.

c. Comparaison entre les variations des hauteurs de repos des mâles, femelles et ensemble des mouches dans le même intervalle de températures.

L'analyse des variances montre que :

- les deux sexes se comportent d'une manière identique et comparable à l'ensemble des glossines observées vis-à-vis de la température : différences non significatives entre les deux sexes et l'ensemble des mouches; $F = 2,52$ inférieur à F^{2}_{I4} égal à 3,75 pour une approximation de 5 p.I00.

- L'influence de la température est hautement significative : $F = 36,07$ supérieur à F^{7}_{I4} égal à 7,68 pour une approximation de I p.I.000.

(2) Hauteurs de repos et humidité ambiante.

(I) Ensemble des mouches sur Morelia.

Les observations relatives aux I.74I glossines correspondent à un intervalle d'humidité compris entre les classes de I5 à 85 p. I00.

L'étude statistique montre, comme précédemment que :

- les moyennes de hauteurs de repos diffèrent entre elles d'une manière significative ($F = I32,90$);

- il existe une corrélation significative positive, entre les hauteurs de repos et l'humidité : $r = 0,49$ ($t = 23,44$).

La figure 30 A montre que les hauteurs de repos augmentent irrégulièrement avec une élévation de l'hygrométrie.

(2) Selon les sexes. (Fig. 30 B).

a. Mâles.

On note pour les mâles un coefficient de corrélation non significatif entre hauteurs et humidité : $r = 0,06$ (avec $t = I,36$).

Le graphique précise les variations des moyennes de hauteurs et montre qu'elles se font avec une succession de décroissances et de croissances dont l'ensemble ne donne pas d'indication sur l'influence du facteur humidité.

b. Femelles.

Il existe une corrélation positive significative entre hauteurs de repos et humidité : $r = 0,2I$ avec $t = 4,95$.

Le graphique donne les variations des hauteurs et montre comme ci-dessus une influence très irrégulière de ce facteur que le

coefficient de corrélation ne met pas en évidence.

c. Comparaison entre les hauteurs de repos des mâles, des femelles et de l'ensemble des mouches observées dans le même intervalle d'humidité, de I5 à 65 p.I00.

L'analyse des variances montre que :

+ les deux sexes se comportent d'une manière identique et comparable à l'ensemble des glossines observées vis-à-vis de l'humidité : différences non significatives entre les deux sexes et l'ensemble des mouches; (F = 0,80 inférieur à F^2_{I0} égal à I4,9I pour une approximation de I.p.I000).

+ Dans l'intervalle considéré, le facteur humidité se révèle sans influence significative : F = I,62 inférieur à F^5_{I0} égal à I0,48 à I p. I000;

(3) Hauteurs de repos et luminosité ambiante.

Les observations diurnes de mouches au repos ont été possibles à des périodes de la journée où la luminosité ambiante, à l'intérieur des gîtes, se maintient à un niveau pratiquement constant. Ce facteur ne peut donc intervenir d'une manière déterminante dans les changements de hauteur des glossines au repos, toujours dans les parties ombragées de la végétation.

(4) Action combinée des facteurs température et humidité.

Le fait que les mâles et femelles se comportent d'une manière identique à l'ensemble des glossines vis-à-vis de chacun de ces facteurs nous autorise à n'étudier leurs effets conjugués que sur la totalité des mouches observées.

Ⓘ Corrélations partielles.

. Les hauteurs de repos sont liées à la température par le coefficient de corrélation r = -0,64 et à l'humidité par le coefficient r = 0,49. Températures et humidités sont reliées entre elles par une corrélation dont le coefficient, calculé à travers nos I.74I observations, est de -0,63.

. La méthode des corrélations partielles permet d'examiner l'influence simultanée sur les hauteurs de repos de la température et de l'humidité. Les calculs faits indiquent que :

- pour une valeur donnée de l'humidité, les hauteurs de repos diminuent de façon significative quand la température augmente; (r' : - 0,48 avec t = 23,39.).

- Pour une valeur donnée de la température, les hauteurs de repos augmentent significativement avec l'humidité; (r' = 0;I4 avec t = 6,I2).

(2) Examen du tableau 2I.

Ce tableau indique les moyennes de hauteurs de repos en relation à la fois avec la température et l'humidité. Son examen montre que :

- à partir de la classe de 30º, quelle que soit l'hygrométrie, la hauteur de repos diminue avec la température; ce qui est en accord avec les conclusions faites plus haut;

- à partir de cette même classe, pour une température donnée, les hauteurs de repos passent par un minimum lorsque l'humidité croît. Ce minimum se situe à une hygrométrie d'autant plus basse que la température est plus élevée. Ainsi à 32º et 33º, il se place vers les 35 p.I00 d'humidité; de 34º à 38º, vers les 25 p.I00 d'H.R. et aux températures plus élevées vers I5 p.I00 d'H.R..

L'action de l'humidité apparaît donc assez complexe, mais ne peut cependant pas être tout à fait tenue pour négligeable comme le laisserait penser l'identité des coefficients de corrélation hauteurs de repos-température (r = -0,64) et humidités-températures (r= -0,63) montrant que hauteurs de repos et humidités diminuent de la même façon quand la température augmente.

2) Relations entre les facteurs climatiques ambiants et ceux des lieux de repos (tableaux 24 et 26).

Il convient d'examiner en détail, en rapport avec les conditions ambiantes, les valeurs des températures, humidité et luminosité des lieux de repos : branches, bases des troncs et anfractuosités plus ou moins prononcées.

(I) Températures. Ce facteur, déterminant, mérite une attention particulière. A partir de l'étalement en hauteur des mouches au repos sur la végétation, des températures ponctuelles correspondantes, de la valeur moyenne des hauteurs pour chaque température ambiante, il est possible de dresser un tableau et de construire un graphique mettant en évidence les variations thermiques en différents points du gîte. (Tab. 26 et fig. 3I).

Les températures au niveau des lieux de repos sont exprimées sur le graphique par leurs écarts à la température ambiante correspondante. (Le décrochement observé à 39º n'a pas de sens et ne peut s'expliquer que par une mesure aberrante). On remarque que :

- lorsque les températures ambiantes évoluent de 22º à 39º5, celles des points de repos s'étalent de 22º5 à 36º;

- à chaque température ambiante correspond un intervalle thermique dans lequel se situent les points de repos; cet intervalle se réduit au fur et à mesure que la température ambiante s'élève,

Tabl. 26 - Températures aux lieux de repos et température ambiante

Température ambiantes	Etalement des mouches en hauteur (cm)	Zone thermique correspondante	Temp. d'autres lieux (creux, racines)	Hauteurs moyenne de repos	Temp. correspondant aux haut. moyen.	Temp. moyenne des zones de repos
I9	Pas de mesures	-	-	-	-	
2I	Pas de mesures	-	-	-	-	
22 23	50 à 400	22º5 à 25º	-	2I3,92 ± 28,44	24º	23º75
24 25	50 à 325	24º à 29º	-	I94,22 ± 92,72	26º	26º5
26 27	50 à 250	25º à 30º	-	I47,50 ± 25,64	26º	27º5
28 29	50 à 275	27º à 32º	29º	I70,06 ± 2I,64	30º	29º5
30 3I	25 à 200	28º à 32º5	-	I05,67 ± 39,46	30º	30º25
32	0 à 225	28º5 à 33º5	29º5	82,90 ± I3,62	3I º5	3I º
34	0 à 225	30º à 34º5	29º5	6I,I9 ± 8,27	32º	32º25
36	0 à I25	32º à 35º	27º à 3I º	44,09 ± 5,24	32º	33º5
36º5	0 à I25	33º à 35º5	32º			34º25
37º5			28º5 - 34º5			
38º	0 à I25	33º5 à 36º	3I º5 - 32º	4I,83 ± 7,62	33º5	34º75
38º5	0 à I00	34º à 35º5	32º5			34º75
39º	0 à I00	33º à 34º5	32º5	29,55 ± 5,66	33º	33º75
39º5	0 à I00	34º à 35º5	-			34º75
40º	0 à I00	-	-	26,58 ± 3,90		
4I º5	0 à I00	-	30º - 32º			

- Les températures moyennes des zones de repos augmentent avec la température ambiante jusqu'à un maximum de l'ordre de 34º;

- au-dessous de 30º ambiants, la température moyenne des zones de repos est supérieure à celle du gîte; elle en est inférieure au-dessus de cette valeur;

- vers 30º également, la température correspondant aux hauteurs moyennes de repos devient inférieure à celle ambiante;

- jusque vers 34º, les températures au niveau des hauteurs moyennes suivent un tracé sensiblement superposable à celui des moyennes de températures des zones de repos. Elles s'en écartent nettement au-delà de 34º pour se confondre vers 36º à celui des températures les plus basses de ces zones de repos.

(2) Humidité. L'étude des humidités aux niveaux des lieux de repos n'a pu être faite avec autant de précision que celle des températures. Quelques sondages aux abords immédiats des points de repos montrent que pendant les périodes de repos des glossines, lorsque l'humidité ambiante atteint une limite inférieure sensiblement constante (I5 à 20 p.I00), celle voisine des points de repos est toujours plus élevée et comprise entre 25 et 65 p.I00, selon l'endroit (tab. 24).

(3) Luminosité. Les mesures effectuées montrent qu'au niveau des lieux de repos l'intensité lumineuse est toujours très inférieure à celle de l'ambiance du gîte (tab. 24).

L'étude de ces trois facteurs écologiques au niveau des lieux de repos précise les points suivants :

- les températures au niveau des points de repos sont inférieures à la température ambiante lorsqu'elle dépasse 30º; au-delà de cette valeur, l'écart entre les deux températures augmente. A partir de 34º, tous les lieux de repos ont une température inférieure à celle du gîte. Aucune glossine n'a été trouvée au repos là où la température ponctuelle est supérieure à 36º;

- l'humidité environnant les lieux de repos est toujours plus élevée que dans l'ambiance du gîte, avec des différences variables selon les endroits;

- les lieux de repos baignent dans une luminosité toujours très inférieure à celle du gîte où se déplacent les glossines.

DISCUSSION. L'étude de G. tachinoides au repos, faite à la Réserve de Kalamaloué en saison sèche et chaude, montre que les lieux de repos sont constitués le jour par les parties inférieures des troncs et des branches basses, ainsi

que par les cavités des arbres qui constituent les gîtes. Les mouches s'y tiennent, la tête toujours plus élevée que l'abdomen. Les points de repos sont toujours dans les parties les plus ombragées et protégées du vent, mais le plus souvent près des clairières ou des coulées de gibier. En période de chaleur intense, les glossines se replient sur les très denses massifs de Mimosa pigra qui sont totalement ou partiellement exondés et constituent les seuls îlots de végétation occupés par les mouches pendant les semaines de grande sècheresse. La nuit, les glossines se placent sur les parties extérieures feuillues des arbres des gîtes ou sur les plantes basses de bordure.

La hauteur moyenne des points de repos diminue quand la température ambiante augmente selon une relation qui, dans l'intervalle considéré, est assez bien représentée par une droite en coordonnées semi-logarithmiques. Au niveau des points de repos, la température est toujours inférieure à celle qui règne dans le gîte lorsqu'elle dépasse 34º; aucune mouche n'a été trouvée au repos en un point dont la température était supérieure à 36º.

L'humidité est liée naturellement à la température par une corrélation négative. Son effet sur les hauteurs de repos ne peut être nettement précisé. Elles apparaissent augmenter avec elle, mais en passant par un minimum qui se situe à un taux d'humidité d'autant plus faible que la température est plus élevée. Au niveau des points de repos, l'humidité est toujours supérieure à celle enregistrée dans le gîte ambiant.

Les intensités lumineuses aux lieux de repos sont toujours inférieures à 400 Lux.

Il n'y a pas de différence entre mâles et femelles dans le choix des points de repos.

Les résultats de notre étude des lieux de repos de G. tachinoides s'accordent avec ceux obtenus par différents auteurs qui ont étudié d'autres espèces.

D'une manière générale les lieux de repos diurnes sont protégés par la végétation contre une température trop élevée et une lumière trop vive et les glossines se rencontrent principalement sur les bords inférieurs des branches et au bas des troncs.

Quelques auteurs ont observé les différences de température entre les points de repos et celle du gîte et remarqué que les glossines se placent près du sol aux heures les plus chaudes.

Les lieux de repos nocturnes, occupés dès l'installation de l'obscurité, sont constitués par les parties élevées et extérieures du feuillage des arbres. Pour tous les auteurs, l'observation des glossines la nuit, n'a été limitée qu'à un faible effectif de mouches décelables.

Nos observations ont permis de préciser une relation caractéristique entre les hauteurs de repos et la température.

Elles diffèrent de celles de D.A.T. BALDRY en ce qui concerne la composition des échantillons de mouches capturées au repos. Nous avons noté davantage de mâles que de femelles au repos, alors qu'il remarque une prédominance de ces dernières. Cette différence de résultats peut provenir de ce que nos recherches ont été faites plus particulièrement en saison chaude, aux heures où la température élevée annule toute activité des mâles toujours nombreux à se déplacer lorsque les conditions le permettent.

II. ACTIVITE DE GLOSSINA TACHINOIDES.

CONSIDERATIONS GENERALES : APPRECIATION DE L'ACTIVITE.

Nous avons vu que les méthodes d'études des déplacements des glossines reposent sur l'attraction exercée par tout nouvel objet introduit dans leur environnement; elles constituent ce que T.A.M. NASH a appelé les " bait methods " et trouvent leur application par l'usage de pièges fixes, d'animaux " appâts " ou plus simplement par la présence de captureurs.

G. tachinoides est fortement attirée par la présence de l'homme; il est alors possible de capturer celles qui l'assaillent et se posent sur lui. L'intensité de ces assauts reflète un certain type d'activité des glossines lié à la présence et à l'action des captureurs, qui doit être distingué des autres types de déplacements relatifs notamment aux essaims de mâles en quête de femelles, ou aux recherches des lieux de pontes par celles-ci. On est ainsi amené, avec E.F. WHITESIDE, à distinguer une activité réelle qui traduit la disposition de l'insecte à se déplacer, d'une activité plus restreinte en rapport avec sa seule attraction par l'homme. Cette acception limitée du mot " activité " que nous conservons faute d'autre terme, correspond à celui d'" availability " défini par C.H.N. JACKSON (1949).

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

De nombreux auteurs ont étudié l'activité manifestée par différentes espèces de glossines et examiné, avec plus ou moins de précision, ses variations relativement à celles du milieu environnant dont l'action sur la physiologie des tsé-tsé a parfois été envisagée.

- F.L. VANDERPLANK (I948) met en évidence chez G. pallidipes une corrélation entre l'activité et le déficit de saturation pour différents groupes de températures : positive jusqu'à 30º et négative au-delà. Il montre que l'activité augmente avec la température jusqu'à un déficit de saturation de 25 millibars et décroit avec les températures ascendantes au-dessus de cette valeur. La corrélation entre activité et intensité lumineuse se révèle significative et négative.

- L'activité de G. pallidipes est soumise à des variations saisonnières liées aux conditions climatiques (R.D. PILSON et B.M. LEGGATE, I962).

- Chez G. pallidipes, G. fuscipes l'activité débute peu avant le lever du soleil, augmente jusqu'à un maximum dans le milieu de l'après-midi, pour décroitre ensuite jusqu'au crépuscule. Chez G. brevipalpis, les plus fortes captures sont faites avant le lever et après le coucher du soleil; mais le rythme diurne est fortement influencé par les conditions météorologiques (V.M.B. HARLEY, I965);

- R.D. PILSON et B.M. PILSON (I967) montrent que le nombre de G. m. morsitans venant s'alimenter sur un boeuf-appât, est différent selon les heures de la journée.

- Dans le Nord de la Nigéria: T.A.M. NASH (I937) établit que l'activité de G. tachinoides se manifeste entre I6º et 40º,5 et est nettement plus marquée entre 27 et 30 degrés. Il observe également que les maximums d'activité sont influencés par l'époque de l'année, se traduisant en saison fraiche et en saison des pluies par un unique sommet vers la mi-journée, alors qu'en saison chaude deux sommets sont nettement distincts le matin et en fin d'après-midi.

En saison fraiche les captures journalières de G. tachinoides passent par un maximum bien marqué vers IIh30. Dans le Sud de cet Etat, plus chaud et plus humide, à la même période, le rythme d'activité était identique mais avec un maximum plus étalé (entre 9 heures 30 et II heures 30) et une diminution rapide dès I7 heures 30 (D.A.T. BALDRY, I967). Selon cet auteur, il n'y aurait pas de corrélation directe entre l'activité des glossines, la température et la lumière, sauf tôt le matin et le soir après I7 heures 30.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Technique d'étude.

L'expression de l'activité est donnée par le nombre de mouches prélevées, parmi celles attirées par les captureurs, à chaque séance de captures horaires au cours de laquelle étaient notées la température, l'humidité et l'intensité lumineuse ambiantes au lieu correspondant. Notre étude n'est envisagée ici qu'en fonction des facteurs climatiques.

2. Déroulement des études.

Notre étude de l'activité de G. tachinoides a été menée pendant près de cinq années dans les principaux gîtes de la Réserve où plusieurs sondages ont pu être effectués à chacun des différents mois de l'année. Cette étude reste indépendante des migrations de glossines qui s'opèrent d'un gîte à l'autre au cours d'un cycle annuel.

Au total, plus de 33.000 glossines ont été capturées; mais en raison de l'expression incomplète de certaines observations, il convient de ne retenir que deux séries distinctes de captures donnant des résultats exploitables :

- l'une résultant de 812 séances de captures horaires a permis de noter l'activité de plus de 20.000 G. tachinoides (sans distinction des sexes) et de l'exprimer en relation avec la température et l'humidité;

- l'autre comprenant 359 séances a abouti aux captures de près de 9.000 G. tachinoides des deux sexes. Il a été ainsi possible d'étudier l'activité de l'ensemble des deux sexes, puis des mâles et des femelles en rapport avec la température, l'humidité et l'intensité lumineuse. Les mâles ou les femelles n'étant pas représentés à certaines séances, nous n'avons pu relever que 349 d'entre elles donnant près de 6.500 mâles et 337 aboutissant à plus de 2.500 femelles.

3. Mode d'expression des résultats.

Chaque séance de captures horaires est caractérisée par : un nombre de glossines, une température, une humidité relative et une intensité lumineuse.

Pour étudier l'action des différents facteurs climatiques les résultats ont été exprimés de la façon suivante :

- les températures groupées par classes de 2 en 2 degrés, les centres de classes étant de 20°5, 22°5, 24°5 etc.;

- les humidités, par classes de 10 en 10 p.100, les centres de classes étant de 15, 25, 35, etc.;

- les intensités lumineuses, par classes de 2 en 2 (selon les graduations données par la cellule photométrique) les centres de classes étant de 2, 4, 6 etc.;

- le nombre de mouches capturées a été réparti en classe de 5 en 5 mouches, ayant pour centre : 2,5; 7,5; I2,5 ... Ces classes ont été choisies suffisamment larges pour atténuer les ~~approximations~~ variations inhérentes à chaque total de captures.

Ces résultats permettent d'apprécier les variations de l'activité de G. tachinoides selon les heures de la journée, selon les saisons et l'influence des facteurs climatiques sur celle-ci.

4. Présentation des résultats.

Iº Activités horaires journalières. (Fig. 32 à 42).

I) Dans les gîtes.

L'examen d'une centaine d'histogrammes (dont nous ne représentons qu'une vingtaine), indiquant les captures horaires effectuées à différents moments de l'année, met en évidence, chez G. tachinoides une activité :

- qui se manifeste entre le lever et le coucher du soleil;

- dont les variations journalières sont représentées par 3 types de courbes caractéristiques, différents selon les époques de l'année (Fig. 43) :

. avec un maximum nettement distinct situé vers la mi-journée (Novembre, Décembre, Janvier, Février);

. avec un maximum peu tranché, traduisant une activité en plateau plus ou moins régulier, entre le début et la fin du jour (début Mars, Août, Septembre, début Octobre);

. avec deux maximums, d'abord faiblement marqués, puis nettement caractérisés le matin et en fin d'après-midi. Ces activités maximales sont séparées par une période de quelques heures (dans la mi-journée) pendant laquelle elles deviennent très faibles et parfois nulles (fin Mars, Avril, Mai, Juin, début Juillet).

L'activité horaire journalière de G. tachinoides se réalise donc selon un rythme diurne variable selon les saisons. Elle évolue régulièrement au cours d'un cycle annuel en passant progressivement et successivement par quatre périodes caractérisées chacune par l'un des trois types d'activité décrits ci-dessus :

- Ière période, avec activité du type " à maximum de la mi-journée ", durant environ 4 mois et demi, de la mi-octobre à la fin Février;

- 2ème période, avec une activité " en plateau ", peu marquée, s'étalant sur à peine un mois, de fin Février à fin Mars;

- 3ème période, avec une activité " à double maximum " , persistant près de 3 mois et demi de la fin Mars au début Juillet;

- 4ème période, avec retour à l'activité " en plateau " se prolongeant pendant près de 3 mois, de la mi-Juillet à la mi-Octobre.

Ce schéma général, constitue un aspect moyen de la répartition saisonnière des différents types d'activité pendant une période de cinq années consécutives. Selon les années quelques fluctuations peuvent être observées concernant les durées et les limites des périodes mises ci-dessus en évidence.

2) Hors des gîtes.

L'activité manifestée par G. tachinoides à l'extérieur des gîtes résulte de sa dispersion temporaire dans la savane environnante. Elle ne peut être estimée avec autant de facilité et de rigueur que celle observée à l'intérieur des gîtes; la durée des périodes de captures étant faible et leur nombre toujours peu élevé en raison de la dispersion du moment qui réduit considérablement le potentiel d'efficacité des captureurs. Elle peut être appréciée cependant en suivant des circuits de prospections parcourant les zones extérieures aux gîtes et mise en évidence généralement :

- toute l'année, tôt le matin et tard le soir où elle précède et suit celle observée dans les gîtes;

- parfois dans le courant de la journée, en saison des pluies et de hautes eaux, où l'activité de quelques individus peut alors se superposer à celle de la population se maintenant dans les gîtes.

3) Liaison entre l'activité à l'intérieur et à l'extérieur des gîtes.

Ces changements de localisation de l'activité peuvent s'expliquer par l'influence directe sur G. tachinoides des facteurs climatiques dont nous aborderons l'étude ultérieurement, mais se trouvent pleinement justifiés si l'on examine également les relations entre les glossines et leurs hôtes d'une part et la végétation d'autre part. Ces deux composants de l'environnement étant d'ailleurs eux-mêmes, dans une certaine mesure, sous la dépendance du climat local.

La faune locale, sur laquelle G. tachinoides trouve l'occasion de se nourrir est constituée principalement de Mammifères parmi lesquels les guibs harnachés sont le plus souvent sollicités (voir Origine des repas de sang). Cette antilope, de moeurs sédentaires, se tient pendant la journée dans les mêmes groupements végétaux que les glossines et ne s'en éloigne

que le matin ou le soir pour chercher à s'abreuver ou à pâturer. Elle se joint alors aux autres espèces de mammifères : cob de Buffon, cob Defassa, phacochère. Du point de vue de la recherche de nourriture, les lieux d'activité des tsé-tsé se superposent à ceux fréquentés par la faune mammalienne la mieux représentée. Cette convergence entre les habitudes de G. tachinoides et celles des antilopes explique, à Kalamaloué, le peu de diversité dans l'origine des repas et la relativement faible extension de ces mouches hors des gîtes.

En raison des variations du niveau du Chari, G. tachinoides change de gîtes au cours de l'année (voir description de la Réserve). En période de basses eaux, elle occupe des massifs forestiers denses, généralement bien isolés où elle trouve protection contre les rigueurs du climat : Morelia, Mimosa. Par contre, lorsque les eaux atteignent les côtes les plus élevées, elle ne trouve comme abri que des associations végétales peu denses qui se mêlent insensiblement à la savane boisée de l'arrière pays. Dans ce dernier cas, lorsque les conditions climatiques le permettent, l'échappée des mouches à l'extérieur des gîtes définis pour cette période de l'année peut apparaître en cours de journée.

Le passage des glossines de l'intérieur d'un gîte vers l'extérieur, ou vice-versa, se fait d'une manière particulièrement nette en saison chaude, lorsqu'elles habitent les groupements végétaux bien délimités. Les activités extérieures et intérieures sont alors parfaitement distinctes. A l'occasion des marquages des tsé-tsé, pour l'étude des lieux de repos diurnes et nocturnes, nous avons pu observer le soir que les mouches au repos, après leur activité de la journée, s'échappent toutes, au moment du coucher du soleil, vers l'extérieur du gîte où elles peuvent attraper les captureurs jusqu'à la nuit. Ces départs s'étalent pendant un temps relativement court, d'une demi-heure à trois quart d'heure. Le I4 Mai I97I, nous avons pu noter au gîte C3, les échappées rapides de 3I G. tachinoides posées sur un tronc de Morelia, entre I7h30 et I8hI5. Ces départs, tout d'abord massifs, (I6 vers I7h30) s'échelonnent ensuite régulièrement jusqu'à la quasi-obscurité des gîtes. Réciproquement le retour des glossines dans le gîte, observé le lendemain, se fait progressivement au lever du soleil.

Les recherches nocturnes négatives de G. tachinoides à l'intérieur des gîtes, l'observation des activités extérieures du soir et du matin posent la question de savoir si cette espèce manifeste une activité

nocturne comme cela a été montré chez G. fusca ou G. brevipalpis par exemple. Il semble que l'on puisse répondre négativement puisque les attaques cessent à la nuit complète. Cependant il n'est pas exclu que G. tachinoides ne puisse se nourrir la nuit en saison chaude, en période de pleine lune, lorsqu'elle est dispersée dans la savane, là où la plupart des antilopes paissent en profitant de la fraicheur nocturne. C'est un fait qu'il n'a pas été possible de préciser.

2º Activités en rapport avec les principaux facteurs climatiques (Fig. 43).

I) Relation entre les différents types d'activité et les variations du climat.

L'étude du climat local nous a permis, comme l'a établi A.M. JORDAN (I965) dans le Nord de la Nigéria, de diviser l'année en cinq périodes caractéristiques, en considérant les variations annuelles de températures et d'hygrométrie :

- saison froide et sèche (Novembre, Décembre, Janvier) ..... (I)
- saison chaude et sèche (Février, Mars) ..... (2)
- saison très chaude à humidité croissante (Avril, Mai) ..... (3)
- saison des pluies (Juin, Juillet, Août, Septembre) ..... (4)
- saison chaude à humidité décroissante (Octobre) ..... (5).

La comparaison de ces périodes avec celles où domine l'un des trois types d'activité décrits précédemment, montre que :

- les activités à maximum de la mi-journée s'observent lorsque la température et l'humidité moyennes diminuent : installation de la saison fraiche, de la fin Octobre à la fin Février;

- les doubles maximums, du matin et du soir, apparaissent en pleine saison chaude, alors que l'humidité augmente progressivement; ils se maintiennent jusqu'aux premières pluies abondantes;

- les activités en plateau sont caractéristiques des saisons intermédiaires où température et humidité moyennes restent sensiblement constantes.

Le tableau suivant résume les relations entre les périodes climatiques et celles où se manifeste chaque type d'activité. Il situe également l'époque correspondant aux graphiques d'activité saisonnière retenus (tab. 27).

Tab. 27 - Relations périodes climatiques - Types d'activité.

Périodes climatiques	(I)	(2)		(3)		(4)				(5)		
Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Périodes à activ. d'un type prédominant	I	2		3			4				5	
Epoques où se situent les graph. d'act. moy. sais. et nº des graph.			2º		3º			4º		5º		Iº

Parmi les facteurs climatiques fondamentaux (température, humidité), la température apparaît jouer un rôle de premier plan dans la détermination des types d'activités journalières. Si la température moyenne est basse, les glossines manifestent leur plus grande activité aux heures les plus chaudes de la journée; si elle est trop élevée, elles restent inactives. Un optimum thermique paraît donc exister. L'humidité, par contre, semble, à priori, dépourvue de toute action déterminante sur le type d'activité des glossines.

Ces premières remarques, d'ordre général, incitent à examiner avec plus de précision l'influence des principaux facteurs externes, accessibles à l'étude, sur l'activité de G. tachinoides.

2) Action des facteurs primaires sur l'activité de G. tachinoides.

L'étude des activités de G. tachinoides en rapport avec les températures, humidités et intensités lumineuses a conduit à l'établissement de tableaux et de courbes constitués à partir des résultats obtenus et présentés selon les principes exposés au début de ce chapitre.

Remarque préliminaire : comparaison entre les deux séries de mesures :

. l'examen des graphiques des figures 44 et 45 révèle que les courbes d'activité résultant des 8I2 et des 359 séances de captures sont tout à fait comparables relativement aux températures d'une part et aux humidités d'autre part.

. La comparaison statistique des deux séries de moyennes par la méthode des plans à plusieurs facteurs montre que, en ce qui concerne l'action de la température il n'y a pas de différence significative entre les deux séries de captures ($F = 3,15$ inférieur à $F^{I}_{9} = 5,12$ à 5 p.100). Il en est de même pour l'action de l'humidité : différence entre les deux séries non significatives ($F = 0,75$ inférieur à $F^{I}_{8} = 5,32$ à 5 p.100).

. Ce test montre, en outre, que les facteurs température et humidité sont significatifs avec respectivement F = I8,89 supérieur à F^{9}_{9} = I0,II à I p. I.000 et F = 5,8I supérieur à F^{8}_{8} = 4,42 à 2,5 p.I00.

. Les deux séries de captures ne diffèrant pas l'une de l'autre relativement aux températures et humidités, nous ne considèrerons donc que les captures de la série des 359 séances pour lesquelles le sexe des mouches et le facteur lumière ont été également précisés.

L'étude des actions simultanées des facteurs température, humidité et intensité lumineuse ne nous est pas accessible par l'application de méthodes statistiques simples. Par contre, il est possible d'examiner l'effet de ces facteurs considérés isolément, puis groupés deux à deux.

(I) Facteurs étudiés isolément.

(I) Température (Fig.44).

a. Zone thermique d'activité.

T.A.M. NASH (I953) établit dans le Nord de la Nigéria que G. tachinoides est active entre les températures de I6º à 38º C.

Les captures effectuées à Kalamaloué ont révélé que les attaques de cette espèce ne se réalisaient qu'entre I8 et 40 degrés. Les limites de son activité restent cependant assez floues puisque les captures ne deviennent constamment réalisables qu'à partir de 20º et sont pratiquement inexistantes au-delà de 39º. Sur l'ensemble des mouches que nous avons capturées, 0,I9 p.I00 l'ont été entre I8º et I9º, 2,37 p.I00 entre 37º5 et 39º5 dont quelques unités (0,03 p.I00) seulement à une température supérieure à 39º.

b. Variations de l'activité.

- α - glossines dans leur ensemble.

. Les moyennes d'activité pour chaque classe de température diffèrent dans leur ensemble (F = 7,54 supérieur à F^{9}_{358} = I,88). De la comparaison des moyennes deux à deux (tableau 28) (*) il résulte que :

- les trois moyennes les plus élevées, correspondant aux températures de 30º5, 32º5 et 34º5 ne diffèrent pas entre elles d'une manière significative, zone (I) du tableau. Elles diffèrent toutes cependant des autres moyennes; ce qui confirme l'existence d'un maximum d'activité se plaçant à l'intérieur de ces trois classes. Remarquons toutefois que les degrés de signification les plus

---

(*) Dans toute la suite de nos études des moyennes d'activité, les comparaisons individuelles de deux moyennes sont faites à travers la variance estimée de l'ensemble de la population.

Tab. 28 - Activités de l'ensemble des mouches et température : comparaison des moyennes.

Classes de temp.	20°5	22°5	24°5	26°5	28°5	30°5	32°5	34°5	36°5	38°5
Moyennes (m)	3,75	5,00	I4,77	I5,60	25,II	3I,25	34,03	33,33	I6,32	5,00
Nbre de séances (n)	4	6	33	50	90	88	39	30	I7	2
20°5			I,3I	I,22	2,24	2,90	3,II	2,98	I,22	
		-	-	-	+	+++	+++	+++	-	-
22°5				I,30	2,57	3,33	3,57	3,40	I,28	
	-		-	-	++	++++	++++	++++	-	-
24°5				0,I8	2,73	4,34	4,39	3,96		
	-	-	(2)	-	++	++++	++++	++++	-	-
26°5					2,86	4,73	4,64	4,II		
	-	-	-		+++	++++	++++	++++	-	-
28°5						2,I5	2,47	2,II		
	+	++	++	+++		+	++	+	-	-
30°5									3,08	I,97
	+++	++++	+++++	++++	+		-	-	+++	+
32°5									3,25	2,I4
	+++	++++	+++++	++++	++	-	(I)	-	+++	+
34°5									3,02	2,07
	+++	++++	+++++	++++	+	-	-		+++	+
36°5	-	-	-	-	-	+++	+++	+++	(3)	-
38°5	-	-	-	-	-	+	+	+	-	

(- : non significatif (+++ : significatif à 0,0I

(+ : significatif à 0,05 (++++ : significatif à 0,00I

(++ : significatif à 0,02

Tab. 29 - Activité des mâles et températures : comparaison des moyennes.

Classes de temp.	20°5	22°5	24°5	26°5	28°5	30°5	32°5	34°5	36°5	38°5
Moyen.(m)	2,5	4,I6	II	I2,60	I8,77	2I,56	24,I6	23,83	9,85	2,5
Nbre de séances (n)	3	6	30	46	90	86	39	30	I7	2
20°5		-	I,I2 -	I,33 -	2,2I +	2,60 +++	2,89 +++	2,80 +++	0,94 -	-
22°5	-		I,20 -	I,54 -	2,77 +++	3,28 ++++	3,65 ++++	3,52 ++++	0,95 -	-
24°5	-	-		0,5I -	2,94 +++	3,96 ++++	4,32 ++++	3,99 ++++	I,I5 -	0,92 -
26°5	-	-	-		2,70 +++	3,94 ++++	4,22 ++++	3,83 ++++	0,77 -	I,I2 -
28°5	+	+++	+++	+++		I,46 -	2,24 +	I,90 -	2,68 +++	I,8I -
30°5	+++	++++	++++	++++	-		I,00 -	0,85 -	5,53 ++++	2,28 -
32°5	+++	++++	++++	++++	+	-		0,08 -	3,94 ++++	2,38 ++
34°5	+++	++++	++++	++++	-	-	-		3,68 ++++	2,33 ++
36°5	-	-	-	-	+++	++++	++++	++++		-
38°5	-	-	-	-	-	+	++	++	-	

(- : non significatif (+++ : significatif à 0,0I

(+ : significatif à 0,05 (++++ : significatif à 0,00I

(++ : significatif à 0,02

Tab. 30 - Activité des femelles et température : comparaison des moyennes.

Classes de temp.	20º5	22º5	24º5	26º5	28º5	30º5	32º5	34º5	36º5	38º5
Moyen.(m)	2,5	2,5	5,76	5,05	7,44	9,58	I0,60	I2,I4	9,26	2,5
Nbre de séances (n)	2	5	26	49	87	84	37	28	I7	2
20º5		-	-	-	-	-	-	-	-	-
22º5	-		-	-	-	-	I,94	2,26	-	-
24º5	-	-		-	-	I,9I -	2,I5 +	3,42 ++++	-	-
26º5	-	-	-		-	-	2,89 ++	3,42 ++++	-	-
28º5	-	-	-	-		-	-	2,48 ++	-	-
30º5	-	-	-	-	-		-	-	-	-
32º5	-	-	+	++	-	-		-	-	-
34º5	-	+	++++	++++	++	-	-		-	-
36º5	-	-	-	-	-	-	-	-		-
38º5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

(- : non significatif (+++ : significatif à 0,0I

(+ : significatif à 0,05 (++++ : significatif à 0,00I

(++ : significatif à 0,02

élevés se situent dans la classe 32º5; ce qui tend à prouver que le maximum réel se situe bien dans les limites de cette classe;

- de 20º5 à 26º5 (zone 2) ainsi qu'à 36º5 et 38º5, (zone 3), les moyennes ne diffèrent pas d'une manière significative. Dès la classe des 28º5 chaque moyenne diffère de celles qui l'encadrent d'une manière significative. On est en droit d'admettre, par cette remarque, une augmentation progressive des activités avec la température (lorsqu'elle est inférieure à 32º5) qui ne se révèle statistiquement qu'à partir de 28º5. De même, au-delà de la classe de 34º5, la diminution de l'activité ne peut être appréciée que par la décroissance du degré de signification des moyennes comparées à celles des activités maximales.

-β- mâles (tabl. 29).

. Les moyennes d'activité des mâles diffèrent entre elles d'une manière significative ($F = 7,I2$ supérieur à $F^{9}_{348} = I,88$). La comparaison des moyennes deux à deux conduit aux mêmes conclusions que précédemment avec une légère différence en ce qui concerne la moyenne d'activité à 28º5. Celle-ci ne diffère significativement, parmi les moyennes maximales, que de celle qui correspond à la classe de 32º5. Ce qui confirme la situation du maximum d'activité pour cette classe de températures.

-γ- femelles (tab. 30)

. La valeur de $F = 2,66$ (supérieure à $F^{9}_{327} = I,88$) indique que les moyennes d'activités des femelles diffèrent entre elles d'une manière peu significative.

La comparaison des moyennes deux à deux ne révèle qu'un maximum d'activité qui se situe dans la classe des températures 34º5. L'analyse statistique de l'activité des femelles en rapport avec la température indique donc une faible action de celle-ci, mais révèle cependant un maximum qui s'observe à une température plus élevée que pour les mâles et l'ensemble des mouches des deux sexes.

- En conclusion, on peut considérer que jusqu'à une température située dans la classe des 32º5, l'activité de G. tachinoides augmente avec la température et diminue au-delà, dans les limites thermiques comprises entre I8º et 40ºC. De I8 à 28º5 l'activité augmente faiblement, puis devient plus intense jusque vers 35º en passant par un maximum vers les 32º5; elle décroit ensuite rapidement aux températures supérieures. -

Tab. 3I - Activité de l'ensemble des glossines et humidité : comparaison des moyennes.

Classes d'humidité	I5	25	35	45	55	65	75	85	95
Moyennes (m)	30,5	I8,0I	I5,65	25,73	30,I9	35,06	29,25	25,03	I4,37
Nbre de séances (n)	I0	49	38	34	52	39	40	73	24
I5		-	2,29 +	-	-	-	-	-	2,65 +
25	-		-	-	3,2I +++	4,I9 ++++	2,77 +++	2 +	-
35	+	-		2,24 ++	3,56 ++++	4,47 ++++	3,I3 +++	2,45 ++	-
45	-	-	+		-	2,09 +	-	-	2,24 +
55	-	+++	+	-		-	-	-	2,43 ++
65	-	++++	++++	+	-		-	2,62 ++	4,20 ++++
75	-	+++	+++	-	-	-		-	3,02 +++
85	-	+	++	-	-	++	-		2,37 +
95	+	-	-	+	++	++++	+++	+	

(- : non significatif
(+ : significatif à 0,05
(++ : significatif à 0,02
(+++ : significatif à 0,0I
(++++ : significatif à 0,00I

② Humidité (Fig. 45).

a. Humidités auxquelles se manifeste l'activité.

L'activité de G. tachinoides se manifeste à des humidités relatives très variées comprises entre I3 et 96 p.I00 (classes I5 à 95), dont l'ampleur résulte des variations saisonnières du climat. Ceci montre d'emblée que G. tachinoides accepte volontiers toutes les conditions d'humidité qui lui sont imposées dans la nature et suggère à priori que ce facteur n'exerce que peu d'influence sur son activité.

b. Variations de l'activité.

-α- Ensemble des glossines (Tab. 3I).

. La comparaison des moyennes deux à deux montre que les moyennes les plus élevées (classes 55, 65, 75 p.I00) ne diffèrent pas significativement entre elles ni, respectivement, de celle des activités à I5 p.I00. Le fait que la moyenne à 65 p.I00 diffère le plus significativement des autres moyennes non maximales tend à prouver qu'un maximum se situe réellement dans cette classe. De la même façon on peut conclure que les activités minimales se produisent bien dans les classes des 35 et 95 p.I00, à des niveaux qui ne diffèrent pas significativement l'un de l'autre.

. Les intensités d'activité apparaissent ainsi liées d'une manière très irrégulière avec le facteur humidité.

-β- Mâles et femelles.

Pour chaque sexe les moyennes diffèrent entre elles significativement ($F = 3,54$ pour les mâles et $F = 7,I7$ pour les femelles). La comparaison des moyennes deux à deux montre que, pour chacun des sexes, les variations d'activité en fonction de l'humidité se font de la même manière que pour l'ensemble des glossines, bien que les minimums et les maximums soient plus atténués.

- En conclusion, le facteur humidité exerce une influence très irrégulière sur l'activité des mouches, qu'elles soient considérées dans leur ensemble ou selon les sexes. L'activité apparaît maximale pour des humidités de l'ordre de I5 et 65 p.I00 et minimale pour les valeurs voisines de 35 et 95 p.I00. L'influence de ce facteur, sans être considérée comme tout à fait négligeable ne se révèle cependant pas des plus décisives pour augmenter ou diminuer l'activité des glossines dans de grandes proportions. -

③ Lumière (Fig. 46).

a. Intensités lumineuses limitant l'activité des glossines.

L'activité de G. tachinoides est nulle à l'obscurité. Lorsque les conditions thermiques sont réalisées, l'activité se déclenche

Tab. 32 - Activité des glossines et luminosité : comparaison des moyenne

Intensité lumineuse	2	4	6	8	I0	I2	I4	I6
Moyenne (m)	2,5	I2,5	I5,I9	I7,9I	20,72	I9,89	29,73	34,77
Nbre de séances (n)	3	5	I3	I2	45	96	I63	22
2		-	-	-	-	-	2,45 ++	2,74 +++
4	-		-	-	-	-	I,98 +	2,35 +
6	-	-		-	-	-	2,63 +++	2,9I +++
8	-	-	-		-	-	2,07 +	2,45 ++
I0	-	-	-	-		-	2,79 +++	2,80 +++
I2	-	-	-	-	-		3,96 +++	3,29 +++
I4	++	+	+++	+	+++	++++		-
I6	+++	+	+++	++	+++	++++	-	

(- : non significatif
(+ : significatif à 0,05
(++ : significatif à 0,02
(+++ : significatif à 0,0I
(++++ : significatif à 0,00I

dès les premières lueurs de l'aube et se prolonge le soir (luminosité inférieure à 0,35 Lux). En pleine nuit, les glossines peuvent être attirées par le faible éclat d'une lampe à pétrole dont l'intensité lumineuse à 2 mètres de distance n'est que de 0,7 Lux. Au-delà de II.000 Lux elles ne se rencontrent que très rarement.

L'activité de G. tachinoides se manifeste donc pratiquement là où les intensités lumineuses sont comprises entre 0,I7 à II.000 Lux. Ces conditions sont toujours réalisées dans les gîtes où la lumière reçue est atténuée par la couverture végétale et est dans la journée toujours inférieure à la lumière extérieure (350.000 Lux, en plein soleil). Hors des gîtes, mais à proximité, quelques glossines peuvent être observées, temporairement, dans des zones où la luminosité atteint des valeurs de 22.000 Lux supérieures à celles mentionnées plus haut. Il s'agit alors de quelques mouches isolées, en chasse, qui regagnent rapidement les couverts, ne manifestant qu'une activité réduite.

b. Variations de l'activité.

-α- Pour l'ensemble des glossines. (Tab. 32).

Les moyennes d'activité diffèrent significativement dans leur ensemble (F = 5,22); leur comparaison deux à deux montre que les moyennes correspondant aux classes 2 à I2 ne diffèrent pas significativement entre elles; de même celles des classes I4 et I6. Ces dernières, par contre, diffèrent de toutes les autres très significativement; celle de la classe I6 correspondant à la moyenne maximale si l'on considère la valeur plus élevée de l'indice de signification. Les activités maximales se manifestent lorsque les intensités lumineuses dans les gîtes sont les plus élevées.

-β- Selon le sexe (tab. 33).

Les moyennes d'activité diffèrent significativement pour les mâles (F = 3,67 ; variance résiduelle = I70,34) et les comparaisons deux à deux conduisent aux mêmes conclusions que pour l'ensemble des mouches. Il apparaît cependant que les moyennes d'activité au niveau des classes 6 et 8 ne diffèrent pas significativement de celles observées aux plus fortes luminosités. Une certaine intensité lumineuse est nécessaire à l'activité des mâles, ses variations n'influent guère sur celle-ci, si ce n'est de l'élever légèrement lorsque l'intensité lumineuse atteint les valeurs maximales dans les classes I4 et I6.

Tab. 33 - Activité des mâles et luminosité : comparaison des moyennes.

Intensité lumineuse	2	4	6	8	I0	I2	I4	I6
Moyenne (m)	2,5	6,5	I8,00	20,00	I5,I7	I4,58	20,78	22,72
Nbre de séances (n)	2	5	I0	8	43	96	I63	22
2		-	-	-	-	-	2,09 +	2,08 +
4	-		-	-	-	-	2,40 ++	2,49 ++
6	-	-		-	-	-	-	-
8	-	-	-		-	-	-	-
I0	-	-	-	-		-	2,45 ++	2,I7 +
I2	-	-	-	-	-		3,65 ++++	2,62 +++
I4	+	++	-	-	++	++++		0,62 -
I6	+	++	-	-	+	+++	-	

(- : non significatif
(+ : significatif à 0,05
(++ : significatif à 0,02
(+++ : significatif à 0,0I
(++++ : significatif à 0,00I

Pour les femelles les moyennes d'activité ne diffèrent pas significativement ($F = I,29$ inférieur à $F_{239}^{3} = 2,0I$); les variations de lumière apparaissent ainsi sans influence sur leur intensité d'activité.

(2) Facteurs étudiés simultanément deux à deux.

L'effet de chaque facteur sur chacun des sexes étant comparable, nous n'examinerons leurs effets simultanés, deux à deux que sur l'ensemble des G. tachinoides observées.

(I) Corrélations partielles.

La méthode des corrélations partielles peut fournir une indication sur le sens général de l'action de chacun des deux facteurs agissant conjointement, l'un d'entre eux étant fixé. Mais l'interprétation finale des résultats doit se faire avec la plus grande réserve puisque les variations de chacun de ces facteurs ne s'accompagnent pas de variations régulièrement croissantes ou décroissantes de l'effet étudié. Nous rejetons donc les résultats donnés par cette méthode qui ne peuvent permettre une interprétation rigoureuse.

(2) Examen et discussion des tableaux (tab. 34, 35, 36).

L'examen des tableaux permet de se rendre compte des variations des activités en rapport avec les facteurs examinés deux à deux. Chaque case indique une moyenne d'activité accompagnée de son intervalle de confiance.

Sur chacun des tableaux on peut suivre horizontalement et verticalement les variations de leurs moyennes en fonction de l'un des facteurs pour une valeur donnée de l'autre. Pour chaque ligne et chaque colonne, la comparaison des moyennes dans leur ensemble a été faite, permettant dans le cas où elles diffèrent significativement d'établir le sens de la variation et le maximum probable en considérant la valeur de t (coefficient de signification), dans la comparaison des moyennes deux à deux. Les lignes et colonnes dont les moyennes diffèrent sont marquées du signe (+) et la variance résiduelle est indiquée.

L'interprétation des résultats résulte de l'étude de ces tableaux et des observations courantes qui peuvent donner une orientation aux conclusions lorsque les données numériques sont insuffisantes et les tests statistiques trop faibles.

a. Tableau 34; activités en fonction de la température et de l'intensité lumineuse.

Son examen ligne par ligne montre que pour une luminosité donnée, l'activité croît d'abord avec la température puis diminue après

Tab. 34 - Moyennes des activités en rapport avec Température (T) et Lumière (L)

T / I.L.	20º5	22º5	24º5	26º5	28º5	30º5	32º5	34º5	36º5	38º5		
2				2,5 ± 6,45	5,00 ± -						3,33 ± 3,81	
4				16,3 ± 24,80	13,00 ± -	3,00 ± -					15,00 ± 12,79	
6	2,00 ± 4,03		6,00 ± -	3,00 ± -		12,75 ± 2,64	29,00 ± 2,90	26 ± -			15,84 ± 6,82	
			15,00 ± 3,36		17,00 ±	13,5 ± 23,65	32,33 ± 31,25				19,25 ± 7,03	
10	5,50 ± 6,45		10 ± 14,36	10,33 ± 8,22	19,84 ± 7,60	20,50 ± 15,56	24,50 ± 6,12	38,20 ± 5,08	38 ± 68,8	5,00 ± 8,6	19,53 ± 4,28	$s^2 = 132,85$
12		5,83 ± 2,75	18,07 ± 5,69	13,80 ± 5,36	18,47 ± 5,95	31,95 ± 7,05	37 ± 19,49	46 ± 14,65	15 ± 16,31		20,78 ± 3,28	$s^2 = 7,73$
14			18,71 ± 11,82	26,29 ± 7,70	29,90 ± 5	34,46 ± 6,22	37,11 ± 13,98	33,58 ± 13,41	14,08 ± 7,37		30,39 ± 3,24	$s^2 = 408,71$
16				5 ±	39,71 ± 14,56	47,60 ± 24,98	36,00 ± 25,34	19,75 ± 12,83			35,45 ± 8,85	
	3,75 ± 3,43	5,83 ± 2,75	13,93 ± 3,56	16,94 ± 3,94	25,68 ± 3,46	31,84 ± 4,34	34,46 ± 6,78	33,50 ± 7,76	17,05 ± 7,19	5 ± 8,6		
			$s^2 = 108,29$	$s^2 = 160,07$	$s^2 = 237,04$	$s^2 = 381,29$						

avoir atteint un maximum. Ce maximum apparaît varier selon les intensités lumineuses et, dans la mesure où il peut être précisé, il semble se situer à des températures élevées (supérieures à la classe 33º5) quand la luminosité passe par des valeurs moyennes de 10 et 12. Au-delà et en deçà de ces valeurs, les maximums des activités diminuent progressivement.

De la même façon, l'examen colonne par colonne montre que pour chaque température l'activité augmente avec la luminosité jusqu'à un maximum qui se situe à une luminosité d'autant plus basse que la température s'éloigne des valeurs de la classe de 32º5. Ainsi, au-delà de cette température, bien que les tests statistiques ne le démontrent pas, l'observation courante permet de penser que le maximum d'activité se situe à des intensités lumineuses d autant plus basses que la température est plus élevée.

Ces derniers résultats rendent compte du phototropisme négatif (signalé par E. BURSELL) qui s'installe lorsque la température augmente au-delà de 30º; mais ils précisent que selon la luminosité ambiante la température à laquelle se manifeste ce changement de comportement est variable. Elle est d'autant plus élevée que l'intensité lumineuse ambiante est plus basse. Cette remarque se trouve confirmée par l'observation du départ de nombreuses mouches vers la lumière, le soir, alors qu'elles sont dans un gîte sombre (I.L. = indice 6 = 5,5 Lux) où la température est à plus de 34º (voir liaison entre activité dans et à l'extérieur des gîtes p. 160).

b. Tableau 35; activités en fonction des <u>températures et humidités</u>.

Peu de lignes ou de colonnes de ce tableau portent des moyennes différant significativement entre elles et lorsqu'elles diffèrent, le sens de leurs variations n'est pas précis et les maximums peu marqués.

On remarque cependant que pour chaque valeur de l'humidité, l'activité passe par un maximum qui se situe dans les classes de 30º5 à 34º5, sauf pour des humidités de la classe 95 p.100 où la relation naturelle température-humidité ne permet pas une humidité aussi élevée au-delà d'une trentaine de degrés.

Pour une valeur donnée de la température, on constate que les moyennes d'activités ne diffèrent généralement pas entre elles; lorsqu'elles diffèrent, ces moyennes varient d'une manière très irrégulière sans qu'il soit possible d'attribuer un sens à leur variation. On est ainsi conduit à admettre que le facteur humidité joue un rôle des plus restreints sur l'activité des glossines.

Tab. 35 - Moyennes des activités en rapport avec Température (T) et humidité (H %)

H% \ T	20º5	22º5	24º5	26º5	28º5	30º5	32º5	34º5	36º5	38º5		
I5						56 ± -	3I,33 ±I9,27	26 ±I6,42			30,6 ±II,34	
25			5 ± -	II,66 ± 8,66	20,II ±I3,02	I9,04 ± 3,7I	22 ± 3,78	2I,25 ±II,9I			I8,44 ± 3,06	
35		4 ± 3,I8	I4,33 ±I4,69	9,25 ± 7,59	I8,83 ± 7,39	I6,45 ± 4,36	83 ± -	40 ± -	I4,40 ± 8,53	6 ± -	I6,57 ± 4,74	s^2 + = 73,02
45			3 ± -	I3,25 ±I2,44	I7;80 ±I0,97	40,I4 ±22,20	52 ±	48,28 ±I8,92	I9,20 ±I4,3I	4 ± -	28,64 ± 7,76	s^2 + =357,07
55		I0 ± -	I3,20 ±I3,24	2I,33 ±24,23	27,78 ±I0,44	49,33 ±2I,I8	32,66 ±I9,66	35,9 ±I7,20	I6 ±2I,30		29,65 ± 6,08	
65	3,5 ± 2,I5		I5 ± -	37,33 ±43,79	27,28 ±23,48	39,93 ±I6,55	27,2 ±I4,56	8 ± -			30,87 ± 8,32	
75		5 ± -	I5 II,45	24,5 ±2I,52	34,I8 ± 9,I7	4I,20 ± 6,I3	58, ± ,				34,27 ± 5,22	s^2 + =208,05
85			2I,4 I8,25	I6,88 ± 8,06	24,90 ± 5,40	32 ±I0,3I	48,I4 ±I2,57	I9 ± ,			26,0I ± 4,02	s^2 + =236,72
95	4 ±I2,90	8 ± -	I2,09 ± 3,74	I4, ± 6,55	5 ± ,						II,66 ± 2,98	
	3,75 ± 3,43	5,83 ± 2,75	I3,93 ± 3,56	I6,94 ± 3,94	25,68 ± 3,46	3I,84 ± 4,34	34,46 ± 6,78	33,50 ± 7,76	I7,05 ± 7,I9	5 ± 8,6		
						+ 3I0,74	+ 349,97					

c. Tableau 36;- activités en fonction de la lumière et de l'humidité.

On peut remarquer, à l'observation de ce tableau, que peu de lignes ont leurs moyennes qui diffèrent d'une manière significative. Pour les humidités supérieures à 95 p.100, il apparaît que pour chaque niveau d'humidité les activités marquent une tendance à l'augmentation lorsque l'intensité lumineuse augmente.

Dans chaque classe d'intensité lumineuse, l'influence de l'humidité se manifeste comme précédemment d'une manière très irrégulière ne permettant pas d'attribuer à ce facteur un rôle déterminant dans les changements d'activité. Tout au plus peut-on remarquer que les activités sont légèrement plus élevées vers les humidités moyennes des classes de 45 à 65 p.100.

L'étude de l'influence des facteurs température, humidité et luminosité sur les activités de G. tachinoides montre que :

. l'humidité agit très irrégulièrement et d'une manière non caractéristique;

. la température, par contre, a une action très nette; jusqu'à des valeurs de la classe de 30°5, les activités augmentent avec la température et diminuent au-delà;

. l'intensité lumineuse agit également; son élévation entraîne une activité plus grande, jusqu'à une valeur de 11.000 Lux, maximum atteint à l'intérieur des gîtes;

. les effets de la température sont cependant légèrement modifiés par les variations d'intensité lumineuse qui agissent sur la position du maximum; celui-ci se manifestant à des températures plus élevées (vers 34°5) lorsque la luminosité est moyenne (entre 88 et 350 Lux) et à des températures décroissantes tandis que la lumière augmente ou diminue. Réciproquement la température modère l'effet de la lumière en déplaçant les maximums d'activité. Aux températures inférieures à 30°5, le maximum d'activité est à un niveau d'autant plus bas de luminosité que la température est plus basse; au-delà de cette valeur, les maximums d'activité semblent se situer à des intensités lumineuses d'autant plus faibles que la température est plus élevée.

(3) Etude des maximums d'activité (Tab. 37).

Au cours d'un cycle annuel, les températures, humidités et intensités lumineuses correspondant à 59 maximums d'activité ont été relevées

Tab.35 - Moyenres d'activités en rapport avec Humidité et Lumière (activités)

	2	4	6	8	I0	I2	I4	I6		
I5					34,00 -	54,00 -	38,00 ± 37,24	20,80 ± I0,4I	30,6 ± II,34	
25				I8,00 ± 9,50	I8,66 ± I0,75	I4,8I ± 6,86	I9,70 ± 4,34	22,75 ± I7,59	I8,44 ± 3,06	
35					I9,50 ± 2I,I4	I0,46 ± 3,59	20,78 ± 8,54		I6,57 ± 4,74	
45				52,00 -	I3,57 ± I6,00	I8,28 ± 6,23	36,78 ± II,62		28,64 ± 7,76	s^2 = + 420,47
55			28,33 ± 9,08		25,33 ± I8,54	I3,62 ± I3,92	29,46 ± 7,68	62,4 ± I0,87	29,65 ± 6,08	s^2 = + 362,73
65		2,00 -	I5,85 ± 8,00		I2,33 ± I7,8I	3I,22 ± I6,57	42,22 ± I4,72	II,00 -	30,87 ± 8,32	
75					26,I4 ± II,80	30,58 ± 7,50	38,75 ± 8,90	40,20 ± I2,03	34,27 ± 5,22	
85	I,00 -	8,00 ± 2I,50		I7,00 -	I8,9I ± 8,4I	25,96 ± 6,53	30,93 ± 6,60	30,50 ± 83,85	26,0I ± 4,02	
95	4,50 ± 2,I5	23,00 ± 30,I0	3,3 ± 4,6I	I5,00 ± 3,37	8,50 ± 6,45	I0,87 ± 4,85	2I,00 ± -		II,66 ± 2,98	s^2 = + 24,97
	3,33 ± 3,8I	I5 ± I2,79	I5,84 ± 6,82	I9,25 ± 7,03	I9,53 ± 4,28	20,78 ± 3,28	30,39 ± 3,24	35,45 ± 8,85		
			+ 54,82	+ 25		+ 208,I3	+ 402,44	+ I69,43		

et ont permis d'établir les valeurs moyennes mensuelles de chacun de ces facteurs pour lesquelles s'observe un maximum d'activité. (Tab. 37, p. 181).

La comparaison de ces moyennes pour une année complète montre que les maximums d'activité ont lieu :

- à une température constante toute l'année; les moyennes ne diffèrent pas significativement entre elles ($F = 2,11$ inférieur à F^{11}_{47});
- à une intensité lumineuse également constante; les moyennes ne diffèrent pas ($F = 2$ inférieur à F^{4}_{47}).
- à n'importe quelle humidité; les moyennes diffèrent significativement ($F = 17,61$ supérieur à F^{11}_{47}).

Ces résultats montrent que l'humidité n'exerce aucune influence sur les maximums d'activité, mais que ceux-ci se réalisent à une température constante égale à 31°,06 $\pm$ 0,72 (située dans l'ensemble des classes 30°5-32°5) et à une intensité lumineuse comprise entre 1460 et 4430 Lux, moyenne à 2570 Lux; ou à 14,88 $\pm$ 0,82 si l'on considère les indices donnés par la cellule photométrique.

(4) Etude des minimums d'activité (Fig. 47 et 48).

Quelques observations effectuées en début et en fin de journée au gîte C3, en saison fraiche, ont montré qu'une première capture peut être faite dès que la température atteint 19°, l'indice de luminosité de la cellule étant de 5,5 (environ 4 Lux).

Dans le même gîte, en Mars (début de la saison chaude), l'activité des glossines se manifeste dès 7 heures 15, à 22° et sous une intensité lumineuse d'environ 2 Lux. Les dernières captures sont encore possibles peu après 18 heures, la température était encore élevée (28°) et l'indice de luminosité très faible (inférieur à 0,20 Lux).

Une série d'observations faites à la même époque, à la cage S3, conduit aux mêmes remarques : les mouches cessent d'être actives le soir sous une intensité lumineuse plus faible et à une température plus élevée que celles observées le matin au moment des premières captures (Fig. 47).

En conclusion, la mise en activité des glossines nécessite à la fois la réalisation de conditions thermiques et lumineuses convenables, respectivement supérieures ou égales à une température de 19° et à une I.L. de 2 Lux. La cessation des activités s'observe à une heure crépusculaire où les

Tab. 37 - Maximums d'activité.

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Tempér. = tº	Moy.	29,87	30,33	30,50	3I,50	32,90	32,66	27,50	29,60	3I,50	3I,33	30	29,33
	±	0,66	I,04	6,45	5,3I	I,80	I,37	4,84	I,38	0,77	2,76	-	2,76
Humidités = H %	Moy.	32,I2	24,33	2I	38,83	44,45	53,66	78	79,60	80,50	50	5I	47,66
	±	7,0I	I0,74	-	I5,49	I0,20	5,33	I5,78	6,8I	4,57	2I,I4	-	I3,5I
Intens. lumineus. =I.L.(+)	Moy.	I5,50	I5,33	I6	I6	I6	II,I	I3	I6	I5,5	I6	I4	I6
	±	0,74	2,I0	-	-	-	4,97	4,79	-	I,39	-	-	-

(+) Indices de la cellule $t^{o}_{m} = 3I,06 \pm 0,72$; $H\%_{m} = 50,22 \pm 5,20$; $L_{m} = I4,88 \pm 0,82$

températures sont encore élevées, mais où les intensités lumineuses sont bien inférieures à celles où se font les premières captures du matin; l'activité du soir se trouve prolongée par une sorte d'inertie de mouvement consécutive à l'effet des températures élevées antérieures, contrairement à ce qui est observé le matin.

3) Action des facteurs secondaires sur l'activité de G. tachinoides.

L'influence des facteurs fondamentaux étudiés ci-dessus peut être modifiée par l'action d'autres éléments climatiques qui se manifestent temporairement, mais sont dans l'ensemble liés aux conditions météorologiques générales.

Nos observations relatives à ces facteurs secondaires sont d'ordre uniquement qualitatif.

(I) Le vent.

La végétation des gîtes constitue normalement un abri suffisant contre le vent et, le plus souvent, l'activité des glossines n'est pas modifiée par les faibles déplacements d'air. Cependant, certaines saisons sont caractérisées par des vents plus violents qui, suivant les couloirs végétaux des gîtes, peuvent se faire sentir à l'intérieur de ceux-ci et influencer le nombre de captures.

Deux types de vents peuvent de ce point de vue être distingués à Kalamaloué :

- l'Harmattan. Il souffle en fin de saison fraiche (Janvier, Février) d'une manière continue, surtout le matin, dans une direction Nord-Est Sud-Ouest. Dans les parties non protégées des gîtes, le nombre de glossines capturées diminue très sensiblement; ce qui se traduit par des irrégularités plus ou moins marquées de la courbe des activités journalières, sans toutefois en modifier l'allure générale;

- les tornades précédant et accompagnant les pluies.

Dès le mois de Juin, le vent peut souffler en fortes tornades, apparaissant subitement et agissant d'une manière désordonnée, sans direction précise. Parfois sèches, ou accompagnées de pluies violentes, elles rendent tout à fait inappréciable l'activité des glossines. Leurs durées sont variables, de quelques minutes à parfois plus d'une demi-heure. Leur action s'exerce à des moments extrêmement variables de la journée et en conséquence, les courbes des moyennes horaires de captures sont très irrégulières.

(2) La pluie.

Les chutes de pluie sont souvent associées aux tornades de vent et l'activité reste de ce fait imperceptible. Lorsque la pluie tombe régulièrement, sans vent notable, les captures ne sont pas modifiées.

(3) La couverture du ciel.

Lorsque l'harmattan souffle en Janvier et Février, un brouillard de sable se maintient et tamise la lumière du soleil. Lorsque s'installe la saison des pluies, les nuages réduisent l'insolation. Dans les deux cas on peut noter une diminution de la température, mais surtout une baisse souvent importante de l'intensité lumineuse. L'activité des glossines résulte des variations de ces facteurs; lorsque l'intensité lumineuse décroit à l'extérieur des gîtes, jusqu'à un niveau favorable (indice inférieur à 17) les mouches peuvent y être observées plus abondantes. On peut remarquer qu'en saison des pluies, lorsque la température et la luminosité sont plus basses, G. tachinoides se disperse aisément hors des gîtes. Ces conditions climatiques s'accompagnent en outre, à cette époque de l'année, d'une végétation plus accueillante et plus fournie pouvant servir de lieux de repos temporaires au cours de la dispersion.

(4) La pression atmosphérique.

La chute de pression atmosphérique qui caractérise tout début de manifestation orageuse s'accompagne, en général, d'une activité plus intense des insectes piqueurs. Les glossines n'échappent pas à cette règle et se manifestent en abondance avant l'orage; mais leur détection ne reste possible que dans la période très brève qui précède le vent violent.

DISCUSSION.

- Nos observations montrent que l'activité ne se manifeste que le jour et que les courbes d'activité journalière varient selon les saisons; ce qui amène à considérer l'influence des principaux facteurs climatiques. Parmi ceux considérés

seules les températures et les intensités lumineuses exercent une action nettement appréciable sur les activités de G. tachinoides.

. Les maximums d'activités s'observent à des températures et à des intensités lumineuses sensiblement constantes quelle que soit la saison.

. L'influence simultanée de ces deux facteurs conditionne l'intensité d'activité des glossines. Les maximums d'activité se déplacent légèrement quand la lumière augmente mais restent situés dans les classes de 28º5 à 34º5; ils se placent à des intensités lumineuses qui augmente lorsque la température croît jusqu'à la classe de 30º5 et qui diminuent au-delà de ce niveau thermique.

. Ce fait traduit l'existence d'un phototropisme positif aux températures inférieures à une valeur maximale située dans la classes des 30º5 et négatif aux températures supérieures. Dans les gîtes où l'intensité lumineuse est la plus élevée, les maximums d'activité sont notés pour une température de 30º5. Aux températures plus élevées le phototropisme négatif conduit les glossines à occuper les endroits les plus ombragés qui constitueront leurs lieux de repos aux heures chaudes.

. Lorsque la température est de l'ordre de 28º à 33º on note une forte activité et on observe peu de mouches au repos. Au-dessus de 36º, l'activité est faible et le nombre de tsé-tsé au repos augmente; elles ont alors tendance à se concentrer. Réciproquement, aux basses températures, quand l'activité est réduite, on trouve peu de mouches au repos; ce fait, apparemment contradictoire, s'explique par une forte dispersion qui s'observe en saison fraiche et la nuit.

. L'activité nocturne de G. tachinoides n'a pu être démontrée. Nos seule observations à ce sujet sont celles ayant mis en évidence l'attraction de quelques glossines par une lampe de faible puissance (lampe " tempête " à pétrole : indice lumineux égal à 3,(+) mesuré à deux mètres), alors que la température était de 28º. Il n'est pas impossible qu'en saison chaude où les températures nocturnes sont élevées, lorsque la lune est pleine (indice lumineux = 6)(+), les mouches manifestent une activité qui leur permet de se disperser largement dans la savane voisine des gîtes.

. L'interaction de ces deux facteurs conduit à admettre que l'activité de G. tachinoides est limitée par une intensité lumineuse d'environ II.000 Lux (indice I7 de la cellule), lorsque les températures sont favorables. Les glossines ne sont alors actives qu'aux luminosités inférieures ou égales à cette valeur, ce qui explique qu'elles se trouvent uniquement dans les gîtes au coeur de la journée. Elles ne se répandent hors de ceux-ci que le matin et le soir ou, en saison des pluies lorsque la couverture nuageuse diminue la luminosité ambiante.

(+) soit : 0,7 Lux et 5,5 Lux.

- L'humidité n'agit pas d'une manière remarquable sur l'intensité d'activité de G. tachinoides; par contre, son action semble s'exercer sur la durée de celle-ci. En atmosphère humide, les glossines résistent mieux à la dessication et peuvent soutenir des efforts prolongés. Ceci rendrait compte de l'activité plus soutenue observée en saison des pluies quand l'abaissement de la luminosité et l'augmentation de l'humidité ambiante leur permet des déplacements plus importants.

- Nos observations confirment et précisent celles faites par quelques auteurs sur diverses espèces de glossines. La plupart d'entre eux avaient remarqué les variations saisonnières d'activité liées aux conditions climatiques et mis en évidence l'apparition de maximums journaliers d'activité se déplaçant selon les saisons.

. L'étude des corrélations des activités avec les principaux facteurs climatiques donne des résultats qui s'accordent en partie avec ceux obtenus par F.L. VANDERPLANK, mais en diffèrent notamment en ce qui concerne la relation activité-luminosité qui est positive avant 30°5 et négative au-delà.

. Le phototropisme négatif à partir d'une température d'environ 30°, mis en évidence par E. BURSELL se trouve confirmé, mais précisé : la température d'inversion du phototropisme se trouvant liée à la luminosité ambiante.

. L'activité nocturne signalée pour certaines espèces de glossines n'a pu être démontrée pour G. tachinoides, mais s'avère possible en regard des seules conditions climatiques.

III. CONSEQUENCES DE L'ACTIVITE DE G. TACHINOIDES

Nous avons vu, au cours des développements antérieurs que l'activité des glossines traduisait la nécessité de répondre aux besoins physiologiques de s'alimenter, de s'accoupler et de pondre auxquels s'ajoute celui de se maintenir dans des conditions climatologiques les plus favorables.

Nous ne reviendrons pas sur les manifestations de l'activité liées à la reproduction : accouplement, ponte, évoquées par ailleurs; nous n'aborderons que celles liées à l'alimentation, par lesquelles les glossines trouvent un hôte nourricier et celles liées au choix du milieu le plus propice au maintien de l'espèce.

I. Origine des repas de sang pris par G. tachinoides.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

L'observation directe sur le terrain de glossines entrain de se nourrir

sur des animaux sauvages ou sur des animaux pièges introduits par l'expérimentateur, ne donne que des indications partielles, irrégulières et incertaines qui ne révèlent pas exactement leurs préférences trophiques naturelles. Il en est de même des informations fournies par les études en laboratoire.

L'identification du contenu digestif des mouches capturées dans leur milieu naturel fournit la méthode la plus objective de détermination des sources de repas des mouches tsé-tsés (B.G.F. WEITZ, I956). Le sang obtenu à partir de celles récemment gorgées peut être identifié par l'examen de ses composants cellulaires ou par analyse des protéines du plasma.

L'étude des globules rouges repose sur l'observation de leur structure, de leur forme et de leur dimension. Par cette méthode, LL. LLOYD et W.B. JOHNSON (I924) ont classé le sang des mammifères en cinq groupes, selon le diamètre des hématies. Cette technique souffre de nombreuses critiques : elle nécessite l'examen de sang frais, très récemment absorbé; elle ne tient pas compte de la variation de taille des globules rouges dans une même espèce (C.H. N. JACKSON et F.L. VANDERPLANK, I94I), ni du fait qu'ils peuvent avoir des dimensions comparables chez des espèces différentes.

Les tests immunologiques appliqués aux protéines du sérum, fournissent des indications précises et spécifiques sur l'origine des repas des Arthropodes hématophages. On utilise le test de précipitation de l'antigène spécifique du sang à identifier par des antisérums préparés à partir des sérums d'espèces connues. Cette technique a été mise au point par B.G.F. WEITZ (I952) et largement employée depuis. Elle ne permet cependant pas de séparer les sangs de mammifères très proches du point de vue sérologique. L'application de la méthode du test de l'inhibition de l'hémagglutination permet de remédier à ce dernier inconvénient (S.V. BOYDEN, I95I; B.G. WEITZ, I956).

Les résultats obtenus par ces dernières méthodes appliquées à diverses espèces de glossines dans différentes régions d'Afrique ont donné lieu à de nombreuses publications parmi lesquelles celles de B.G.F. WEITZ et C.H.N. JACKSON (I955), B.G.F. WEITZ et J.P. GLASGOW (I956), B.G. WEITZ, W.P. LANGRIDGE, S.N. BAX et F. LEE-JONES (I960), A.M. JORDAN, F. LEE-JONES et B.G. WEITZ (I96I), A.M. JORDAN, F. LEE-JONES et B.G. WEITZ (I962), B.G. WEITZ (I963) et D.A. BALDRY (I968) sont les plus remarquables. + Rassemblant les résultats généraux on groupa I5 espèces de glossines selon le choix des hôtes en cinq catégories, mettant ainsi en évidence ceux les plus recherchés, (WEITZ, I963) :

- les glossines se nourrissant principalement sur les Suidés, telles G. swynnertoni, G. austeni, G. tabaniformis et G. fuscipleuris.

- celles recherchant également les Suidés et les Bovidés : G. m. submorsitans, G.m. morsitans, G.m. orientalis;

- celles comme G. pallidipes, G. longipalpis et G. fuscipleuris, qui préfèrent les bovidés dans une proportion de 75 à 90 p.100, puis les Suidés (4 à 14 p.100) et les Primates (2p.100);

- les glossines qui préfèrent les mammifères autres que les Suidés et les Bovidés telles que G. longipennis et G. brevipalpis;

- celles qui s'alimentent sur l'homme et sur tout autre hôte disponible. Elles comprennent les espèces de galeries forestières du centre et de l'Ouest africain : G. palpalis, G. fuscipes et G. tachinoides.

+ BALDRY (1964) a montré que cette dernière espèce oriente aisément ses attaques vers les porcs domestiques des villages auprès desquels elle abonde. Il conclut par ailleurs son étude sur les repas de G. tachinoides au Nigéria en en classant diverses populations selon 6 groupes différents caractérisés par la nature de leurs hôtes. Mais cette classification ne rend malheureusement pas compte du choix des glossines en fonction des espèces animales disponibles. Elle tend à prouver que G. tachinoides peut absorber du sang de diverses origines.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

1º Prélèvements.

Du mois d'Avril au mois de Juillet, c'est-à-dire pendant la période chaude qui précède les premières pluies, nous avons récolté 1.590 G. tachinoides au repos à la base des troncs de Morelia du gîte C3, parmi lesquelles 1.170 appartenant aux catégories I et II définies plus haut, c'est-à-dire gorgées ou replètes, ne manifestant aucun appétit, ont été soumises à l'analyse.

Pour cela, l'abdomen de chaque mouche a été incisé et son contenu intestinal étalé sur un disque de papier filtre Whatman nº I d'environ 9 cm de diamètre. Sept étalements en moyenne peuvent prendre place sur un disque, déterminant autant de secteur; chacun d'eux étant dûment référencié.

Ces prélèvements ont été adressés pour analyse par la méthode des précipitines de WEITZ à l'Imperial College Field Station à Ascot dont le laboratoire de Sérologie est spécialisé dans ce type de recherches.

2º Résultats.

I) Résultats généraux.

Sur les 1.170 prélèvements intestinaux confiés au laboratoire, 16 ont donné lieu à des analyses négatives (prélèvements insuffisants, contenu

intestinal en digestion trop avancée). Toutes les autres analyses ont montré que les repas de nos G. tachinoides avaient été pris uniquement sur des Mammifères et des Reptiles.

2) Repas pris par l'ensemble des mouches.

Les résultats donnés par le tableau 38 indiquent que, en dehors de 20 repas sur Mammifères non déterminés, les autres ont pour origine : les Bovidae (72,I8 p.I00), les Suidae (I2,2I p.I00), les Primates (5,63 p.I00) et les Reptiles (8,2I p.I00).

Parmi les Bovidés, le guib harnaché (Tragelaphus scriptus Pallas) est le plus souvent sollicité, (67,80 p.I00 de tous les repas; 86,09 p.I00 de ceux pris sur Bovidés). Un suel Suidé, le phacochère (Phacochoerus aethiopicus Pallas) et un seul Primate, l'Homme, contituent les autres sources de nourriture.

Tab. 38 - Répartition des repas pris par G. tachinoides

Total I.I54	Mammifères I.059	Primates : 65	Homme :	64
			Indéterminé :	I
		Suidés : I4I	Phacochère :	I4I
		Bovidés : 833	Guib harnaché :	7I8
			Cob defassa :	I5
			Cob de Buffon :	8
			Indéterminés :	92
		Indéterminés:	.....	20
	Reptiles 95	.....		95

3) - Repas pris par les mâles et les femelles. (Tab. 39)

	Primates		Suidés:	Bovidés				Mammif.	Total
	Hom.	Ind.	Phaco.	Guib	C.Def.	C.Buf.	Indét.	Indét.	
Mâles	48	0	87	428	I0	6	45	8	632
Femel.	I6	I	54	290	5	2	47	I2	427
Totaux	64	I	I4I	7I8	I5	8	92	20	I.059

Tab. 39 - Répartition de l'origine des repas selon les sexes.

La comparaison de l'origine du sang pris par les mâles et les femelles de G. tachinoides n'a porté que sur les repas parfaitement identifiés; elle a été faite par le test du chi 2 dont la valeur égale à 6,62 avec un degré de liberté de 3 (cobs defassa et cobs de Buffon ayant été rassemblés en un seul groupe en raison de leur faible représentation) indique une différence non significative entre les deux sexes.: les mâles et les femelles ne diffèrent donc pas en ce qui concerne le choix des hôtes.

3º Discussion des résultats : variations de l'origine des repas pris par G. tachinoides.

I) Epoque des prélèvements et faune disponible.

Les repas de sang étudiés ont été pris par G. tachinoides en saison chaude, époque de l'année où elles se trouvent concentrées dans quelques gîtes favorables. Il en est de même des espèces hôtes détectées :

- les hommes présents dans la Réserve sont surtout des pêcheurs se déplaçant sur les mares résiduelles où les défluents du Chari bordant les seuls gîtes infestés et les captureurs prospectant sous les couverts ;

- les phacochères se réfugient dans les buissons et viennent boire aux points d'eau voisins;

- les guibs sont omniprésents dans les gîtes de saison chaude, qu'ils soient au repos sous les Morelia et les mimosées, ou qu'ils soient en train de s'abreuver à proximité.

Ces trois espèces sont donc les plus accessibles aux glossines. Les guibs, plus sédentaires, voisins permanents des tsé-tsé, sont ainsi constamment sollicités et il n'est pas surprenant qu'ils constituent la principale source de nourriture.

Les Cobs defassa et les Cobs de Buffon se tiennent le plus souvent loin des gîtes, les uns dans la savane épineuse, les autres dans les plaines herbeuses, à des distances que G. tachinoides ne franchit pas en raison des conditions climatiques rigoureuses. Les rares repas pris sur ces espèces résultent d'une rencontre du soir ou du matin entre les glossines et quelques cobs peu éloignés.

Il est possible que la diagnose des sources de nourriture, pratiquée à d'autres époques de l'année puisse donner des résultats différents, notamment lors de la présence de nombreux éléphants qui devraient constituer une " proie " facile dans les gîtes eux-mêmes; sous réserve que les glossines parviennent à piquer les parties les plus minces de la peau de cet animal.

Nos investigations n'ayant pu porter que sur une période de l'année, ne constituent en fait qu'un sondage et ne permettent pas de conclure fermement

à l'indifférence de G. tachinoides pour le choix de ses hôtes nourriciers. Pourtant les observations courantes, telles que l'attraction de nombreuses mouches affamées par la présence des captureurs au cours des prospections, tendent à montrer que G. tachinoides adopte facilement l'hôte qui se présente.

2) Repas pris par G. tachinoides sous d'autres conditions écologiques.

La comparaison du schéma alimentaire que nous avons obtenu à Kalamaloué avec celui donné par WEITZ (I963) pour G. tachinoides, résultant des analyses de prélèvements venant de localités différentes, montre que les glossines de Kalamaloué diffèrent de celles étudiées par WEITZ sur les points suivants :

- elles ne prennent que peu de repas sur les mammifères autres que ceux cités; ce dernier point est, nous l'avons vu, certainement sujet à variations selon les hôtes présents ;

- par contre nos glossines s'alimentent plus fréquemment sur les Suidés et les Bovidés.

Ces conclusions sont résumées dans le tableau suivant nº 40.

Tab. 40 - Comparaison de l'origine des repas de G. tachinoides à Kalamaloué et selon WEITZ.

Repas de G. tachinoides (en p.I00 arrondis)	Primates	Suidés	Bovidés	Autres mammif.	Oiseaux Reptiles
Selon Weitz	43	2	30	I6	9
A Kalamaloué	6	I3	73	-	8

DISCUSSION.

Par leur schéma alimentaire, les glossines de Kalamaloué se rapprochent de celles du troisième groupe défini par WEITZ rassemblant celles qui préfèrent les Bovidés dans une proportion de 75 à 90 p.I00, puis les Suidés (4 à I4 p.I00) et les Primates (2 p.I00). A ce groupe appartiennent G. longipalpis, G. fusca et G. pallidipes; cette dernière espèce de l'Est africain étant, de ce point de vue, celle qui se rapproche le plus de G. tachinoides de la Réserve, comme en témoigne le tableau suivant (nº 4I).

Tab. 4I - Comparaison de l'origine des repas de G. tachinoides et G. pallidipes.

Repas des glossines	Primates	Suidés	Bovidés	Autres mamfères	Oiseaux	Reptiles
G. tachinoides (*)	6	I3	73	-	-	8
G. pallidipes	3	I3	80	4	-	-

(*) Pourcentage arrondi.

Mais, si l'on retient qu'à l'époque de l'année où a été faite notre enquête (saison chaude), les espèces-hôtes détectées sont effectivement les seules abondamment représentées à proximité des gîtes et que lors de la présence de l'équipe de prospection les mouches attaquent en grand nombre, on est en droit d'admettre que la répartition des origines des repas correspond davantage aux possibilités offertes aux mouches qu'à un choix réel de celles-ci. L'identité du schéma alimentaire de notre G. tachinoides avec celui de G. pallidipes apparaît donc comme une coincidence due à la composition de la faune de Kalamaloué au moment des prélèvements et n'empêche pas d'inclure G. tachinoides dans le groupe des glossines se nourrissant sur tout hôte possible où elle a classiquement sa place.

2. Déplacements de G. tachinoides.

Les mouches tsé-tsé, non en position de repos complet, manifestent leur activité par des déplacements qui sont dus à leur propre vol ou à un repos temporaire au cours duquel elles peuvent se laisser entraîner par un objet ou un animal en mouvement.

L'association des vols et des déplacements passifs conduit les glossines à changer constamment de lieux d'activité. Leur étendue est liée au maintien des conditions climatiques favorables à la survie des mouches. On peut ainsi noter, selon les rigueurs du climet, une dispersion ou une concentration de ces insectes; lorsqu'il devient trop sévère en un endroit, les glossines l'abandonnent peu à peu et effectuent une migration vers des gîtes plus hospitaliers.

Le terme de dispersion (ou concentration) est lié aux variations des lieux d'activité dans un même gîte ou à son voisinage; celui des migrations étant réservé aux changements difinitifs entraînant les tsé-tsé à abandonner un gîte pour un autre. La distinction entre dispersions et migrations n'est pas absolue et, à la limite, les migrations sont les conséquences d'une suite de dispersions.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

Les études relatives aux déplacements des glossines sont nombreuses; leurs résultats se limitent à quelques conclusions fondamentales révélant l'existence de migrations saisonnières, de dispersions plus ou moins vastes et parfois de concentration de populations.

Les migrations saisonnières des tsé-tsé sont dues aux modifications climatiques et hydrologiques qui se produisent au cours des saisons (E. ROUBAUD, I909, ou au besoin qu'elles ont de se trouver toujours à proximité du gibier qu'elles accompagnent dans ses migrations (W.A. LAMBORN, I9I5). Elles ont été observées par J.O. SHIRCORE (I9I4) chez G. morsitans et par T.A.M. NASH (I937) chez G. palpalis et G. tachinoides. Cet auteur distingue les habitats vrais, endroit principal de reproduction et de vie des tsé-tsé, des habitats temporaires : zones dans lesquelles la mouche se reproduit et vit pendant les pluies et le début de la saison sèche, puis qu'elle abandonne pendant les fortes chaleurs.

Dans l'habitat qu'elles occupent, les glossines se déplacent dans un espace que C.H.N. JACKSON (I94I) définit sous le terme d'ambit. La dispersion à l'intérieur de l'ambit est qualifiée d'immédiate. Elle se fait pour G. palpalis le long des rives des lacs et berges des cours d'eau, suivant le tracé des lisières forestières, des sentiers et des pistes de gibier (W.F. FISKE, I920) et peut entraîner en moins de 24 heures ces mouches à près de 8 kilomètres du point de lâcher (GIBBINS, I94I).

Les glossines effectuent également des déplacements temporaires à l'extérieur de leur habitat normal; leur dispersion, dite alors éloignée, peut être plus ou moins grande selon l'espèce ou l'époque de l'année :

- de l'ordre de quelques dizaines de mètres pour G. palpalis; W.F. FISKE, I920; GIBBINS, I94I, en Afrique de l'Est;
- de l'ordre de 5 km aussi bien pour les mâles et les femelles de G. palpalis et G. tachinoides, dans le Nord de la Nigéria (J.J. SIMPSON (I9I8), T.A.M. NASH (I948) puis T.A.M. NASH et W.A. PAGE (I953).

Parfois l'aire de dispersion des glossines peut se réduire considérablement et provoquer leur concentration dans une zone viable restreinte. A l'origine de tels mouvements J. FORD (I966) signala l'action destructrice des éléphants sur la végétation qui dans certains cas peut être totalement dévastée et aboutir alors à la totale disparition des tsé-tsé.

Les mouvements de dispersion des glossines sont, selon W.B. JOHNSON (I969), " liés uniquement à la recherche de satisfaire les besoins d'alimentation ou d'accouplement ".

Mais ils restent cependant dépendants et limités par la vitesse

et la durée de leur vol. La présence de glossines capturées loin de leur point de départ résulte de la facilité avec laquelle elles peuvent se laisser transporter par un homme, un animal ou un véhicule. Les exemples de tels déplacements passifs abondent dans la littérature et revêtent parfois un caractère anecdotique. Ils sont d'une extrême importance dans la dispersion des tsé-tsé qui peuvent être transportées jusqu'à des distances pouvant atteindre IO kilomètres.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Le simple repérage ou la recapture de G. tachinoides, préalablement marquées et relâchées en des points bien déterminés de la Réserve, ont permis de se faire une idée des déplacements que peut y effectuer cette espèce.

Iº Migrations saisonnières.

I) Périodes d'occupation des gîtes.

L'abondance des captures effectuées pendant plusieurs années en différents point de la Réserve a mis en évidence un cycle annuel d'occupation des gîtes en rapport avec l'hydrographie et le climat ambiant. Les successions d'occupation des gîtes sont données par les figures I7 et I8, en relation avec le niveau du Chari, les chutes de pluies, les températures et l'humidité. Les gîtes sont inoccupés lorsqu'ils sont inondés ou lorsqu'ils deviennent trop secs.

Le gîte SI, en position élevée, est inhabité en saison sèche; sa végétation devenant trop ténue pour assurer une protection efficace contre la chaleur et la lumière. Par contre, avec ses prolongements bordant le Serbewel, non inondables, il devient l'un des seuls gîtes occupés après la saison des pluies.

Le gîte C5, réalisant des conditions favorables après la décrue, devient inhabitable dès le mois de mars lorsque les Mitragyna qui le constituent perdent une partie de leur feuillage.

Les gîtes C3, S2, S3, formés de Morelia à feuillage dense, sont totalement inondés pendant près de 5 mois et conservent le reste de l'année la grande majorité des glossines de la Réserve.

2) Mouvements migratoires.

L'observation courante précisée par les recaptures de glossines marquées, a révélé les directions des mouvements migratoires à travers la Réserve. Ceux-ci sont indiqués à la figure 49.

Lorsque les déplacements se font à l'installation de la saison sèche et en saison chaude, les glossines empruntent les trajets les plus courts et suivent les galeries forestières.

Quand l'humidité et le niveau des eaux augmentent, quand les pluies apparaissent, les migrations se font par des cheminements plus longs. Les glossines profitant d'une végétation plus touffue des arbustes de la savane extérieure aux gîtes, comme relais temporaires.

2º Dispersions.

Nous désignons sous ce terme la possibilité qu'ont les glossines de se répandre à l'intérieur ou à l'extérieur d'un gîte tout en lui restant géographiquement liées.

La dispersions peut s'apprécier après lâchers de mouches marquées effectués dans l'une des zones d'un gîte où les mouches sont constamment présentes. Les recaptures au même lieu que le lâcher indiquent un taux de dispersion et celles à des distances différentes dans un gîtes où la dispersions est linéaire, donnent une idée des distances parcourues.

De l'ensemble de nos observations se dégagent deux séries de résultats obtenus dans des gîtes occupés à des périodes caractéristiques de l'année.

I) Gite SI.

Ce gîte n'est occupé que pendant les fortes crues et les observations ont été faites à une époque où G. tachinoides peut s'y capturer en grand nombre. Considéré dans son ensemble, ce gîte s'étale sur près de 7 km le long du Serbewel, sous la forme d'une galerie forestière limitée à une étroite bande exondée.

Trois postes d'étude y ont été choisis arbitrairement; un à chaque extrémité (postes nº I et nº 3), l'autre intermédiaire (nº 2), situé respectivement à 2.800 m et 4.200 m des postes I et 3. A chacun d'eux, toutes les mouches capturées au cours d'une journée ont été marquées et relâchées et les recaptures ont été faites le lendemain. Les observations dans ce gîte se sont étalées ainsi sur une semaine.

Nous rapportons ici les résultats obtenus pour l'ensemble des glossines, sans distinction de sexe; puis pour chaque sexe considéré séparément, relativement à la dispersion aux lieux de lâchers et aux distances parcourues.

(I) Dispersions observées dans les zones de lâchers.

Si l'on admet que, d'un jour à l'autre, la population disponible dans la zone de captures de chaque poste n'a pas varié sensiblement, le pourcentage de mouches marquées retrouvées dans les captures du deuxième jour peut être considéré comme indicateur de leur dispersion à partir du lieu

de lâcher. Pour chacun des postes nous avons relevé les pourcentages suivants : poste nº I : I4,92 p.I00; poste nº 2 : I0,70 p.I00; poste nº 3 : 9,70 p.I00. Ces pourcentages se révèlent assez faibles et seul celui du poste nº I est significativement supérieur à ceux des deux autres qui ne diffèrent pas entre eux. Ceci tendrait à prouver que la dispersion s'effectue d'une manière plus intense à partir des postes d'étude nº 2 et nº 3. Les causes de cette différence sont probablement dans la nature végétale de ces portions de gîtes, moins aptes à maintenir la population et à la quantité d'hôtes nourriciers accessibles; les conditions climatiques étant identiques pendant la durée des observations. Le poste nº I est situé à proximité d'un village.

L'examen des dispersions de chacun des sexes dans les zones de captures de chaque poste conduit aux résultats suivants qui expriment les pourcentages de mouches recapturées parmi celles lachées marquées (tab. 42).

	Zone I	Zone 2	Zone 3
Mâles	I7,77 p.I00	I3,36 p.I00	I0,73 p.I00
Femelles	II,94 p.I00	8,44 p.I00	8,66 p.I00

Pour chaque zone, la comparaison des pourcentages des mâles et des femelles indique que dans les zones 2 et 3, il n'y a pas de différence significative dans la dispersion des deux sexes. Dans la zone 2, elle est tout juste significative ($t = 2,08$). On peut donc admettre que pratiquement, la dispersion immédiate des glossines mâles et femelles est tout à fait comparable dans la zone de lâchers.

(2) Dispersions observées dans l'ensemble du gîte; estimation des distances parcourues.

La dispersion linéaire dans la totalité du gîte a été mise en évidence par les recaptures aux postes nº 2 et nº 3 de mouches marquées aux nº I, puis au poste nº 3 de celles marquées au nº 2.

Les résultats sont les suivants : (tab. 43).

Tab. 43 - Dispersions au gîte SI. (octobre).

	Poste nº I	Poste nº 2		Poste nº 3	
	Mouches relâchées marquées	Captures marquées en I	Captures totales	Captures marquées en I	Captures totales
Mâles	539	35	552	0	326
Femelles	446	22	552	2	323
Total	985	57	I.I04	2	649
Distances	← 2.800 m →		← 4.200 m →		
Délais	← 3 jours →		← 4 jours →		
		Mouches relâchées marquées		Captures marquées en 2	Captures totales
Mâles		552		3	483
Femelles		552		I	442
Total		I.I04		4	925
Distances			← 4.200 m →		
Délais			← 3 jours →		

Interprétation des résultats :

+ au poste nº 2, à 2.800 mètres du précédent, ont été recapturées 57 mouches marquées 3 jours auparavant (35 mâles et 22 femelles); soit 5,78 p.I00 des glossines venant du poste nº I (6,49 p.I00 des mâles et 4,93 p.I00 des femelles). Parmi les mouches capturées à ce deuxième poste, les marquées apparaissent selon les pourcentages de : 5,I6 pour les deux sexes, 6,34 pour les mâles et 3,98 pour les femelles.

+ Au poste nº 2

- des mouches marquées au nºI, on ne retrouve que deux femelles ayant parcouru en 7 jours une distance de 7 kilomètres; chiffre qui correspond à 0,44 p.I00 des glossines marquées et à 0,62 p.I00 des captures;

- des mouches marquées au poste nº 2, 3 mâles et I femelle marqués ont été recapturés après 3 jours; la distance entre les deux postes étant de 4.200 m. Les mâles recapturés représentent 0,55 p.I00 et la femelle 0,I8 p.I00 des marquées, soit respectivement 0,62 et 0,22 p.I00 des captures faites à ce dernier poste.

Il apparaît ainsi que pour la saison et le gîte considéré, la dispersion de G. tachinoides est étendue et rapide, Elle peut se répandre en une semaine dans la totalité du gîte, mais au-delà d'une distance d'environ 4 kilomètres du lieu de lâcher (parcourue en 3-4 jours) le pourcentage de recaptures devient très faible, inférieur à I p.100; valeur qui se maintient sensiblement jusqu'à 7 kilomètres. La distance moyenne couverte par G. tachinoides dans ses gîtes de saison chaude et humide, après les pluies, semble pouvoir être estimée à I km par jour. Deux femelles seulement ont été recapturées à grande distance; ces résultats sont insuffisants pour conclure fermement à une plus grande dispersion de ce sexe par rapport aux mâles.

2) Gîte C3.

Rappelons que ce gîte est occupé par les glossines pendant près de 6 mois, dès la décrue qui se manifeste en saison fraiche jusqu'à la nouvelle montée des eaux au début des pluies (Juillet-Août). Pendant cette période s'observe la saison chaude qui s'accompagne d'un maximum de sècheresse à l'intérieur du gîte (Avril à Juin).

De Février à Juillet, plusieurs séries de marquages avec recaptures ont donné les résultats suivants exprimés en pourcentages de glossines marquées retrouvées parmi les captures faites 24 heures après le lâcher (Tab. 44).

Dates	I8.II	6.III	I5.III	I4.IV	I3.V	I7.V	9 VII
Pourcent. après 24 heures	3,03	6,97	7,24	9,33	9,62	I8,55	I,62
Nombre de mouches marquées capturées	2	I5	25	24	49	39	2
Total capturé	66	203	345	257	509	2I0	I23

Tab. 44 - Recaptures des mouches marquées après 24 heures en C3.

Ces pourcentages varient en augmentant nettement jusqu'à une valeur maximale qui semble se situer dans la deuxième quinzaine du mois de Mai, puis diminuent rapidement jusqu'à un niveau très bas atteint en Juillet, époque où la crue impose et où les premières pluies facilitent la dispersion des glossines hors du gîte.

Au cours de l'installation de la saison chaude, l'augmentation du pourcentage de recaptures de mouches marquées, après 24 heures, indique, comme nous l'avons vu au gîte SI, une réduction de la dispersion immédiate. Ceci s'explique aisément : en Janvier, Février, G. tachinoides se répand dans la totalité

du gîte; puis progressivement en relation avec l'augmentation des rigueurs climatiques, les portions du gîte où les mouches se manifestent sont de plus en plus réduites. Le pourcentage le plus élevé de glossines marquées recapturées se situe à l'époque où les conditions météorologiques sont les plus sévères et où les feux de savane et les destructions végétales faites par les éléphants réduisent considérablement la surface habitable du gîte. La valeur maximale du pourcentage de recaptures traduit la dispersion minimale des glossines.

Dans la journée, la dispersion ne peut être observée que d'une manière fugace à l'extérieur du gîte, au lever et au coucher du soleil. Elle s'associe au déplacement crépusculaire des tsé-tsé qui abandonnent le gîte le soir pour s'y réfugier le jour après avoir trouvé leur repos nocturne sur les plantes basses de la savane voisine du gîte (voir Activités p. I60 et lieux de repos nocturnes p. I44 .

Cette concentration relative de G. tachinoides au coeur de la saison chaude se trouve associée au regroupement des antilopes dans le gîte dont elles ne s'éloignent guère.

3º Déplacements passifs.

Les transports passifs de G. tachinoides sont fréquemment observés à Kalamaloué, en toute saison; mais leur importance se révèle particulièrement grande en saison des pluies, en période de hautes eaux lorsque les animaux-hôtes se dispersent et que la circulation en pirogue des villageois sur les zones inondées est la plus intense. Ce mode de déplacement facilite considérablement les changements de gîtes des glossines lors des migrations saisonnières.

4º Conclusions.

Les déplacements résultant de l'activité des G. tachinoides entraînent des migrations ou des dispersions qui se trouvent réalisées en fonction des principaux facteurs présidant à cette activité : climat, faim, reproduction.

Les passages d'un gîte à un autre beaucoup plus éloigné résultent davantage de transports passifs que des propres mouvements des mouches, bien qu'en saison des pluies ceux-ci aient davantage de chance d'être efficaces, en raison du développement de la végétation qui procure aux tsé-tsé des relais plus abondants.

Les déplacements en vol se font selon des trajets qui correspondent à ce que nous appelons des couloirs écologiques, se superposant généralement aux sous-bois dégagés, aux sentiers et aux coulées de gibier, où elles trouvent les conditions climatiques les plus favorables et qui sont placés au voisinage des trajets des hôtes nourriciers.

Les pourcentages de recaptures que nous avons retenus dépendent non seulement de la dispersion mais de la population totale présente dont les captures ne constituent qu'une fraction. Ces pourcentages correspondent davantage à ce que l'on pourrait appeler des taux de dilution traduisant la tendance des glossines à se répandre dans tout le gîte habitable, mais ils donnent néanmoins une indication relative de leur dispersion.

DISCUSSION.

Dans l'ensemble nos observations relatives aux déplacements de G. tachinoides à Kalamaloué s'accordent avec celles des autres auteurs et notamment de ceux qui ont étudié la même espèce.

Le rétrécissement de l'aire de distribution qui s'observe en saison chaude et s'accompagne d'une dispersion peu étendue des glossines cède la place à une extension de leur répartition en saison des pluies et en période de crue, époque où la dispersion se révèle alors la plus grande. Ce phénomène de migrations annuelles existe pour toutes les espèces riveraines.

Il en est de même pour les concentrations qui sont notées au coeur de la saison chaude. L'important rôle destructeur des éléphants signalé par J. FORD a également été remarqué à Kalamaloué et se présente comme un facteur non négligeable dans les variations de distribution locale des tsé-tsé.

Les dispersions à l'intérieur d'une galerie forestière se font d'une manière assez rapide, bien que pour G. tachinoides, dans les conditions les plus favorables, les déplacements ne semblent pas excéder un kilomètre par jour; distance inférieure à celle de 8 km donnée par GIBBINS pour G. palpalis.

A l'extérieur des gîtes, la dispersion n'est intense qu'en période humide (pluies et inondations); bien que T.A.M. NASH et W.A. PAGE signalent avoir trouvé G. tachinoides à 5 kilomètres de leur habitat normal, nous n'avons guère pu observer cette espèce dans ses terrains de chasse au-delà de 2 km. Cette distance peut évidemment être augmentée par des transports passifs conduisant les mouches bien plus loin, mais leur retour aux gîtes d'origine reste alors incertain. Au

cours de ces déplacements éloignés, nous n'avons pu préciser si les mâles et les femelles présentaient la même tendance à se disperser; les quelques captures notées loin des gîtes nous laissent penser, en contradiction avec T.A.M. NASH et en accord avec ce qu'ont observé quelques auteurs, que les femelles s'éloignent plus volontiers que les mâles de leur habitat d'origine. Ce sont d'ailleurs elles qui occupent en premier les nouveaux gîtes disponibles en période de migrations saisonnières.

La connaissance des déplacements des glossines est extrêmement importante. Ainsi que le signale M. CLAIR (I970) en République centrafricaine, une augmentation importante de la quantité de captures de G. fuscipes coïncide avec l'introduction de troupeaux de zébus bororo venant pâturer et s'abreuver dans une zone auparavant peu fréquentée par les glossines. Cet exemple, parmi tant d'autres, montre que les transports passifs doivent être largement pris en considération dans toute étude relative à l'épidémiologie des trypanosomoses et à l'application des méthodes de lutte contre les vecteurs.

Deuxième partie : ~~DYNAMIQUE DES~~ POPULATIONS.

Les populations de glossines sont constituées de pupes et d'adultes, mâles et femelles.

L'étude des populations envisage tout d'abord celle de la nature et des variations de leurs constituants (rapport des sexes, âges, importance numérique des adultes et des pupes), puis celle des facteurs exerçant une influence sur ceux-ci.

Les méthodes d'échantillonnage décrites et utilisées par ailleurs sont employées dans ces études démographiques. Elles peuvent être avantageusement complétées par la méthode des captures-recaptures destinée plus particulièrement à estimer l'importance de la population au lieu considéré.

A - STRUCTURES DES POPULATIONS ET LEURS VARIATIONS.

I. Populations préimaginales.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

. Les investigations possibles sur les pupes dans les conditions naturelles se limitent à des observations concernant les taux de mortalité, les taux d'éclosion et l'évaluation de leur âge.

La mortalité est plus élevée en saison sèche qu'en saison humide, mais peut être augmentée lors des fortes pluies et des inondations. (T.A.M. NASH, I936).

Après marquage de pupes pleines replacées dans leur milieu, (C.H.N. JACKSON, I937) note seulement 7I p.I00 d'éclosions, de nombreuses pupes non écloses étant victimes de prédateurs.

Les descriptions et les durées des différentes étapes du développement de la pupe sont données par W.F. FISKE (I920) pour G. fuscipes, puis par W.H. POTTS (I933) et E. BURSELL (I959) pour G. morsitans. L'utilisation de la classification donnée par ce dernier auteur permet d'apprécier, après dissection, l'âge moyen d'un lot de pupes récolté en un endroit déterminé.

L'évaluation du rapport du nombre de pupes à celui des adultes se révèle impossible à réaliser faute de pouvoir détecter tous les lieux de ponte et d'y dénombrer toutes les pupes présentes (C.H.N. JACKSON).

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

La répartition des pupes de G. tachinoides est variable selon les saisons. Concentrées ou dispersées, elles représentent une fraction importante de la population totale des glossines; proportion qu'il nous est cependant impossible de préciser. Une recherche systématique des pupes conduit à des récoltes qui ne permettent d'apprécier que leur abondance relative et les variations des lieux de ponte d'une époque de recherche à une autre.

L'âge des pupes peut être apprécié par leur dissection, sans donner d'autres résultats que ceux permettant d'estimer l'époque de leur formation.

Le regroupement des pupes, sur le terrain ou en laboratoire, nous a permis de contrôler II.68I éclosions ayant donné 5.908 mâles et 5.773 femelles. Le test du Chi2, dont la valeur est ici de I,56, permet de conclure à l'égalité des sexes pour l'ensemble des pupes.

DISCUSSION.

La connaissance d'une population par l'étude des pupes est limitée à quelques renseignements relatifs à leur nombre et à leur ancienneté dans les lieux de ponte.

- Si la quantité de pupes récoltées dans un gîte à une époque donnée, renseigne sur l'importance potentielle des glossines adultes de la population du lieu, il est impossible d'établir une relation entre le nombre de pupes et celui des imagos.

- Les pupes de G. tachinoides se rencontrent concentrées ou dispersées selon les saisons; l'appréciation de leur âge, par mise en évidence de leur contenu, fait estimer la période à laquelle elles ont été formées, compte-tenu de la durée d'évolution résultant du climat ambiant.

- Les éclosions des pupes se font à des taux variables liés à la mortalité qui dépend du milieu dans lequel elles se trouvent.

II. Populations imaginales.

RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

I. Rapport des sexes.

Iº A l'éclosion.

Les pupes parvenant à leur terme donnent statistiquement autant de mâles que de femelles ainsi qu'en témoignent les observations de nombreux auteurs cités par P.A. BUXTON, faites avec les espèces de glossines les plus répandues. Parfois, comme l'a noté J.J. SIMPSON (I9I8) chez G. tachinoides, les femelles apparaissent avec un pourcentage légèrement plus élevé que les mâles; en raison de leur durée de pupaison un peu plus prolongée, les pupes mâles seraient plus exposées que les autres aux actions dommageables.

2º Dans les populations naturelles.

Le rapport des sexes dans les populations naturelles de glossines se révèle difficile à préciser. Il apparaît variable :

- selon les méthodes d'échantillonnage;

+ les captures sur appât donnent toujours plus de mâles que de femelles (J.W. MACFIE, I9I2); mais dans des proportions très inégales, variant de I5 à 57 p.I00, (W.F. FISKE, I9I3);

+ les captures de G. fusca au vol ou au repos donnent autant de mâles que de femelles, (J. SCHWETZ, I9I9).

- selon les lieux d'observation; (G.D.M. CARPENTER, I9I2);

- selon les périodes d'observation;

+ J.B. DAVEY (I936) ne capture que des mâles de G. brevipalpis en saison sèche au Nyassaland;

+ le soir, C.F.M. SWYNNERTON (I933) n'obtient que des mâles de cette espèce.

2. Age-longévité.

Iº La longévité moyenne des adultes peut être estimée par les délais au bout desquels les recaptures de mouches marquées et lâchées à l'éclosion sont encore fréquentes. Elle est : - pour les mâles, inversement proportionnelle aux températures maximales (T.A.M. NASH, I936) ou aux déficits de saturation

(C.H.N. JACKSON, 1945);

- deux fois plus longue pour les mâles que pour les femelles (C.H.N. JACKSON, 1937); les mâles vivant 2 semaines en saison chaude et 6 en saison humide;

- supérieure à 40 jours chez G. palpalis (C.F. SWYNNERTON, 1936);

- de l'ordre de 3 semaines en saison fraiche chez G. tachinoides et G.m. submorsitans, au Nigéria (cité par P.A. BUXTON, 1955);

- de l'ordre de 6 semaines chez ces mêmes espèces, à l'installation de la saison sèche et fraiche (L. LLOYD, 1936);

2º L'âge peut être évalué par appréciation du degré d'usure des ailes ou détermination de l'âge physiologique.

I) Usure des ailes.

Cette méthode est due principalement à C.H.N. JACKSON (1945, 1946, 1948, 1950) qui classe G. morsitans et G. swynnertoni en 6 groupes définis par la répartition, le nombre et la profondeur des échancrures du bord postérieur des ailes. Ces degrés d'usure étant liés à la fréquence des vols effectués par les tsé-tsé.

JACKSON conclut : - la méthode n'est applicable qu'aux mâles, l'usure des ailes des femelles étant beaucoup plus lente;

- l'âge peut être connu à un jour près;

- l'évaluation de l'âge des mâles n'est pas affectée par la température.

2) Age physiologique.

Le principe de la détermination de l'âge physiologique des femelles découle de la physiologie particulière de l'appareil génital : ovulations s'effectuant dans un ordre constant, alternativement d'un ovaire à l'autre et d'un ovariole à l'autre.

Son application pratique résulte des travaux de D.S. SAUNDERS (1960-62), de G. VATTIER (1964), de A. CHALLIER (1965) et de J. ITARD (1966). Elle consiste à établir, après orientation convenable de l'appareil génital, le nombre repère correspondant à l'ordre de taille décroissante de chaque ovariole, puis à rechercher les reliques folliculaires dont la présence témoigne d'une ovulation antérieure au niveau de l'ovariole correspondant. Il est alors possible de distinguer 8 groupes d'âge numérotés de 0 à VII; mais on ne peut préciser l'âge

au-delà de ce dernier groupe. Cette limitation n'a guère de retentissement sur l'âge moyen de l'échantillon, les femelles plus âgées étant peu nombreuses dans la nature (J.M. HARLEY, 1966).

Dans les conditions de laboratoire, la durée moyenne correspondant à chaque groupe est de 10 jours (J. ITARD, 1966).

3º Comparaison des deux méthodes.

Elle a été tentée par A. CHALLIER (1966) avec des femelles de G. p. gambiensis. Il constate que chaque degré d'usure des ailes correspond à plusieurs groupes d'âge physiologique et que, en conséquence, pour un âge physiologique donné, s'observent des degrés d'usure différents.

3. Dénombrement des glossines dans une population.

L'estimation du nombre de glossines présentes dans une population a été faite pour la première fois par C.H.N. JACKSON (1933) en appliquant la méthode des captures-recaptures à G. m. morsitans et G. swynnertoni. Elle a été reprise pour ces espèces par J.M. HARLEY, 1958 et par H.A.W. SOUTHON, 1959, puis appliquée à G. f. fuscipes par J.P. GLASGOW, 1953 et à G. pallidipes par D.L. JOHNS, 1957. Par cette méthode L. LLOYD (1936) estime le nombre de mâles de G. tachinoides par mille carré à 105.785; ce qui correspond à près de 410 individus à l'hectare. Les résultats expriment la densité réelle de la population

Dans son étude sur G. tachinoides, L. LLOYD remarque que les taux de captures horaires présentent des valeurs proportionnelles à celles des populations obtenues par calcul; la diminution des taux de captures accompagnant celle de la population calculée, tant que les captureurs ne sont pas saturés par l'intensité des attaques des glossines. Compte-tenu de cette dernière réserve, il lui apparait possible d'évaluer une fraction de population par l'expression de la moyenne horaire de captures qui désigne alors la densité apparente de la population considérée.

La distinction entre densité réelle et densité apparente a déjà été précisée par T.A.M. NASH (1933). La seule méthode pratique d'étude des glossines dont dispose l'entomologiste de terrain repose sur la capture de celles qui visitent les captureurs, ou tout autre appât. Le nombre de mouches ainsi obtenues résulte à la fois de l'intensité de leur activité et de l'importance de la population. Cette notion d'activité, intervenant dans l'estimation de la quantité de glossines présentes, est retenue par L. LLOYD, W.B. JOHNSON et RAWSON (1927) qui utilisent l'expression densité-activité. Puis J.S. WILLIAMS

(I940) suggère que le nombre de mouches capturées doit représenter le produit de la population par l'activité : si l'activité des insectes est la même, pendant une période limitée, les captures varient comme la population.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les populations de G. tachinoides adultes sont constituées de mâles et de femelles, présents dans une certaine proportion et comprenant des mouches de tous âges parmi lesquelles des ténérales âgées de moins de 24 heures.

Le rapport des sexes est apprécié par deux types de captures. Celles faites au filet, parmi les glossines en activité et celles faites au tube parmi les mouches au repos. La comparaison des pourcentages de femelles observés par chacune de ces deux méthodes d'échantillonnage peut alors être envisagée.

L'évaluation de l'âge des insectes capturés a été faite par la méthode de détermination de l'âge physiologique chez les femelles et par l'appréciation du degré d'usure des ailes dans les deux sexes. Cette étude permet de mettre en évidence la répartition des âges dans les échantillons de glossines capturées et d'estimer la longévité des adultes.

Les estimations du nombre d'individus composant une population ont été réalisées par application de la méthode des captures au filet et des captures-recaptures avec marquages.

I. Rapport des sexes.

Egal à l'unité à l'éclosion, il se montre par la suite à l'avantage des mâles dans des proportions variables selon la méthode d'échantillonnage, le lieu et la saison. Nous l'exprimons par le pourcentage de femelles dénombrées dans les captures.

Iº Parmi les glossines en activité.

I) Résultats généraux.

Ils proviennent des captures faites en I970 où les pourcentages de femelles ont été notés pour chaque journée de travail. Pour l'ensemble des gîtes qui ont pu être étudiés pendant toute la durée de leur occupation par les glossines (C5; C3; CI, C2, C4; SI), le pourcentage moyen annuel est de 33,08 $\pm$ 0,8I femelles pour un total de I3.433 captures.

2) Variations du sex-ratio selon les mois et les gîtes.

Les pourcentages observés chaque jour d'un même mois ne différant pas sensiblement, nous avons exprimé les variations mensuelles du pourcentage des femelles, pour l'ensemble des gîtes, puis pour chacun d'eux séparément.

Les résultats sont groupés dans le tableau nº 45 et dans les graphiques des figures 50, 5I et 52.

Tab. 45 - Pourcentages de femelles capturées, en activité, selon les mois et les gîtes.

Mois / Gîtes		J	F	M	A	M	J	J	A	S (.)	O	N	D
C5	%	23,91	22,35	18,96	39,68	ARIDITE			23,07	48,83	INONDATION		22,13
	±	3,13	4,57	5,14	12,32				8,83	10,78			4,18
C3	%	33,96	35,83	26,54	22,27	18,20	22,06	21,61	16,43	INONDATION			
	±	13,01	7,29	2,62	5,84	2,16	2,69	2,69	8,66				
C1 C2 C4	%	ARIDITE				19,94	42,30	52,94	26,99	21,74	INONDATION		32,65
	±					2,90	11,18	13,97	6,95	5,73			13,39
SI	%	ARIDITE							23,92	39,24	48,51	32,39	30,43
	±								4,42	4,74	1,44	5,22	19,18
Ens. des gîtes	%	24,59	26,98	25,25	26,41	18,35	23,60	24,75	23,74	35,33	48,51	32,39	23,65
	±	3,05	3,95	2,35	5,41	1,73	2,65	3,81	3,21	3,57	1,44	5,22	3,94

N.B. aridité, inondation : causes de non occupation des gîtes.

(.) pourcentages résultant de captures dans la partie excentrique du gîte C5.

Pour l'ensemble des gîtes les pourcentages mensuels se maintiennent à un niveau pratiquement constant de décembre à avril, puis de juin à août. On remarque une baisse sensible en mai, au coeur de la saison chaude, puis une augmentation importante de septembre à novembre, avec un maximum atteint en octobre.

Les variations mensuelles des pourcentages de femelles dans chaque gîte se révèlent différentes selon les périodes où les glossines s'y installent.

(I) Gîte C5. Il n'est occupé d'une façon continue que pendant environ 4 mois, de décembre à avril, puis de nouveau et temporairement à la montée des eaux, en août-septembre, où les populations de glossines sont peu abondantes et localisées à certains bosquets dispersés de sa périphérie. Le pourcentage de femelles s'y maintient à un niveau constant jusqu'en mars, puis en avril il prend une valeur plus élevée, non différente du maximum observé en septembre ($\varepsilon^+ = 1,11$). Ces deux moyennes ne diffèrent pas significativement

ε^+ = écart-réduit.

du pourcentage théorique de 50 p.I00 (ε = 0,I8) elles s'observent aux époques où les populations de glossines sont en déplacement à la recherche de microgîtes favorables qu'elles occupent temporairement et là où la faune sauvage est dispersée.

(2) Gîte C3. Les glossines y sont installées d'une façon permanente pendant plus de 7 mois consécutifs. L'évolution des pourcentages mensuels de femelles se fait de la manière suivante : décroissance de janvier à mai par paliers de deux mois (les pourcentages de janvier-février ne diffèrant pas entre eux, mais différant de ceux de mars-avril), puis après mai maintien à un niveau constant jusqu'en août. Le minimum observé en mai diffère de la valeur notée en juin, mais pas de celle du mois d'avril. Cependant les observations des degrés de comparaison entre les autres pourcentages indiquent que ce minimum se place plus vraisemblablement en mai.

(3) Gîtes CI, C2, C4. Ces petits gîtes ne sont occupés qu'aux périodes de crue et de décrue et ne retiennent que de faibles populations en transit chez lesquelles les pourcentages de femelles peuvent atteindre des valeurs élevées, non différentes significativement de celle de 50 p.I00, en juin et juillet (entre ces deux mois ε = I,I8; comparés à la valeur théorique 50 p.I00, ε = 0,42).

(4) Gîtes SI. Occupé principalement en période de hautes eaux, lorsque tous les autres gîtes, inondés, sont ou commencent à être abandonnés. Le pourcentage des femelles est plus élevé au mois d'octobre : 48,5I $\pm$ I,44 et approche du pourcentage de 50 p.I00 (différence tout juste significative). C'est pendant ce mois que les inondations atteignent leur maximum et que les surfaces densément boisées sont les plus réduites et constamment fréquentées par les glossines.

2º Parmi les glossines au repos.

Les proportions des sexes chez les mouches au repos ont été appréciées à l'occasion de l'étude des hauteurs des points de repos, de l'origine des repas de sang et de quelques observations dont l'insuffisance de certaines données n'a pas permis l'exploitation par ailleurs.

Au total le sexe de 3.54I glossines au repos a été déterminé, de janvier à août, dans les gîtes C5 (à Mitragyna) et C3 (à Morelia). Les pourcentages de femelles, notés au cours des différentes observations d'un même mois ne différant pas significativement entre eux, ceux-ci ont été exprimés mensuellement au cours de la période considérée. (Voir figure 53).

Au gîte C5, deux mois seulement d'observations en saison fraiche ont révélé des pourcentages de femelles très élevés, supérieurs à la valeur théorique de 50 p.I00. Il est vraisemblable que ce fort pourcentage de femelles au

repos résulte de l'abondance des mâles en activité. La même remarque est également valable pour les observations du mois de janvier au gîte C3. Dans ce gîte, en saison chaude, aux heures où les températures sont les plus élevées, le pourcentage de femelles devient de 50 p.100 (mars, avril, mai); il marque une tendance à diminuer en fin de période d'occupation du gîte (août).

3º Comparaison des sex-ratio des mouches au repos et en activité.

Le tableau nº 46 met en évidence le nombre des observations effectuées chaque mois et les pourcentages de femelles correpondants parmi les glossines au repos et en activité aux mêmes heures de la journée.

Tab. 46 - Comparaison du pourcentage de femelles capturées au repos et en activité (gîte C3).

	Glossines au repos				Glossines en activité			
Morelia (C3)	♀	T	%	±	♀	T	%	±
Janvier	30	46	65,21	14,04	11	35	31,42	15,69
Février	38	82	46,24	11,01	53	171	30,99	7,07
Mars	134	268	50,00	6,10	15	83	18,07	8,44
Avril	189	377	50,13	5,15	4	27	14,81	13,67
Mai	370	793	46,65	3,54	7	42	16,66	11,49
Juin	620	1.605	38,62	2,42	33	146	22,60	6,92
Juillet	101	237	42,61	6,42	18	89	20,22	8,51
Août	16	56	28,58	12,07	35	232	15,08	4,69
Total	1498	3.464	43,23	1,68	176	825	21,33	2,85
Mitragyna (C5)								
Janvier	20	31	64,51	17,18	94	404	23,26	4,21
Février	30	46	65,21	14,04	34	183	18,57	5,74
Total	50	77	64,93	10,87	128	587	21,80	3,40

Les variations mensuelles des pourcentages de femelles sont représentées sur le graphique de la figure 53.

On remarque qu'ils sont toujours plus élevés parmi les mouches au repos que parmi celles en activité.

Le plus souvent, au moment des observations, faites aux heures les plus chaudes de la journée (de 11 à 14 heures), la population se compose davantage de mouches au repos que de mouches en activité. Aux mois

de mars, avril et mai, les températures sont si élevées à ces heures là que les activités sont très réduites et souvent nulles. Les échantillons de glossines observés alors au repos présentent la même composition que la population du gîte; les pourcentages de femelles notés sont alors voisins de 50 p.I00, valeur dont ils ne diffèrent pas significativement. Ceci suggère qu'à ces époques de l'année, le rapport des sexes dans la population totale est de l'ordre de l'unité.

4º Variations du sex-ratio des mouches en activité en fonction des principaux facteurs climatiques.

I) Etudiés séparément.

La distribution des pourcentages de femelles notés à chaque séance de captures a été exprimée en classes de 5 en 5 pour I00 en fonction de la température, de l'hygrométrie et de l'intensité lumineuse correspondantes. Les variations des pourcentages moyens observés pour chaque classe de chacun des facteurs étudiés sont représentées sur les graphiques des figures 54, 55 et 56.

(I) Action de la température (Fig. 54).

Le coefficient de corrélation, pourcentage de femelles-température, est égal à -0,02, non significatif (t = 0,37).

Les moyennes des pourcentages observés pour chaque classe thermique ne diffèrent pas significativement ($F = 0,9I$ inférieur à $F^{9}_{349} = I,88$).

(2) Action de l'humidité (Fig. 55).

De même, le coefficient de corrélation et les différences de moyennes des pourcentages ne sont pas significatifs : r = 0,07 avec t = I,33 et F = I,54 inférieur à $F^{8}_{350} = I,94$.

(3) Action de la lumière (Fig. 56).

Le coefficient de corrélation et les différences de moyennes des pourcentages sont ici significatifs : r = - 0,I8 avec t = 3,47 et F = 5,82 supérieur à $F^{7}_{35I} = 2,0I$.

La comparaison des moyennes deux à deux indique que celles correspondant aux indices de luminosité 2 et 4 de la cellule (0,35 et I,4 Lux) ne diffèrent pas entre elles, mais diffèrent de toutes les autres (indices 6 à I6 de la cellule; 5,5 à 5.500 Lux) non différentes significativement.

Seule la lumière apparaît exercer une influence sur le pourcentage des femelles en activité; cette influence est limitée. Aux

faibles intensités lumineuses (0,35 et I,4 Lux) la proportion de femelles est plus élevée; à partir de 5,5 Lux jusqu'aux fortes luminosités celle-ci s'abaisse et se maintient constante.

Cette étude confirme l'impression qui se dégageait des captures journalières dans lesquelles les femelles semblaient plus nombreuses le matin et surtout le soir lorsque la lumière est faible et la température encore favorable à leur activité. C'est d'ailleurs aux heures crépusculaires que les glossines s'éloignent le plus des gîtes pour parcourir leur terrain de chasse et que l'on trouve parmi elles une majorité de femelles.

2) Etudiés simultanément deux à deux.

(I) Température et lumière.

Le calcul des coefficients de corrélations partielles montre que : - pour une température donnée, le pourcentage est d'autant plus élevé que la lumière est plus faible ($r' = 0,I7$, significatif, avec $t = 3,37$);

- pour une intensité lumineuse donnée le pourcentage ne varie pas avec la température ($r' = 0,0I$, non significatif, avec $t = 0,3I$).

(2) Humidité et lumière.

Comme précédemment, le pourcentage de femelles présente une corrélation négative significative ($r' = 0,I6$; $t = 3,06$) avec la lumière, pour une humidité donnée. La corrélation est là encore non significative entre pourcentages et humidité pour une intensité lumineuse fixe.

Ces résultats confirment la seule influence de la lumière sur le pourcentage de femelles parmi les mouches en activité.

5º Conclusions.

I) Le sex-ratio à l'éclosion est égal à I.

2) Le pourcentage de femelles en activité, capturées au filet, varie peu au cours de l'année; il approche une valeur moyenne de 33 p.I00.

3) Ce pourcentage diminue d'une façon appréciable au mois de mai et s'élève à un maximum en octobre; il apparaît nettement plus fort parmi les captures de glossines recherchant de nouveaux gîtes et atteint alors une valeur voisine de 50 p.I00. Ce fait est particulièrement appréciable au gîte C3 où le pourcentage de femelles est important en janvier, mois où la population s'y installe, faible en août lorsqu'elle l'abandonne. Les femelles seraient alors les premières à prendre place dans un nouveau biotope et les premières à le quitter.

4) Le pourcentage de femelles est généralement plus élevé chez les glossines au repos que chez celles en activité. Lorsque les activités deviennent pratiquement nulles aux heures les plus chaudes des mois de mars, avril et mai, toute la population est en repos et ce pourcentage atteint la valeur théorique de 50 p.I00.

5) Ce pourcentage de 50 p.I00 atteint chez les glossines à la recherche de nouveaux gîtes et chez celles au repos alors que l'activité est nulle, suggère qu'il peut représenter la proportion réelle des sexes dans les populations naturelles.

6) Le pourcentage de femelles en activité peut varier selon les intensités lumineuses ambiantes; les autres facteurs climatiques (température, humidité) se révèlent sans influence. Aux faibles intensités lumineuses, jusqu'à 2,8 Lux environ, le pourcentage de femelles est élevé; il s'abaisse à partir de cette valeur à un niveau pratiquement constant jusqu'à la limite des II.000 Lux qui permet encore l'activité des glossines.

2. Age des populations.

Nos essais de détermination de l'âge des populations ont été faits sur des mouches en activité, capturées au filet, par application de la méthode d'évaluation de l'âge physiologique chez les femelles et par estimation du degré d'usure des ailes pour les deux sexes.

Iº Estimation de l'âge physiologique des femelles :

Neuf sondages effectués à diverses époques de l'année dans les gîtes C3 et SI ont permis de classer 602 femelles en classes d'âge selon la méthode de détermination de l'âge physiologique.

Pour chacune des 9 journées de captures, un diagramme exprime en pourcentage la répartition des femelles dans chaque groupe d'âge (Fig. 57). On remarque que : - au mois de janvier, lorsque les glossines s'installent dans le gîte C3, la population féminine est surtout composée de femelles d'âge moyen provenant des gîtes voisins, aucune éclosion ancienne n'ayant encore eu lieu dans ce gîte. Ces femelles peuvent être considérées comme fondatrices de la population de C3. Il n'y a pas de très vieilles mouches ayant pondu plus de 6 larves;

- au mois de mai, en saison chaude; . le I5 mai, 44 p.I00 de femelles sont très jeunes, provenant de pupes formées antérieurement dans le gîte. Les autres groupes d'âge sont à peu près également représentés; les mouches plus âgées sont un peu plus abondantes, mais n'ont pas ovulé plus de cinq fois;

. douze jours plus tard, le prélèvement du 27 mai révèle un échantillon de femelles appartenant toutes aux

quatre premiers groupes; les jeunes mouches du I5 mai prennent place dans le groupe II, celles écloses entre ces deux sondages dans les deux premiers;

- au mois de juin, on retrouve un diagramme sensiblement comparable à celui du I5 mai. En une trentaine de jours la population femelle présente de nouveau la même structure d'âge; plus de la moitié est alors composée de jeunes mouches;

- au gîte SI, les sondages pratiqués du 2 août au 6 novembre montrent que la longévité est augmentée et que d'un mois à l'autre la structure de la population femelle ne varie pas sensiblement (test du chi2, non significatif); les femelles d'âge moyen (groupes II à IV) dominant légèrement. Cependant, entre le 2 et le 28 août, un léger rajeunissement de la population peut être noté.

L'étude théorique de la variation de l'âge par examen de l'appareil génital femelle montre que les classes définies sont égales en durée et correspondent à la période séparant deux pontes larvaires successives. Cette durée varie avec la température et est donnée approximativement par la formule $\frac{I}{0,0859 \pm 0,0069\ (t-24)}$.

Si l'on relève la température moyenne régnant dans les gîtes aux époques des sondages et si l'on admet que les femelles ont été soumises à cette même température moyenne pendant toute leur vie, on peut établir une durée moyenne de chaque groupe d'âge selon les périodes considérées. Pour chaque prélèvement on peut donc déterminer des classes d'âges équivalentes à chaque groupe et calculer à partir de la valeur centrale de chacune d'elles l'âge moyen de l'échantillon de population femelle capturée et en estimer l'âge maximum. Les résultats sont consignés dans le tableau suivant nº 47.

La comparaison des âges moyens des échantillons montre que :

- ceux de mai et juin ne diffèrent pas significativement entre eux ($F = I,02$ inférieur à $F^{2}_{63} = 3,I5$, à 5 p.I00);

- seul celui du 2 août diffère de celui du I7 octobre, tous les autres des mois d'août, septembre et octobre ne révélant pas de différence significative;

- ceux du 20 janvier, 2 août et 6 novembre ne diffèrent pas entre eux. Ces résultats sont à rapprocher des observations énoncées précédemment relatives aux variations de la structure d'âge des populations au cours de l'année.

Tab. 47 - Composition des échantillons de femelles capturés et âge moyen.

Gîtes	Dates	Composition de la population femelle Groupes d'âge physiologique 0	I	II	III	IV	V	VI	VII	T.	Inter. des classes	Age moyen (jours)	Longév. maxim. (jours)
C3	20.I	2	0	2	3	3	I	I	0	I2	I2,66	44,30±I4,32	89
C3	I5.5	8	2	2	2	I	3	0	0	I8	6,76	I5,0I± 6,55	4I
C3	27.5	I	2	3	I	0	0	0	0	7	7,08	I4,68± 6,I5	29
C3	I9.6	I2	I	3	3	2	I	0	0	22	7,45	I3,55± 5,57	45
SI	2.8	I0	9	I6	I6	2I	8	7	I	88	9,38	32,6I± 3,46	75
SI	2I.8	23	I9	20	I2	I6	I5	8	I	I44	9,38	28,46± 3,39	75
SI	I2.9	I6	26	37	I6	22	I5	I7	I	I50	8,8I	29,07± 2,64	7I
SI	I7.I0	23	I8	36	20	23	9	I2	3	I44	8,30	26,06± 2,54	67
SI	6.II	I	5	II	8	II	4	6	I	47	9,38	36,22± 4,50	76

A partir de cette étude l'estimation de la longévité des femelles fait remarquer qu'elle varie inversement à la température moyenne ambiante; la longévité maximale apparaît ainsi se situer entre un minimum de I mois et un maximum de 3.

2º Etudes par appréciation de l'usure des ailes.

I) Chez les femelles.

Huit sondages représentant un total de 4I8 femelles, pratiqués au mois d'avril, mai, juin, septembre, octobre et novembre sont représentés par les diagrammes de la figure 58 B. On observe que : - en avril, une forte proportion de femelles a les ailes très usées; aucune jeune femelle n'est détectée et le reste de l'échantillon se présente comme constitué de glossines moyennement âgées;

- en mai, les jeunes femelles sont très abondamment représentées; de classe en classe le nombre de mouches diminue rapidement jusqu'aux classes 3 ou 4, caractérisant ainsi une population jeune à faible longévité;

- en juin, les jeunes prédominent, mais un pourcentage plus élevé qu'en mai apparaît à la classe 4, traduisant une durée de vie prolongée par rapport au mois précédent;

- de septembre à novembre les échantillons révèlent une quantité de femelles à ailes usées qui s'accroit

progressivement; la longévité est augmentée et l'ensemble de la population apparaît notablement plus âgée.

La comparaison des résultats obtenus par la méthode d'appréciation de l'usure des ailes avec ceux découlant de la détermination de l'âge physiologique peut être faite avec 6 échantillons ayant permis d'examiner les mêmes femelles par l'application de chacune des deux méthodes (Fig. 59).

. Les diagrammes correspondant à chaque sondage ont été groupés deux à deux et il apparaît nettement qu'ils ne sont guère comparables par leur profil. Si on considère que quatre, trois et six classes d'usure d'ailes couvrent respectivement six, quatre et huit groupes d'âges physiologiques, on pourrait conclure, à priori, qu'une classe d'usure d'ailes correspond dans l'ensemble à I,3 -I,5 groupes d'âge physiologique. Mais à l'examen de nos résultats, cette correspondance n'apparaît pas aussi simple.

. Nos observations concernant les mêmes mouches, on peut admettre que les limites de la dernière classe de chaque méthode expriment la même longévité; il est alors possible de déterminer une valeur pour chaque classe d'usure des ailes, de calculer les moyennes d'âge des échantillons puis de les comparer à celles obtenues par estimation de l'âge physiologique. Ces résultats conduisent au tableau suivant nº 48.

Tab. 48 - Comparaison des 2 méthodes d'estimation des âges chez les femelles

Dates	Age physiolog.	Usure des ailes			Comparaison des âges moyens
	Ages moyens	Nbre clas	Moyen. clas.	Age moyen	
I5 Mai	I5,0I ± 6,55	4	I0,08	I2,88 ± 4,70	0,55 n. S.
27 Mai	I4,68 ± 6,I5	3	9,44	II,46 ± 6,36	0,86 n. S.
I9 Juin	I3,55 ± 5,57	4	II,I7	I7,25 ± 5,98	0,93 n. S.
I2 Sep.	29,07 ± 2,64	6	II,74	36,04 ± 3,59	3,07 S.
I7 Oct.	26,06 ± 2,54	6	II,07	48,88 ± 2,76	II,54 S.
6 Nov.	36,22 ± 4,50	6	I2,5I	48,30 ± 6,60	2,96 S.

N.B. n.S. = non significatif; S. = significatif.

. Il apparait alors que les âges moyens sont comparables tant que les mouches sont relativement jeunes et se répartissent dans les

quatre premières classes d'usure des ailes. Lorsque les glossines sont plus âgées et se distribuent dans toutes les classes d'âge, la moyenne obtenue par examen des ailes s'écarte considérablement de celle résultant de l'observation de l'appareil génital; plus la mouche vieillit et plus rapide est l'usure des ailes. On peut ainsi considérer que l'usure des ailes est irrégulière durant toute la vie de la mouche et n'est pas directement proportionnelle au temps écoulé; des femelles d'âges réels différents pouvant appartenir à la même classe d'usure des ailes.

2) Chez les mâles. (Fig. 58 A).

Sept échantillonnages de populations portant sur un total de 791 mâles ont été examinés et classés selon le degré d'usure des ailes. Quatre d'entre eux, du 14 avril, 29 septembre, 17 octobre et 6 novembre ont été accompagnés de captures de femelles avec lesquelles ils peuvent être comparés.

L'examen de l'ensemble des prélèvements montre que dès la fin mars, les mâles se répartissent dans la totalité des classes prévues par la méthode. Au début de ce mois, par contre, ils ne se distribuent qu'en 4 classes; la population masculine est jeune et le nombre de ses représentants décroit régulièrement de la classe 1 à 4. Fin mars et début avril la population semble avoir légèrement vieillie et celle du 7 avril apparaît un peu plus âgée que la précédente; fin avril les mâles à ailes usées sont les mieux représentés. Faute de repère chronologique, en adoptant pour chaque classe une durée égale à l'Unité on trouve pour âge moyen de chacun de ces prélèvements : 8 mars : 1,60 $\pm$ 0,23; 28 mars : 1,96 $\pm$ 0,27; 7 avril : 2,38 $\pm$ 0,53; 14 avril : 3,58 $\pm$ 1,14. Ces valeurs traduisent apparemment un vieillissement progressif, mais après comparaison statistique des moyennes elles ne se révèlent différentes significativement qu'entre le 7 et le 14 avril. On est ainsi amené à conclure que du 8 mars au 7 avril, les classes étant considérées d'une même durée pour la période considérée, l'âge moyen n'a pas varié. Seul l'échantillon du 14 avril est plus âgé que celui qui le précède; cela se traduit par un passage de la moyenne d'âge de la classe 2 (moy. 2,38) à la classe 3 (moy. 3,58) et, sur les diagrammes correspondants, par un déplacement des " sommets " de la classe 2 à la classe 6. Ce décalage ne correspond pas à l'expression du vieillissement calculé et montre que l'usure des ailes n'est pas directement proportionnelle au temps. En septembre, octobre, novembre, les compositions des échantillons sont différentes entre elles (chi2 = 108,54; avec ddl = 10, significatif à 1 p.1000). Jeunes en septembre, les échantillons apparaissent nettement vieillis en octobre, puis légèrement rajeunis en novembre. Comme précédemment, en considérant chaque

classe égale à l'unité; on obtient les âges moyens suivants : septembre : I,59 $\pm$ 0,I5; octobre : 3,55 $\pm$ 0,2I; novembre : 2,89 $\pm$ 0,24; valeurs qui diffèrent toutes significativement entre elles ($F = 52,86$ supérieur à $F^2_{595} = 3,00$). En réalité, la valeur des classes varie d'un mois à l'autre si, comme pour les femelles, la température agit sur la longévité des mâles. Mais, faute de repères chronologiques exacts, on ne peut déterminer les longévités maximales possibles aux différentes saisons et en déduire les durées des classes d'usure des ailes.

Pour les mêmes raisons on ne peut comparer la longévité des mâles à celle des femelles capturées dans les mêmes conditions. La mise en parallèle de la répartition dans chaque classe d'usure des mâles et des femelles capturés les mêmes jours : I4 avril, 29 septembre, I7 octobre et 6 novembre ne permet de tirer aucune conclusion valable.

En conclusion, les essais de détermination de l'âge des glossines ne se montrent fructueux que pour les femelles lorsqu'on applique la méthode d'étude de l'âge physiologique. La durée de chaque groupe d'âge est égale et peut être déduite de la température moyenne du lieu où les sondages son effectués; il est alors possible d'apprécier l'âge des femelles capturées d'une manière satisfaisante. Par contre, l'application de la méthode d'examen de l'usure des ailes se heurte à deux inconvénients majeurs : le degré d'usure n'apparaît pas proportionnel au temps écoulé et l'évaluation de l'âge réel ne peut être faite que par comparaison avec une échelle chronologique précisant l'âge correspondant aux différentes classes d'usure aux périodes d'observations. Ceci nécessite comme l'a fait C.H.N. JACKSON des marquages préalables de mouches nouvellement écloses. Cette méthode appliquée seule ne permet que de comparer des échantillons et n'a par elle-même qu'une valeur relative.

3. Importance numérique des populations de G. tachinoides à Kalamaloué.

Nous adoptons les termes de densité apparente et de densité réelle définis par T.A.M. NASH correspondant respectivement à l'application de chacune des deux méthodes retenues.

Les captures horaires, réalisées pendant des journées entières, par nos quatre captureurs parcourant des circuits dans les portions infestées des gîtes, ont permis d'estimer la densité apparente des glossines à une époque et dans un gîte donnés. Elle peut être exprimée par le total ou la moyenne horaire des captures faites dans une journée, ou bien par la valeur des maximums observés chaque jour. Nous adoptons plus volontiers comme nombre de référence

la moyenne journalière de captures qui donne un niveau d'activité théorique des glossines (pendant le temps où les conditions générales leur permettent de se manifester) supposant constants tous les facteurs, connus et inconnus, agissant sur elle. Nous désignons cette activité calculée par le terme d'activité moyenne journalière horaire (A.M.J.H.) ou indice de densité apparente.

L'évaluation de la densité réelle de la population repose sur l'application de la méthode des captures-recaptures. Chaque mouche capturée étant marquée et relâchée aussitôt; les recaptures ont été faites après un délai de 48 heures, suivant le même circuit que celui ayant permis les captures. Le principe et la discussion de cette méthode ont été exposés au chapitre relatif aux techniques d'études.

Iº Variations de la densité apparente.

Elle est exprimée sous la forme de moyennes mensuelles résultant de l'ensemble des captures faites en général plusieurs fois par mois. Les résultats sont ceux de 1970 où ces observations ont été effectuées régulièrement toute l'année.

I) Pour l'ensemble des gîtes prospectés.

Nos observations ont porté sur un total de 15.730 glossines des deux sexes qui ont été capturées en 1970 en 73 jours de captures.

Le tableau ci-dessous (Nº 49) donne les moyennes d'activités horaires pour chaque mois dont les variations sont représentées sur le graphique (Fig. 60).

On remarque que le nombre de séances de captures journalières est plus faible en hiver qu'en été, en rapport avec la durée du jour, lorsque les conditions climatiques sont favorables à l'activité des glossines. En avril, bien que les jours soient plus longs, le nombre de séances est faible en raison des températures trop élevées qui annulent toute activité pendant plusieurs heures dans la mi-journée.

On note que les densités apparentes augmentent jusqu'à deux maximums, atteints l'un en mai, l'autre en octobre, époques de l'année où les mouches sont concentrées dans les seuls gîtes habitables et que leurs valeurs minimales se situent aux époques intermédiaires lorsqu'elles se dispersent et effectuent leurs migrations. La comparaison des densités apparentes mensuelles montre qu'elles ne diffèrent pas significativement deux à deux de décembre à avril et de juin à août. Seuls les deux maximums de mai et octobre sont nettement établis.

On peut également observer que les décroissances sont plus rapides que les croissances.

Tab. 49 - Variation de la densité apparente pour l'ensemble des gîtes.

Gîtes	Mois	Nbre de captures	Nbre de jour de capture	Moyen. capt./jour	Moyen. séances journ.	A.M.J.H.
C3 . C5	Janvier	I.0I9	I0	I0I,90	9,3	I0,95 ± I,50
C3 . S2 S3C5 C6	Février	836	7	II9,43	9,85	I2,I2 ± 2,23
C3 . S2 S3C5 C6	Mars	I.II6	6	I86	I0,25	I8,I4 ± 3,03
C3. S2CI S3C2C5 C6C4	Avril	593	4	I48,25	7	2I,I7 ± 3,65
C3 . S2CI S3C2 C6C4	Mai	2.47I	6	4II,83	I2,5	32,94 ± 7,44
C3 . S2CI S2C2 C6C4	Juin	I.I96	6	I82,66	II,I6	I6,36 ± 4,9I
C3 . S2CI S2C2 C6C4	Juillet	633	5	I26,60	I2	I0,55 ± 2,64
C5 C3.SI S2CI S3C2 C6C4	Août	2.3I4	I2	I92,83	II,83	I6,34 ± 3,03
SI S2CI C2 C4	Septembre	I.3I3	4	328,25	I0,75	30,96 ± 5,25
SI	Octobre	3.545	6	590,83	I2,83	46,05 ± 6,70
SI	Novembre	32I	I	32I	I2	26,75 ± I2,52
SI . C5	Décembre	473	6	78,83	9,33	8,44 ± 2,97
Ensemble des observations		I5.730	73	2I5,47	I0,73	20,II ± I,52

2) Pour chaque gîte étudié.

Les neuf gîtes étudiés à Kalamaloué ont été groupés en cinq catégories selon les périodes pendant lesquelles ils sont occupés par les glossines (voir p. 95)

L'étude des densités apparentes mensuelles a donné lieu comme précédemment à l'établissement des tableaux suivants et des graphiques correspondants.

(I) Gîte C3 (Tab. 50 et Fig. 6I).

De janvier à août, la moyenne horaire journalière des captures mensuelles, très basse lors de l'installation des premières glossines, augmente régulièrement jusqu'en mai, mois le plus chaud où la concentration dans le gîte est la plus forte; elle diminue ensuite lorsque la température diminue, l'humidité ambiante augmentant, et qu'apparaissent les premières ondées. Cette diminution traduit une dispersion plus grande et le départ des mouches vers d'autres lieux.

Tab. 50 :- Variation de la densité apparente au gite C3.

Mois	Nombre de captures	Nbre jours de captures	Moy. capt. journaliè.	Nbre moyen se séances	A.M.J.H.
Janvier	53	2	26,5	8,5	3,II ± I,85
Février	I73	2	86,5	I0	8,65 ± 3,70
Mars	749	4	I87,25	8,75	2I,40 ± 4,07
Avril	202	I	202	8	25,25 ± I0,23
Mai	I.III	3	370,33	I0	37,03 ± 9,8I
Juin	646	3	2I5,33	II,33	I9,00 ± 8,36
Juillet	375	3	I25	II	II,36 ± 3,76
Août	73	I	73	II	6,63 ± 2,53

(2) Gîte SI (Tab. 5I et Fig. 6I).

Occupé d'une façon régulière d'août à décembre, ce gîte regroupe pendant la durée des inondations les glossines chassées des autres gîtes par la montée des eaux. Les densités apparentes les plus élevées apparaissent de septembre à novembre; maximales en octobre lorsque la crue est à son niveau le plus haut. La diminution rapide observée en décembre résulte du départ des mouches de ce gîte qui se dessèche vers ceux récemment libérés par la décrue.

Tab. 51 - Variation de la densité apparente au gîte S1.

Mois	Nombre de captures	Nbre jours de captures	Moy. capt. journal.	Nbre moyen de séances	A.M.J.H.
Juillet	ε		ε		ε
Août	48	2	24	7,5	3,20 ± 1,70
Septembre	326	1	326	10	32,60 ± 8,19
Octobre	3.545	6	590,83	12,83	46,05 ± 6,74
Novembre	321	1	321	12	26,75 ± 12,56
Décembre	80	4	20	4,75	4,21 ± 2,17
Janvier	ε		ε		ε

(3) Gîtes S2. S3. C6 (Tab. 52).

L'ensemble de ces gîtes, dont la continuité fait qu'ils n'en constituent qu'un seul du point du vue de la présence des mouches, est habité par celles-ci pratiquement toute l'année, sauf en période de crue. La variété des types végétaux que l'on y rencontre permet aux glossines de s'y distribuer d'une façon quasi constante se traduisant par des densités pratiquement égales toute l'année sauf en août et septembre où les crues concentrent les mouches dans les seules parties exondées du gîte.

Tab. 52 - Variation de la densité apparente aux gites S2. S3. C6.

Mois	Nbre de captures	Nbre de jours cap.	Moy. cap. journal.	Nbre moyen de séances	A.M.J.H.
Février	322	3	107,33	10	10,73 ± 3,16
Mars	135	1	135	11	12,30 ± 4,62
Avril	145	1	145	9	15,00 ± 6,97
Mai	149	1	149	9	16,55 ± 7,32
Juin	372	2	186	10,5	17,80 ± 7,63
Juillet	207	1	207	12	17,25 ± 6,31
Août	1.820	5	364	10,4	35 ± 4,80
Septembre	780	2	390	11	35,45 ± 8,17

(4) Gites CI. C2. C4 (Tab. 53).

Irrégulièrement occupés, ces gîtes constituent des refuges temporaires où les glossines se rencontrent généralement peu nombreuses. Les densités apparentes que l'on enregistre dans ces gîtes suivent sensiblement les variations observées pour l'ensemble des gîtes.

Tab. 53 - Variation de la densité apparente aux gîtes CI. C2. C4.

Mois	Nbre de captures	Nbre jours captures	Moy. cap. journal.	Nbre moy. séances	A.M.J.H.
Avril	I83	I	I83	9	20,33 ± 8,77
Mai	I.2II	2	605,5	I0,5	57,72 ± I6,88
Juin	78	I	78	I2	6,5 ± 4,I8
Juillet	5I	I	5I	I2	4,25 ± 3,08
Août	I96	2	98	9	I0,88 ± 3,90
Septembre	207	I	207	I0	20,7 ± I0,6I

(5) Gîte C5 (Tab. 54).

Gîte de transition, le gîte C5 est abandonné par les glossines pendant les mois chauds et secs et en période de crue. Une petite population de passage peut cependant y être observée en août lorsque les conditions sont moins rigoureuses et qu'il n'est pas encore inondé en totalité.

Tab. 54 - Variation de la densité apparente au gîte C5.

Mois	Nbre de captures	Nbre jours de captures	Moy. cap. journal.	Nbre moy. séances	A.M.J.H.
Décembre	393	2	I96,5	9,5	20,68 ± 5,5I
Janvier	966	8	I20,75	9,42	I2,8I ± I,54
Février	34I	2	I70,50	9,50	I7,94 ± 4,93
Mars	232	I	232	II	2I,09 ± 7,0I
Avril	63	I	63	6	I0,50 ± 4,85
Août	I77	2	88,5	I0,5	8,42 ± 3,05

L'étude de la densité apparente exprimée par les moyennes mensuelles des captures horaires journalières révèle qu'elle passe par deux maximums au cours de l'année correspondant aux périodes de concentration des glossines.

L'expression des densités apparentes par les maximums de captures enregistrés à chaque journée de travail conduit à remarquer que ceux-ci varient d'une manière sensiblement parallèle aux activités moyennes journalières horaires. Le rapport $\frac{\text{maximum}}{\text{A.M.J.H.}}$ oscille autour d'une valeur moyenne égale à 2,03 entre les limites extrêmes calculées de I,6I et de 2,52.

L'imprécision des nombres de captures enregistrées au cours de chaque séance horaire entraîne des fluctuations importantes dans les valeurs des maximums moyens mensuels. Nous avons préféré concrétiser la densité apparente des populations par les moyennes d'activité qui sont obtenues avec une précision plus grande.

2º Variations de la densité réelle.

I) Observations générales.

L'application de la méthode des captures-recaptures appelle deux remarques préliminaires.

- Lors de la présentation de cette méthode nous avons précisé qu'elle devait s'appliquer à une population stable, sans naissance ni mortalité, sans émigration ni immigration; ce qui n'est pratiquement jamais réalisé dans une population de glossines. Afin de nous rapprocher de ces conditions idéales, nos recaptures ont été pratiquées après un délai court, (devant tenir compte également du cycle de la faim), qui a été choisi égal à 48 heures.

- Le calcul de l'importance numérique des populations par la formule $P = \frac{T.M.}{m}$ n'a quelque valeur que si chacun des facteurs est suffisamment grand. Le nombre des mouches capturées et marquées le Ier jour (M) est généralement suffisamment élevé, ainsi que celui des captures (T) après 48 heures; par contre le nombre de mouches marquées (m) retrouvées parmi T est souvent très faible. De nombreuses tentatives d'estimation de population par cette méthode nous a conduit à rejeter toutes celles où la valeur de m était inférieur à IO et donnaient des résultats inacceptables. Ces faiblesses numériques tiennent à 3 causes : disparition rapide des mouches marquées (dispersion et mortalité), faible densité des mouches (les meilleurs résultats sont obtenus en avril, mai et octobre lorsque les captures sont importantes), insuffisance du nombre de captureurs qui ne suffisent pas à attirer toute la population disponible. De plus, les femelles étant faiblement représentées dans les échantillons, les épreuves de captures avec marquages et recaptures ne pourront être faites avec profit qu'en ne tenant compte des mâles seuls. Nous avons parfois

cependant appliqué la méthode aux deux sexes.

2) Résultats.

(I) Avec les mâles seuls.

Les résultats obtenus avec les seuls sondages acceptables viennent de ceux effectués aux gîtes C3 et SI en I970; 7 en C3, 6 en SI. Ils sont groupés dans le tableau suivant nº 55, reportés au graphique de la figure 62. Les populations minimales (Pm) et maximales (PM) ont été calculées par la formule $\frac{M}{P} = \frac{m}{T} \pm 2\sigma$ avec $\sigma = \sqrt{\frac{m\,(T-m)}{T^3}}$.

Tab. 55 - Densités réelles aux gîtes C3 et SI (mâles)

Gîtes	Dates	M	T	m	Pc	Pm	PM
C3	8 Février	I64	99	I2	I353	878	2949
	23 Février	I20	4I6	I7	2936	I992	5588
	8 Mars	270	I82	I2	4085	2628	9267
	I2 Avril	24I	423	23	4432	3I53	7455
	I4 Mai	424	436	57	3243	2600	4306
	I7 Mai	594	2I0	39	3I98	248I	4498
	9 Juin	237	I23	I2	2429	I568	5379
SI	2 Août	95	I66	I0	I577	I044	4059
	I2 Septembre	I48	I70	II	2287	II46	5477
	I0 Octobre	539	332	59	3033	2455	3965
	I3 Octobre	552	234	3I	4I66	3I22	6260
	I6 Octobre	483	326	35	4498	34I2	6599
	I0 Décembre	I50	I56	I4	I67I	II06	34I0

Le nombre de mouches marquées recapturées est souvent faible; l'estimation des populations n'est en conséquence donnée qu'avec peu de précision. Il est possible, malgré tout, d'avoir un ordre de grandeur de l'effectif étudié et de mettre en évidence son évolution numérique au cours des périodes d'observations des gîtes.

- Au gîte C3, le nombre de mâles augmente sensiblement pendant les deux mois qui suivent l'installation des glossines et atteint une valeur maximale en mars-avril, de l'ordre de 4.000 à 4.500, soit

près de 850 mâles à l'hectare. A partir du mois de Mai correspondant aux conditions climatiques les plus rigoureuses, la population apparaît diminuer progressivement. L'absence de sondage en juillet et août ne permet pas de suivre l'évolution de ce déclin. En regard de la durée d'occupation du gîte C3, la décroissance de la population semble se faire plus lentement que son augmentation.

- Le même phénomène s'observe au gîte SI. La population passant par un maximum qui se situe selon toute vraisemblance dans la deuxième quinzaine du mois d'octobre où la population mâle peut être estimée supérieure à 4.000 mouches, soit pour la portion du gîte étudiée de plus de 600 mâles à l'hectare.

(2) Avec les deux sexes.

a. Au gîte de transition C5, trois sondages ont montré une tendance de la population à augmenter; d'une manière imperceptible de décembre à janvier, puis plus nettement en février ainsi que le montre le tableau suivant nº 56.

Tab. 56 - Sondages de population en C5.

Gîte	Dates	M	T	m	Pc	Pm	PM
C5 (I968)	Décembre	I29	I43	II	I677	I06I	3986
	Janvier	I6I	2II	I9	I823	I275	3250
	Février	239	266	I4	4629	2987	9465

b. Au gîte SI. En octobre I970, 3 sondages correspondant à ceux signalés plus haut ont été relevés relativement aux captures totales des deux sexes et ont donné les résultats suivants (Tab. nº 57).

Tab. 57 - Sondages de population en SI.

Gîte	Dates	M	T	m	Pc	Pm	PM
SI	I0 Oct.	995	650	97	6667	56I5	9204
	I3 Oct.	I.I04	467	50	I08II	8I36	I4072
	I6 Oct.	925	649	63	9528	7688	I2528

Vers la mi-octobre la population au gîte SI apparaît de l'ordre de I0.000 glossines.

c. Au gîte C3; deux sondages effectués en mars et avril ont conduit aux estimations suivantes qui montrent une augmentation notable de la population en avril (Tab. 58).

Tab. 58 - Sondages de la population en C3.

Gîte	Dates	M	T	m	Pc	Pm	PM
C3	8 Mars	360	383	20	6894	4803	I22I0
	I0 Avril	342	570	27	7220	5663	I2477

3) Interprétation des résultats; discussion.

(I) Variations annuelles des populations.

Les captures horaires pratiquées chaque année ont montré que les variations saisonnières du nombre des mouches capturées se font selon un rythme remarquablement régulier. Par contre, le niveau de ces captures apparaît souvent différent; en I966 et I967 notamment où les densités apparentes ont atteint des valeurs parfois doubles de celles enregistrées aux mêmes lieux et aux mêmes époques au cours des années suivantes.

La comparaison des populations réelles, calculées, n'a pu être faite qu'en février I967 et I968 au gîte C5 pour les deux sexes (Tab. 59).

Tab. 59 - Sondages en un même lieu à un an d'intervalle.

Dates	M	T	m	Pc	Pm	PM
Février 67	273	364	I4	7098	3978	I49I5
Février 68	239	266	I4	4629	2987	9465

En un an, la population a diminué de près de I fois et demi. La cause de cette importante diminution de population semble devoir être trouvée dans le retrait du gîte de près de 5.000 pupes, effectué au mois de décembre, lorsque les tsé-tsé prennent possession du gîte C5.

(2) Estimation du rapport des sexes.

Au gîte SI et au gîte C3, les estimations des populations mâles et totales (mâles et femelles) permettent d'évaluer le sex-ratio dans les populations naturelles. On obtient ainsi, à partir des populations calculées : les pourcentages de femelles suivants :

- en SI : IO Octobre, 54,5I p.IOO; I3 Octobre 6I,47 p.IOO; I6 Octobre 52,80 p.IOO; soit une moyenne de 58,07 p.IOO pour l'ensemble des trois sondages du mois;

- en C3 : 8 Mars 40,74 p.IOO; I2 Avril 38,6I p.IOO. Ces pourcentages sont supérieurs à ceux établis les mêmes jours par les captures horaires journalières : en SI, 58,07 supérieur à 48,5I (Octobre); en C3 40,75 supérieur à 26,54 (Mars) et 38,6I supérieur à 22,27 (Avril). On remarque que les variations de ces pourcentages se font d'une manière sensiblement parallèle.

3º Comparaison des densités réelles et des densités apparentes (Fig. 62).

Elles ne peuvent être faites que pour les gîtes C3 et SI, étudiés en I970, en rapprochant les populations calculées et les activités moyennes des mâles observés aux mêmes dates (Tab. 60).

	Dates	Popul. calculées = Dr	Moyenne horaire de capture = Da	Rapport $\frac{Pc}{\text{moy. hor. mâles}} = \frac{Dr}{Da}$		
				Mini	Moyen	Maxi
C3	8 Février	I353	4,5 ± 4,08	I57,69	300,66	322I
	23 Février	2936	6,6 ± 3,84	28I,22	444,84	I063
	8 Mars	4085	I8,55 ± 5,46	I70,I3	220,2I	3I2,07
	I2 Avril	4432	I9,62 ± 7,65	I62,52	225,89	370,25
	I4 Mai	3243	35,33 ± I2,36	68	9I,79	I4I,I8
	I7 Mai	3I98	28,69 ± I4,86	73,43	III,46	23I,23
	9 Juin	2429	I5,83 ± 9,6I	95,47	I53,44	390,5
SI	2 Août	I577	28,30 ± 9,45	4I,77	55,72	83,66
	I2 Septembre	2287	25,70 ± 5,66	72,92	88,98	II4,I2
	IO Octobre	3033	24,46 ± 9,06	90,48	I23,99	I96,94
	I3 Octobre	4I66	25,07 ± 9,97	II8,89	I66,I7	275,89
	I6 Octobre	4498	23,75 ± IO,45	I3I,52	I89,38	338,I9
	IO Décembre	I67I	7,37 ± 7,22	II4,53	226,72	II.I40

Cette comparaison montre qu'il n'y a pas de relation constante entre la population calculée (densitée réelle) et la moyenne journalière horaire de captures (densité apparente).

- Au gîte C3; + dans le courant du mois de février, (du 8 au 23), la population du gîte a sensiblement doublé, mais la densité apparente n'a pas augmenté dans la même proportion. La dispersion des mâles à l'intérieur du gîte est alors très grande, correspondant à sa libération totale par les eaux d'inondation.

+ Du 8 mars au I2 avril, la population totale et la moyenne horaire de captures se sont élevées dans la même proportion; les conditions sont favorables dans tout le gîte.

+ D'avril à mai, la population apparaît accuser une légère diminution alors que les moyennes horaires continuent à augmenter fortement jusqu'à un maximum semblant se situer vers la mi-mai. Ce fait traduit la concentration des mouches qui s'observe à cette époque; on remarque que le rapport $\frac{Dr}{Da}$ passe alors par un minimum. Les conditions climatiques sont rigoureuses, pouvant par différents facteurs agir directement sur les individus et réduire nettement les portions habitables du gîte.

+ Plus tard les deux grandeurs diminuent, mais la densité apparente s'abaisse plus rapidement que la densité réelle, indiquant une nouvelle dispersion des mâles en rapport avec l'apparition de conditions climatiques moins rudes (premières ondées, diminution de la température et augmentation de l'humidité).

- Au gîte SI; + La population mâle augmente régulièrement jusqu'à la mi-octobre alors que les densités apparentes restent à un niveau sensiblement constant; le rapport entre ces deux grandeurs marque donc une tendance à l'accroissement. La concentration des mâles ne peut ici être mise en évidence. Si l'on observe des variations de la densité apparente des deux sexes, on remarque que celles-ci augmentent d'août à octobre lorsque la surface habitable du gîte se réduit. Cette différence entre les deux séries d'observations (mâles seuls et ensemble des sexes) suggère que seule la population femelle se concentre nettement en octobre comme le laisse prévoir la variation corrélative du sex-ratio (voir p.205) les femelles se groupant dans les seuls endroits où elles ont la possibilité de pondre lorsque la surface habitable du gîte se réduit lors de la montée des eaux.

+ La faible population, la faible moyenne de captures observées en décembre et leur rapport élevé traduisent à la fois une réduction

du nombre des mouches qui abandonnent progressivement le gîte et une forte dispersion en rapport avec les surfaces disponibles.

DISCUSSION.

Nos observations relatives aux populations naturelles de G. tachiroides conduisent à des conclusions tout à fait comparables à celles notées chez d'autres espèces.

L'étude des adultes permet d'aborder trois aspects d'une population : le rapport des sexes, l'âge des glossines et leur nombre.

- Le rapport des sexes est, à l'éclosion, égal à l'unité; plus tard, il est difficilement appréciable pour l'ensemble de la population présente. Selon les méthodes d'échantillonnage on obtient des sex-ratio très différents; les glossines capturées au repos comptent davantage de femelles que lorsqu'elles sont prises au filet sur les captureurs. En saison chaude (mai), aux heures où toutes les glossines sont au repos, le pourcentage de femelles atteint 50 p.100; aux inondations maximales (octobre), lorsque les mouches des deux sexes sont toutes en activité, à la recherche de leur nourriture, l'effectif femelle peut atteindre également 50 p.100. Il n'est pas interdit de penser que les femelles sont en réalité plus nombreuses que ne le révèlent les captures manuelles et que leur pourcentage dans la population peut atteindre et parfois dépasser 50 p.100.

- L'évaluation de l'âge des femelles par application de la méthode de détermination de l'âge physiologique permet de comparer l'âge de deux échantillons de population et lorsqu'il est possible de connaître la durée du cycle ovarien, de préciser l'âge réel des individus composant l'échantillon.

- La méthode d'appréciation de l'usure des ailes, n'est intéressante que chez les mâles et pour un échantillon de population. L'usure des ailes ne se révèle pas proportionnelle au temps, conclusion pour laquelle nous sommes en accord avec A. CHALLIER.

- La longévité des glossines est variable selon les saisons; plus longue en saison fraîche, plus courte en saison chaude, elle apparaît liée à la température moyenne du lieu. Il ne nous a pas été possible de mettre en évidence des différences de longévités entre mâles et femelles autrement qu'en élevages où celles-ci vivent beaucoup plus longtemps.

- La méthode de captures-recaptures permet de se faire une idée approximative de l'effectif total de la population; mais son application demande la réalisation d'un certain nombre de conditions qui ne sont pas toujours

réunies. Nos résultats, comparés à ceux de LLOYD en Nigéria, dans un biotope similaire, donnent des valeurs peu différentes. D'octobre à février, cet auteur trouvait une moyenne d'environ 410 mâles à l'hectare contre 620 de février à juin et 400 d'août à décembre à Kalamaloué.

- La simple estimation de la densité apparente n'est pas suffisante pour permettre d'apprécier valablement les variations de la population. Il n'apparaît pas de proportionnalité constante entre densité réelle et densité apparente; celle-ci dépend également des variations de concentration des glossines.

B. FACTEURS AGISSANT SUR LES STRUCTURES DES POPULATIONS.

CONSIDERATIONS GENERALES ET BIBLIOGRAPHIE

I. Sur le rapport des sexes.

La prédominance des mâles sur les femelles dans les captures est due au fait que :

- les mâles se déplacent pour s'alimenter et rencontrer les femelles, alors que celles-ci cherchent seulement à se nourrir (L. LLOYD, 1912);
- les femelles fécondées doivent se cacher pour se mettre à l'abri des assauts violents des mâles (W.A. LAMBORN, 1916). Cet auteur pense cependant que les sexes existent en nombre égal.

T.A.M. NASH (1930-1933) et C.H.N. JACKSON (1930-1933) considèrent que le pourcentage élevé de femelles dans certaines communautés végétales est la conséquence de la concentration dans ces endroits de mouches affamées. Des densités apparentes élevées avec un pourcentage bas de femelles indiquent une population sous-alimentée.

2. Sur l'âge des populations.

. J.M. HARLEY (1966) fait ressortir l'influence de la température sur l'accélération du rythme d'ovulation. En saison chaude une mouche d'une catégorie physiologique donnée est plus jeune qu'une femelle de la même catégorie en saison fraiche.

. C.H.N. JACKSON (1946-1948) suggère que les mouches sauvages règlent leur rythme de vie selon une température proche de la température moyenne de leur biotope.

3. Sur les densités des populations.

La présence de glossines dans une région n'est possible que lorsque

certains éléments indispensables à leur survie sont réunis : végétation protectrice, sources alimentaires, conditions climatiques variant dans des limites compatibles avec la vie.

La persistance d'une population de glossines dans de tels lieux est sous la dépendance de facteurs inhérents à leurs fonctions vitales : reproduction, nutrition et au milieu ambiant qui, modifié lui-même par diverses causes extérieures, influe sur le comportement des tsé-tsé. Ces facteurs peuvent être groupés selon le sens de leur action :

Iº) Facteurs agissant sur la physiologie.

I) Sur la fonction de reproduction.

(I) Au niveau des adultes.

Le potentiel reproducteur d'une femelle de glossine est lié au nombre de larves qu'elle peut produire au cours de sa vie et dépend donc de son cycle génital et de sa longévité.

La fréquence des pontes est une fonction de la température dont l'élévation réduit la durée de l'intervalle entre deux pontes. Dans des conditions extrêmes : températures trop élevées conduisant à la stérilité, températures trop basses annihilant l'activité des glossines, un arrêt total de la reproduction peut être observé.

Le nombre de larves pondues par les femelles dépend également de leur longévité, laquelle est, nous venons de le voir, influencée par la température. En saison chaude, par exemple, le rythme des pontes se trouve accéléré, mais en raison de la longévité réduite des femelles, leur nombre est limité.

A l'éclosion, les mouches ayant une réserve de graisse plus abondante résistent mieux au jeûne post-natal que les petites aux faibles réserves (E. BURSELL).

Ceci justifie la disparition des petits individus et les diminutions de population de G. swynnertoni observées à certaines époques par C.H.N. JACKSON (I948) et J.P. GLASGOW et E. BURSELL (I96I).

(2) Au niveau des pupes.

La durée de pupaison varie en raison inverse de la température; les chances de parvenir à leur terme dépendant du facteur thermique et également de l'état hygrométrique du milieu qui entoure les pupes.

Aux températures moyennes, il existe un équilibre entre la durée de développement des pupes et leur activité métabolique, de telle sorte que les adultes commencent leur vie avec un maximum de réserves de graisse

Aux basses ou aux fortes températures, les réserves adipeuses sont utilisées avant le développement complet; dans les deux cas la possibilité d'accroissement d'une population est fortement diminuée.

. La résistance des pupes à la dessication varie selon les espèces; les plus sensibles ont leur développement interrompu quand la perte en eau dépasse 24 p.I00 de leur poids initial, les plus résistantes tolérant une perte de poids de 29 p.I00, soit 40 p.I00 de l'eau de constitution à l'origine (E. BURSELL, I960).

. L'action conjuguée de la sècheresse et de la température peut réduire, d'une manière très sensible, la viabilité des pupes.

2) Sur la fonction de nutrition.

Les intervalles entre les repas sont très variables, spécialement chez les mâles. Chez G. swynnertoni le cycle de la faim est d'environ 2,75 jours en saison chaude, s'augmentant à plusieurs jours aux saisons fraiches (C.H.N. JACKSON, I954).

Certaines femelles marquent une tendance à vivre moins longtemps et à produire moins de larves si elles sont nourries sur d'autres espèces que leurs hôtes habituels.

2º Facteurs agissant directement sur les individus.

Dans leur biotope habituel les populations peuvent être soumises à des facteurs dont l'action se manifeste par une réduction plus ou moins appréciable du nombre des individus qui les composent.

I) Facteurs liés à la végétation.

Après des années de sècheresse exceptionnelle, après des destructions végétales par des animaux dévastateurs ou par des feux de brousse, les lieux de pontes peuvent être soumis à des températures élevées, léthales pour les pupes (R.J. PHELPS et P.M. BURROW, I969). L

Les adultes devant subir des températures trop élevées ne peuvent survivre dans un milieu modifié aussi brutalement. La zone critique pour G.m. submorsitans et G. tachinoides se situe entre 39º5 et 40º5; la mortalité atteint I00 p.I00 si ces températures persistent I00 minutes (NASH). Des populations entières de G.m. morsitans ont été ainsi éliminées de certaines portions du Parc National Murchinson (Uganda) après destruction de la végétation par les éléphants, destruction complétée par l'action des feux de brousse (J. FORD, I966).

Ces restrictions végétales abaissent d'une manière appréciable le potentiel d'accroissement de la population et entraînent une concentration des adultes ayant survécu et de la faune sauvage dans les parties boisées restées intactes.

2) Facteurs liés à l'alimentation.

- Si la densité des hôtes est élevée, la durée moyenne de recherche par les tsé-tsé sera plus courte et la population pourra se maintenir (C.H.N. JACKSON (I937).

- La nourriture n'est pas un facteur dont dépend la densité des mouches (H.G. ANDREWARTHA et L.C. BIRCH (I954).

Une réduction du nombre des animaux-hôtes rend hasardeuses les chances de rencontre entre l'insecte et l'hôte et peut entraîner une destruction des populations de tsé-tsé :

- épizootie de peste bovine ayant décimé des troupeaux d'antilopes et de buffles en Rhodésie (I895);

- lutte contre les glossines par destruction systématique du gibier.

3) Facteurs liés à la présence de parasites et de prédateurs.

(I) Prédateurs.

Le rôle de l'Homme comme prédateur de glossines (pupes ou adultes) ne doit pas être sous-estimé. Les prélèvements effectués peuvent parfois être importants mais n'ont pas été signalés comme affectant l'ensemble de la population; par contre, réalisés d'une manière intense, ils peuvent aboutir à l'extermination de petites populations (J.P. GLASGOW et B.J. DUFFY, I947).

Certains oiseaux à la recherche d'un support végétal peuvent capturer des adultes. Les pintades, ainsi que les francolins, fréquents dans les gîtes, sont accusés de prélever des pupes. (C.F. SWYNNERTON, I936).

La grande majorité des prédateurs est composée d'Arthropodes.

(I) Araignées : a. L'araignée Néphila tisse d'immenses toiles entre les arbres dans la région du lac Victoria et joue un rôle certain dans le contrôle des populations de glossines; W.F. FISKE (I920), J.K. CHORLEY (I958) et J.P. GLASGOW (I963).

b. Plexihippus paykulli (Fam. Attidae), est une araignée sauteuse qui tue un nombre considérable de G. palpalis en Gambie (J.J. SIMPSON, I9II).

c. Hersilia setifrons Lawrence, vit sur les troncs d'arbre des gîtes à G. swynnertoni qui constitue jusqu'à 3 p.100 de ses proies. La population minimale de ces araignées est de 384.000 par mille carré (plus de 1.400 à l'hectare) et sa prédation quotidienne de glossines peut atteindre 650 individus par mille carré (plus de deux à l'hectare). (H.A.W. SOUTHON, 1958).

② Insectes

a. Prédateurs de glossines adultes.

+ La libellule Orthetrum chrysostigma capture fréquemment G.m. morsitans posées sur des hommes (W.A. LAMBORN, 1915).

+ P.... BUXTON (1955) cite des exemple de guêpes du genre Bembex s'emparant de glossines.

+ G. swynnertoni constitue 15 p.100 des proies de 330 Asilides capturées en train de se nourrir (H.A. SOUTHON, 1959).

b. Prédateurs de pupes.

Les fourmis du genre Pheidole ont été observées transportant des pupes de G. m. morsitans dont les coques vides ont été retrouvées dans leurs nids.

(2) Parasites. Parasites de pupes de tsé-tsé.

D.W. JENKINS (1964) reconnaît 23 espèces d'Hyménoptères appartenant à 10 familles différentes et 10 espèces de Diptères, tous des Bombylides du genre Thyridanthrax, parasites de pupes. En fait, il y a douze espèces de ce dernier genre (DYTE).

La plupart des espèces d'Hyménoptères signalés ne parasitent que rarement les pupes de tsé-tsé. Syntomosphyrum glossinae Waterston a été bien étudié par W.A. LAMBORN (1926) du point de vue de sa biologie et également de son action sur les populations de G. m. morsistans. L'absence de son effet sur ces populations a été confirmé par T.A.M. NASH (1933).

Huit espèces de glossines sont susceptibles d'être parasitées au niveau de leurs pupes par les Bombylides du genre Thyridanthrax. Les observations de T.W. CHORLEY (1929) en Rhodésie, de T.A.M. NASH (1930, 1933) et de W.H. POTTS (1933) au Tanganyika, puis de A.W. TAYLOR (1932) en Nigéria, montrent que le taux de parasitisme varie selon les années, les endroits et les saisons. Ils peuvent atteindre 11,5 p.100 des 1.509 pupes récoltées (T.A.M. NASH), et un maximum de 79 p.100 sur 362 éclosions en saison chaude. (CHORLEY). Pour l'ensemble des 16.887 pupes obtenues en cette saison, cet auteur observe un pourcentage moyen de 13,6 pupes parasitées par Thyridanthrax.

Les éclosions de ces parasites n'apparaissent pas en saison froide, mais se manifestent en abondance en saison chaude, avant les premières pluies.

La larve de ce Bombylide peut se maintenir en diapause à l'intérieur de la pupe pendant plusieurs mois et ses éclosions peuvent également se faire à des époques bien précises de l'année (CHORLEY, BUXTON). NASH établit, par ailleurs, que le cycle vital de T. abruptus est parfois très long.

Les chercheurs précédents pensent, bien qu'ils ne l'aient pas démontré, que les espèces de Thyridanthrax qui parasitent les glossines sont spécifiques de ce genre; ils s'accordent également à reconnaître une influence non négligeable de ce type de parasitisme sur la régulation des populations de mouches tsé-tsé.

4) Facteurs liés aux organismes pathogènes.

(I) Adultes.

Peu de germes pathogènes ont été mis en évidence chez les glossines adultes : - E. ROUBAUD et M. TREILLARD (1935, 1936) isolent Bacterium mathisi, mortel pour G. m. morsitans;

- T.A.M. NASH (1933) signale la diminution importante d'une population de G. morsistans dont 20 p.100 des individus capturés sont envahis par un champignon Phycomycète;

- H.M. LESTER (1934) signale qu'en Nigéria, en fin de saison des pluies, 33 p.100 des G. m. submorsitans et 11 p.100 des G. tachinoide sont infestées par un champignon non identifié.

L'action pathogène sur les glossines des trypanosomes dont elles sont les vecteurs habituels n'a jamais été mise en évidence.

(2) Pupes.

Rappelons que A. VEY (1971) a isolé des germes pathogènes de pupes de G. f. fuscipes obtenues en République Centrafricaine.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les variations observées dans les structures des populations de G. tachinoides à Kalamaloué peuvent être considérées comme résultant de l'action de deux types de facteurs : intrinsèques et extrinsèques.

I. Facteurs intrinsèques.

Ceux dont l'effet est le plus évident sur la dynamique des populations ont trait au potentiel reproducteur des femelles et à leur longévité.

Iº Potentiel reproducteur des femelles.

Dans la nature, les différents échantillonnages pratiqués ne nous ont jamais permis de mettre en évidence des femelles vierges âgées. Il y a donc lieu de penser que toutes les femelles d'une population naturelle sont des reproductrices. Dans les meilleures conditions d'élevage, les femelles produisent de 4 à I4 larves au cours de leur vie. Dans les conditions naturelles, une indication est donnée par l'examen des ovaires des femelles capturées. Les sondages pratiqués ont montré que les plus vieilles femelles disséquées avaient pondu 4 à 7 larves selon les saisons. L'impossibilité d'affirmer un nombre d'ovulations supérieur à 7 ne permet pas de préciser un maximum de ponte; mais il est peu probable qu'en réalité, ce nombre soit dépassé de beaucoup.

2º) Longévité.

La régularité des rythmes de pontes fait que le nombre de celles-ci est lié à la longévité des femelles. En élevage, la survie de 50 p.I00 de l'effectif des pondeuses est de l'ordre de 60 jours et il faut plus de 90 jours pour qu'une femelle ponde I0 larves.

Cette longévité apparaît rarement atteinte à Kalamaloué. L'examen de nos échantillonnages de population femelle révèle que ce maximum pourrait être approché en saison des pluies et éventuellement dépassé en saison froide, alors que la longévité devient minimale en saison chaude et sèche.

2. Facteurs extrinsèques.

Iº) Climatologie.

Parmi les facteurs externes susceptibles d'exercer une influence sur les rythmes physiologiques propres aux glossines, la température et l'hygrométrie sont les plus importants.

I) Température.

Nous avons exposé au chapitre I que les cycles reproducteurs sont étroitement liés à la température; les durées du cycle ovarien, de la gestation et de la pupaison sont raccourcies lorsque la température augmente. Les rythmes ovariens et la pupaison apparaissent de l'ordre de I,6 fois plus longs en saison fraiche qu'en saison chaude à Kalamaloué. Aux températures voisines de 4Iº, un arrêt du fonctionnement ovarien peut créer une stérilité temporaire; dans les conditions naturelles les basses températures ne sont jamais mortelles et ne font qu'inhiber les phénomènes physiologiques.

Nous avons vu précédemment que la longévité varie en raison inverse de la température. L'association de ces deux effets de la température sur les cycles reproducteurs et sur la longévité des femelles tend à régulariser le nombre de larves produites aux différentes périodes de l'année.

2) Humidité.

Aucune relation entre les variations de ce facteur et les durées des différents cycles vitaux n'a pu être mise en évidence. L'humidité n'apparaît pas constituer un facteur limitant. Au laboratoire, à température constante, un abaissement de l'humidité au niveau des pupes conduit à une altération des produits sans que les délais de pupaison soient modifiés. Les résultats sont toujours satisfaisants, dans de larges limites de variations de l'humidité, entre 60 et 90 p.I00.

Dans les conditions naturelles, lorsque l'humidité se maintient dans ces limites, elle permet aux phénomènes physiologiques de s'accomplir selon un rythme qui apparait directement soumis à l'action de la seule température.

L'association de températures élevées et d'humidités encore basses détermine du mois de mars au mois de juin la période la plus critique de l'année. Dans les gîtes fréquentés, les populations amorcent une sensible diminution due à une baisse des taux d'éclosion. L'étude des pupes prélevées alors aux gîtes C3 et S3 permet la mise en évidence de fréquentes altérations du contenu pupal par dessication et le parasitisme par le Bombylide Thyridanthrax beckerianus Bezzi.

Les compositions des lots de pupes récoltées en mars et avril I97I sont données par le tableau suivant nº 6I.

Tab. 6I - Parasitisme et altération des pupes récoltées en saison chaude.

		Total pupes récol.	Glossines éclo ses	Pupes altérées	Pupes parasitées (T.beckerianus)	% Thyri. parmi les éclosions
C3	Avril	I62	87	29 (I7,90)	46 (28,39) ± 6,94	34,58
	Mai	I8	9	6 (33,33)	3 (I6,66)	25,00
S3	Avril	546	443	73 (I3,36)	30 (5,49) ± I,9I	6,34
	Mai	89	60	24 (26,96)	5 (5,6I)	7,69)

N.B. : entre parenthèses : pourcentages.

Il apparaît ainsi que les altérations des pupes sont beaucoup moins importantes au gîte S3 qu'en C3. Le gîte S3, plus étendu que celui du bras mort, est également mieux protégé en raison de la densité végétale qui y est plus forte et plus étendue. C3, très étroit, réduit sur sa bordure, vers la savane, par les feux saisonniers, éclairci dans sa masse végétale par les destructions des éléphants, offre d'une part davantage de clairières favorables aux Bombylides et rend plus vulnérable à l'insolation de nombreux lieux de ponte. L'action de la sècheresse sur les pupes, jointe à celle du parasitisme, produit une baisse de potentiel reproducteur nettement marquée pendant les mois de grande chaleur. Cette baisse correspond à la diminution de population qui s'amorce alors jusqu'à l'abandon du gîte par les glossines.

2º Hôtes nourriciers.

L'abondance constante des hôtes nourriciers dans la Réserve, dans ou à proximité des gîtes, fait exclure ce facteur alimentaire de la liste de tous ceux susceptibles de faire varier les populations.

3º Facteurs biotiques agissant sur les individus.

I) Parasites des pupes de G. tachinoides.

(I) Du genre Synthomosphyrum

La présence de ces Hyménoptères n'a été observée qu'une seule fois dans un lot de pupes récoltées au gîte C5, en bordure du Chari, au mois de décembre. Dix-sept insectes adultes ont pu être comptés, sortant d'une seule de ces pupes par un orifice à contours irréguliers situé sur l'une des faces latérales de la pupe, près des lobes stigmatiques.

Quelques pupes vides présentant une brèche identique à celle décrite précédemment ont pu être rencontrées çà et là; elles témoignent du parasitisme par cet Hyménoptère, mais son incidence sur les populations de glossines apparaît très faible à Kalamaloué.

(2) Thyridanthrax beckerianus Bezzi.

Le parasitisme des pupes de G. tachinoides par le Diptère Bombylide T. beckerianus peut être observé régulièrement chaque année dès la fin de la saison fraiche jusqu'aux premières pluies. Hors de cette période, il n'est que très exceptionnellement rencontré dans les lots de pupes trouvés en des lieux protégés ayant échappé aux inondations (partie élevée de C5 et SI). Les taux de parasitisme les plus forts sont remarqués au coeur de la saison chaude (en C3 et S3), ainsi qu'en témoignent les nombres donnés dans le tableau suivant où les pourcentages expriment la quantité de pupes parasitées par rapport

à celle des pupes récoltées. Tab. 62.

Tab. 62 - Parasitisme par T. beckerianus.

Gîtes		Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Totaux
C3 (1965 à 1972)	Nbre pupes Nbre Thyr. pourcent. ±	150-6 4,00 3,13	100-4 4,00 3,84	438-118 26,94 4,15	172-30 17,44 5,67	33-3 9,09 9,80	893-161 18,02 2,52
S1 (1971)	Nbre pupes Nbre Thyr. pourcent. ±			546-30 5,49 1,91	89-5 5,61 4,78		635-35 5,51 1,77

Le parasitisme apparaît beaucoup plus intense au gîte C3 qu'au gîte S3. Pour l'ensemble des pupes récoltées chaque mois en C3, le taux d'infestation parasitaire est maximal en avril, mais reste encore élevé en mai; (les pourcentages entre avril et mai diffèrent significativement : écart réduit égal à 2,46). Compte tenu des stades d'évolution observés au moment de la dissection des pupes parasitées, on peut supposer que les pontes des Thyridanthrax s'effectuent abondamment dans les gîtes dès le mois de mars, c'est-à-dire lorsque les conditions climatiques déterminent les groupements des pontes de glossines. Plus les pupes sont concentrées et plus nombreuses sont celles qui risquent d'être envahies par les larves du Thyridanthrax.

L'incidence de ce parasite sur les populations de G. tachinoides apparaît loin d'être négligeable, notamment en saison chaude où les altérations naturelles des pupes s'associent à son action pour réduire le nombre des futures éclosions.

2) Prédateurs de glossines adultes.

(1) Araignées Hersiilidae.

Une espèce d'Araignée de la famille des Hersiilidae peut être observée en toute saison dans la Réserve de Kalamaloué. Elle apparaît beaucoup plus fréquemment et en abondance en saison chaude dans les gîtes constitués de Morelia et de Mitragyna (C3 et S3). Son rôle prédateur sur G. tachinoides au repos a pu être noté de nombreuses fois, à toute heure de la journée et parfois même la nuit (cage S3) en période de pleine lune.

Cette araignée a une coloration qui la rend peu distincte de l'écorce de l'arbre où elle se tient. Son action sur la proie est extrêmement rapide; elle l'assaille soudainement et l'emmaillotte en tournant autour d'elle avec une grande vélocité qui ne laisse pas à la victime le temps de s'échapper.

L'attention de l'observateur peut être parfois attirée par un bourdonnement aigu émis par la tsé-tsé tant qu'elle n'est pas totalement immobilisée. L'araignée ne semble pas paralyser sa proie immédiatement après l'avoir enveloppée; à plusieurs reprises des glossines récemment emprisonnées ont pu reprendre leur envol lorsque nous les avons libérées de la toile qui les enserrait.

Nous n'avons pas cherché à évaluer l'importance numérique des prélèvements effectués par ces Araignées. Nous avons pu constater que leur rôle prédateur s'exerçait abondamment pendant les mois les plus chauds; les captures étant alors facilitées par la torpeur qui envahit les glossines au repos. La plus forte densité de ces Araignées s'observe dès le mois de mars et se maintient élevée en avril et en mai. Les glossines sont très concentrées à cette époque et groupées sur les troncs, au repos pendant plusieurs heures de la journée. Un jour d'avril, 22 araignées ont pu être dénombrées sur un seul tronc de Morelia; à la même époque dix captures ont pu être observées sur le même arbre dans un délai de deux heures. Nous procédions alors à l'étude des lieux de repos par des mouches préalablement marquées et nous avons pu remarquer que celles-ci constituaient la plus grande partie des victimes des Araignées.

Les glossines ne constituent pas leurs seules proies, bien qu'elles soient peu abondantes en saison fraiche, les Araignées ont pu être vues en train de s'emparer d'Hémiptères Pyrrhocorides au mois de novembre.

En conclusion, la forte concentration des Araignées sur les troncs de Morelia en saison chaude, correspondant à celle de G. tachinoides sur les lieux de repos, permet à ces prédateurs d'agir d'une manière particulièrement efficace pendant ces trois mois de l'année et d'exercer une influence qui apparaît loin d'être négligeable sur les populations de glossines.

(2) Insectes : Diptères Asilides.

Les Asilides sont des habitants permanents et fréquents des galeries forestières de la Réserve de Kalamaloué. Deux espèces de petite taille peuvent s'observer à chaque instant dans les parties ombragées des gîtes. Ils se tiennent à l'affût, perchés à différentes hauteurs, le plus souvent à l'extrémité de minces brindilles isolées, en état d'immobilité totale, apparemment indifférents à ce qui les entoure, mais prêts à bondir à tout passage d'Insecte. Ils quittent alors vivement leur support qu'ils regagnent après un

court vol en reprenant leur affût ou dévorant la proie qu'ils ont réussi à capturer. Une autre espèce de grande taille qui ne semble jamais pénétrer les zones d'ombre, est régulièrement observée en bordure des gîtes, en plein soleil, postée sur les rameaux des plantes basses ou sur le sol.

Le rôle prédateur de ces différentes espèces d'Asilides a été maintes fois constaté, s'exerçant aux dépens d'hémiptères, d'orthoptères ou de Coléoptères divers. Nous n'avons jamais eu la chance de les observer en train de capturer des glossines ou de s'en nourrir. La présence des Asilides dans les gîtes où elles abondent, à l'affût près des arbres où elles peuvent se poser, laisse penser que celles-ci peuvent constituer une proie facilement accessible. La petite taille de ces prédateurs présents dans les gîtes ne semble cependant pas les rendre aptes à s'emparer de G. tachinoides Ceux de grande taille, plus vigoureux, ont leur habitat plus éloigné et leur chance de rencontrer des glossines est beaucoup plus faible.

DISCUSSION.

L'effectif des populations de G. tachinoides à Kalamaloué dans les différents gîtes qu'elles occupent au cours d'un cycle annuel passe par deux maximums qui se situent, l'un au coeur de la saison chaude, au moment des basses eaux (avril, gîte C3), l'autre pendant la deuxième poussée thermique de l'année (octobre, gîte SI) lorsque la cure atteint sa hauteur maximale. Ces maximums sont séparés par deux périodes : la saison des pluies où s'effectue la montée des eaux et la saison fraiche pendant laquelle s'opère la décrue. C'est au cours de ces périodes que s'observent les migrations saisonnières des glossines qui entraînent une diminution notable de leur nombre dans les gîtes abandonnés.

Dans une population stable géographiquement pendant plusieurs mois, comme c'est le cas aux gîtes C3 et SI, les facteurs agissant sur leur importance numérique sont de deux ordres, abiotiques et biotiques.

Lorsque les conditions favorables au maintien des glossines sont réalisées, le facteur température apparaît jouer un rôle prépondérant en modifiant les rythmes physiologiques et plus particulièrement ceux de la reproduction. Les effet thermiques résultent des variations de la température ambiante qui agit sur les adultes notamment et de celles produites par l'évaporation au niveau des zones humides dont l'action se manifeste sur les adultes au repos et sur les pupes.

En saison fraiche, les différentes étapes de la reproduction sont prolongées; les populations marquent une tendance à s'élever numériquement, consécutive à l'accroissement de la longévité des femelles.

Dès que la température augmente, à partir de la fin des mois de février et de septembre, les rythmes reproducteurs s'accélèrent et les longévités diminuent; on peut noter également une nette élevation du nombre des individus qui se limite à des maximums observés en avril et en octobre, dès que la température atteint une valeur qui inhibe les cycles reproducteurs ou détermine la mortalité de nombreuses pupes ou d'adultes.

Les décroissances de populations enregistrées à partir de ces maximums suivent l'abaissement de la température ambiante et sont au départ la conséquence de la destruction de nombreux individus par les poussées thermiques trop élevées et la dessication qui les accompagne. A cette action initiale s'ajoute, au gîte SI, celle de la montée des eaux qui noie un certain nombre de pupes.

Les facteurs biotiques pouvant agir sur les populations naturelles de glossines sont constitués par les prédateurs ou parasites d'adultes ou de pupes. A Kalamaloué, le parasite Syntomosphyrum sp. ne semble pas jouer un rôle très marqué; il en est de même des Diptères Asilides qui, abondants en toute saison, n'apparaissent pas exercer une action notable sur la diminution des populations. Par contre, les Araignées Hersiilidae et les Diptères Thyridanthrax beckerianus manifestent, les unes sur les adultes, les autres sur les pupes, une activité très remarquable. Celle-ci est particulièrement intense au gîte C3, en saison chaude, à l'époque où les populations atteignent leur maximum de concentration.

L'augmentation d'une population de glossines dans un gîte où elle vient de s'installer se fait régulièrement lorsque les conditions sont favorables. La régulation du nombre des individus résulte de l'apparition de conditions climatiques sévères et de l'incidence d'une prédation et d'un parasitisme important qui s'exerce aux mêmes périodes.

CONCLUSION DU CHAPITRE II.

Pour clore ce chapitre consacré à l'écologie de G. tachinoides nous nous proposons de rappeler brièvement les résultats fondamentaux apportés par nos recherches et de préciser les problèmes qui s'en dégagent.

Le problème de l'échantillonnage des populations est des plus importants pour les études écologiques. Aucune des méthodes employées par différents auteurs n'est parfaite.

- La plus pratique pour nous a été celle des " captures manuelles " que nous avons régulièrement utilisée et qui nous a permis de capturer constamment un grand nombre d'individus en toutes saisons. Les échantillons ainsi obtenus ne comprennent que des mouches actives sur lesquelles la présence de l'homme exerce une forte attraction. Ils se composent surtout de mouches ténérales, de mâles en quête de femelles (affamés ou non) et de femelles cherchant à se nourrir. Les captures résultent donc de la mise en activité des glossines qui dépend de stimulations internes (faim, ardeur sexuelle) et de sollicitations extérieures (présence de l'homme, conditions climatiques favorables). Cette méthode ne s'adresse qu'à la fraction " disponible " de la population du moment dont l'ensemble reste inaccessible.

- Cette méthode peut être complétée utilement par la recherche simultanée de glossines au repos; mais la détection et la capture des mouches en cette situation est difficilement applicable en toutes saisons. Nous avons tenté d'associer ces deux méthodes à chaque fois que les conditions le permettaient.

L'imperfection des moyens d'investigation dont dispose l'observateur des populations naturelles de glossines ne doit pas être perdue de vue. L'application simultanée de plusieurs méthodes apparaît souhaitable pour approcher au plus près la composition réelle des populations.

Notre étude écologique a été présentée selon deux aspects : relations de G. tachinoides avec le milieu environnant et dynamique des populations.

Relations avec le milieu extérieur.

Les relations avec le milieu ont été examinées plus particulièrement en rapport avec les facteurs climatiques locaux; elles ont mis également en évidence l'action de facteurs biotiques tels que les hôtes nourriciers, les

parasites et les prédateurs.

. Les pupes se trouvent à terre en des endroits protégés de l'insolation où le sol est ameubli et permet l'enfouissement des larves. Selon les saisons, la température au niveau des pupes varie de I9 à 33º, mais l'humidité y est toujours comprise entre 50 et 80 p.I00. Les jeunes pupes se rencontrent là où l'humidité est la plus élevée. Elles sont formées peu profondément (de 2 à 6 cm au plus selon la nature du sol); la température à leur niveau est déterminée par la résultante de celle ambiante et de celle produite par l'évaporation. En saison sèche et chaude, l'intensité d'évaporation peut provoquer, jointe ou non à d'autres éléments défavorables, une dessication fatale au contenu de la pupe.

. Les adultes sont soit au repos, soit en activité.

- Au repos, ils se placent sur les portions de la végétation où ils trouvent une température et une lumière inférieures à celles ambiantes, ainsi qu'une humidité plus élevée que dans le reste du gîte. Nous avons montré qu'à partir de 3Iº et jusqu'aux températures extrêmes enregistrées, les glossines se concentrent au repos de plus en plus bas sur les troncs les mieux protégés où la température ne dépasse qu'exceptionnellement 33º.

- L'activité des adultes se manifeste entre I8º et 40º et entre 0,7 et II.000 Lux, quelle que soit la saison.

+ L'influence de la température sur l'intensité de l'activité est particulièrement nette; à partir de I8º, elle augmente jusqu'à un maximum atteint vers les 3Iº; elle diminue régulièrement au-delà et devient nulle à 40º. L'activité augmente avec l'intensité lumineuse jusqu'à la valeur de II.000 Lux, maximum observé dans les gîtes. Par contre, l'humidité n'intervient pas de façon notable sur l'activité.

+ L'étude de l'effet simultané des variations de température et de lumière révèle que jusque vers 3I-32º, l'activité augmente avec l'intensité lumineuse et décroit ensuite progressivement alors que la température continue à s'élever. Ceci confirme l'existence d'un phototropisme positif en dessous de 3Iº et négatif au-delà lorsque l'intensité lumineuse atteint sa valeur maximale dans le gîte.

phototrophisme

Ces résultats mettent en évidence la température remarquable de 31º dans le déroulement des phénomènes étudiés. Aux environs de ce niveau thermique on note :

- les maximums d'activité qui, pour l'ensemble de nos observations, se situent à 31º,06 ± 0,72; valeur à partir de laquelle l'activité commence à décliner et conduit les glossines à se placer de plus en plus nombreuses au repos;

- le renversement du phototropisme. A cette température, l'intensité lumineuse dans les gîtes est élevée et les glossines en recherchent les parties ombragées; ce qui les amène à trouver leurs emplacements de repos et entraîne les femelles pondeuses vers les endroits protégés où elles déposeront leur larve. C'est en effet aux heures chaudes que les pontes sont le plus fréquemment remarquées. Les lieux de ponte sont ainsi déjà sélectionnés par le comportement des femelles;

- le début de la décroissance régulière des hauteurs moyennes des points de repos qui passent de plus d'I mètre à une vingtaine de cm.

Ces résultats rendent également compte de la nature des déplacements effectués par les glossines, conséquences de leur activité, qui leur permet de trouver un hôte nourricier et de changer de zone d'action. Celle-ci n'est possible que lorsque les conditions thermiques et lumineuses précisées plus haut sont réalisées, c'est-à-dire :

- à l'intérieur des gîtes; toute la journée en saison fraiche, le matin et en fin d'après-midi en saison chaude;

- hors des gîtes; très tôt le matin et tard le soir en saison chaude et pendant la journée en saison des pluies.lorsqu'elles ont abaissé la température et que la nébulosité atténue la lumière. A la tombée de la nuit, les mouches se placent alors au repos sur la végétation, là où elles se trouvent; ce qui explique la forte dispersion des lieux de repos observée en saison chaude. C'est à l'occasion de ces dispersions extérieures éloignées que les glossines peuvent être amenées à changer d'habitat;

- le passage de l'intérieur à l'extérieur des gîtes et réciproquement, découle du signe du phototropisme déterminé par l'association thermo-lumineuse du moment.

Dynamique des populations.

Nous avons vu que le sex-ratio, égal à l'unité au moment de l'éclosion

variait largement dans les échantillons prélevés selon la méthode d'échantillonnage utilisée. Dans quelques cas particuliers - en saison chaude lorsque toutes les mouches sont au repos ou, au contraire, en période de migrations, lorsqu'elles semblent toutes en activité - le pourcentage de femelles peut être égal ou très voisin de 50 p.100. Ceci suggère qu'à ces moments là, les populations pourraient être composées d'autant de mâles que de femelles. L'estimation de l'importance des populations rend parfois compte de cette égalité des sexes; mais nos propres méthodes d'investigations, ainsi que quelques autres qui ont approché le problème, ne permettent pas de délimiter exactement le sex-ratio et ses variations.

La détermination de l'âge n'est valable que pour les femelles par l'application de la méthode d'évaluation de l'âge physiologique. Compte tenu des variations de la durée des périodes interlarvaires avec la température moyenne ambiante, il nous est apparu possible d'évaluer l'âge réel des femelles; c'est ce que nous avons tenté au cours de nos recherches écologiques, dans la limite du nombre d'ovulations décelables. Il en découle que la longévité ainsi estimée varie en raison inverse de la température. Il est vraisemblable que indépendamment d'autres facteurs, le nombre de larves pondues par les femelles reste sensiblement constant à travers les fluctuations thermiques saisonnières; un changement de température provoquant une variation de la fréquence des pontes inverse de la longévité.

La densité des populations peut être abordée de deux manières :

. la densité apparente s'exprime par les moyennes des captures horaires journalières. Elle renseigne relativement sur les variations de la population présente en un gîte donné. Mais cette densité est liée au nombre de mouches disponibles dans la zone d'attraction des captureurs et varie avec la concentration des glossines en des points particuliers du gîte.

. La densité réelle, établie par la méthode des captures-recaptures, donne des résultats intéressants. L'application de cette méthode nécessite le marquage des mouches et est d'autant plus fructueuse que les quantités d'individus manipulés sont grandes. Cette condition se trouve difficile à réaliser pour les mouches marquées recapturées toujours peu nombreuses. De plus, du fait que les femelles apparaissent moins abondantes que les mâles dans les captures, cette méthode est beaucoup plus valable pour l'estimation du nombre des mâles seuls. La validité de cette méthode pourrait être confirmée en l'appliquant à un effectif connu, lâché dans un gîte naturel où auraient été préalablement

éliminées toutes les glossines présentes. Par ailleurs, il serait intéressant de préciser l'influence des marquages et des captures successives sur le comportement des mouches en rapport avec l'application de cette méthode.

La diminution de l'effectif des populations, observée en saison chaude, résulte des conditions climatiques rigoureuses auxquelles s'ajoutent la prédation d'adultes par les Araignées Hersiilidae et le parasitisme important des pupes par le Diptère Bombylide Thyridanthrax beckerianus Bezzi dont l'étude constitue le thème de recherches que nous poursuivons par ailleurs.

CONCLUSION GENERALE

La région dans laquelle nous avons étudié G. tachinoides se situe dans la portion la plus septentrionale de son aire de répartition en Afrique centrale; aire qui appartient entièrement au bassin versant du lac Tchad. Cette espèce n'existe pas dans celui, voisin, du Congo. La limite méridionale de G. tachinoides n'épouse cependant pas les contours exacts de la cuvette tchadienne; elle évite les reliefs modérés marquant la séparation entre ces deux bassins. Elle ne franchit pas non plus vers le Sud, au Cameroun, le massif montagneux de l'Adamaoua.

G. tachinoides ne se rencontre que dans les galeries forestières bordant les cours d'eau et mares permanents. Dans les vallées du Logone et du Chari, les surfaces qu'elle occupe se réduisent progressivement en raison du déboisement intense qui affecte les galeries riveraines. Ces déboisements sont pratiqués par les habitants, soit pour mettre les terrains récupérés en culture, soit pour assurer le ravitaillement en bois de chauffage ou en charbon de bois des grandes villes dont la ceinture végétale s'amenuise sans cesse.

Seule la Réserve de Kalamaloué, bordant les cours inférieurs du Chari, résiste encore à cette poussée destructrice et nous a permis d'aborder l'étude de l'écologie de G. tachinoides dans un milieu naturel relativement constant dans ses fluctuations annuelles, mais soumis à un régime macroclimatique parfois très sévère. Seules les conditions particulières créées par le Chari permettent le maintien d'une végétation ripicole favorable à la présence des glossines à une latitude où se place s'isohyète de 550 mm.

Nos observations écologiques ont été faites en relation avec l'examen de critères physiologiques présidant aux grandes fonctions vitales de G. tachinoides; ce rapprochement permet dans une large mesure de comprendre, d'interpréter et d'apprécier les effets des facteurs du milieu sur le comportement des glossines d'une population naturelle.

I. Conclusions sur les observations physiologiques.

De nos observations personnelles relatives aux fonctions de reproduction, de nutrition et de relation, nous retenons plus particulièrement chez les adultes celles abordant le fonctionnement ovarien des femelles vierges, l'unicité de l'accouplement, la digestion des repas de sang amenant un état

physiologique qui déclenche la faim; puis chez les stades préimaginaux, les conditions de transformation de la larve en pupe et l'action des principaux facteurs climatiques sur la pupaison et l'éclosion.

I. Adultes.

Les femelles maintenues vierges au laboratoire ne montrent pas de mortalité précoce bien que leur longévité moyenne apparaisse inférieure à celle des femelles normalement fécondées, élevées dans les mêmes conditions. Parfois aptes à subir un accouplement tardif fécondant, les femelles vierges se caractérisent le plus souvent par des anomalies du fonctionnement ovarien révélées par une rétention avec accumulation d'ovules mûrs ou par une dégénérescence des follicules; l'insémination tardive est alors infructueuse. Ces anomalies apparaissent d'autant plus fréquentes que les mouches sont plus âgées. Nous n'avons jamais observé de telles perturbations du fonctionnement ovarien chez les femelles capturées dans la nature; ce qui laisse supposer que dans les conditions naturelles toutes les femelles sont fécondées précocement. Celles présentant des spermathèques vides étant toujours de jeunes mouches ténérales.

Dans les élevages de laboratoire, un seul accouplement avant la première ovulation suffit à assurer la descendance d'une femelle pendant toute sa vie. Ses spermathèques sont alors pleines et elle refuse tout nouvel assaut de la part d'un mâle. Mais il arrive également que plusieurs accouplements soient nécessaires chez les jeunes femelles pour assurer le remplissage des spermathèques. Ces faits suggèrent que la réplétion de celles-ci pourrait conditionner le refus ultérieur à copuler. Ils montrent également et surtout, toute la réserve qu'il convient d'accorder à l'efficacité de l'application de la méthode de lutte par lâchers de mâles stériles au cas où la multiplicité des accouplements serait démontrée comme fréquente ou habituelle dans les conditions naturelles; une femelle ayant copulé avec un mâle stérilisé pouvant s'accoupler peu après ave un mâle normal et fécond.

La physiologie digestive de G. tachinoides ne diffère pas dans son principe de celle des autres espèces de glossines. Dans les conditions de laboratoire, nous avons évalué la durée moyenne de la digestion à 75 heures. Cette digestion se caractérise par différents stades dont la succession, à partir de la prise du repas, permet de repérer l'état physiologique où se manifeste la faim. Celle-ci pouvant apparaître avant la fin de la digestion en cours. Les glossines cherchent à s'alimenter lorsque le jabot et la moitié

antérieure de l'intestin sont vides, soit plus de I2 heures après l'absorption du sang dont la dégradation est déjà marquée au niveau des parties postérieures du tube digestif. Les mâles montrent une nette tendance à s'alimenter plus tôt que les femelles après le repas précédent. Ceci s'accorde avec leur faible résistance au jeûne, consécutive à la prise de repas moins abondante que les femelles; celles-ci absorbent en moyenne I,6 fois plus de sang que les mâles à chaque repas.

2. Stades préimaginaux.

En élevage au laboratoire, les femelles produisent une larve en moyenne tous les 8-9 jours; ce rythme est modifié dans les conditions naturelles par les variations de températures auxquelles elles sont soumises.

Le devenir de la larve dépend essentiellement de l'hygrométrie du milieu où elle est exposée. Dans les conditions naturelles, la nature du sol et son humidité conditionnent sa transformation en pupe et sa survie pendant toute la durée de la pupaison. La structure du sol permet de maintenir suffisamment longtemps l'humidité sous-jacente nécessaire et d'assurer une évaporation régulière dont l'effet est également de créer une température convenable.

A leur formation, en élevage, les pupes mâles de G. tachinoides apparaissent en moyenne plus légères que les pupes femelles; I4,92 mg contre I5,27 mg; en fait, d'importantes variations individuelles révèlent que cette différence n'est pas significative, ce qui interdit toute tentative de séparer les pupes de sexes différents et de même âge par pesée.

Les durées de pupaisons, dans les conditions de notre élevage au laboratoire (25º - 70p.I00 d'H.R.) sont de l'ordre de 3I jours; pendant cette durée la perte de poids est, tant pour les pupes mâles que pour les pupes femelles, voisine de 20 p.I00.

Les sorties des mouches du sol paraissent être sous la dépendance de facteurs thermiques et lumineux dont l'association conditionne les rythmes journaliers d'éclosion. L'étalement des éclosions apparaît d'autant plus grand que les conditions thermiques sont moins rigoureuses.

II. Conclusions sur les observations écologiques.

Le climat de notre région d'études est caractérisé par de grandes variations saisonnières de la température, de l'humidité, de l'évaporation et des précipitations. A Kalamaloué, les caractéristiques climatiques générales sont modifiées par le régime du fleuve Chari qui crée une hydrographie variable selon un rythme annuel régulier marqué par des périodes de hautes et de basses eaux séparées par une crue et une décrue rapides. Les basses eaux se maintiennent pendant un peu plus de six mois. Ces conditions hydrographiques particulières entretiennent différents types de végétation dont certains forment les habitats normaux de G. tachinoides et abritent une faune mammalienne abondante et variée, présente en toute saison. Relativement bien protégées par le couvert végétal, les glossines sont soumises néanmoins à des variations climatiques qui agissent sur les individus et par là même sur l'ensemble de la population.

I. Adultes.

L'observation de l'état d'une population de G. tachinoides dans un gîte, à un instant donné, conduit à la mise en évidence de mouches au repos et de mouches en activité.

Les glossines en état de repos complet peuvent s'observer le jour, assez facilement lorsque les conditions climatiques sont très sévères ou lorsqu'elles sont en état de digestion; la nuit leur repérage est délicat et on n'en découvre qu'un petit nombre.

Les lieux de repos diurnes sont constitués par les parties inférieures des troncs et des branches basses ainsi que par les cavités des troncs ou celles formées par les espaces créés par les racines extérieures des arbres du gîte. G. tachinoides au repos s'observe posée la tête en haut dans les parties ombragées de la végétation, à l'abri du vent. les zones de repos étant le plus souvent situées près des clairières, orientées notamment vers l'eau libre ou vers les coulées du gibier. La hauteur des points de repos ne dépasse pas celle de la limite inférieure du feuillage dense; elle diminue quand la température ambiante augmente. Hauteurs de repos et températures ambiantes sont liées par une relation exponentielle.

Il en est de même de la relation entre température ambiante et température à la hauteur moyenne des points de repos : plus la température ambiante augmente, plus elle s'écarte de celle des lieux de repos.

. La nuit, les mouches se reposent sur la partie extérieure des arbres des gîtes, sur les petites branches hautes et sur les feuilles, ou à l'extérieur de ceux-ci sur les plantes basses de bordure. La détection nocturne est limitée à quelques individus très dispersés.

Hors des périodes de repos, G. tachinoides manifeste une activité caractérisée par un rythme variable selon les saisons. Elle n'a lieu que dans l'intervalle thermique de I8-I9º à 40-4Iº, lorsque la luminosité ambiante est inférieure à II.000 Lux; elle peut se maintenir encore à une intensité lumineuse à peine supérieure à 0,I7 Lux. L'humidité n'apparaît pas jouer un rôle déterminant sur l'activité des glossines.

. Jusqu'à une valeur voisine de 32º, l'activité augmente avec la température; elle diminue au-delà.

. Elle augmente avec l'intensité lumineuse jusqu'à un niveau moyen de II.000 Lux, exceptionnellement dépassé dans les gîtes normaux.

. Les maximums d'activité sont influencés par l'action conjointe de ces deux facteurs, thermique et lumineux. Ils se présentent à une intensité lumineuse d'autant plus basse que les températures s'écartent plus de la classe de 30º5. Avant cette température les mouches recherchent une forte luminosité, au-delà elles manifestent un phototropisme négatif. Ceci s'observe dans les conditions habituelles des gîtes, mais lorsque la luminosité se maintient faible (ennuagement intense par exemple), les maximums d'activité se précisent à des températures, d'autant plus éloignées de 30º5 que la lumière est plus faible.

. Dans les conditions normales, les maximums d'activité journalière se situent, quelle que soit la saison, à une température sensiblement constante de 3Iº06 ± 0,72, tandis que l'intensité lumineuse se maintient proche de 2.500 Lux.

. Les variations de l'activité manifestée par chaque sexe sont tout à fait comparables vis-à-vis de la température et de l'humidité, mais le pourcentage de femelles capturées est plus élevé sous une faible intensité lumineuse.

Cette activité de G. tachinoides peut être normalement mise en évidence dans les gîtes ou à l'extérieur lorsque les conditions de température (comprises entre I9º et 40º) et de luminosité (inférieure à II.000 Lux) sont à la fois réalisées.

. Les mâles entrent en activité lorsqu'ils sont affamés ou bien souvent, lorsqu'ils sont encore partiellement gorgés; ils cherchent alors à s'accoupler (se groupant souvent en essaims) ou à s'alimenter. Les femelles semblent par contre ne consacrer leur période d'activité qu'à la prise de nourriture.

. A Kalamaloué, G. tachinoides prend ses repas principalement sur des Mammifères, mais aussi sur quelques reptiles. Sur 1039 repas analysés, pris en saison chaude, près de 78 p.100 proviennent de Bovidés (guib harnaché notamment) près de 13 p.100 de Suidés (phacochère) et 6 p.100 sur les Primates (homme). Quelques échantillons de sang avaient les varans pour origine.

Il existe un parallélisme certain entre la répartition de l'origine des repas de sang et la fréquence des espèces présentes dans la Réserve; ce qui tend à confirmer l'opportunisme alimentaire de ces glossines dont les préférences trophiques sont liées à la distribution des espèces d'hôtes présents dans leur aire d'activité.

. A l'occasion de leur recherche du sexe opposé (mâles) ou d'un hôte nourricier (mâles et femelles), les glossines effectuent les déplacements dans ou à l'extérieur des gîtes.

+ Utilisant ses propres moyens, G. tachinoides vole près du sol en empruntant seulement quelques portions du gîte à sous-bois dégagé: sentiers permanents d'animaux, dépressions linéaires exondées, bords des eaux permanentes. Le rôle d'un ensemble de facteurs (température, humidité, luminosité, odeur persistante des animaux, teneur de l'air en gaz carbonique au niveau du sol) susceptibles d'être retenus comme pouvant justifier le tracé des trajets suivis n'a pu être démontré.

+ Les déplacements plus ou moins importants résultant du vol des glossines et de leur transport passif par les animaux-hôtes ou par des véhicules mobiles (pirogues), conduisent les individus d'une population à changer de localisation. En saison chaude, lorsque les conditions extérieures deviennent très sévères, seules quelques portions des gîtes permettent à la population de se maintenir; on assiste alors à une concentration des individus dans les portions les mieux protégées.

Lorsque les conditions redeviennent favorables, après les premières pluies et en saison fraiche, les glossines se dispersent loin, hors de leur

gîte habituel, occupant de nouveaux habitats et abandonnant leur gîte d'origine devenu impraticable à la suite des inondations ou de la sècheresse suivant la décrue (migrations saisonnières).

Le sex-ratio à l'éclosion est égal à l'unité. Dans les captures les femelles de G. tachinoides se trouvent toujours faiblement représentées (33 p.100 en moyenne), accusant cependant une légère augmentation en fin de journée (faible luminosité) et aux mois où s'effectuent les plus grandes dispersions. La méthode des captures manuelles ne permet pas d'aborder d'une manière valable la composition sexuelle d'une population. Celle-ci peut cependant être abordée par l'examen des glossines capturées au repos, au mois de Mars, Avril, Mai, aux heures les plus chaudes lorsque les activités sont très réduites et souvent nulles. Les échantillons de glossines au repos, supposés représenter ceux de la population totale, sont alors composés d'autant de mâles que de femelles. On peut donc admettre du moins pour ces époques de l'année, que le sex-ratio normal est proche de l'unité.

L'application de la méthode de détermination de l'âge physiologique des femelles de G. tachinoides conduit à admettre que la longévité varie de 1 à 3 mois, en raison inverse de la température ambiante moyenne. La méthode reposant sur l'appréciation du degré d'usure des ailes est à elle seule incomplète pour déterminer l'âge des individus; son utilisation montre que l'usure des ailes n'est pas régulièrement proportionnelle au temps écoulé.

L'application de la méthode des captures-recaptures dans les quelques gîtes où une population de G. tachinoides se maintient pendant plusieurs mois indique, pendant la période d'occupation, un niveau moyen d'individus mâles compris entre 400 et 600 à l'hectare.

. Dans les gîtes de basses eaux, à Morelia, à partir de l'installation des premières glossines, la population augmente régulièrement jusqu'à une limite imposée par les températures élevées et la grande sècheresse (Avril-Mai) qui diminuent considérablement la longévité, réduisent le potentiel reproducteur et détruisent bon nombre d'individus.

. A ces actions climatiques s'ajoutent, à la même époque, l'effet particulièrement intense des parasites des pupes (Diptères Bombylides) et des prédateurs d'adultes (Araignées Hersiilidae).

. Les populations ne font ensuite que diminuer jusqu'à la montée des eaux consécutive aux premières pluies qui noit les lieux de ponte et chasse progressivement les glossines du gîte.

. La reproduction se poursuit pendant la saison des pluies et les populations des gîtes nouvellement occupés s'accroissent progressivement jusqu'en Octobre où les surfaces habitables sont considérablement réduites par l'inondation qui se poursuit jusqu'en Novembre. Un grand nombre de pupes sont noyées à cette époque où s'amorce une nouvelle diminution des glossines. Celle-ci est encore accusée par la grande dispersion qui débute dès le mois de Novembre.

L'estimation de la densité apparente par la moyenne horaire de captures journalières renseigne sur les variations de la population dans la zone d'action des captureurs, mais elle ne permet pas d'apprécier valablement celles de la population totale. Il n'y a pas de proportionnalité constante entre densité réelle et densité apparente, cette dernière ne rend pas compte de la part des variations réelles de l'effectif de la population et de celle des phénomènes de concentration et de dispersion. La comparaison de ces deux grandeurs par l'expression de leur rapport situe avec une certaine précision les périodes où se manifestent les concentrations et les dispersions des glossines.

2. Stades préimaginaux.

Les larves sont pondues à terre par les femelles dans des endroits ombragés, relativement frais par défaut d'insolation et par conséquence de l'évaporation du substrat humide sous-jacent. Le sol de ces lieux de ponte est de nature argileuse ou sableuse, sa surface étant le plus souvent ameublie par des passages d'animaux.

Au niveau des pupes, selon les saisons, la température peut varier de I9º à 33º alors que l'humidité est toujours supérieure à 60 p.I00, sans toutefois dépasser 85 p.I00. Les durées de pupaison sont en moyenne I,6 fois plus longues en saison fraiche qu'en saison chaude; à l'extrême, elles peuvent varier du simple au double.

La mortalité des pupes survient lorsque les larves sont déposées dans des emplacements non convenables ou lorsque des conditions trop sévères se font sentir au niveau des lieux de ponte habituels : par dessication en saison chaude lorsque la végétation n'assure plus la protection normale

(grande sècheresse ou destruction par les éléphants) - on peut alors observer près de 30 p.100 de pupes mortes parmi celles récoltées - ou par noyade en période de pluies ou de montée des eaux.

En saison chaude, le parasitisme par le Diptère Bombylide Thryridanthrax beckerianus peut parfois affecter plus de 40 p.100 des pupes récoltées.

Les éclosions n'ont jamais été observées au milieu de la journée; une température élevée, associée à une forte luminosité, leur apparaît défavorable. Elles ont lieu le matin et l'après-midi, le plus souvent groupées autour d'heures " moyennes " où des conditions pratiquement identiques sont réalisées en toute saison. Les niveaux thermiques et lumineux optimums du matin et de l'après-midi étant toutefois différents, respectivement voisins de 22º-1.400 Lux d'une part et de 32º-500 Lux d'autre part.

III. Intérêt de l'étude de G. tachinoides.

Notre étude montre que G. tachinoides trouve dans la Réserve de Kalamaloué, malgré son isolement, toutes les conditions favorables à son maintien : hydrographie permanente assurant la persistance d'une végétation arborée ripicole à des niveaux différents où elle trouve refuge au cours des saisons, et présence constante dans les mêmes lieux d'une faune importante de vertébrés sur lesquels elle peut se nourrir.

L'examen de quelques points particuliers de la physiologie de G. tachinoides n'a pas révélé de différences marquantes avec celle des autres espèces riveraines. Cette espèce supporte des conditions de vie relativement larges et se montre peu exigente dans le choix de ses hôtes nourriciers. Seuls des repas fréquents apparaîssent nécessaires.

Depuis Kalamaloué, dans le Nord de la zone sahélo-soudanienne, où elle est soumise à des conditions climatiques très sévères, jusqu'au Sud de l Nigéria où les précipitations annuelles sont très élevées, G. tachinoides accepte des biotopes très variés pouvant parfois, comme l'a montré BALDRY, se limiter à des villages où elle vit en association étroite avec l'homme et ses animaux domestiques. Dans les différentes zones géographiques de son aire de répartition, l'écologie de G. tachinoides se présente sous des aspects nuancés dont la comparaison avec notre étude dans la vallée du bas-Chari serait du plus grand intérêt pour mieux connaître ses facultés adaptatives.

G. tachinoides est vectrice aussi bien des trypanosomoses humaine qu'animales et, de ce fait, présente un intérêt épidémiologique considérable. Les études écologiques renseignent, en dehors des conditions d'infestation et de transmission des trypanosomes que nous n'avons pas examinées, sur les mesures prophylactiques ou curatives à appliquer dans les régions infestées.

- La connaissance de sa distribution saisonnière, de ses rythmes d'activité journalière peut permettre d'orienter les précautions à prendre pour éviter le contact mouche-homme ou mouche-bétail.

- Les principes de la lutte antivectorielle découlent de certains aspects de l'écologie de G. tachinoides. Quelques méthodes envisagent l'élimination des glossines d'une région par modification de leur biotope : éclaircissements de la végétation, destruction du gibier sur lequel elles se nourrissent. D'autres, plus recommandables, consistent à pulvériser depuis le sol un insecticide rémanent sur les lieux de repos des tsé-tsé. Cette méthode se justifie par une connaissance précise des variations de ces lieux de repos selon les saisons et les heures de la journée qui permet de réduire au minimum les surfaces d'application de l'insecticide.

Les résultats de notre étude écologique de G. tachinoides à Kalamaloué ont conduit à entreprendre des recherches sur le comportement de glossines d'élevage et plus précisément de mâles stérilisés replacés dans leur milieu naturel. Les recherches, utilisant toutes les techniques écologiques applicables localement, doivent permettre de préciser les modalités d'emploi et les résultats que l'on peut espérer de l'application de la méthode du lâcher de mâles stériles dans la lutte contre les glossines; méthode dont les avantages n'avaient, jusqu'à présent, été appréciés qu'au laboratoire.

Notre étude a également mis en évidence des parasites, des prédateurs et des germes infectieux dont l'action sur les populations naturelles se révèle appréciable. Il convient alors de retenir l'idée d'associer les différents ennemis naturels des tsé-tsé à des moyens artificiels pour rendre plus spécifique, plus efficace et moins polluante la lutte contre ces insectes dont l'élimination est toujours souhaitée par les services sanitaires des Etats africains où se maintiennent les trypasonosomes.

BIBLIOGRAPHIE

ABEDI (Z.H.) et MILLER (M.J.) - 1963. Tsetse fly puparia : a new collecting technique. Science , 141, 264.

ANDREWARTHA (H.G.) et BIRCH (L.C.) - 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press. 782 p.

ANDREWARTHA (H.G.) et BIRCH (L.C.) - 1960. Some recent contributions to the study of the distribution and abundance of insects. Ann. Rev. Entomol., 5, 219-242.

ATKINSON (P.R.) - 1971. Relative humidity in the breeding sites of Glossina morsitans W. in northern Botswana. Bull. ent. Res., 61, 2, 241-246.

AUBREVILLE (A.) - 1949. Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. Soc. Ed. Georg. mar. et col., Paris.

AUSTEN (E.E.) - 1929. The tsetse fly parasites belonging to the genus " Thyridanthrax " with descriptions of new species. Bull. ent. Res., 20, 151-64.

AZEVEDO (J.F. de) et PINHAO (R.) - 1964. The maintenance of a laboratory colony of Glossina morsitans since 1959. Bull. Wld. Hlth. Org., 31, 835-841.

AZEVEDO (J.F. de) et PINHAO (R.) - 1967. Prospects offered by the laboratory breeding of Glossina morsitans in Lisbon. Panel on Control of Livestock Insect Pests by the Sterile male technique. Vienne 23-27 janvier 1967, 15, 3, 273-285.

AZEVEDO (J.F. de), PINHAO (R.), ABREU (A.M.) et DIAS (J.A.T.) - 1960. Criaçao de Glossina morsitans W. no laboratorio. An. Inst. Med. trop., Lisboa. 17, 5-35.

AZEVEDO (J.F. de), SANTOS (A.M.) dos et PINHAO (R.) - 1970. Problems and prospects offered by the tsetse artificial breeding. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 64, 1, 184.

BAILEY (N.T.J.) - 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data. Biometrika. 38, 293-305.

BAILEY (N.T.J.) - 1952. Improvements in the interpretation of recapture data. J. anim. Ecol., 21, 120-127.

BALDRY (D.A.T.) - 1964. Observations on a close association between Glossina tachinoides and domestic pigs near Nsukka, Eastern Nigeria. II. Ecology and trypanosome infection rates in G. tachinoides. Ann. trop. Med. Parasit., 58, 1, 32-44.

BALDRY (D.A.T.) - 1967. Lantana camara L. as a breeding site for Glossina tachinoides Westwood in south-eastern Nigeria. Public. Scient. tech. Res. Comm., Org. Afr. Unity, nº 100, Lagos 1967. 91-93.

BALDRY (D.A.T.) - 1967. On the distribution of Glossina tachinoides in West Africa. I. The distribution of G. tachinoides in Southern Nigeria. Publi. Scient. tech. Res. Comm., Org. Afr. Unity, nº 100, Lagos 1967, 95-102.

BALDRY (D.A.T.) - 1967. On the distribution of Glossina tachinoides in West Africa. II. An assessment of the probable present distribution og G. tachinoides in West Africa and of possible future extensions based on existing records and recent observations in Southern Nigeria. Publ. Scient. tech. Res. Comm., Org. Afr. Unity, nº 100, Lagos 1967, 103-109.

BALDRY (D.A.T.) - 1968. The epidemiological significance of recent observations in Nigeria on the ecology of an important vector of human trypanosomiasis, Glossina tachinoides. Abstr. rev., 8 th int. Congr. trop. Med. Malaria, Téhéran, 341.

BALDRY (D.A.T.) - 1969. A note on the parasitisation of the pupa of Glossina palpalis by Anastatus Motsch. sp. (Hym., Eupelmidae). Bull. ent. Res., 59, 3, 529-531.

BALDRY (D.A.T.) - 1969. Variations in the ecology of Glossina sp. with special reference to Nigerian populations of G. tachinoides. Bull. Wld. Hlth. Org., 40, 6, 859-869.

BALDRY (D.A.T.) - 1970. Observations on the peri-domestic breeding behaviour and resting sites of Glossina tachinoides W. near Nsukka, East Central State-Nigeria. Bull. ent. Res., 59, 4, 585-593.

BALIS (J.) et BERGEON (P.) - 1968. Etude de la répartition des glossines en Ethiopie. Bull. Wld. Hlth. Org., 38, 5, 809-813.

BALIS (J.) et BERGEON (P.) - 1970. Etude sommaire de la répartition des glossines dans l'empire d'Ethiopie. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 23, 2, 181-187.

BARRASS(R.) - 1960. The settling of tsetse flies Glossina morsitans W. on cloth screens. Ent. exp. et appl. 3, 59-67.

BARRASS (R.) - 1970. The flight activity and settling behaviour of Glossina morsitans Westw. (Dipt. Muscidae) in laboratory experiments. Bull. ent. Res., 59, 4, 627-635.

BARRASS (R.) - 1970. The activity of Glossina morsitans W. in laboratory experiments. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A). 45, 7-9, 114-122.

BAX (S.N.) - 1937. The senses of smell and sight in Glossina swynnertoni. Bull. ent. Res., 28, 539-582.

BIRKENMEYER (D.R.) et DAME (D.A.) - 1970. Effects of carbon dioxide and nitrogen on Glossina morsitans orientalis Vanderplank. Ann. trop. Med. parasit., 64, 3, 269-275.

BOUVIER (G.) - 1936. Quelques hyménoptères ennemis des glossines. Ann. Parasit. hum. comp., 14, 330-331.

BOYDEN (S.V.) - 1951. The adsorption of proteins on erythrocytes treated with tannic acid and subsequent haemagglutination by anti-protein sera. J. exp. Med., 93, 107.

BOYLE (J.A.) - 1971. Effect of blood intake of Glossina austeni N. on pupal weights in successive reproductive cycles. Bull. ent. Res., 61, 1, 1-5.

BRADY (J.) - 1970. Characteristics of spontaneous activity in tsetse flies. Nature, Lond., 228, 5268, 286-287.

BRADY (J) 1972 Spontaneous, circadian and components of tsetse fly activity. J. Insect Physiol., 18, 3, 471-484.

BROTHERS (D.J.) - 1971. The genera of Mutillidae (Hymenoptera) parasitic on tsetse flies (Glossina : Diptera) : Chrestomutila (gen. nov.). J. ent. Soc. south. Afr., 34, 1, 101-102.

BRUCE (D.) - 1895. Preliminary Report on the tsetse Fly Disease of Nagana in Zululand. Durban; Bennet et Davis. 28 p.

BURSELL (E.) - 1957. The effect of humidity on the activity of tsetse flies. J. exp. Biol., 34, 1, 42-51.

BURSELL (E.) - 1958. The water balance of tsetse pupae. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B.) 241, 179-210.

BURSELL (E.) - 1959. Determination of the age of tsetse puparia by dissection. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A). 34, 23-24.

BURSELL (E.) - 1959. The water balance of tsetse flies. Trans. R. ent. Soc. Lond., 111, 205-235.

BURSELL (E.) - 1960. The effect of humidity and temperature on the extent of abdominal pigmentation in Glossina pallidipes Austen. Bull. ent. Res., 51, 39-46.

BURSELL (E.) - 1960. The effect of temperature on the consumption of fat during pupal development in Glossina. Bull. ent. Res., 51, 3, 583-598.

BURSELL (E.) - 1960. Loss of water by excretion and defaecation in the tsetse fly. J. exp. Biol., 37, 689-697.

BURSELL (E.) - 1961. Starvation and dessication in tsetse flies (Glossina). Entomologia exp. et app., 4, 301-310.

BURSELL (E.) - 1961. The behaviour of tsetse flies (Glossina swynnertoni A.) in relation to problems of sampling. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A). 36, 9-20.

BURSELL (E.) - 1963. Tsetse fly physiology. A review of recent advances and current aims. Bull. org. mond. Santé, 28, 703-709.

BURSELL (E.) - 1966. The nutritional state of tsetse flies from different vegetation types in Rhodesia. Bull. ent. Res., 57, I, 171-180.

BURSELL (E.) - 1967. Tsetse physiology in relation to tsetse control. Proc. Trans. Rhodesia Sci. Ass., 52, I, 33-35.

BURSELL (E.) - 1970. Theoretical aspects of the control of Glossina morsitans by game destruction. Zool. afr., 5, 135-141.

BURSELL (E.) et GLASGOW (J.P.) - 1960. Further observations on lake-side and riverine communities of Glossina palpalis fuscipes Newstead. Bull. ent. Res., 51, 47-56.

BURSELL (E.) et SLACK (E.) - 1968. Indications concerning the flight activity of tsetse flies (Glossina morsitans Westw.) in the field. Bull. ent. Res., 58, 3, 575-579.

BURTT (E.) - 1952. The occurence in nature of tsetse pupae Glossina swynnertoni Austen. Acta tropica, 2, 304-344.

BURTT(E.) et JACKSON (C.H.N.) - 1951. Illustrations of tsetse larvae. Bull. ent. Res., 41, 523-7.

BUXTON (P.A.) - 1936. Studies on soils in relation to the biology of Glossina submorsitans and G. tachinoides in the North of Nigeria. Bull. ent. Res., 87, 281-287.

BUXTON (P.A.) - 1955. The natural history of tsetse flies. Mem. Lond. Sch. Hyg. Med., nº 10, 8, Lewis, London, 816 p.

BUXTON (P.A.) et LEWIS (D.J.) - 1934 - Climate and tsetse flies : Laboratory studies upon Glossina submorsitans et G. tachinoides. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B) 224, 175-240.

BUXTON (P.A.) et MELLANBY (K.) - 1934. The measurement and control of humidity. Bull. ent. Res., 25, 171-175.

CARPENTER (G.D.H.) - 1912. Progress report on investigations into the bionomics of Glossina palpalis. July 27, 1910 to August 5, 1911. Rep. Sleep. Sick. Comm. Roy. Soc., 12, 79, III.

CARPENTER (G.D.H.) - 1913. Second report on the bionomics of Glossina palpalis fuscipes of Uganda. Rep. Sleep. Sick. Comm. Roy. Soc., 14, I, 1-37.

CARPENTER (G.D.H.) - 1924. Report on an investigation into the epidemiology of sleeping sickness in Central Kavirondo, Kenya Colony, Bull. ent. Res., 15, 187-212.

CARTER (R.M.) - 1906. Tsetse fly in Arabia. Brit. med. J., 17 nov., 1393-1394.

CASTELLANI (A.) - 1903. Trypanosoma in sleeping sickness. Brit. med. J., Pt., I, 1218.

CAVALLORO (R.), CUISANCE (D.) et LEPERS (A.) - I970-7I. Marquage des glossines au moyen de radioisotopes. Estratto da Redia, vol. L II; publication nº 700 de la Direction de Biologie de l'Euratom. 629-640.

CHALLIER (A.) - I964. Observations sur l'ovulation chez Glossina palpalis gambiensis Vanderplank I949. Bull. Soc. Path. exot., 57, 5, 985-99I.

CHALLIER (A.) - I965. Amélioration de la méthode de détermination de l'âge physiologique des glossines. Etude sur Glossina p. gambiensis Vanderplank. Bull. soc. Path. exot., 58, 2, 250-259.

CHALLIER (A.) - I966. Observations sur la biologie de Glossina palpalis gambiensis V., à l'aide de critères morphologiques et anatomiques. O.C.C.G.E., Centre Muraz nº 2/Ent.CM/66.

CHALLIER (A.) - I968. Ecologie et biologie de Glossina palpalis gambiensis Vanderplank dans une zone de savanes d'Afrique Occidentale. Abstr. Rev. 8 th Int. Congr. trop. Med. Malaria, Téhéran. 344-345.

CHALLIER (A.) - I968. Etude de la présence des cicatrices copulatrices, du degré d'insémination et de leurs variations saisonnières chez les femelles de Glossina palpalis gambiensis Vanderplank en zone de savane soudanienne (Haute-Volta). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. 6, I, 55-68.

CHALLIER (A.) - I969. L'action contre les glossines dans la stratégie de la lutte contre la trypanosomiase humaine des foyers résiduels d'Afrique occidentale. Observations récentes sur la biologie et le taux d'infestation des glossines. O.C.C.G.E.; 9è conf. technique Bobo-Dioulasso.

CHALLIER (A.) - I97I. Ecologie de Glossina palpalis gambiensis Vanderplank, I949. Thèse doctorat d'Etat, Sci. Nat., 282 p.

CHORLEY (J.K.) - I929. The bionomics of Glossina morsitans in the Umniati fly belt; Southern Rhodesia; I922-23. Bull. ent. Res., 20, 279-30I.

CHORLEY (J.K.) - I929. Experiments in grass fires against Glossina morsitans in Southern Rhodesia. Bull. ent. Res. 20, 377-390.

CHORLEY (C.W.) - I933. Traps for tsetse flies of the " Crinoline " and " Ventilator " forms. Bull. ent. Res., 24, 3I5-3I8.

CHORLEY (J.K.) - I958. La lutte contre la mouche tsétsé en Rhodésie du Sud. I.S.C.T.R. - 6 th meeting. Salisbury, I956, Comm. tech. Coop. Afr. Sud Sahara. I23.

CHORLEY (T.W.) et HOPKINS (G.H.E.) - I942. Activity of Glossina pallidipes at night. Proc. R. ent. Soc. London (A), I7, 93-97.

COCKBILL (G.F.) - 1967. The history and significance of trypanosomiasis problems in Rhodesia. Proc. Trans. Rhod. Sci. Assoc., 52, I, 7-15.

CUISANCE (D.) et ITARD (J.) - 1971. Marquage des glossines au moyen des radioisotopes. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 24, 4, 565-576.

CUISANCE (D.) et ITARD (J.) - 1971. Technique de marquage des glossines au moyen de radioisotopes. " Sterility principle for insect control of eradication ". International Energy Agency, Vienne. 111-130.

CURTIS (C.F.) - 1970. The stimulation of emergence from Glossina pupae with gamma rays. Acta Tropica, 27, I, 89-93.

DAJOZ (R.) - 1970. Précis d'Ecologie. Dunod, Paris, 357 p.

DAME (D.A.) et FORD (H.R.) - 1968. Multiple mating of Glossina morsitans W. and its potential effect on the sterile male technique. Bull. ent. Res., 58, 2, 213-219.

DAME (D.A.), BIRKENMEYER (D.R.) et BURSELL (E.) - 1969. Dévelopment of the thoracic muscle and flight behaviour of G. m. orientalis Vanderplank. Bull. ent. Res., 59, 2, 345-350.

DAVEY (J.B.) - 1936. Trypanosomiasis. Br. med. J., June 27, 1321.

DAVIES (H.) - 1964. Eradication of tsetse in the Chad River System of Northern Nigeria. J. appl. Ecol., I, 2, 387-403.

DAVIES (H.) - 1967. Tsetse flies in Northern Nigeria, A handbook for Junior Control Staff. 2nd Edition. Ibadan University Press. 268 p.

DAVIES (H.) et BLASDALE (P.) - 1960. The eradication of Glossina morsitans submorsitans N. and G. tachinoides W. in part of a river flood plain in Northern Nigeria by chemical means. Part III. Bull. ent. Res., 51, 265-270.

DEAN (G.), CLEMENTS (S.A.) et PAGET (J.) - 1969. Observations on sex attraction and mating behaviour of the tsetse fly Glossina m. orientalis Vanderplank. Bull. ent. Res., 59, 2, 355-365.

DEAN (G.J.W.), CLEMENTS (S.A.) et PAGET (J.) - 1969. Observations on some possible attractants of tsetse flies (Glossina morsitans et G. pallidipes). Bull. ent. Res., 59, 3, 423-434.

DEAN (G.J.W.), PAGET (J.) et WILLIAMSON (B.R.) - 1969. Survival and reproduction of Glossina morsitans W. in different types of cages exposed to variable and constant climatic conditions. Bull. ent. Res., 58, 4, 773.

DEAN (G.J.W.), WILLIAMSON (B.R.) et PHELPS (R.J.) - 1969. Behavioural studies of Glossina morsitans W. using tantalum 182. Bull. ent. Res., 58, 4, 763-771.

DEAN (G.J.), WILSON (F.) et WORTHAM (S.) - 1968. Some factors affecting eclosion of Glossina morsitans from pupae. Bull. ent. Res., 58, 367-377.

DEMEREC (M.) - 1966. Biology of Drosophila. Hafner Publishing compagny. N.Y. & London. 632 p.

DETHIER -V.G.) - 1954. Notes on the Biting Response of tsetse Flies. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 3, 160-170.

DUKE (H.L.), HALL (G.N.) & HADDON (E.C.) - 1928. An examination of the efficacy of arsenical solutions in the reclamation of tsetse areas. Bull. ent. Res., 19, 7.

DU MERLE (P.) - 1966. Modalités de l'accouplement chez un Diptère Bombyliidae, Villa quinquefasciata. Ann. Soc. ent. France (N.S.). 2, 617-623.

DU MERLE (P.) - 1969. Existence de deux diapauses facultatives au cours du cycle biologique de Villa brunnea Bech. C.R. Acad. Sc. Paris, 268, 2433-2435.

DU MERLE (P.) - 1970. Programa experimental de lucha integrada contra Thaumetopoea pityocampa Schiff. en la region de Mora. Resultados de la campana 1969-1970. Los parasitos asociados a la fase hypogea del defoliador. Boletin del Servicio de Plagas Forestales. Ano XIII, 26, 131-132.

DU MERLE (P.) - 1971. Sur quelques facteurs qui régissent l'efficacité de Villa brunnea Beck. dans la régulation des populations de Thaumetopoea pityocampa Schiff. (Lep., Thaumetopocidae). Annales de Zoologie.- Ecologie animale (nº hors série). I.N.R.A., 57-66.

DU MERLE (P.) - 1971. Biologie de deux espèces du genre Usia Latreille (Dipt. Bombyliidae). Ann. Soc. ent. Fr., (N.S.), 7,2, 241-259.

DUTTON (J.E.), TODD (J.J.) & TOBEY (E.N.) - 1907. Concerning certain parasitic protozoa observed in Africa. Ann. trop. Med. Parasit., 1, 287-370.

EDDY (G.W.), ROTH (A.R.) and PLAPP (F.W.) - 1962. Studies on the flight habits of some marked insects. J. Econ. Entom., 55, 5, 603-7.

EDNEY (E.B.) & BARRASS (R.) - 1962. The body temperature of the tsetse fly Glossina morsitans West. J. Insect Physiol., 8, 4, 469-481.

EUZEBY (J.) - 1971. La lutte biologique contre les insectes et acariens d'importance médicale. Revue Méd. Vét., 122, 5, 547-564.

EVENS (F.) - 1964. L'Elevage des Glossines. Bull. Wlth. Hlth. Org., 31, 521-525.

EVENS (F.) - 1965. Projet de plan général de l'organisation de la lutte contre les trypanosomiases en Afrique. Vue d'ensemble de la situation, comment y remédier ? Acad. r. Sci. O.M., Cl. Sci. nat. med., N.S., 17, 2, 1-55.

EVENS (F.) & NIEMEGEERS (C.J.) - 1954. Recherches sur l'élevage et la biologie de Glossina palpalis martinii. Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg., 54, 1.

FAIRBAIRN (H.) and CULWICK (A.T.) - 1950. Some climatic factors influencing populations of Glossina swynnertoni. Ann. trop. Med. Parasit., 44, 27-33.

FIEDLER (O.G.H.) and KLUGE (E.B.) - 1954. The parasites of tsetse flies in Zululand with special reference to the influence of the host upon them. Onderstepoort, Vet. Res., 26, 3, 399-404.

FINELLE (P.), ITARD (J.), YVORE (P.) et LACOTTE (R.) - 1963. Répartition des glossines en République Centrafricaine; état actuel des connaissances. Rev. Elev. Méd.vvét. Pays trop., 1963, 16, 3, 337-348.

FINLAYSON (L.H.) - 1967. Behaviour and regulation of puparium formation in the larva of the tsetse fly Glossina morsitans orientalis Vanderplank in relation to humidity, light and mechanical stimuli. Bull. ent. Res., 57, 2, 301-313.

FISKE (W.F.) - 1920. Investigations into the bionomics of Glossina palpalis. Bull. ent. Res., 10, 347-463.

FORD (J.) - 1940. The action of predators on tsetse pupae. Tsetse Research Report, Dar es Salaam, Govt. Printer 1935-38. 53-56.

FORD (J.) - 1962. Microclimates of tsetse fly resting sites in the Zambesi Valley Southern Rhodesia. International Scientific Committee for Trypanosomiasis Research. 9 th Meeting, Conakry, 1962, nº 88, 165-170.

FORD (J.) - 1963. The Distribution of the Vectors of Africa Pathogenic Trypanosomes. Bull. World Hlth. Org. 28, 5-6, 653-669.

FORD (J.) 1963 Recent advances in the biology of Glossina in relation to techniques for its control. 7 th int. Congr. Trop. Med. Malaria; Rio de Janeiro, 1963, 125-126.

FORD (J.) - 1966. The role of elephants in controlling the distribution of tsetse flies. Bull. Int. Un. Conserv. Nat., N.S., 19, 6.

FORD (J.) - 1968. A newly recorded predator of tsetse flies. Entomologist's monthly magazine. 104, 228-229.

FORD (J.) - 1968. The control of populations through limitation of habitat distribution as exemplified by tsetse flies. Insect Abundance; R. ent. Soc. Symposium; 4, 109.

FORD (J.) 1969 Control of the African Trypanosomiases with special reference to land use. Bull. World Hlth. Org. 40, 6, 879-892.

FORD (J.) - 1969. Feeding and other responses of tsetse flies to man and ox and their epidemiological significance. Acta trop., 26, 3, 249-264.

FORD (J.) - 1971. The role of the trypanosomiases in african ecology. A study of the tsetse fly problem. Clarendon Press. Oxford, 568 p.

FORD (J.), GLASGOW (J.P.), JOHNS (D.L.) & WELCH (J.) - 1959. Transect fly-rounds in field studies of Glossina. Bull. ent. Res., 50, 275-285.

FOSTER (R.) - 1958. Some observations on the breeding of Glossina morsitans in the laboratory. Intern. Sci. Comm. for Trypano. Res.; 7 th meeting; Brussel. 351.

FOSTER (R.) - 1958. La mouche tsetse Glossina morsitans dans un habitat étranger. C.C.T.A., B.P.I.T.T., Trypanosomiase, Public. nº 215/T.

FOSTER (R.) - 1963. Contributions to the epidemiology of human sleeping sickness in Liberia. Bionomics of the vector G. palpalis in a savannah habitat in a focus of the disease. Trans. R. soc. trop. Med. Hyg., 57, 465-475.

FRYER (J.D.), JOHNS (D.L.) & YEO (D.) - 1957. The effects of chemical defoliant on an isolated tsetse fly community and its vegetation. Bull. ent. Res., 48, 359-373.

GASCHEN (H.) - 1944. Variations saisonnières des tsétsé. Bull. Soc. Path. exot., 37, 252-6.

GEIGY (R.) - 1948. Elevage de Glossina palpalis. Acta tropica, 5, 3, 201-218.

GIBBINS (E.G.) - 1941. Studies on the bionomics, control and natural infectivity of the riverine Glossina palpalis subsp. fuscipes N. in the West Nile District of Uganda. Ann. trop. Med. Parasit., 35, 195-220.

GILLET (H.) - 1969. La végétation du parc national de Zakouma (Tchad) et ses rapports avec les grands mammifères. La terre et la Vie, 4, 373-485.

GLASGOW (J.P.) - 1953. The extermination of animal populations by artificial predation and the estimation of populations. J. anima. Ecol., 22, 32-46.

GLASGOW (J.P.) - 1956. " Tsetse Research " in Annual Report 1955-56 E.A. Trypanosomiasis Research Organisation-Nairobi, E.A. High Commission.

GLASGOW (J.P.) - 1956. The food of Tsetse. Afr. med. J., 33, 12, 467-472.

GLASGOW (J.P.) - 1961. Seasonal changes in the breeding places of Glossina morsitans morsitans Westwood. Acta tropica, 18, 252-254.

GLASGOW (J.P.) - 1961. The variability of fly-round catches in field studies Glossina. Bull. ent. Res., 51, 781-788.

GLASGOW (J.P.) - 1961. Seasonal variation in size and colour and daily changes in the distribution of Glossina pallidipes. Aust. in the South Busoga forest, Uganda. Bull. ent. Res., 52, 647-666.

GLASGOW (J.P.) - 1963. The Distribution and Abundance of tsetse. Oxford, Pergamon Press, London, 252 p.

GLASGOW (J.P.) & BURSELL (E.) - 1961. Seasonal variations in the fat content size of Glossina swynnertoni Austen. Bull. ent. Res., 51, 705-713.

GLASGOW (J.P.) & DUFFY (B.J.) - 1947. The extermination of Glossina palpalis fuscipes Newst. by hand-catching. Bull. ent. Res., 38, 465-477.

GLASGOW (J.P.) & DUFFY (B.J.) - 1951. Further observations on the extermination of Glossina palpalis fuscipes N. by hand-catching. Bull. ent. Res., 42, 55-63.

GLASGOW (J.P.) & DUFFY (B.J.) - 1961. Traps in field studies of Glossina pallidipes Austen. Bull. ent. Res., 52, 795-814.

GLASGOW (J.P.), ISHERWOOD (F.), LEE-JONES (F.) & WEITZ (B.) - 1958. Factors influencing the staple food of tsetse flies. J. anim. ecol., 27, 1, 59-69.

GLASGOW (J.P.) & WELCH (J.R.) - 1962 - Long-term fluctuations in numbers of the tsetse fly Glossina swynnertoni Austen. Bull. ent. Res., 53, 129-137.

GLASGOW (J.P.) & WILSON (F.) - 1953. A census of the tsetse fly Glossina pallidipes Austen and of its host Animals. J. anim. ecol., 22, 47-56.

GLOVER (P.E.) - 1961. The tsetse problem in Northern Nigeria. Nairobi, Patwa News Agency.

GLOVER (P.E.) - 1965. A review of recent knowledge on the relationship between the tsetse fly and its vertebrate hosts. I.U.C.N. Publ. N.S., Lond. 6, 1-84.

GLOVER (P.E.) - 1967. The importance of ecological studies in the control of tsetse flies. Bull. Wld. Hlth. Org., 37, 4, 581-614.

GLOVER (P.E.) & AITCHISON (P.J.) - 1966. Tsetse control and land use in Northern eastern Nigeria : a feasibility survey of Area I. Mimeographed by Veterinary Tsetse and Trypanosomiasis Unit, Ministry of Animal and Forest Resources, Kaduna, Northern Nigeria.

GLOVER (P.E.), JACKSON (C.H.N.), ROBERTSON (A.G.) & THOMSON W.F.F. - 1955. The extermination of tsetse flies Glossina morsitans West. at Abercorn, N. Nigeria, Bull. ent. Res., 46, 57.

GRUVEL (J.) et BALIS (J.) - 1964. Note sur la présence de Thyridanthrax argentifrons Austen (Dipt. Bombylidae), parasite des pupes de Glossina tachinoides W. dans la région du Bas-Chari, environs de Fort-Lamy. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 17, 3, 567-568.

GRUVEL (J.) et BALIS (J.) - 1966. Essai d'élevage de Glossina tachinoides W. au Laboratoire. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 19, 1, 21-28.

GRUVEL (J.) - 1966. Les Glossines, vectrices des Trypanosomiases au Tchad. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 19, 2, 169-211.

GRUVEL (J.) et BITSI (B.) - 1968. Premièrs résultats d'un nouvel essai d'élevage de Glossina tachinoides W. " Control of livestock insect pests by the sterile-male technique ". Intern. Atom. Energy Agency. Vienne, 45-50.

GRUVEL (J.) - I969. Elevage de Glossina tachinoides W. dans les conditions tropicales au Tchad. Criaçao de mosca tsétsé en laboratorio e sua applicaçao pratica. Iè Symp. intern. Lisboa, II7-I23.

GRUVEL (J.) - I969. Observations concernant Thyridanthrax argentifroms A. parasite de pupes de Glossina tachinoides W. Criaçao de mosca tsétsé em laboratorio e sua aplicaçao pratica. Iè Symp. intern. Lisboa, 3II-3I6.

GRUVEL (J.) - I969. Observations écologiques concernant Glossina tachinoides W. dans la vallée du bas-Chari (Tchad). Criaçao de mosca tsétsé en laboratorio e sua aplicaçao pratica. Iè Symp. intern. Lisboa, 445-454.

GRUVEL (J.), TRONCY (P.M.) et TIBAYRENC (R.) - I970. Contribution à la connaissance de la distribution des glossines au Nord-Cameroun. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 23, I, 83-9I.

GRUVEL (J.) - I972. Description d'un organe sensoriel prothoracique et des corpora allata et cardiaca chez Glossina tachinoides W. (Diptera Muscidae). C.R. Acad. Sc. Paris. Série D. 274, 62-65.

HARLEY (J.M.B.) - I954. The breeding sites of the tsetse fly Glossina morsitans. Acta tropica, II, 379-402.

HARLEY (J.M.B.) - I958. The availability of Glossina morsitans W. in Ankola, Uganda. Bull. ent. Res., 49, 225-228.

HARLEY (J.M.B.) - I960. Observations on the resting sites of Glossina morsitans. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. I959, 23-24.

HARLEY (J.M.B.) - I963. The attack of Glossina and Tabanids on cattle of differing colour and size. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. Janv. 62. June 63, 29.

HARLEY (J.M.B.) - I963. Periodicity of attack of Glossina and other biting flies on cattle. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. Janv. 62 - June 63, 27.

HARLEY (J.M.B.) - I965. Interlarval and pupal periods of Glossina pallidipes, G. palpalis fuscipes & G. brevipalpis. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. July 63 - Déc. 64.

HARLEY (J.M.B.) I965. Glossina breeding under semi-natural conditions in an outdoor cage at Lugala. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. 44-45.

HARLEY (J.M.B.) - I965. Heat as an attractant for Glossina and Tabanids. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. 47-48.

HARLEY (J.M.B.) - I965. Activity cycles of Glossina at Lugala. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. July 63 - Dec. 64.

HARLEY (J.M.B.) - I965. Studies on the hunger cycle of Glossina pallidipes at Lugala. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep., July 63 - Dec. 64.

HARLEY (J.M.B.) - 1965. The influence of sampling method on the age and infection rate of Glossina pallidipes. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep., 43-44.

HARLEY (J.M.B.) - 1965. The relation between physiological and calendar age in Glossina at Lugala. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. 41-42.

HARLEY (J.M.B.) - 1965. Activity cycles of Glossina pallidipes Aust., G. p. fuscipes N. and G. brevipalpis N. Bull. ent. Res., 56, I, 141-160.

HARLEY (J.M.B.) - 1966. Seasonal and diurnal variations in physiological age and trypanosome infection rate of females of Glossina pallidipes Aust., G. fuscipes N.E., G. brevipalpis N. Bull. ent. Res., 56, 4, 595-614.

HARLEY (J.M.B.) - 1966. Studies on age and trypanosome infection rate in females of Glossina pallidipes A, G. palpalis fuscipes N. and G. brevipalpis N. in Uganda. Bull. ent. Res., 57, 3, 23-37.

HARLEY (J.M.B.) - 1967 - Further studies on the age and trypanosome infection rate in Glossina pallidipes A, G. palpalis fuscipes N. and G. brevipalpis N. in Uganda. Bull. ent. Res., 57, 3, 459-477.

HARRIS (R.H.) - 1932. Some facts and figures regarding the attempted control of Glossina pallidipes in Zululand. S. Afr. J. Sci., 1932, 495-507.

HARRIS (R.H.) & WHITNALL (A.B.) - 1934. The vegetable diet theory of Glossina pallidipes. J. vet. Sci. anim. Indust., 2, I, 101- 11.

HEAVERSEDGE (R.C.) 1968A record of insect parasits of Glossina morsitans orientalis, in Rhodesia. Arnoldia, 4, 5, 1-3.

HEAVERSEDGE (R.C.) - 1968. Variation in the size of insect parasites of puparia of Glossina spp. Bull. ent. Res., 58, I, 154-158.

HEAVERSEDGE (R.C.) - 1969. The sex-ratio of insect parasites of Glossina m. orientalis V. Arnoldia, 14, 1-4.

HEAVERSEDGE (R.C.) - 1969. Levels of insect parasitisme in puparia of Glossina m. orientalis in Rhodesia. J. ent. Soc. South Afr., 32, I,231-235.

HEAVERSEDGE (R.C.) - 1969. Insect parasites of Glossina pallidipes Aust. in Rhodesia. J. ent. Soc. South Afr., 32, I, 225-229.

HEAVERSEDGE (R.C.) - 1970. Developmental periods of insect parasites of Glossina m. orientalis Vanderplank. J. ent. Soc. south Afr., 33, 2, 351-354.

HEGH (E.) - 1929 - Les tsétsé. Imprimerie industrielle et financière. I, 742 p.

HOFFMANN (R.) - 1954. Zur Fortpflanzungsbiologie und zur intrauterinen Entwicklung von Glossina palpalis. Acta Tropica, 11, 1-57.

HURSEY (B.S.) - 1970. Observations on factors affecting emergence of Glossina pallidipes A. and parasitisation of this species by Thyridanthrax abruptus Loew. Criaçao de mosca tsé-tsé em laboratorio e sua aplicaçao pratica. Iè symp. Intern. Lisboa, 317-328.

I.R.S.A.C. - 1955. Un parasite de la pupe de Glossina morsitans. Folia scientifica Africae centralis, I, 14.

ISHERWOOD (F.) - 1957. The resting sites of Glossina swynnertoni Aust. in the wet season. Bull. ent. Res., 48, 3, 601-606.

ISHERWOOD (F.) & DUFFY (B.J.) 1958 Resting habit of Glossina spp. E.A.T.R.O. Rep. July 1956 - Dec. 1957. 52-53.

ISHERWOOD (F.) DUFFY (B.J.) GLASGOW (J.P.) & al. - 1961. Further studies of the food of Tsetse flies. J. anim. Ecol., 30, 2, 259-266.

ITARD (J.) - 1966. Cycle de l'oogénèse chez les femelles de Glossina tachinoides W. et détermination de l'âge physiologique. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 19, 3, 331-350.

ITARD (J.) - 1966. Chromosomes de Glossines. (Diptera : Muscidae). C.R. Acad. Sci. Paris, série D, 263, 1395-1397.

ITARD (J.) - 1968. Enquête entomologique dans la région des savanes (République du Togo). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 21, 3, 375-385.

ITARD (J.) - 1970. L'appareil reproducteur mâle des glossines (Diptera : Muscidae). Les étapes de sa formation chez la pupe. La spermatogénèse. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 23, 1, 57-81.

ITARD (J.) et GRUVEL (J.) - 1969. Description d'un appareil destiné au stockage des femelles de Glossines et à la récolte des pupes. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 22, 2, 289-292.

ITARD (J.) et MAILLOT (L.) - 1965. Elevage en France de Glossina m. morsitans et G. tachinoides. C.R. Acad. Sci., Paris, 261, gr. 5626-5628.

ITARD (J.) et MAILLOT (L.) - 1966. Notes sur un élevage de Glossines (Dipt. Muscidae) entrepris à partir de pupes expédiées d'Afrique, à Maisons-Alfort (France). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 19, 1, 29-44.

ITARD (J.), MAILLOT (L.), BRUNET (J.) et GIRET (M.) - 1968. Observations sur un élevage de Glossina tachinoides W., après adoption du lapin comme animal-hôte. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 21, 3, 387-403.

JACK (R.W.) - 1939. Studies in the physiology and behaviour of Glossina m. morsitans W. in Southern Rhodesia. Mem. Dept. Agric., Rhodesia, I, 203 p

JACK (R.W.) - 1941 - Notes on the behaviour of Glossina pallidipes and G. brevipalpis and some comparisons with G. morsitans. Bull. ent. Res., 31, 407-430.

JACK (R.W.) - 1944 - The life economy of a tsetse fly. Rhod. agric. J., 41, 25-28.

JACK (R.W.) & WILLIAMS (W.L.) - 1937 - The effect of temperature on the reaction of Glossina morsitans W. to light. Bull. ent. Res., 28, 499-503.

JACKSON (C.H.N.) - 1930 - Contribution to the bionomics of Glossina morsitans. Bull. ent. Res., 21, 491.

JACKSON (C.H.N.) - 1933 - The causes and implications of hunger in tsetse flies. Bull. ent. Res., 24, 443-482.

JACKSON (C.H.N.) - 1933. On the true density of tsetse flies. J. anim. Ecol., 2, 204-209.

JACSON (C.H.N.) - 1933 - On a method of marking tsetse flies. J. anim. Ecol., 2, 289-90.

JACKSON (C.H.N.) - 1937. Some new methods in the study of Glossina morsitans. Proc. zool. Soc. Lond., 1936, 811-896.

JACKSON (C.H.N.) - 1941 - The economy of tsetse population. Bull. ent. Res., 32, 53-55.

JACKSON (C.H.N.) - 1945 - Comparative studies of the habitat requirements of tsetse fly species. J. anim. Ecol., 14, 46.

JACKSON (C.H.N.) - 1946 - An artificially isolated generation of tsetse flies (Diptera). Bull. ent. Res., 57, 291-9.

JACKSON (C.H.N.) - 1948. Some further isolated generations of tsetse flies. Bull. ent. Res., 39, 441-451.

JACKSON (C.H.N.) - 1948. The eclosion of tsetse (Glossina) larvae (Diptera). Proc. R. ent. Soc. Lond., (A), 23, 36-38.

JACKSON (C.H.N.) - 1940 - The biology of tsetse flies. Biol. Rev., 24, 174-199.

JACKSON (C.H.N.) - 1959. Wet season fraying of wings of tsetse flies, Glossina morsitans. Bull. ent. Res., 41, 159-160.

JACKSON(C.H.N.) - 1953 - Seasonal variations in the mean size of tsetse flies. Bull. ent. Res., 43, 703-706.

JACKSON (C.H.N.) - 1954. The Hunger Cycles of Glossina morsitans Westwood and G. swynnertoni Austen. J. anim. Ecol., 23, 368-371.

JACKSON (C.H.N.) - 1955. Tsetse research. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep. 1954-55, 13-31.

JACKSON (C.H.N.) - 1955 - The pattern of Glossina morsitans communities. Bull. ent. Res., 46, 517-530.

JACKSON (P.J.) & PHELPS (R.J.) - I967. Temperature regimes in pupation sites of Glossina morsitans orientalis Vanderplank. Rhod. Zamb. Mal. J. agri. Res., 5, 3, 249-260.

JACKSON (C.H.N.) & VANDERPLANK (F.) - I94I. Diameters of mammalian erythrocytes. Proc. zool. Soc. Lond., (A), II2, 57-60.

JANSSENS (P.G.) - I968. African trypanosomiasis. Abstr. Rev., 8 th Int. Congr. trop. Med. Malaria, Téhéran, 360.

JENKINS (D.W.) - I964. Pathogens, parasites and predators of medically important Arthropods. Annoted List and Bibliogra. Bull. Wld. Hlth. Org. 30 (suppl.), I50 p.

JEWELL (G.R.) - I956. Marking of tsetse flies for their detection at night. Nature. Lond., I78, 750.

JEWELL, (G.R.) - I958. Detection of tsetse fly at night. Nature. Lond. , I8I, I354.

JOHNS (D.L.) - I957. A study of the population dynamics and ecology of Glossina pallidipes Austen. Thesis, Bristol Univ.

JOHNS (D.L.) - I958. Estimation of Glossina populations. E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep., I956-57, 46-47.

JOHNSON (H.M.) - I969. Migration and dispersal of insects by flight. Methuen & Co Ltd., London, 763 p.

JOHNSON (W.B.) & LLOYD L. - I923. First report of the tsetse fly investigations in the Northern Provinces of Nigeria. Bull. ent. Res., I3, 373-396.

JOHNSON (W.B.) & RAWSON (P.H.) - I927 - Use of the precipitin test to determine the food supply of tsetse flies; a preliminary note. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 2I, I35.

JORDAN (A.M.) - I958. The mating behaviour of females of Glossina palpalis R.D. in captivity. Bull. ent. Res., 49, I, 35-43.

JORDAN (A.M.) - I96I. An assessment of the economic importance of the tsetse species of Southern Nigeria and the Southern Cameroons based on their trypanosome infection rates and ecology. Bull. ent. Res., 52, 43I-44I.

JORDAN (A.M.) - I962. The pregnancy rate in Glossina palpalis in Southern Nigeria. Bull. ent. Res., 53, 2, 387-392.

JORDAN (A.M.) - I965. Observations on the ecology of Glossina m. submorsitans in the Northern Guinea Savannah of Northern Nigeria. Bull. ent. Res., 56, I, I-I5.

JORDAN (A.M.) - I965. The hosts of Glossina as the main factor affecting trypanosome infection rates of tsetse flies in Nigeria. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 59, 4, 423-43I.

JORDAN (A.M.) - 1968. Some effects of the feeding habits of tsetse flies on their role as vectors of human trypanosomiasis. Abstr. rev., 8 th Int. Cong. trop. Med. Malaria, Téhéran, 350-351.

Jordan - 1972

JORDAN (A.M.) & CURTIS (C.F.) - 1968. The productivity of G. austeni N. maintained on lop-eared rabbits. Bull. ent. Res., 58, 2, 399-410.

JORDAN (A.M.), LEE-JONES (F.) & WEITZ (B.) - 1961. The natural hosts of tsetse flies in the forest belt of Nigeria and the Southern Cameroons. Ann. trop. Med. Parasit., 55, 167-179.

JORDAN (A.M.), LEE-JONES (F.) & WEITZ (B.) - 1962. The natural hosts of tsetse flies in Northern Nigeria. Ann. trop. Med. parasit., 56, 430-442.

JORDAN (A.M.), NASH (T.A.M.) and BOYLE (J.A.) - 1966. The large scale rearing of Glossina austeni N. in the laboratory. II) Use of calves as hosts on 7 days of week. Ann. trop. Med. Parasit., 60, 4, 461-468.

JORDAN (A.M.), NASH (T.A.M.) & BOYLE (J.A.) - 1967. The rearing of Glossina austeni N. with lop-eared rabbits as hosts - I) Efficacy of the method. Ann. trop. Med. and Parasit., 61, 4, 182-188.

JORDAN (A.M.), NASH (T.A.M.) & BOYLE (J.A) 1969 Pupal weight in relation to female age in Glossina austeni Newst. Bull. ent. Res., 58, 3, 549-551.

KERNAGHAN (R.J.) & NASH (T.A.M.) - 1964. A technique for the dispatch of pupae of Glossina and other insects by air form the tropics. Ann. trop. Med. Parasit., 58, 355-358.

KERRICH (G.J.) - 1960. The forms of Synthomosphyrum (Hym. Eulophidae) parasitic on tsetse flies. Bull. ent. Res., 51, 21-23.

KILLICK-KEWDRICK (R.) & GODFRY (D.F.) - 1963. Observations on a close association between Glossina tachinoides and domestic pigs near, Nsukka, Eastera Nigeria. I) Trypanosoma congolense et T. brucei infections in pigs. Ann. trop. Med. and Parasit., 57, 2, 225-231.

KLEINE (F.K.) - 1909. Positive infektionsversuche mit Trypanosoma brucei durch Glossina palpalis. Deutsch. med. Wsch., 35, 469-70.

KLEINE (F.K.) - 1910. Trypanosomenbefunde am Tanganyika und andere Beobachtungen. Deutsch. med. Wschr., 36, 1400-1403.

KNIGHT (R.H.) & SOUTHON (H.A.W.) - 1963. A simple method for marking haematophagous insects during the act of feeding. Bull. ent. Res., 54, 3, 379-382.

LABEYRIE (V.) - 1967. Physiologie de la mère et état de la progéniture chez les insectes. Bull. biol. Fr. Belg., 101, 1, 13-71.

LAMBORN (W.A.) - 1915 - A preliminary report on the problem of controling Glossina in Nyassaland. Bull. ent. Res., 6, 59-65.

LAMBORN (W.A.) - 1916. Second report on Glossina investigations in Nyassaland. Bull. ent. Res., 6, 249-265.

LAMBORN (W.A.) - 1916. Third report on Glossina investigations in Nyassaland. Bull. ent. Res., 7, 29-50.

LAMBORN (W.A.) - 1925. An attempt to control G. morsitans by means of Syntomosphyrum glossinae. Bull. ent. Res., 15, 303.

LAMBRECHT (F.) - 1964. Aspects of evolution and ecology of tsetse flies and trypanosomiasis in prehistoric african environment. J. of Afric. History., 5, 1, 1-24.

LAMBRECHT (F.) et SCHOUTEDEN (H.) - 1955. Un parasite de la pupe de Glossina morsitans. Fol. scient. Afr. centr., 1, 3, 14.

LAMOTTE (M.) - 1957. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie, Paris, 144.

LAMPREY (H.F.), GLASGOW (J.P.), LEE-JONES (F.) & WEITZ (B.) - 1962. A simultaneous census of the potential and actual food sources of the Tsetse Fly Glossina swynnertoni. J. anim. Ecol., 31, 1, 151-156.

LANGLEY (P.A.) - 1965. The neuroendocrine system and stomatogastric system of the adult tsetse fly Glossina morsitans. Proc. zool. Soc., London, 144, 3, 415-423.

LANGLEY (P.A.) - 1966. The control of digestion in the tsetse fly, Glossina morsitans : enzyme activity in relation to the size and nature of the meal. J. Ins. Physiol. 12, 4, 439-448.

LANGLEY (P.A.) - 1967. The control of digestion in the tsetse fly, Glossina morsitans : a comparaison between field flies and flies reared in captivity. J. Ins. Physiol., 13, 3, 477-486.

LANGLEY (P.A.) - 1967. Digestion in the tsetse fly, Glossina morsitans Westw. : the effect of feeding field-caught flies on guinea pigs in the laboratory. Bull. ent. Res., 57, 3, 447-450.

LANGLEY (P.A.) - 1967. Physiological studies on tsetse flies. Panel on control of livestock insect pests by the sterile male technique - Vienne, 23-27 janv., 67.

LANGLEY (P.A.) - 1967. Experimental evidence for a hormonal control of digestion in the tsetse fly, Glossina morsitans W. : a study of the larva, pupa, and teneral adult fly. J. Ins. Physiol., 13, 12, 1921-1931.

LANGLEY (P.A.) - 1967. Effect of ligaturing on puparium formation in the larva of the tsetse fly, Glossina morsitans Westw. Nature, Lond. 214, 5086, 389-390.

LANGLEY (P.A.) - I968. The effect of thost pregancy on the reproductive capability of the tsetse fly, Glossina morsitans, in captivity. J. Ins. Physiol., I4, I, I2I-I33.

LANGLEY (P.A.) - I968. The effect of feeding the tsetse fly, G. morsitans on impala blood. Bull. ent. Res., 58, 2, 295-298.

LANGRIDGE (W.P.) - I960. Scent attractants for tsetse flies. Comm. tech. Coop. Afr. Sud Sahara. Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 8ème réunion Jos, Publi. nº 62. 235-24I.

LANGRIDGE (W.P.) - I968. Attractant for tsetse flies. Abstracts and reviews, 8 th Inter. Cong. trop. Med. Malaria, Téhéran 352-353.

LANGRIDGE (W.P.), KERNAGHAN (R.J.) & GLOVER (P.E.) - I963. A review of recent knowledge of the economy of the main vectors of trypanosomiasis. Bull. Org. mond. Santé, 28, 5-6, 67I-70I.

LEACH (T.M;) - I963. Research on the Insect Vector : I) Ecology of Glossina submorsitans. 2) ecology of G. tachinoides in Nth Nigeria. 3) ecology of G. tachinoides in Sth Nigeria. 4) distribution of tachinoides in South Nigeria. 5) taxonomic studies on G. tachinoides. W.A.I.T.R., an. Rep. 40-44.

LEGGATE (B.M.) & PILSON (R.D.) - I96I. The diurnal feeding activity of Glossina pallidipes Aust. in relation to trypanosome challenge. Bull. ent. Res., 5I, 697-704.

LESTER (H.M.) - I934. Report on the tsetse investigation. Rep. med. Hlth. Serv. Nigeria I933. 74-83

LESTER (H.M.) & LLOYD (L.) - I928. Notes on the process of digestion in tsetse flies. Bull. ent. Res., I9, 39-60.

LEWIS (D.J.) - I934. The behaviour of the larvae of tsetse flies before pupation. Bull. ent. Res., 25, I95-I99.

LEWIS (D.J.) - I949. Glossina tachinoides in North East Africa. Bull. ent. Res., 39, 529-530.

LEWIS (E.A.) & LANGRIDGE (W.P.) - I947. Developmental forms of Trypanosoma brucei in the " saliva " of Glossina pallidipes and Glossina austeni. Ann. trop. Med. Parasit., 4I, 6-I3.

LLOYD (L.) - I9I2. Notes on Glossina morsitans W. in the Luangwa Valley, Northern Rhodesia. Bull. ent. Res., 3, 233-239.

LLOYD (L.) - I9I6. Report on the investigation into the bionomics of Glossina morsitans in northern Nigeria, I9I5. Bull. ent. Res., 7, 67-69.

LLOYD (H.M.) - I935 - Notes on the bionomics of Glossina swynnertoni A. Bull. ent. Res., 26, 439.

LLOYD (L.) - 1936. Assessment of a tsetse population. Bull. ent. Res., 27, 261-7.

LLOYD (L.) & JOHNSON (W.B.) - 1924 - The trypanosome infections of tsetse flies in Northern Nigeria and a new method of estimation. Bull. ent. Res., 14, 265-88.

LLOYD (L.), JOHNSON (W.B.) & RAWSON (P.H) 1927 Experiments in the control of tstse fly. Bull. ent. Res., 17, 423.

LOVEMORE (D.F.) - 1951. A preliminary Report on the Results of Blood Meals from Tsetse Collected at Kariangwe. Lubu River Valley, June 1951 to May 1952.

Mc DONALD (W.A.) - 1957. A Calliphorid Host of Thyridanthrax abruptus Lw. in Nigeria (Dipt. : Bombyliidae). Bull. ent. Res., 48, 3, 533.

Mc DONALD (W.A.) - 1960. Nocturnal detection of tsetse flies in Nigeria with ultra-violet light. Nature, Lond., 185, 4176, 867-868.

Mc DONALD (W.A.) - 1961. The laboratory rearing of Glossina m. submorsitans in northern Nigeria. Int. Sci. Comm. Tryp. Res., 8 th meet., Jos. Comm. techn. Coop. Afr. 5 th Sahara, publi. nº 62, 247.

MACFIE (J.W.) - 1912. Experiments and observations upon Glossina palpalis. Bull. ent. Res., 3, 61-72.

MACHADO (A. de Barros) - 1954. Révision systématique des Glossines du groupe palpalis (Diptera). Publ. cult. co. Diam. Angola. 22, 189 p.

MACHADO (A. de Barros). 1959. Nouvelles contributions à l'étude systématique et biogéographique des Glossines (Diptera). Publ. Cult. Co. Diam. Angola, 25, 13-90.

MACLENNAN (K.J.R.) & KIRBY (W.W.) - 1958. Eradication of Glossina morsitans submorsitans and G. tachinoides in part of a river flood plain in northern Nigeria by chemical means. Bull. ent. Res., 49, 123.

MAILLOT (L.) - 1961. Glossines d'Afrique Centrale. I. Espèces répandues et d'intérêt médical et vétérinaire. Rev. Elev. Méd. vet. Pays trop., 14, 3, 315-319.

MAILLOT (L.) - 1963. Expédition de glossines adultes à basse température. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 16, 3, 371-372.

MAILLOT (L.) - 1970. Relations entre la durée du cycle nymphal et le poids original de la pupe (Glossina morsitans). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 23, 2, 195-198.

MAILLOT (L.) - 1970. Influence du froid sur les tsétsé et ses indications. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 23, 3, 327-331.

MELLANBY (K) 1936 Experimental work with the tse-tse fly Glossina palpalis, in Uganda. Bull. ent. Res., 27, 611-633.

MELLANBY (H.) - I937 - Experimental work on reproduction in the tsetse fly Glossina palpalis. Parasitology, 29, I3I-I4I.

MELLANBY (H. & K.) - I937 - Rearing tsetse flies in captivity. Proc. R. ent. Soc., London (A) I2, I-3.

MINCHIN (E.A.) - I905. Report on the anatomy of the tsetse fly, G. palpalis. Proc. Roy. Soc., (B), B.5I2, 53I-547.

MOGGRIDGE (J.Y.) - I948. Night activity of tsetse on the Kenya Coast. Proc. R. ent. Soc. Lond., 23, 87-92.

MOGGRIDGE (J.Y.) - I949 - Climate and the activity of the Kenya coastal Glossina. Bull. ent. Res., 40, 307-32I.

MOISER (B.) - I9I2. Notes on the haunts and habits of Glossina tachinoides near Geidam, Bornu Province, Northern Nigeria. Bull. ent. Res., 3, I95-202.

MOLOO (S.K.) - I97I. Oocyte differentiation and vitellogenesis in Glossina morsitans Westw. Acta trop., 28, 334-40.

MOLOO (S.K.) & KUTUZA (S.B.) - I970. Feeding and crop emptying in G. brevipalpis N. Acta tropica, 27, 4, 356-377.

MORRIS (K.R.S.) - I934. The bionomics and importance of Glossina longipalpis Wied. in the Gold Coast. Bull. ent. Res., 25, 309-35.

MORRIS (K.R.S.) - I960. Trapping as a means of studying the game tsetse Glossina pallidipes Aust. Bull. ent. Res., 5I, 533-557.

MORRIS (K.R.S.) - I96I. Effectiveness of traps in tsetse surveys in the liberian rain forest. Amer. J. trop. Med. Hyg., I0, 905-9I3.

MORRIS (K.R.S.) - I96I. Problems in the assessment of tsetse populations. Bull. ent. Res., 52, 239-256.

MORRIS (K.R.S.) - I962. Traps for the study of biting flies in Africa; XI Int. Kongr. Ent. Wien I960. Verhandlungen Bd. II (Sekt. VII bis XIV). 405.

MORRIS (K.R.S.) and MORRIS (M.G.) - I949. The use of traps against tsetse in West Africa. Bull. ent. Res., 39, 49I-528.

MOUCHET (J.) et GARIOU (J.) - I966. Notice sur la carte de répartition des glossines au Camerouncentral. Cahiers O.R.S.T.O.M., Ent. Méd., 4, 6, 83-85.

MOUCHET (J.) GARIOU (J.) et RATEAU (J.) - I958. Distribution géographique et écologique de Glossina palpalis palpalis Rob.-Desv. et Glossina fuscipes fuscipes Newst. au Cameroun. Bull. Soc. Path. exot., 5I, 652-66I.

MULLIGHAN (H.W.) - I970. The african trypanosomiasis. George Allen & Unwin Ltd. London, 950 p.

NASH (T.A.M.) - 1930. A contribution to our Knowledge of the bionomics of Glossina morsitans. Bull. ent. Res., 21, 201-256.

NASH (T.A.M.) - 1933. A statistical analysis of the climate factors influencing the density of tsetse flies, Glossina morsitans. J. anim. Ecol., 2, 197-203.

NASH (T.A.M.) - 1935. The effect of high maximum temperatures upon the longevity of Glossina submorsitans and G. tachinoides W. Bull. ent. Res., 26, 103-113.

NASH (T.A.M.) - 1936. The relationship betwen the maximum temperature and the seasonal longevity of Glossina submorsitans and Glossina tachinoides in Northern Nigeria. Bull. ent. Res., 27, 273-281.

NASH (T.A.M.) 1936. The part played by microclimates in enabling Glossina submorsitans and G. tachinoides to withstand the high temperature of West African dry season. Bull. ent. Res., 27, 339-345.

NASH (T.A.M.) - 1937. Climate, the vital factor in the ecology of Glossina. Bull. ent. Res., 28, 75-127.

NASH (T.A.M.) - 1939. The ecology of the puparium of Glossina in Northern Nigeria. Bull. ent. Res., 30, 259-284.

NASH (T.A.M.) - 1940. The effect upon Glossina of changing the climate in the true habitat by partiel clearing of vegetation. Bull. ent. Res., 31, 69-84.

NASH (T.A.M.) - 1947. A record of Syntomosphymum glossinae from Nigeria. Bull. ent. Res., 38, 525.

NASH (T.A.M.) - 1948. Tsetse flies in British West Africa. London, H.M. Stationery Office.

NASH (T.A.M.) - 1950. The resting habits of Glossina medicorum, G. fusca and G. longipalpis. Bull. ent. Res., 41, 1, 153.

NASH (T.A.M.) - 1952. Some observations on resting tsetse fly populations and evidence that Glossina medicorum is a carrier of trypanosomes. Bull. ent. Res., 48, 1, 33.

NASH (T.A.M.) - 1955. The fertilisation of Glossina palpalis in captivity. Bull. ent. Res., 46, 2, 357-368.

NASH (T.A.M.) - 1963. Progress and problems in the establishment and maintenance of laboratory colonies of tse-tse flies. Bull. Wld. Hlth. Org. 28, 831-836.

NASH (T.A.M.) - 1967. Successes achieved in the liberation of the reproduction potential of Glossina austeni. Panel on control livestock insects pests by the sterile male technique. Vienne 23-27 janv. 1967.

NASH (T.A.M.) - 1968. The establishment of a large, self-maintaining colony of the tsetse fly Glossina austeni. Abstr. Rev., 8 th Int. Congr. Med. Malaria, Téhéran. 355.

NASH (T.A.M.) - 1969. The establishment and value of large self-maintaining colonies of tsetse flies (Glossina sp.). Trop. Anim. Health Prod., I, 1-6.

NASH (T.A.M.) & DAVEY (J.T.) - 1950. The resting habits of Glossina medicorum, G. fusca and G. brevipalpis. Bull. ent. Res., 41, 153-157.

NASH (T.A.M.) & JORDAN (A.M.) - 1970. Further progress in the rearing of Glossina sp. at Langford, near Bristol. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 64, I, 183-184.

NASH (T.A.M.), JORDAN (A.M.) & BOYLE (J.A.) - 1966. The large-scale rearing of Glossina austeni N. in the laboratory I. The use of pregnant and non-pregnant goats as hosts. Ann. Trop. Med. Parasit., 60, 39.

NASH (T.A.M.), JORDAN (A.M.) & BOYLE (J.A.) - 1966. The large scale rearing of Glossina austeni N. in the laboratory. III. Confirmation of the value of pregnant goats as hosts. Ann. trop. Med. parasit., 60, 4, 469-481.

NASH (T.A.M.), JORDAN (A.M.) & BOYLE (J.A.) - 1967. Progress in the rearing of tsetse fly, Glossina austeni N. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 61, I, 145.

NASH (T.A.M.), JORDAN (A.M.) & BOYLE (J.A) 1967 A method of maintaining Glossina austeni Newst. singly, and a study of the feeding habits of the female in relation to larviposition and pupal weight. Bull. ent. Res., 57, 3, 327-336.

NASH (T.A.M.) & KERNAGHAN (R.J.) - 1964. The feeding of haematophagous insects on goats and sheep; techniques for host restraint and cage application. Ann. trop. Med. Parasit., 58, 2, 168-170.

NASH (T.A.M.) & KERNAGHAN (R.J.) - 1964. Techniques for feeding bloodsucking insects on large laboratory animals, and the dispatch of insects by air from the tropics. Proc. 12 th Int. Congr. Entomol. London. 781-782.

NASH (T.A.M.) and KERNAGHAN (R.J.) - 1965. A high proportion of early deaths among uninseminated females of Glossina austeni Newst. Bull. ent. Res., 56, I, 65-66.

NASH (T.A.M.) & KERNAGHAN (R.J.) - 1965. The weight and viability of puparia of Glossina austeni in relation to the conditions provided for pupal development. Ann. trop. Med. Parasit., 59, 2, 226-234.

NASH (T.A.M.) & PAGE (W.A.) - 1953. The ecology of Glossina palpalis in Northern Nigeria. Trans. R. ent. Soc. Lond., 104, 71-169.

NASH (T.A.M.) & TREWERN (M.A) 1972 Hourly distribution of larviposition by Glossina austeni N. and G. m. morsitans W. (Dipt. Glossinidae). Bull. ent. Res., 61, 4, 693-700.

NEWSTEAD (R.) - 1911. A Revision of the tsetse flies (Glossina), based on a study of the male genital armature. Bull. ent. Res., 2, 9.

NEWSTEAD (R.), EVANS (A.M.) & POTTS (W.H.) - 1924. Guide to the study of tsetse flies. Liverpool Sch. trop. Med. Mem., 1, 332 p.

ODHIAMBO (T.R.) - 1968. Influence of age and feeding on the success of mating in a tsetse fly species. Nature, London, 219, 5157, 962-963.

ODHIAMBO (T.R.) - 1969. Effects of the developmental state of the host guinea-pig on the feeding activity of the tsetse fly Glossina pallidipes Aust. Bull. ent. Res., 59, 3, 519-528.

PAGE (W.A.) - 1959. The ecology of Glossina longipalpis W. in Southern Nigeria. Bull. ent. Res., 50, 3, 595-615.

PAGE (W.A.) - 1959. The ecology of Glossina palpalis (R.D.) in Southern Nigeria. Bull. ent. Res., 50, 617-631.

PARKER (A.H.) - 1956. Laboratory Studies on the Selection of the Breeding-site by Glossina palpalis. Ann. trop. Med. Parasit., 50, 49-68.

PEEL (E.) & CHARDOME (M.) - 1954. Observations sur les élevages de Glossina brevipalpis N. au laboratoire. Ann. Soc. belge Méd. Trop., (CCTA-BPJ.T.T. 1244), 34, 269-275.

PEEL (E.) & CHARDOME (M.) - 1958. Observations sur les élevages de Glossina morsitans au laboratoire. Ann. Soc. belge Méd. Trop., 38, 5, 961-4.

PERSOONS (C.J.) - 1967. Trapping of Glossina pallidipes and G. palpalis fuscipes in scented traps. East Afr. Tryp. Res. Org., Rep., 1966, 46-47.

PETERS (W.) - 1962. Propriorezeptive Organe von Calliphora erythrocephala Mg. (Diptera) 51, 211-226.

PHELPS (R.J.) - 1968. A falling cage for sampling tsetse flies. Rhod. J. agr. Res., 6, 1, 47-53.

PHELPS (R.J.) & BURROWS (P.M.) - 1969. Lethal temperatures for puparia of Glossina m. orientalis Vanderplank. Ent. exp. & appl., 12, 1, 23-32.

PHELPS (R.J.) & BURROWS (P.M.) - 1969. Prediction of the pupal duration of Glossina m. orientalis V. under field conditions. J. appl. Ecol., 6, 2, 323-337.

PHELPS (R.J.), BURROWS (P.M.), BOYD-CLARK (M.J.) - 1967. Pre-emergence sexing of Glossina morsitans orienta. Rhod. Zamb. Mal. J. agri. Res., 5, 3, 267-271.

PHELPS (R.J.) & JACKSON (P.J.) - 1971. Factors influencing the moment of larviposition and eclosion in Glossina m. orientalis V. (Diptera Muscidae). J. ent. Soc. South. Afr., 34, I, 145-157.

PILSON (R.D.) - 1967. Behaviour studies of the vector in relation to the control of trypanosomiasis. Proc. & Trans. Rhod. Sci. Assoc., 52, I, 21-28.

PILSON (R.D.) & LEGGATE (B.M.) - 1962. A diurnal and seasonal study of the resting behaviour of Glossina pallidipes Aust. Bull. ent. Res., 53, 3, 541-550.

PILSON (R.D.) & PILSON (S.M.) - 1967. Behaviour studies of Glossina morsitans W. in the field. Bull. ent. Res., 57, 2, 227-257.

POLLOCK (J.N.) - 1970. Sperm transfer by spermatophores in Glossina austeni Newstead. Nature London , 225, 1063-1064.

& Pollock. 1972

POTTS (W.H.) - 1930. A contribution to the study of numbers of tsetse fly (Glossina morsitans W.) by quantitative methods. S. Afr. J. Sc., 27, 491, 497.

POTTS (W.H.) - 1933. Observations on Glossina morsitans W. in East Africa. Bull. ent. Res., 24, 293-300.

POTTS (W.H.) - 1958. Sterilisation of tsetse flies (Glossina) by gamma irradiation. Ann. Trop. Med. Parasit., 52, 484.

POWER (R.J.B.) - 1964. The activity pattern of Glossina longipennis Cort. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)., 39, 5-14.

RAGEAU (J.) - 1951. Tsétsé et végétation au Cameroun Français. Bull. Soc. Patho. Exot., 44, 5-6, 302-306.

RAJAGOPAL (P.K.) & BURSELL (E.) - 1965. The effect of temperature on the oxygen consumption of tsetse pupae. Bull. ent. Res., 56, 2, 219-225.

RAJAGOPAL (P.K.) & BURSELL (E.) - 1966. The respiratory metabolism of resting tsetse. Jour. Ins. Physiol., 12, 3, 287-297.

Rapport d'un Comité mixte d'experts FAO/OMS. Organisation mondiale de la Santé, Genève. Série des Rapports techniques. 1969. nº 434. La trypanosomiase africaine. 84 pages.

RENNISON (B.D.), LUMSDEN (W.H.R.), & WEBB (C.J.) - 1958. Use of reflecting paints for lacating tsetse fly at night. Nature, Lond., 181, 4619, 1354-1355.

RENNISON (B.D.), LUMSDEN (W.H.R.) & WEBB (C.J.) - 1959. The resting sites of Glossina pallidipes at night. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep., 1958, 55.

RENNISON (B.D.) & SMITH (I.M.) - 1961. Studies of the sampling of Glossina pallidipes Aust. IV. Some aspects of the use of Morris traps. Bull. ent. Res., 52, 609-619.

RICKENBACH (A.) - I96I. Carte de répartition des Glossines en Afrique occidentale d'expression française. O.R.S.T.O.M. : Bobo-Dioulasso.

RIORDAN (K.) - I970. Development of Glossina palpalis R.D. inside the puparium. Entomologist, I03, I286, I7I-I8I.

ROBERTS (M.J.) - I972. The role of the choriothete in tsetse flies. Parasitology, 64, I, 23-36.

ROBINSON (G.G.) - I964. Abnormality in tsetse fly. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 58, 6, 579.

ROBINSON (G.G.) - I965. A note on nocturnal resting sites of Glossina morsitans in the Republic of Zambia. Bull. ent. Res., 56, 2, 35I-355.

ROGERS (A.) and KENYANJUI (E.N.F.) - I972. The maintenance of a colony of Glossina pallidipes. Annals of Tropical Medicine and Parasitology, 66, 2, 267-280.

ROUBAUD (E.) - I909. La Glossina palpalis. Sa biologie, son rôle dans l'étiologie des trypanosomiases. Thèse nº I344, Université de Paris, Barneoud & Cie.

ROUBAUD (E.) - I9I0. Bembex chasseur de Glossines au Dahomey. C.R. Acad. Sc. Paris, I5I, 505-508.

ROUBAUD (E.) - I9I9. Les particularités de la nutrition et de la vie symbiotique chez les mouches tsétsé. Ann. Inst. Pasteur, 33, 489-536.

ROUBAUD (E.) & COLAS-BELCOUR (J.) - I936. Essai de transmission de Trypanosoma gambiense par Glossina palpalis à l'Institut Pasteur de Paris. Bull. Soc. Path. exot., 29, 500-4.

ROUBAUD (E.) & COLAS-BELCOUR (J.) - I936. Observations biologiques sur les Glossines. Bull. Soc. Path. Exot., 29, 69I.

ROUBAUD (E.) & TREILLARD (M.) - I935. Un cocobacille pathogène pour les mouches tsétsé. C.R. Acad. Sci. Paris, 20I, 304-306.

SAUNDERS (D.S.) - I960. Ovaries of Glossina morsitans. Nature, Lond., I85, I2I-I22.

SAUNDERS (D.S.) - I960. Determination of physiological age for female Glossina morsitans. Nature, Lond., I86, 4725-65I.

SAUNDERS (D.S.) - I960. The ovulation cycle in Glossina morsitans West. and a possible method of age determination for female tsetse flies by examination of their ovaries. Trans. R. ent. Soc. Lond., II2, 22I-238.

SAUNDERS (D.S.) - I960. The " white clubbed " form of Syntomosphyrum (Hym. Eulophidae) parasitic on tsetse flies. Bull. ent. Res., 5I, I, I7-20

SAUNDERS (D.S))- I960. On the stages in the development of Syntomosphyrum albiclavus K., a parasite of tsetse flies. Bull. ent. Res., 5I, I, 25-3I.

SAUNDERS (D.S.) - I960. Some records of Dipterous and Hymenopterous parasites of tsetse fly pupae. Proc. R. ent. Soc. Lond., (A), 35, 7-9, I2I-I23.

SAUNDERS (D.S.) - I96I. Laboratory studies on the biology of Syntomosphyrum albiclavus Kerrich (Hym., Eulophidae), a parasite of tsetsé flies. Bull. ent. Res., 52, 2, 4I3-429.

SAUNDERS (D.S.) - I96I. Studies on ovarian development in tsetse flies (Glossina, Diptera). Parasitology, 5I, 545-564.

SAUNDERS (D.S.) - I962. Age determination for female tsetse flies and the age compositions of samples of Glossina pallidipes A., G. palpalis fuscipes N. and G. brevipalpis N. Bull. ent. Res., 53, 579-595.

SAUNDERS (D.S.) - I964. The effect of site and sampling method on the size and composition of catches of tsetse flies (Glossina) and Tabanidae. Bull. ent. Res., 55, 3, 483-497.

SAUNDERS (D.S.) - I964. Rearing tsetse fly parasites in blow-fly puparia. Bull. Wld. Hlth. Org., 3I, 509-5I0.

SAUNDERS (D.S.) - I965. The composition of samples of haematophagous Diptera in relation to site and sampling method. E.A.T.R.O., Rep. July 63-Dec. 64.

SAUNDERS (D.S.) - I967. Survival and reproduction in a natural population of tsetse fly, Glossina palpalis palpalis ROBINEAU-DESVOIDY. Proc. ent. Soc. Lond., (A), 42, 7-9, I29-I37.

SAUNDERS (D.S.) I970. Mating, ovulation and oocyte development in Glossina morsitans. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 64, I, I84-I85.

SAUNDERS (D.S.) - I970. Reproductive abnormalities in the tsetse fly, Glossina morsitans caused by an unidentified toxin in rabbit food. J. Parasit., 56, 4, 30I-302.

SAUNDERS (D.S.) & DODD (C.W.H.) - I972. Mating, insemination and ovulation in the tsetse fly Glossina morsitans. J. ins. Phys., I8, 2, I87-I98.

SCHWARTZ (D.) - I963. Méthode statistiques à l'usage des Médecins et des Biologistes. 3è édition. Flammarion. 3I8 p.

SCHWETZ (J.) - I9I9. Recherches sur les glossines. Brussels, Belgium, Ministry of Colonies.

SCHWETZ (J.) - I9I9. L'identité des conditions géobotaniques des gîtes à pupes de la Glossina palpalis, brevipalpis, pallidipes, et de la morsitans. Bull. Soc. Path. Exot., I2, 234-238.

SCOTT (J.D.) - 1929 - A practical method of marking insects in quantitative samples taken at regular intervals. S. Afr. J. Sci., 18, 372-375.

SHIRCORE (J.O.) - 1914. Suggestions for the limitation and destruction of Glossina morsitans. Bull. ent. Res., 5, 87.

SIMPSON (J.J.) - 1918. Bionomics of tsetse and other parasitological notes in the Gold Coast. Bull. ent. Res., 8, 193-214.

SMART (J.) - 1956. A Handbook for the Identification of Insects of Medical Importance. London, Brit. Mus. (Nat. Hist.) 3 rd. edition. 303 p.

SMITH (K.G.V.) & BALDRY (D.A.T.) - 1969. Some dipterous puparia resembling, and found among, those of tsetse flies. Bull. ent. Res., 59, 2, 367-370.

SMITH (I.M.) & RENNISON (B.D.) - 1961. Studies of the sampling of Glossina pallidipes Aust. I. The numbers caught daily on cattle, in Morris traps and on a fly-round. Bull. ent. Res., 52, 165-182.

SMITH (I.M.) & RENNISON (B.D.) - 1961. Studies of the sampling of Glossina pallidipes Aust. II. The daily pattern of flies caught of cattle, in Morris traps and on a fly-round. Bull. ent. Res., 52, 183-189.

SMITH (I.M.) & RENNISON (B.D.) - 1961. Studies of the sampling of Glossina pallidipes Aust. III. The hunger stages of male flies caught on cattle and in Morris traps. Bull. ent. Res., 52, 601-607.

SOLOMON (M.E.) - 1957. Estimation of humidity with cobalt thiocyanate papers and permanent colour standards. Bull. ent. Res., 48, 3, 489-505.

SOUTHON (H.A.W.) - 1958. Night observations on Glossina swynnertoni Aust. Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 7è meeting, Bruxelles, Publ. nº 41, 219-221.

SOUTHON (H.A.W.) - 1958. Predation on Glossina. East Afr. Tryp. Res. Org., Rep., July 1956 December 1957. 53.

SOUTHON (H.A.W.) - 1959. The resting sites of Glossina swynnertoni at night. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep., January-December 1958. 55.

SOUTHON (H.A.W.)-1959. Studies in predation on Glossina. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep., January-December 1958. 56-58.

SOUTHON (H.A.W.) - 1963. The hosts of Glossina in South Bugosa, Uganda. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep., 1961, 35-37.

SOUTHON (H.A.W.) and COCKINGS (K.L.) - 1962. Laboratory maintenance of Glossina morsitans. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep., 31.

SOUTHON (H.A.W.) and COCKINGS (K.L.) - 1963. Fertilization of Glossina morsitans in the Laboratory. East Afr. Tryp. Res. Org. Rep., Janv. 62 - June 63, 33-37.

SOUTHWOOD (T.R.E.) - I966. Ecological methods xith particular reference to the study of insect populations. London Methuen, 39I p.

SQUIRE (F.A.) - I950. Age-grouping of tsetse flies as an aid to the study of their bionomics. Nature, Lond., I65, I65, 307-8.

SQUIRE (F.A.) - I95I. Seasonal variation in the incidence of Trypanosoma vivax in Glossina palpalis R.D. Bull. ent. Res., 42, 37I-374.

SQUIRE (F.A.) - I95I. Observations on mating scars in Glossina palpalis R.D. Bull. ent. Res., 42, 60I-604.

SQUIRE (F.A.) - I952. On the sex ratio in Glossina, Bull. ent. Res., 43, 23I-235.

SQUIRE (F.A.) - I954. Observations on the incidence of trypanosomes in Glossina palpalis R.D. in Sierra Leone. Bull. ent. Res., 45, 797-80I.

STEPHENS (J.W.W.) & FANTHAM (H.B.) - I9I0. On the peculiar morphology of a trypanosome from a case of sleeping sickness and the possibility of its being a new species (T. rhodesiense). Proc., Roy. Soc. (B) 83, 28.

STUHLMAN (F.) - I907. Beiträge zur Kentnis der Tsetse fliegen. Arb. Kaiserl. Gesundheits., 26, 30I-303.

SWYNNERTON (C.F.) - I92I. An examination of the tsetse problem in North. Mossurise, Portuguese East Africa. Bull. ent. Res., II, 3I5-85.

SWYNNERTON (C.F.) - I933. Some traps for tsetse flies. Bull. ent. Res., 24, 69-I02.

SWYNNERTON (C.F.M.) - I936. The tsetse flies of East Africa. A first study of their ecology, with a view to their control. Trans. R. ent. Soc. Lond., 84, I-579.

TARRY (D.W.) I967. Observations on the ecology of ~~Glossina m. submorsitans~~. N. in the Guinea-Sudan transition savanna of Northern Nigeria. Ann. trop. Med. Parasit., 6I, 4, 457-464.

TAYLOR (A.W.) - I932. Pupal parasitism in Glossina morsitans and G. tachinoides at Gadau; Nth Nigeria. Bull. ent. Res., 23, L, 463-7.

TIBAYRENC (R.) - I970. Modalités de l'accouplement chez les Glossines. Particularités de l'insémination. D.E.A. - Bio. Anim. Fac. Sci. Paris, 27-33. 26 photos.

TIBAYRENC (R.) & ITARD (J.) - I970. Note sur quelques modalités de l'insémination chez les Glossines. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 23, 3, 333-335.

TIBAYRENC (R.) ITARD (J.) et CUISANCE (D.) - I97I. Marquage des glossines par des substances fluorescentes. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 24, 2, 277-286.

Tube d'Dayey - 1971

VALE (G.A.) - 1969. Mobile attractants for tsetse flies. Arnoldia, 4, 33, 1-7.

VALE (G.A.) - 1971. Artificial refuges for tsetse flies. Bull. ent. Res., 61, 2, 331-350.

VAN DEN BERGHE (L.) & LAMBRECHT (F.) - 1956. Détermination des repas de Glossina morsitans dans la Mutara (Ruanda). Ann. Soc. Belge Méd. Trop., 36, 191-196.

VAN DEN BERGHE (L.) & LAMBRECHT (F.) - 1962. Etude biologique et écologique de Glossina morsitans dans la Région de Bugesera (Ruanda). Acad. r. Sci. O.M., 13, 4, 116.

VANDERPLANK (F.L.) - 1941. Activity of Glossina pallidipes and the lunar cycle. Proc. R. ent. Soc. Lond., (A), 16, 61-64.

VANDERPLANK (F.L.) - 1944 - Hybridization between Glossina species and suggested new method for control of certain species of tsetse. Nature, Lond., 154, 607.

VANDERPLANK (F.L.) - 1947. Some observations on the Hunger cycle of the tsetse flies Glossina swynnertoni and G. pallidipes (Diptera) in the field. Bull. ent. Res., 38, 3, 431-438.

VANDERPLANK (F.L.) - Experiments in the hybridization of tsetse flies (Glossina, Diptera) and the possibility of a new method of control. Trans. R. ent. Soc. Lond., 98, 1.

VANDERPLANK (F.L.) - 1948. Studies of the behaviour of the tsetse fly, Glossina pallidipes, in the field : influence of climatic factors on activity. J. anim. ecol., 17, 245-260.

VAN DER VLOEDT (A.) - 1969. The influence of environmental factors upon the weight of Glossina morsitans pupae of Rhodesian origin. Criaçao de mosca tsetse em laboratorio e sua aplicaçao pratica. 1è Symp. inter., Lisboa, 251-260.

VATTIER (G.) - 1964. Etude de caractères morphologiques et anatomiques en relation avec l'âge physiologique des femelles de glossines. Cah. O.R.S.T.O.M., Entomol. méd., 2, 21-53.

VEY (A.) - 1971. Recherches sur les champignons pathogènes pour les glossines. Etudes sur G. fusca congolensis N. et E. en République Centrafricaine. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 24, 4, 577-579.

WEITZ (B.) - 1952. The antigenicity of sera of men and animals in relation to the preparation of specific precipitating antisera. J. Hyg. Camb., 50, 275.

WEITZ (B.) - 1956. Identification of blood meals of blood-sucking arthropods. Bull. Wld Hlth. Org., 15, 473-490.

WEITZ (B.) - 1963. The feeding habits of Glossina. Bull. Wld. Hlth. Org., 28, 5, 711-729.

WEITZ (B.) - 1964. Feeding habits of tsetse flies. Endeavour, 23-88, 38-42.

WEITZ (B.) & BUXTON (P.A.) - 1953. The rate of digestion of blood meals of various hematophagous arthropods as determined by the precipitin test. Bull. ent. Res., 44, 445.

WEITZ (B.) & GLASGOW (J.P.) - 1956. The natural hosts of Glossina in East Africa. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 50, 593.

WEITZ (B.) & JACKSON (C.H.N.) - 1955. The host-animals of Glossina morsitans at Daga-Iloi. Bull. ent. Res., 46, 531-538.

WEITZ (B.), LANGRIDGE (W.P.) BAX (P.N.) & LEE-JONES (F.) - 1960. The natural host of Glossina longipennis Corti and of some other tsetse flies in Kenya. I.S.C.T.R., 7 th meeting, Brussels 1958. 303.

WHITESIDE (E.F.) - 1949. An experiment in control of tsetse with D.D.T. treated oxen. Bull. ent. Res., 40, 123.

WIGGLESWORTH (V.B.) - Digestion in the tsetse fly. Parasitology, 21, 288.

WILLET (K.C.) - 1965. Entretien de Glossina morsitans en laboratoire. Tryp. Inf. 4.65.

WILLIAMS (C.B.) - 1940. An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part. II. The effect of weather conditions on insect activity; and the estimation and forecasting of changes in the insect population. Trans. R. ent. Soc. Lond., 90, 227-306.

WILLIAMS (W.L.) - 1943. On the activity of the tsetse, G. pallidipes and other tsetse during a 24 hour period. Rhod. agric. J., 40, 368-370.

YVORE (P.), LACOTTE (R.) & FINELLE (P.) - 1965. Etude de la biologie et de l'écologie de Glossina fusca congolensis N. et E. en R.C.A. I. Influence du climat et végétation sur la répartition et la densité des glossines. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 18, 2, 151-164.

YVORE (P.), LACOTTE (R.) & FINELLE (P.) - 1965. Etude sur la biologie et l'écologie de Glossina congolensis N. et E. en R.C.A. II. Gîtes de repos, activité diurne. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 18, 283-292.

ZIEMANN (H.) - 1905. Beitrag zur Trypanosomenfrage. Cbl. Bakt. (I Abt), 38, 307-409.

INDEX ALPHABETIQUE

(* L'astérisque renvoie au mot ou à l'expression correspondants).

A

B

C

D

E

F

H

I

M

N

O

P

R

S

T

Z
