

# Détermination de l'âge des glossines ténérales (*Glossina tachinoides* Westwood)

Claude LAVEISSIÈRE (\*)

## RÉSUMÉ.

La dissection de jeunes *Glossina tachinoides*, non encore gorgées, issues de pupes sauvages, a permis de révéler, dans la partie distale de l'intestin moyen, la présence d'un sac d'origine larvaire. Ce sac est caractéristique des individus ténéraux. Grâce à lui on peut estimer la proportion de glossines ténérales dans une population sauvage, avec une précision supérieure à celle fournie par les procédés habituels.

Il est en outre possible de trouver l'âge des glossines ténérales, des équations permettant de le déterminer en fonction de la longueur de la membrane péritrophique. On pourra ainsi connaître l'âge auquel les glossines viennent prendre leur premier repas de sang, point particulièrement important dans l'épidémiologie des trypanosomiasés. Une hypothèse est émise sur le cycle des trypanosomes à l'intérieur de la glossine.

## ABSTRACT.

Dissection of not yet engorged young *Glossina tachinoides*, issued from wild pupae, has shown presence of a larval bag in distal part of midgut. This bag is typical to teneral flies. Proportion of teneral tsetse flies out of a wild population can be estimated with a greater precision than by usual methods. Moreover, the age of teneral glossina can be found by means of equations using the length of peritrophic membrane. Thus the age of tsetse flies at first meal will be known; this point is of a greatest importance in epidemiology. An hypothesis is given about the cycle of trypanosomes in tsetse flies.

## 1. INTRODUCTION.

La détermination précise de l'âge des glossines femelles est particulièrement importante en épidémiologie, ou bien pour une étude poussée de la structure et de la dynamique

d'une population, ou encore pour vérifier la bonne marche d'une campagne insecticide. Il est cependant nécessaire d'améliorer les techniques dont on dispose à l'heure actuelle pour obtenir encore plus de précision.

Nous ne reviendrons pas sur la méthode de l'âge physiologique, uniquement applicable aux femelles. Plusieurs auteurs ont préconisé l'examen de certains caractères pour tenter de grouper les individus par classes d'âge et distinguer les très jeunes glossines, surtout chez les mâles : l'usure des ailes (JACKSON, 1946), la couleur des ailes et de l'abdomen, la dévagination du ptilinum, l'élasticité du tégument thoracique; autant de procédés qui ne donnent qu'une idée approximative de la composition d'une population naturelle. L'examen statistique n'a jamais permis de trouver de corrélation entre les résultats trouvés et l'âge réel.

Notre but est de déterminer l'âge des très jeunes glossines durant les premiers jours voire les premières heures de leur vie. Cette étude se justifie en particulier par le besoin de connaître l'âge d'une jeune glossine venant sur un captureur, car c'est au cours du premier repas qu'elle peut s'infester avec des trypanosomes.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Pour ce travail nous avons utilisé des glossines, mâles et femelles, de l'espèce *Glossina tachinoides* Westwood. Ces glossines provenaient d'une part de pupes récoltées dans la galerie forestière bordant la Léraba, rivière séparant les territoires de Côte d'Ivoire et de Haute-Volta (5° 05' ouest-10° 08' nord), d'autre part de captures au filet effectuées lors de l'étude du cycle d'activité de cette espèce. Les glossines issues de pupes étaient mises dans des tubes individuels en attendant d'être disséquées. Leur âge a pu être déterminé avec une bonne précision ( $\pm 5$  minutes) grâce à une observation quasi constante des « éclo-

(\*) Entomologiste médical de la Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E. B.P. 171 Bobo-Dioulasso, Haute-Volta.

sions ». Tout cela a été effectué sur le terrain durant les mois de février et mars 1974, dans les conditions climatiques réelles qui, bien que rigoureuses (minimum moyen 15 °C; maximum moyen 35 °C; évaporation journalière 4,5 mm à l'évaporomètre de Piche, sous abri), n'ont pas provoqué une trop forte mortalité. Nous avons pu obtenir des individus âgés de plus de 48 heures.

Pour chaque glossine disséquée, nous avons examiné : le contenu intestinal, la longueur de la membrane péritrophique, l'élasticité du tégument thoracique et l'âge physiologique des femelles.

Contrairement à la méthode de WILLETT (1966), nous extrirons la membrane péritrophique par l'extrémité postérieure de l'intestin moyen. Après une légère incision, nous déchirons la paroi intestinale en remontant à la rencontre de la membrane qui est ainsi dégagée sans risques de cassures. Cette dernière est ensuite étirée, dépliée puis mesurée.

L'élasticité du tégument thoracique a été mise en évidence en appuyant légèrement la tête d'une épingle entomologique en arrière de la suture transversale, selon la technique utilisée par CHALLIER (1973). Chez les glossines ténérales, il est en général admis que le scutum ne reprend pas sa forme initiale après avoir été légèrement comprimé.

### 3. RÉSULTATS.

#### 3-1. Détermination certaine de l'état ténéral des glossines.

Au cours de la dissection de l'intestin nous avons pu mettre en évidence un élément permettant de reconnaître à coup sûr une glossine ténérale. Nous utilisons le terme « ténéral » avec le sens que lui donne BUXTON (1955), c'est-à-dire tout individu qui ne s'est pas encore nourri et dont le tube digestif est vide ou contient seulement le méconium dans l'intestin postérieur.

Dans l'intestin moyen des glossines issues de pupes, donc non gorgées, en amont de l'insertion des tubes de Malpighi, se trouve un sac de couleur brunâtre qui déforme légèrement l'intestin et l'obstrue totalement (Pl. I, A, B, C). Il baigne dans un liquide brunâtre, qui colore l'extrémité de la membrane péritrophique; ce sac peut, dans certains cas, passer inaperçu. Cependant l'incision de l'intestin en permet l'extraction.

Constitué par une membrane fine, transparente, apparemment sans structure, de 1 à 1,2 mm de long, le sac prend, hors de l'intestin, une forme ovoïde (Pl. I, D). Il est complètement fermé et contient divers déchets notamment des globules lipidiques et une membrane, elle aussi transparente, cylindrique, et longue de 4,5 à 8,5 mm.

Chez la jeune glossine le sac paraît occuper une position indépendante de l'âge. Dans la plupart des cas, il est bloqué au niveau des tubes de Malpighi mais peut aussi en être éloigné de 2,5 à 5,5 mm. Il existe déjà chez la

glossine immature, enfermée dans son puparium, dans le premier tiers environ de l'intestin moyen ainsi que l'a signalé RIORDAN (1970) chez *Glossina palpalis* R.D. Il se présente là aussi sous la forme d'un ovoïde contenant un liquide jaune clair. RIORDAN n'a cependant pas signalé la membrane renfermée à l'intérieur.

Chez la larve du dernier stade, prête à être déposée par la femelle, il semblerait que, dans le liquide nourricier contenu dans l'intestin moyen, se trouve une relique de membrane légèrement blanchâtre que l'on peut assimiler à la relique signalée plus haut.

Nous discuterons plus loin l'origine de ce sac résiduel et de son contenu.

Les glossines non encore nourries, possèdent pratiquement toutes ce sac. Sur 77 femelles et 85 mâles issus de pupes sauvages nous ne signalons que deux femelles (âgées de 46 à 47 heures) et 2 mâles (âgés de 45 et 64 heures) dépourvus du sac résiduel. Par contre, chez une femelle de 42 heures, gorgée accidentellement et disséquée une demi-heure seulement après son repas, le sac était toujours présent dans l'intestin; le sang n'avait pas atteint l'extrémité postérieure de la membrane péritrophique. Chez tous les autres individus gorgés et disséqués plus ou moins longtemps après leur repas on ne retrouve plus trace du sac; la membrane péritrophique est alors passée dans l'intestin postérieur.

Il est donc possible d'affirmer que la présence du sac résiduel dans l'intestin moyen est le signe évident que la glossine est ténérale. Dès la prise d'un repas, la membrane péritrophique gonflée de sang chasse le sac dans l'intestin postérieur d'où il est rejeté avec les premiers excréments.

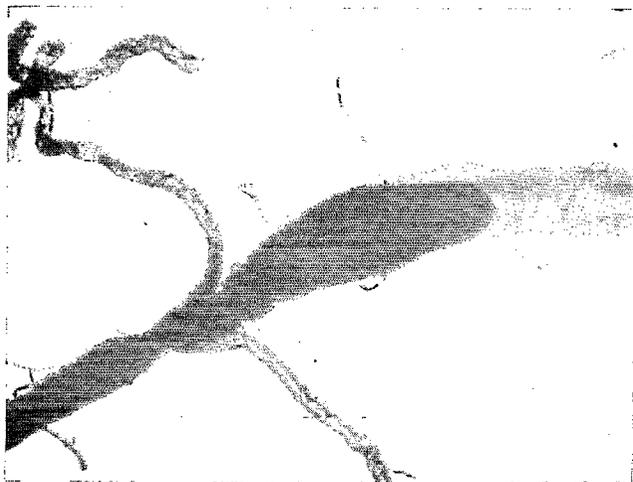
#### 3-2. Comparaison avec les autres méthodes.

Nous avons testé l'efficacité de la méthode consistant à estimer l'élasticité du tégument thoracique. Les individus à scutum dur ont été séparés des individus à scutum « mou » (qui ne reprend pas sa forme après une légère pression) et ont été disséqués pour repérer le sac résiduel dans l'intestin; chez les femelles, l'âge physiologique a été, en outre, déterminé.

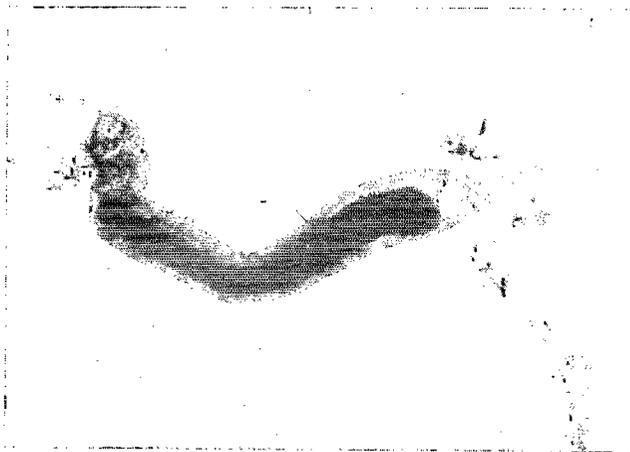
##### 3-2-1. FEMELLES.

Si l'on considère les femelles nullipares du groupe *Oa* comme des ténérales, ainsi qu'il est généralement admis, on constatera dans le tableau I que les pourcentages de ténérales trouvés par les deux méthodes sont totalement différents (près de 84 % de glossines à scutum mou contre 60 % de nullipares *Oa*). Une forte proportion de femelles du groupe *Ob* (nullipares non ténérales) ont encore un scutum mou; or il est bien évident que ces glossines se sont déjà gorgées. La plus ou moins grande élasticité du thorax indique donc une différence dans le développe-

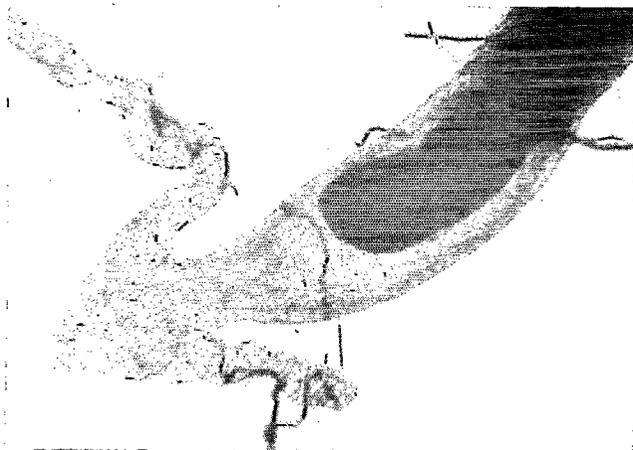
PLANCHE 1.



A : Le sac résiduel bloqué dans l'intestin moyen.



B : Idem après dessiccation partielle.



C : Extrémité postérieure du sac résiduel.



D : Le sac résiduel extrait de l'intestin.

ment des muscles thoraciques mais ne permet pas de séparer nettement les très jeunes glossines de celles qui ne sont déjà nourries.

Dans un deuxième lot de glossines sauvages, capturées durant quatre mois, nous comparons (tabl. II) les pourcentages de femelles *Oa* à ceux de femelles possédant le sac résiduel. Les différences ne sont pas significatives statistiquement sauf pour le mois de mai. Il est donc fondé de considérer les femelles du groupe *Oa* comme ténérales. L'erreur commise (de 5 à 9 % environ) est due évidemment au fait que certaines glossines ont déjà pris leur repas avant de venir sur le capteur, à moins que leur sac ait disparu accidentellement.

3-2-2. MALES.

Chez les mâles, les différences entre les pourcentages de ténéraux, déterminés par les deux méthodes, sont très significatives (tabl. III). L'erreur que l'on commet en testant l'élasticité du scutum est beaucoup trop importante (près de 19 %) pour que l'on puisse se fier à cette méthode dans l'étude des populations sauvages. On remarquera en outre que les variations du pourcentage de ténéraux estimés par les deux méthodes ne sont pas parallèles.

Ces différences entre les résultats proviennent des erreurs d'appréciation que l'on commet en pressant le thorax. Il est impossible qu'une personne appuie toujours

TABLEAU I. — Comparaison des pourcentages de femelles *Oa* et de femelles ténérales déterminées d'après l'élasticité de leur scutum.

Groupe d'âge \ Scutum	Nullipares <i>Oa</i>		Nullipares <i>Ob</i>		Ténérales d'après le tégument	
	Nb	%	Nb	%	Nb	%
mou. . . . .	87	59,58	35	23,97	122	83,55
					non ténérales	
					Nb	%
dur . . . . .	1	0,68	23	15,76	24	16,44
Total . . . . .	88	60,26	58	39,73	146	99,99

TABLEAU II. — Comparaison des pourcentages de femelles *Oa* et de femelles ténérales déterminées par la présence du sac résiduel.

Mois	Disséquées	Ténérales (présence du sac)				Comparaison statistique
		Nb	%	Nb	%	
février. . . . .	167	48	28,74	62	37,12	$\chi^2 = 2,6568$
mars . . . . .	141	37	26,24	50	35,46	$\chi^2 = 2,8092$
avril . . . . .	328	91	27,74	106	32,31	$\chi^2 = 1,5323$
mai. . . . .	287	76	26,48	100	34,84	$\chi^2 = 4,7199^+$ P < 0,005

(+ différence significative au seuil indiqué.)

avec la même force et au même endroit. Évidemment les résultats seront d'autant plus aberrants qu'il y aura plus de manipulateurs. Ces différences proviennent d'autre part de la constitution des glossines; l'élasticité du thorax ne dépend que du développement des muscles thoraciques qui est achevé seulement à la fin du second cycle alimentaire (BURSELL, 1973).

Le fait que les erreurs soient plus importantes chez les mâles peut indiquer que ceux-ci se nourrissent plus tôt que les femelles. En effet les pourcentages de « mous »

sont pratiquement identiques mais les mâles possédant encore leur sac sont moins nombreux.

### 3-3. Estimation de l'âge des glossines ténérales.

A la sortie du puparium, l'imago ne possède pas encore de membrane péritrophique. Celle-ci n'apparaît en général que vers la première heure suivant l'éclosion et croît à la vitesse de 1 millimètre par heure environ. Les résultats

DÉTERMINATION DE L'AGE DES GLOSSINES TÉNÉRALES

TABLEAU III. — Pourcentages de mâles ténéraux estimés d'après la présence du sac résiduel et l'élasticité du scutum.

Mois	Effectif	Tégument mou		Tégument dur		Ténéraux d'après présence du sac		Ténéraux d'après tégument		Comparaison statistique
		sans sac	avec sac	sans sac	avec sac	Nb	%	Nb	%	
février . . . . .	246	43	44	152	7	51	20,73	87	35,36	$\chi^2 = 13,0522^+$ P < 0,001
mars . . . . .	250	61	23	161	5	28	11,20	84	33,60	$\chi^2 = 36,0824^+$ P < 0,001
avril . . . . .	463	61	95	301	6	101	21,81	156	33,69	$\chi^2 = 16,2921^+$ P < 0,001
mai . . . . .	345	63	62	220	0	62	17,97	125	36,23	$\chi^2 = 26,8704^+$ P < 0,001

(+ Différence significative au seuil indiqué).

obtenus avec *G. tachinoides* coïncident, semble-t-il, avec ceux de HARMSEN (1973) qui a travaillé sur *G. pallipides*. Mais pour notre étude nous avons préféré séparer les mâles et les femelles, de physiologie différente. La vitesse de croissance de la membrane péritrophique de la femelle est supérieure à celle trouvée pour le mâle (1,3 mm/h contre 0,9 mm/h). Au fur et à mesure que la glossine vieillit on observe un léger ralentissement de la croissance.

Nous avons noté, pour chaque individu, son âge en heures et la longueur de sa membrane exprimée en millimètres. Nous obtenons ainsi en coordonnées cartésiennes (âge en ordonnées, longueur en abscisses) un nuage de points distribués autour d'une fonction puissance, de type  $y = kx^a$ . Une double transformation logarithmique des coordonnées permet de linéariser cette distribution et autorise le calcul du coefficient de corrélation (en coordonnées logarithmiques). A partir des équations trouvées on peut aisément passer aux fonctions inverses donnant l'âge de la glossine en fonction de la longueur de sa membrane péritrophique. Nous obtenons ainsi les équations suivantes :

— pour les mâles :

$$y = 0,96956 x^{1,08867}$$

— pour les femelles :

$$y = 1,00554 x^{1,03696}$$

soit pour le calcul pratique :

— pour les mâles :

$$\log y = 1,08867 \log x - 0,01342$$

— pour les femelles :

$$\log y = 1,03696 \log x + 0,00234$$

(les logarithmes utilisés sont les logarithmes décimaux).

L'analyse de la variance, appliquée aux deux échantillons, montre que les courbes obtenues en coordonnées logarithmiques ne sont pas significatives au risque de 5 %. On peut donc admettre la linéarité de la régression en unités logarithmiques.

Les représentations graphiques de ces équations (fig. 1 et 2) présentent une légère concavité tournée vers l'axe des ordonnées, témoignant du ralentissement de la croissance de la membrane. Cette concavité est moins accentuée que celles des courbes données par HARMSEN. Toutefois cet auteur a tracé ses courbes au delà de 48 heures avec seulement deux données.

A partir des équations et de l'analyse de variance il est possible de déterminer un intervalle de confiance mais uniquement pour les cas où la membrane péritrophique mesure moins de 46,5 mm chez les femelles et moins de 37 millimètres chez les mâles. Ces chiffres correspondent aux longueurs maximums trouvées lors des dissections. Il est impossible d'appliquer les équations au delà de ces mesures, la croissance de la membrane n'étant pas

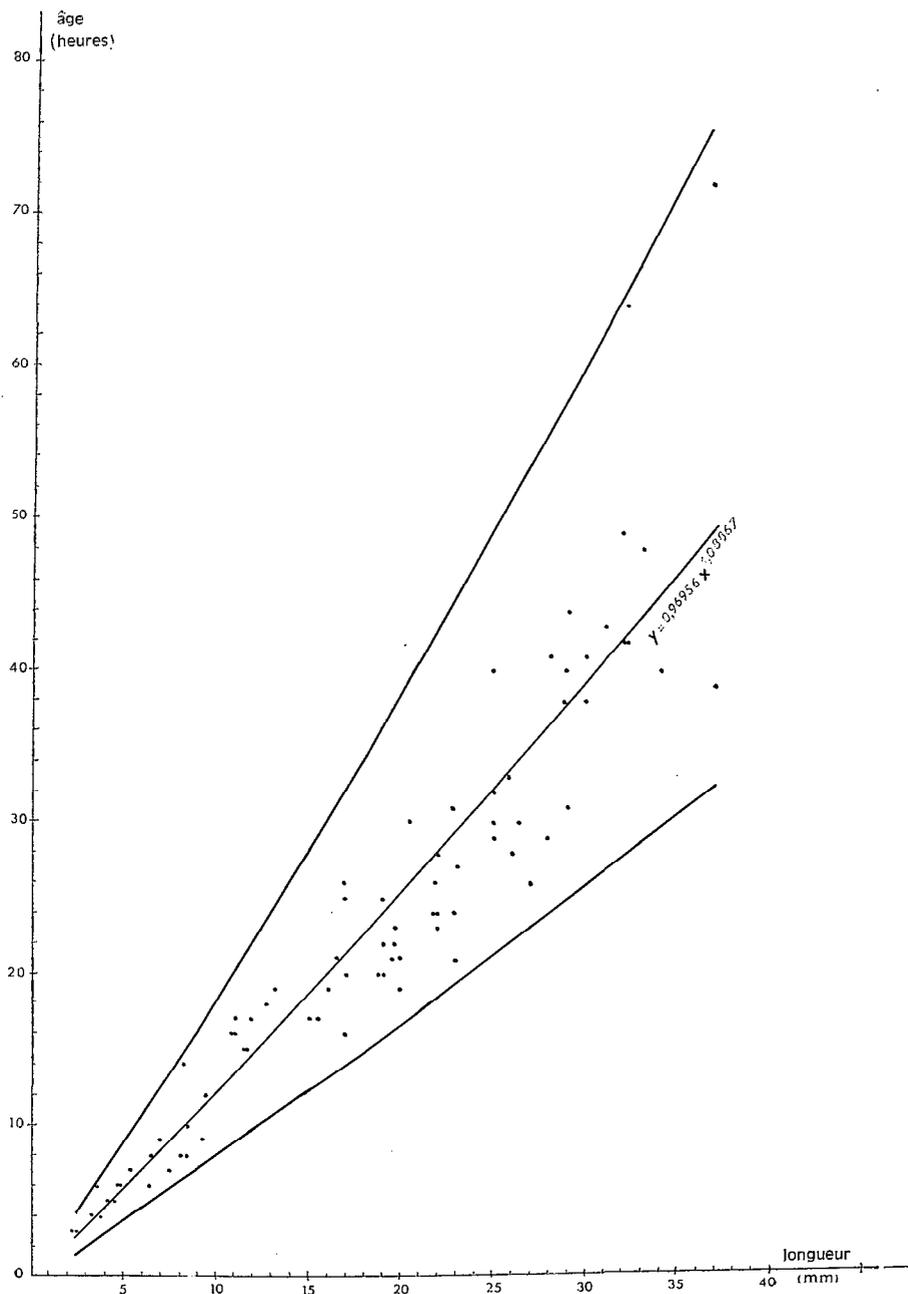


FIG. 1. — Croissance de la membrane péritrophique chez les mâles ténéraux de *Glossina tachinoides* (âge en ordonnées, longueur de la membrane en abscisses). Les courbes supérieure et inférieure délimitent l'intervalle de confiance.

linéaire. Toute extrapolation fournirait des résultats incertains. Sur les figures 1 et 2, de part et d'autre des courbes, sont portées les limites des intervalles de confiance. Ces intervalles sont dissymétriques et augmentent avec l'âge de la glossine de façon plus importante chez la femelle que chez le mâle (les causes de ces variations seront examinées plus loin).

Pour chaque glossine il a été noté l'heure de l'émergence puparium, ce qui nous permet de séparer, pour chaque sexe, les individus nés entre 8 et 11 heures des individus nés après 16 heures, les uns et les autres disséqués avant d'avoir 12 heures. En admettant que la croissance de la membrane péritrophique est linéaire entre 0 et 12 heures, nous pouvons calculer les coefficients de corrélation (sans

# DÉTERMINATION DE L'AGE DES GLOSSINES TÉNÉRALES

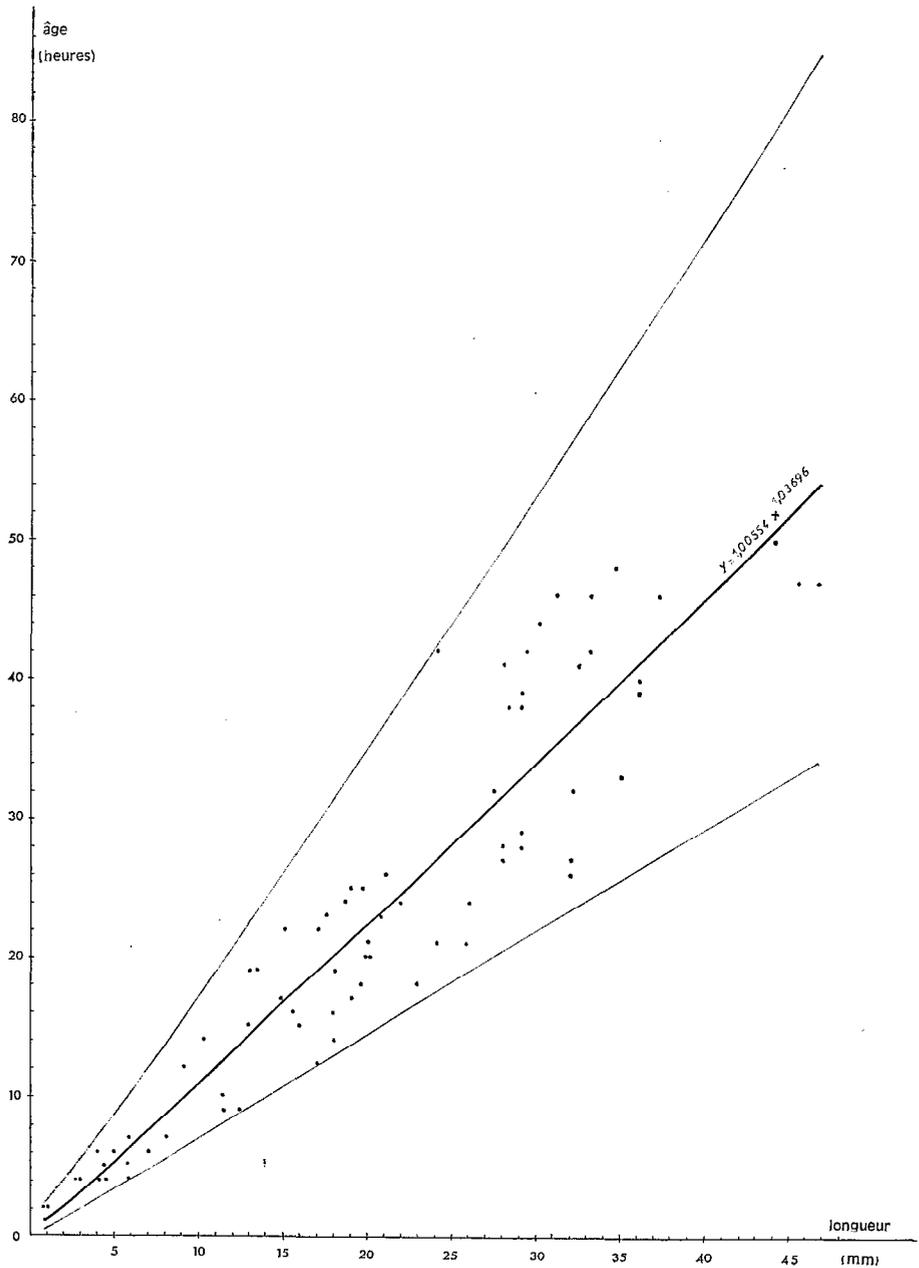


FIG. 2. — Croissance de la membrane péritrophique chez les femelles ténérales de *Glossina tachinoides* (âge en ordonnées, longueur de la membrane en abscisses). Les courbes supérieure et inférieure délimitent l'intervalle de confiance.

transformation logarithmique) c'est-à-dire les vitesses de croissance. Nous trouvons :

	Nés le matin	Nés le soir
mâles . . . . .	0,84	1,10
femelles .. . . .	1,05	1,50

En conséquence chez 2 glossines de même âge à la dissection, la membrane péritrophique est plus longue

chez celle qui est née dans la soirée. Il est vraisemblable que les conditions climatiques jouent un rôle important dans la croissance de la membrane (HARMSSEN trouve une vitesse de croissance supérieure à 25 °C qu'à 30 °C). Lors de nos observations les glossines nées après 16 heures subissent des températures plus basses et une humidité plus élevée que celles écloses le matin. Ces variations, individuelles liées à l'heure d'émergence du puparium,

expliquent l'importance de l'intervalle de confiance; ce dernier, déjà large dans les premières heures, ne peut aller qu'en s'élargissant puisqu'il est déterminé à partir d'une fonction puissance.

#### 4. DISCUSSION - CONCLUSION.

##### — *Origine du sac résiduel.*

L'origine du sac résiduel qui persiste dans l'intestin moyen de la glossine peut s'expliquer aisément mais comment expliquer la présence d'une autre membrane à l'intérieur?

Chez les glossines la larve commence à se nourrir au premier stade et la réplétion est presque terminée en fin de deuxième stade (BURSELL et JACKSON, 1957). La larve du troisième stade ne se nourrit pas puisque la sécrétion des glandes utérines ne dure que 60 heures (HOFFMANN, 1954). Il est possible que, chez la jeune larve, le liquide nourricier soit déjà enfermé dans une membrane péritrophique sécrétée par le proventricule, organe décrit par ROUBAUD (1909). Chez la larve de fin de stade III, enfermée depuis quatre jours dans son puparium, on trouve une membrane péritrophique (RIORDAN, 1970), ovoïde, complètement fermée, englobant la substance nutritive à l'intérieur de l'intestin.

Les larves de Diptères, à quelques exceptions près, possèdent toutes une membrane péritrophique de sécrétion (LE BERRE, 1967), qui disparaît à chaque mue (CHATTON, 1920). Chez la larve de glossine dont l'intestin moyen est obstrué postérieurement, la membrane initiale ne peut être éliminée; elle serait alors enveloppée par la deuxième membrane. Les éléments nutritifs diffuseraient donc successivement à travers deux membranes à l'exception des substances albuminoïdes qui demeurent intactes jusqu'à la pupaison (HOFFMANN, 1954). Chez la jeune pupa le sac péritrophique se viderait en se rétractant mais contiendrait toujours la première membrane. Situé dans le premier tiers de l'intestin, ce sac est peu à peu chassé vers l'arrière grâce aux mouvements péristaltiques de la paroi intestinale. Il demeure au niveau des tubes de Malpighi jusqu'à ce que la membrane péritrophique, remplie de sang, le chasse dans l'intestin postérieur.

Il serait intéressant d'élucider le problème de la formation de ces deux membranes par l'observation de coupes sériées pratiquées dans des larves d'âges différents.

##### — *Estimation de l'âge des ténéales.*

Les équations que nous donnons permettent une évaluation de l'âge des glossines ténéales mais seulement pour les mois de début de saison chaude. Il est vraisemblable, en effet, que la croissance de la membrane péritrophique varie selon la période de l'année puisqu'elle dépend de la température. L'expérience doit donc être

reprise pour les trois saisons principales, à savoir : la saison chaude, la saison froide et la saison des pluies. Bien que la méthode utilisée donne une précision moyenne, nous pensons qu'il est préférable d'effectuer ces travaux sur le terrain, dans les gîtes naturels, pour que la glossine subisse les conditions réelles de température et d'humidité.

L'étude de la fraction ténérale des populations peut fournir des précisions sur l'âge auquel les glossines viennent prendre leur premier repas de sang. Ce problème est évidemment de première importance dans l'épidémiologie de la trypanosomiase humaine puisqu'il est pratiquement prouvé que seul le premier repas est infestant. La théorie selon laquelle le trypanosome passerait dans l'espace ectopéritrophique par effraction de la membrane est de plus en plus contestée. FAIRBAIRN (1958) a démontré que la membrane péritrophique de la glossine est formée de deux couches distinctes dont l'une, rapidement polymérisée, rend difficile toute pénétration des trypanosomes, à moins que ces derniers ne possèdent les enzymes nécessaires à la digestion de la membrane (MOLOO *et al.*, 1970); ce qui n'a pas encore été démontré. WILLETT (1966) émet deux hypothèses concernant le cycle du trypanosome : il y aurait, au moment du repas de sang, une brusque augmentation de la croissance de la membrane péritrophique donc pénétration au niveau de la partie molle, fraîchement sécrétée, ou bien, deuxième hypothèse, il y aurait déchirure de la membrane. La première solution est à rejeter puisque HARMSSEN (1973) n'observe pas de croissance accélérée chez les jeunes *G. pallipides* venant de se gorger. La deuxième hypothèse, bien que non encore confirmée, n'est pas totalement dénuée de fondement et ne peut être rejetée *a priori*. Chez la glossine âgée, la membrane est un tube continu passant directement dans l'intestin postérieur. Chez le mâle ou la femelle ténérale, au contraire, nous avons pu observer qu'elle est bloquée au niveau des tubes de Malpighi par le sac résiduel. L'intestin moyen mesure environ 10,6 mm chez le mâle et 12,1 mm chez la femelle, il faut par conséquent 12 heures pour que la membrane atteigne le sac résiduel. La membrane continue donc de croître sans passer dans l'intestin postérieur. On remarque ainsi chez les individus ténéraux qu'elle repart vers le proventricule, formant un U ou bien un Z si en chemin elle rencontre un nouvel obstacle. Il se peut aussi, et le cas est fréquent, que l'on trouve lors des dissections, la membrane contournée sur elle-même, formant un glomérule repérable par la déformation de la paroi intestinale qu'il provoque. Il y a donc au niveau des pluries un « barrage » difficilement franchissable par le sang. Si la vidange du jabot se fait en une à deux heures environ, il pourrait y avoir, du fait de la pression du sang, déchirure de la membrane qui durant ce temps ne croît que d'un millimètre ou deux. Ce phénomène ne peut être qu'accidentel puisque le premier repas est peu abondant et a moins de chances de se produire chez les individus âgés qui ont une membrane « rectiligne » offrant un volume potentiel suffisant pour contenir la totalité du repas.

## DÉTERMINATION DE L'ÂGE DES GLOSSINES TÉNÉRALES

### REMERCIEMENTS.

Nous remercions le D<sup>r</sup> LAFAYE, Chef du Service de Documentation et de Statistiques du Centre Muraz d'avoir bien voulu effectuer l'analyse de nos résultats.

Nous remercions aussi MM. CHALLIER et HERVY, entomologistes médicaux de l'O.R.S.T.O.M., pour leurs conseils et leur aide.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 29 juillet 1974.

### BIBLIOGRAPHIE

- BURSELL (E.), 1973. — Development of mitochondrial and contractile components of the flight muscle in adult tsetse flies, *Glossina morsitans*. *J. Insect. Physiol.*, 19 : 1079-1086.
- BURSELL (E.) and JACKSON (C. H. N.), 1957. — Notes on the choriothete and milk gland of *Glossina* and *Hippobosca* (Diptera). *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)*, 32 : 30-34.
- BUXTON (P. A.), 1955. — The natural history of tsetse flies. *Mem. Lond. Sch. Hyg. trop. Med.*, (10), London, H. K. Lewis, 816 p.
- CHALLIER (A.), 1973. — Écologie de *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera, Muscidae) en savane d'Afrique occidentale. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, Paris, 64 : 274 p.
- CHATTON (E.), 1920. — La membrane péritrophique des Drosophiles et Daphnies. Genèse et rôle à l'égard des parasites intestinaux. *Bull. Soc. Zool. France*, 45 : 265-280.
- FAIRBAIRN (H.), 1958. — The penetration of *Trypanosoma rhodesiense* through the peritrophic membrane of *Glossina palpalis*. *Ann. trop. Med. et Parasit.*, 52 : 18-19.
- HARMSSEN (R.), 1973. — The nature of establishment barrier for *Trypanosoma brucei* in the gut of *Glossina pallidipes*. *Trans. R. Soc. trop. Med. and Hyg.*, 67 : 364-373.
- HOFFMANN (R.), 1954. — Zur Fortpflanzungsbiologie und zur intrauterinen Entwicklung von *Glossina palpalis*. *Acta trop.*, 11 : 1-57.
- JACKSON (C.H.N.), 1946. — An artificially isolated generation of tsetse flies. *Bull. ent. Res.*, 37 : 291-299.
- LE BERRE (R.), 1967. — Les membranes péritrophiques chez les arthropodes. Leur rôle dans la digestion et leur intervention dans l'évolution d'organismes parasitaires. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, vol. V, n° 3 : 147-204.
- MOLOO (S. K.), STEIGER (R. F.) and HECKER (H.), 1970. — Ultrastructure of the peritrophic membrane formation in *Glossina* Wiedemann. *Acta trop. Basel*, 27 : 378-383.
- RIORDAN (K.), 1970. — Development of *Glossina palpalis* R.-D. inside the puparium. *The Entomologist*, july 1970 : 171-181.
- ROUBAUD (E.), 1909. — La *Glossina palpalis* R.-D., sa biologie, son rôle dans l'étiologie des trypanosomiasés. Thèse n° 1344, Université de Paris, Barnéoud et Cie.
- WILLETT (K. C.), 1966. — Development of the peritrophic membrane in *Glossina* (tsetse flies) and its relation to infection with trypanosomes. *Exp. parasit.*, 18 : 290-295.