

Écologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850,
en savane humide d'Afrique de l'Ouest
V. Les pupes dans le sol⁽¹⁾

Claude LAVEISSIÈRE*

RÉSUMÉ

En savane humide, les observations faites sur le terrain ont permis de constater que les pupes de *Glossina tachinoides* ne sont pas très profondément enfouies dans le sol des gîtes. Le nombre de pupes découvertes à la surface est très faible, ceci étant peut-être dû en grande partie à l'action des prédateurs (oiseaux).

Ces constatations ont été corroborées par des expériences *in vitro* qui montrent qu'au moins 86 % des pupes se situent entre 0 et 3 cm de profondeur.

Quelle que soit la nature du sol il existe des différences saisonnières significatives de la profondeur à laquelle se trouvent les pupes. La profondeur moyenne s'échelonne entre 1,49 cm en saison chaude et 0,87 cm en saison froide dans le sable et entre 2,80 cm et 1,32 cm dans la terre. La pénétration de la larve varie donc selon la texture du sol, elle est toujours plus grande dans la terre que dans le sable. Les variations saisonnières sont surtout en relation avec les températures maximum. L'humidité relative du milieu, d'un niveau toujours très élevé n'a que peu d'influence.

Deux facteurs principaux guident la larve lors de sa reptation :

- un phototactisme négatif qui la pousse à rechercher les zones obscures du gîte.
- un hygrotactisme positif lui permettant de choisir les endroits les plus humides, surtout dans les régions sèches.

ABSTRACT

In guinean savannah, pupae of *Glossina tachinoides* are not very deeply buried into the soil of breeding grounds. The number of pupae upon the surface is very low mainly because of predators (birds).

Fields observations are corroborated by *in vitro* experiments in semi natural conditions. A least 86 % of pupae are found between 0 and 3 cm depth.

Penetration of the larvae changes according to the texture of the soil: it is always more important in mould than in sand.

There is a significant difference between seasonal means of depth of pupae. In sand: 1,49 cm during hot season; 0,87 cm during cold season. In mould: 2,80 cm during hot season; 1,32 cm during cold season. These seasonal variations are mainly in relation with maximum temperatures. Relative humidity of soil, in moist savannah, has a little impact on the depth of burrowing of larvae.

Two factors lead the larva during crawling :

- negative phototactism: inciting larva to seek after shady, consequently cooler, places in the breeding ground.
- positive hygrotactism: allowing the larva to choose humid places, mainly in dry countries.

The occurrence of burrowing of larva depends of :

- negative thermotactism: the larva trying to avoid the high temperatures of atmosphere and of surface;

(1) Ce travail fait partie d'une série d'articles consacrés à l'écologie de *Glossina tachinoides* en savane guinéenne et publiés dans les Cah. O.R.S.T.O.M. Nous avons bénéficié d'une aide financière de l'O.M.S.

*Entomologiste médical. Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E. Laboratoire d'Entomologie du Centre Muraz, B.P. 171, Bobo-Dioulasso, Haute-Volta.

L'enfouissement de la larve est dirigé principalement par :

- *un thigmotactisme négatif lui permettant d'échapper aux fortes températures, atmosphériques et de surface;*
- *un thigmotactisme, commun à de nombreux arthropodes, l'obligeant à rechercher le contact de matières denses et déterminant la rapidité de la pupaison par stimulus mécanique reçu par la larve.*

— *positive hygrotaetism: the larva taking refuge in the soil where relative humidity is always greater than in the atmosphere (minimum 45 % in sand during hot dry season);*

— *thigmotactism: obliging the larva to seek after bodily contacts which are necessary for pupation;*

The depth of burrowing depends of:

— *maximum temperatures: the higher are the temperatures, the deeper are the pupae found;*

— *texture of soil: crawling in sand being less easy than in mould;*

— *intensity of mechanical stimulation: the time between birth and pupation is proportional to the reciprocal of mechanical stimulation intensity. So, in sand, which provides more contacts than mould, the free third instar life is reduced and depth of burrowing is less important than in mould.*

MOTS CLÉS : Glossines - Stades immatures - Répartition.

KEY WORDS : Tsetse flies - Preimaginal stages - Distribution.

1. INTRODUCTION

Lors de la recherche des gîtes à pupes, dans la galerie forestière bordant la Léraba, nous avons essayé de déterminer l'emplacement et la profondeur d'enfouissement des larves de *Glossina tachinoides* Westwood 1850. Ces renseignements nous seront nécessaires ultérieurement lors de l'étude de la durée du stade pupal pour placer les pupes dans des conditions les plus naturelles possibles. En outre, la localisation des pupes dans le sol permettra une meilleure interprétation du rôle des prédateurs et de l'importance des facteurs climatiques sur la mortalité des stades pré-imaginaux.

2. TECHNIQUE

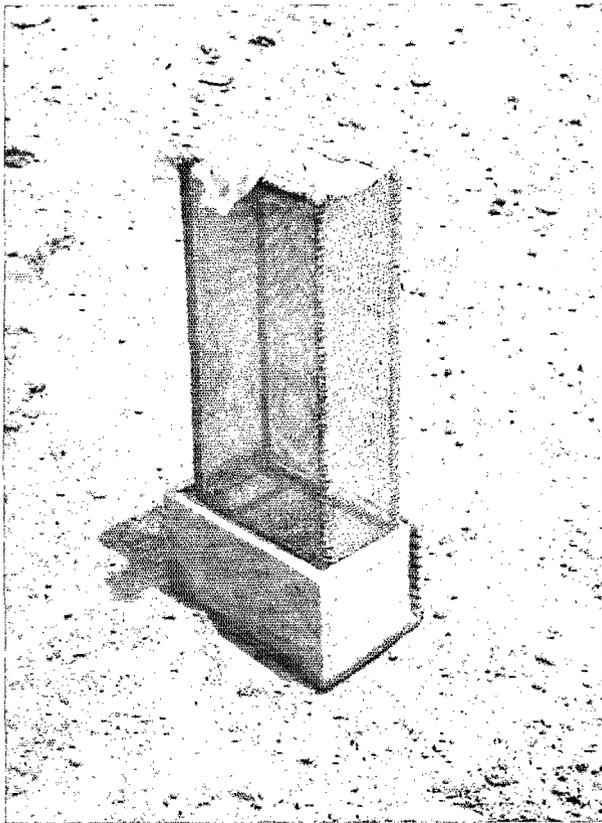
La technique de récolte des pupes sauvages a été décrite dans notre article n° IV (Laveissière, 1977).

Utilisant des femelles maintenues en captivité dans de grandes cages de type Roubaud, nous avons repéré, *in vitro*, les profondeurs d'enfouissement des larves en fonction de la nature du sol et de son humidité.

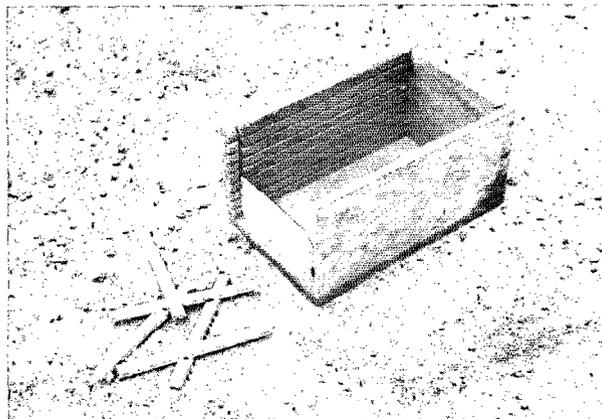
Pour cela nous nous sommes servis de boîtes en bois remplies de sable ou de terre, provenant de gîtes à pupes, boîtes sur lesquelles étaient posées les cages contenant les femelles (photogr. A). Sur les deux grandes faces de ces boîtes, côté intérieur, sont creusées des rainures horizontales équidistantes (photogr. B). L'une des petites faces est constituée d'un empilement de lattes coulissant dans deux rainures verticales; chaque latte correspond à l'intervalle entre deux rainures horizontales. Dans ces dernières peut glisser une plaque de métal, permettant d'obtenir une couche de sable ou de terre d'un centimètre d'épaisseur (photogr. C). La couche de substrat est ensuite tamisée pour dégager les pupes (photogr. D). Par cette méthode nous avons pu obtenir la profondeur d'enfouissement des larves avec une bonne précision.

Les boîtes et les cages étaient placées, soit dans une habitation de type local servant de salle d'élevage, soit à l'extérieur à l'abri des rayons du soleil. La récolte des pupes avait lieu chaque jour vers 7 heures du matin.

Les substrats contenus dans nos boîtes étaient secs ou bien humidifiés (mais non saturés) ou encore humidifiés en profondeur sur 2 cm d'épaisseur (cette couche humide était recouverte par 6 cm de substrat sec).



PHOTOGR. A. — « Boîte pondoir » utilisée pour l'étude de la profondeur d'enfouissement des larves.



PHOTOGR. B. — « Boîte pondoir ». Les rainures horizontales et l'ensemble des lattes formant le cinquième côté permettant de dégager des tranches de substrat de 1 cm d'épaisseur.



PHOTOGR. C. — Dégagement d'une couche de terre de 1 cm d'épaisseur.



PHOTOGR. D. — Tamisage du substrat pour la recherche des pupes.

3. RÉSULTATS

3.1. Sur le terrain

Sur 903 pupes découvertes en une année, seulement 15 se trouvaient à la surface du sol, toujours sur du sable et sous les feuilles mortes. Ces pupes non enfouies ont été découvertes uniquement durant les mois de janvier et de février, en saison sèche froide.

Il n'a pas été possible de mesurer exactement la profondeur à laquelle se situaient les pupes à cause, peut-être, de la technique de récolte d'une part et de

la nature du sol des gîtes d'autre part : sable fluide en saison sèche empêchant de repérer avec précision la puppe *in situ*; terre compacte, surtout en saison des pluies, où l'observateur était en outre gêné par l'importance du système racinaire des plantes. Malgré tout, on peut situer les pupes de *G. tachinoides* entre 1 et 4 centimètres de profondeur quelle que soit la nature du sol. Des profondeurs supérieures à 4 cm étaient exceptionnelles et ne correspondaient vraisemblablement pas à la réalité (la puppe ayant pu rouler au fond de l'excavation faite par l'observateur).

En raison des maigres résultats obtenus sur le terrain nous avons été amenés à faire des expériences avec nos « boîtes pondoirs » en essayant de nous rapprocher au maximum des conditions naturelles.

3.2. En milieu « artificiel »

Ces expériences ont été menées en diverses saisons en utilisant du sable et de la terre, secs ou humides, ou bien mouillés à 6 centimètres de profondeur sur une épaisseur de 2 cm pour mettre en évidence « l'hygrotaxie » des larves. Enfin les boîtes ont été placées soit à l'obscurité soit à l'extérieur pour étudier l'influence de la lumière.

Nous réunissons dans le tableau I les résultats obtenus dans les diverses expérimentations en saison chaude (mars-avril), en saison des pluies (août-septembre) et en

TABLEAU I. — Profondeur d'enfouissement des larves de *G. tachinoides* selon la saison, la nature du sol et son degré hygrométrique.

Saison	Sol	Etat sol	Lieu	Sur le sol	Profondeur (cm)							Total	Moy. (cm)	Var. s ²	Ligne
					0 à 1	1 à 2	2 à 3	3 à 4	4 à 5	5 à 6	6 à 7				
Chaude	Sable	Sec	Int	2	14	11	2	3	1	—	—	31	1,40	1,2237	A
			Ext	—	2	10	4	2	—	—	—	18	1,83	0,7059	B
		Hum	Int	—	3	2	—	—	—	—	—	5	0,90	—	C
			Ext	—	1	8	4	—	—	—	—	13	1,73	0,3590	D
		1/4 Hum	Int	—	4	13	—	—	—	—	—	17	1,26	0,7537	E
	Terre	Sec	Int	1	19	19	6	—	—	—	—	44	2,20	0,4921	F
			Ext	1	10	17	10	5	1	—	—	43	2,80	1,0731	G
Humide	Sable	Sec	Int	8	45	27	13	8	1	—	—	94	1,36	1,0452	H
		Hum	Int	4	38	25	6	3	2	3	—	77	1,40	1,5943	I
	Terre	Sec	Int	2	43	43	10	6	1	3	1	107	1,49	1,4999	J
		Hum	Int	5	40	34	9	5	3	1	1	93	1,47	1,4881	K
Froide	Sable	Sec	Int	2	13	4	1	—	—	—	—	18	0,83	0,3529	L
		1/4 Hum	Int	—	10	7	—	—	—	—	—	17	0,91	0,2574	M
	Terre	Sec	Int	—	10	13	2	—	1	—	—	26	1,31	0,8015	N
		1/4 Hum	Int	1	14	12	8	—	—	—	—	34	1,32	0,6346	O

ÉCOLOGIE DE *GLOSSINA TACHINOIDES*. V.

saison froide (décembre). Dans le tableau II sont regroupés les résultats des tests statistiques utilisés pour comparer les distributions des pupes dans les substrats. Pour les lots supérieurs à trente pupes nous avons

utilisé le test de l'écart réduit, dans le cas de petits échantillons les comparaisons sont faites à l'aide du test de *t*. Dans nos calculs nous n'avons pas tenu compte des pupes non enterrées.

TABLEAU II. — Comparaison statistique des profondeurs d'enfouissement des larves de *G. tachinoides*.

Comparaison		Lignes	Résultat test	Signification
Intra sol Inter lieu	Sable sec saison chaude	A-B	t = 1,4254 ddl = 47	non significatif
	Terre sèche saison chaude	F-G	= 3,1445	P < 1 % _σ significatif (variances ≠)
Intra sol Inter Etat du sol	Sable sec-hum extérieur saison chaude	B-D	t = 0,3758 ddl = 33	non significatif
	Sable sec-hum saison des pluies	H-I	= 0,5172	non significatif (variance ≠)
	Terre sèche-humide saison des pluies	J-K	= 0,1322	non significatif (variances ≠)
	Sable sec - 1/4 hum saison froide	L-M	t = 0,4188 ddl = 33	non significatif
	sable sec - 1/4 hum saison chaude	A-E	t = 0,4457 ddl = 46	non significatif (variances ≠)
	Terre sèche - 1/4 hum saison froide	N-O	t = 0,0723 ddl = 58	non significatif
Intra lieu Inter sol	Terre-sable secs saison chaude	A-F	3,5603	P < 1 % _σ significatif
	Terre-sable secs saison froide	L-N	t = 1,9648 ddl = 48	P # 5 % _σ significatif
	Terre-sable secs saison humide	H-J	0,0144	non significatif
	Terre-sable humide saison humide	I-K	0,5663	non significatif
Intra sol et lieu Inter saison	Chaude-humide sable sec	A-H	0,3785	non significatif
	Froide-humide sable sec	L-H	t = 2,6285 ddl = 102	P < 1 % significatif (variances ≠)
	Chaude-humide terre sèche	F-J	4,4969	P < 1 % _σ significatif (variances ≠)
	Froide-humide terre sèche	N-J	t = 0,7158 ddl = 131	non significatif

3.2.1. INFLUENCE DE L'EMPLACEMENT

Nous recherchons ici, pour deux milieux différents (sable sec et terre sèche) l'influence de la mise à l'extérieur des boîtes, donc de la lumière, sur la profondeur d'enfouissement des larves en comparant les résultats obtenus à l'extérieur à ceux obtenus dans la salle d'élevage obscure (une certaine « climatisation » a été réalisée à l'aide de serpillières mouillées pendues dans la salle).

Les profondeurs moyennes dans le sable ne diffèrent pas significativement bien que l'on puisse noter une tendance des larves à s'enfoncer plus profondément dans les boîtes disposées à l'extérieur (1,83 cm à l'extérieur contre 1,40 cm à l'intérieur). Cette tendance est plus marquée pour les lots enfouis dans la terre (2,8 cm contre 2,2 cm).

3.2.2. INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ DU SOL

Dans toutes les expériences suivantes, les cages ont été placées à l'intérieur de la salle d'élevage pour limiter la mortalité des glossines femelles.

Quelle que soit la saison considérée, il n'existe pas de différence significative entre les profondeurs choisies par la larve dans le sable et la terre, qu'ils soient secs ou humides. De plus le sable ou la terre mouillés en profondeur ne favorisent pas un enfouissement plus profond.

Les effectifs obtenus en saison sèche, à l'intérieur, dans du sable humide (ligne C du tableau I) sont trop faibles pour être analysés. On notera seulement que la profondeur de ces quelques pupes est nettement inférieure à celles des lots enterrés, à l'intérieur, dans du sable sec ou, à l'extérieur, dans du sable humide.

3.2.3. INFLUENCE DE LA NATURE DU SOL

Il n'y a pas de différence significative entre la profondeur des pupes trouvées dans le sable et la terre (secs ou humides) en saison des pluies. Mais les moyennes calculées en saison froide et en saison chaude, pour ces mêmes substrats, diffèrent significativement : les larves s'enfoncent plus profondément dans la terre que dans le sable. La différence est particulièrement nette en saison chaude entre les deux moyennes : 1,40 cm dans le sable contre 2,20 cm dans la terre.

3.2.4. INFLUENCE DE LA SAISON

Les profondeurs moyennes diffèrent :

— pour le sable sec : entre saison froide (0,83 cm) et saison humide (1,36 cm), et entre saison froide et saison chaude (1,40 cm);

— pour la terre sèche : entre saison chaude (2,20 cm) et saison humide (1,49 cm), et entre saison chaude et saison froide (1,31 cm).

Les larves s'enfoncent donc plus en saison chaude qu'en saison des pluies et en saison des pluies qu'en saison froide.

3.2.5. CAS DES PUPES NON ENFOUIES

Les effectifs de pupes non enterrées, dont nous n'avons pas tenu compte dans les calculs de moyennes, sont portés dans le tableau III. La comparaison des pourcentages est impossible du fait de la petite taille des lots, cependant, on remarquera que les pupes découvertes à la surface du sol sont plus nombreuses :

— sur sable sec que sur sable humide
— sur terre humide que sur terre sèche
— en saison froide qu'en saison chaude sur sable sec
— en saison chaude qu'en saison froide sur terre sèche.

TABLEAU III. — Pourcentage de pupes découvertes à la surface du sable et de la terre.

Saison		Sable		Terre	
		Sec	Humide	Sèche	Humide
Chaude	<i>n</i>	2/31	0/5	1/44	—
	%	6,5	0	2,3	—
Humide	<i>n</i>	8/94	4/77	2/107	5/93
	%	8,5	5,2	1,9	5,4
Froide	<i>n</i>	2/18	—	0/26	—
	%	11,1	—	0	—

3.2.6. RÉCAPITULATION

Dans le tableau IV nous regroupons les lots dont les profondeurs moyennes ne sont pas significativement différentes en conservant toutefois les trois groupes saisonniers. Il ressort que :

— la larve s'enfonce plus profondément dans la terre que dans le sable quelle que soit la saison;

— la mise des boîtes à la lumière, dans des conditions climatiques naturelles, favorise un enfouissement plus grand que celui observé dans les boîtes situées dans la salle d'élevage;

— les profondeurs moyennes, dans le sable ou la terre décroissent dans la succession des saisons : chaude, humide, froide.

TABLEAU IV. — Récapitulation des profondeurs d'enfouissement des larves selon le sol et la saison (les pourcentages de pupes trouvées en surface sont entre parenthèses et ont été calculés par rapport au total pupes enfouies et pupes en surface).

Saison	Sol	Sur le sol	Profondeur (cm)							Nombre total observé	Profondeur moyenne (cm)
			0 à 1	1 à 2	2 à 3	3 à 4	4 à 5	5 à 6	6 à 7		
Chaude	Sable	2 (2,4)	24	44	10	5	1	—	—	84	1,49
	Terre sec. int.	1 (2,3)	19	19	6	—	—	—	—	44	2,20
	Terre sec. ext.	1 (2,3)	10	17	10	5	1	—	—	43	2,80
Humide	Sable	12 (7,0)	83	52	19	11	3	3	—	171	1,38
	Terre	7 (3,5)	83	77	19	11	4	4	2	200	1,48
Froide	Sable	2 (5,7)	23	11	1	—	—	—	—	35	0,87
	Terre	1 (1,7)	24	25	10	—	1	—	—	60	1,32

4. DISCUSSION. RECHERCHE DES FACTEURS INFLUENÇANT L'ENFOUISSEMENT DES LARVES

Les résultats obtenus artificiellement dans nos boîtes « pondoirs » confirment les quelques observations faites sur le terrain. Les larves de *G. tachinoides* s'enfoncent peu dans le sol du gîte où elles ont été déposées, quelle que soit la saison ou la nature du sol.

Peu de travaux se rapportent aux profondeurs d'enfouissement des larves de glossines, en particulier de celles de *G. tachinoides*. Stuhlmann (1907) aurait découvert des pupes de *G. brevipalpis* et de *G. austeni* jusqu'à 8,5 cm dans du sable humide mais seulement jusqu'à 2 ou 3 cm dans du sable sec. Yorke & Blacklock (1915), en Sierra Leone, trouvent 63 pupes de *G. palpalis* réparties de la façon suivante : 81 % (51 pupes) entre 0 et 0,5 pouce, 16 % (10 pupes) entre 0,5 et 3 pouces, 3 % (2 pupes) entre 3 et 6 pouces, rien au-delà. Ainsi, d'après ces auteurs, la majeure partie des pupes se situent entre 0 et 1,5 cm, ce qui correspond à nos observations.

Les différentes comparaisons faites plus haut permettent de distinguer plusieurs facteurs pouvant influencer la larve au moment de sa pénétration dans le sol.

Facteur lumière

Sur 563 pupes obtenues dans la salle d'élevage obscure, on dénombre 25 pupes non enfouies soit 4,44 %, alors qu'à l'extérieur nous n'en comptons qu'une seule sur un total de 74, soit 1,35 %. La différence entre ces pourcentages n'est pas significative. Il faut donc conclure que la lumière n'est pas un facteur incitant les larves à s'enfouir. Ceci concorde avec les observations de Burt (1952) et de Parker (1956) qui démontrent, respectivement, que les larves de *G. swynnertonii* et de *G. palpalis* pénétraient dans le sol aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Il existe un phototactisme négatif chez la larve, cela a souvent été mis en évidence, mais celui-ci l'incite seulement à se diriger vers les zones obscures du gîte où elle a été déposée.

Facteur substrat

La différence observée entre les profondeurs moyennes des pupes enfouies dans le sable et dans la terre, en saison chaude et en saison froide, indique clairement que le facteur substrat joue un rôle important dans la pénétration de la larve. Lewis (1934) rapporte que les

larves de *G. tachinoides*, posées sur de la cendre ou du sable fin ne s'enfoncent pas; par contre 80 à 100 % d'entre elles s'enterrent si on les dépose sur du sable de rivière ou du sable fin additionné de gravier. Burt (loc. cit.) constate que les larves de *G. swynnertoni* ne parvenaient pas à pénétrer dans le sable si la surface de celui-ci avait été lissée à l'aide d'une spatule. Dans notre étude le sable et la terre provenaient de gîtes naturels et leur texture était assez grossière, plus particulièrement celle de la terre. Ceci explique donc la faible proportion de pupes découvertes en surface. La plus grande pénétration des larves dans la terre que dans le sable montre bien que l'enfouissement des larves sera d'autant plus important que la texture du substrat sera plus grossière. Nous verrons plus loin le rôle de l'humidité sur les modifications physiques du milieu.

Facteur température

Nous portons dans le tableau V quelques données climatiques concernant deux gîtes à pupes, l'un de type sableux, l'autre de type terreux, en juxtaposant les températures et humidités relevées sous abri durant les différentes saisons et les profondeurs moyennes d'enfouissement des larves.

Nous n'assimilons pas les boîtes utilisées à des gîtes à pupes naturels, cependant on notera la relation existant entre les températures de ces derniers et les moyennes relevées sous abri, relation qui nous permet d'admettre que les variations de températures des gîtes et des boîtes sont concomitantes. Quel que soit l'emplacement,

l'équilibre thermique entre atmosphère et substrat se fera à un niveau plus élevé pour le sable que pour la terre du fait des capacités calorifiques différentes de ces deux matières.

On constate que les pupes sont trouvées d'autant plus profondément que les températures maximum sont plus élevées dans un même milieu. Cela fut observé par Bursell (1960) sur des larves de *G. pallidipes*.

En conséquence il semblerait que les larves cherchent à fuir des températures trop fortes lors de leur enfouissement (températures atmosphériques ou de surface). Une meilleure pénétration dans la terre que dans le sable, en leur permettant de s'enfoncer plus profondément, augmentera leurs chances d'échapper à des températures léthales.

Facteur humidité

L'humidité du sol peut intervenir de deux façons : en modifiant les caractères physiques du milieu donc en facilitant ou en gênant la reptation de la larve; en créant des zones climatiquement favorables où pourrait se stabiliser la larve.

Contrairement à Stuhlmann (loc. cit.) nous ne trouvons pas de différence significative entre les lots placés dans des milieux secs et humides (pour une même saison). Nous décelons seulement une légère tendance des larves à moins s'enfoncer dans la terre mouillée. Ceci peut s'expliquer par la forte teneur en colloïdes de la terre utilisée : ces colloïdes rendent le milieu pâteux lorsqu'on l'humecte, gênant ainsi la reptation de

TABLEAU V. — Conditions climatiques relevées à différents niveaux dans deux gîtes à pupes naturels de *G. tachinoides* et profondeurs d'enfouissement des larves.

Saison	Sable					Terre					Relevés sous abri			H.R. minimum (%)
	Température maximum (°C)		H.R. minimum (%)	Déficit saturat. (mb)	Profondeur pupes (cm)	Température maximum (°C)		H.R. minimum (%)	Déficit saturat. (mb)	Profondeur pupes (cm)	Température (°C)			
	surface	- 3cm	- 3cm	- 3cm	surface	- 3cm	- 3cm	- 3cm	(cm)	Maximum	Minimum	Moyenne		
Chaude (Avril)	33,4	31,1	45	29	1,49	28,2	27,3	65	13	2,80	39,7	19,2	29,5	40
Humide (Août)	27,7	27,7	100	0	1,38	25,0	24,8	100	0	1,48	30,2	22,3	26,4	75
Froide (Décembre)	27,8	24,8	65	13	0,87	22,4	22,1	70	8,5	1,32	31,9	13	22,5	35

la larve. Burt (loc. cit.) et Parker (loc. cit.) ne trouvent pas de différences entre sol sec et sol humide.

Au laboratoire, Finlayson (1967) constate que les larves de *G. morsitans orientalis*, lorsqu'elles avaient le choix, montraient une nette préférence pour les zones humides, détectées grâce aux hygro-récepteurs situés dans leur complexe antenne-maxillaire (Finlayson, 1972). Gruvel (1975) signale que les larves de *G. tachinoides* ne pénètrent pas en sol sec ou saturé (ce qui n'a pas été le cas lors de nos expériences), mais se fixent à la limite des zones humides situées à 2 ou 3 cm en-dessous de couches de sable sec. Il existe donc chez la larve un hygro-tactisme positif lui permettant de déceler les secteurs les plus humides du gîte où la femelle l'a déposée. Mais peut-on estimer, comme Gruvel (loc. cit.) que « le comportement des larves vis-à-vis de l'humidité explique les variations de leur profondeur d'enfouissement selon la saison et la nature du sol » ?

Dans nos boîtes, ainsi que dans les gîtes naturels, l'humidité relative du milieu varie au cours de la journée. Le minimum se situe vers 15 heures mais durant la majeure partie de la journée l'atmosphère des méats du sol est saturée. Or la plupart des larves ont été déposées, en saison chaude, entre 15 heures et 7 heures du matin, c'est-à-dire durant les heures de plus forte humidité (dans l'atmosphère et dans le sol). Ceci expliquerait donc le peu d'influence que peut avoir le degré hygrométrique du sol sur l'enfouissement de la larve. L'humidification en profondeur du sol n'a pas provoqué une pénétration plus importante que dans les sols secs. Pourtant, contrairement à Gruvel (loc. cit.) les couches humides étaient recouvertes de 6 cm de sable sec ce qui aurait dû inciter la larve à descendre plus bas.

On remarquera dans le tableau V, que les minimum d'humidité dans les différents gîtes se situent à un niveau élevé. Dans le gîte de sable, en saison chaude, l'humidité qui, à 15 heures, est de 45 %, s'élève à 70 % vers 18 heures.

Nous ne pouvons nier l'influence de l'humidité sur le comportement des larves de glossines mais cette influence doit surtout se faire sentir dans les régions sèches comme celle où a travaillé Gruvel ou, au laboratoire, si les larves ont le choix entre un milieu humide et un milieu très sec, comme dans l'expérience de Finlayson. Mais il est probable que dans les gîtes de la Léraba, où même en saison sèche, l'humidité des sols est élevée, son rôle est négligeable et ne détermine pas des profondeurs d'enfouissement différentes. Tout au plus les basses humidités de saison sèche chaude peuvent renforcer l'effet des fortes températures, hypothèse déjà formulés par Bursell (loc. cit.). Dans la nature un nombre important de larves doit se transformer en

pupes près de la surface du sol, dans les crevasses de l'argile durcie ou sous la litière de feuilles mortes. Il existe en ces endroits des écidio-climats sûrement favorables mais difficiles à étudier compte tenu de leur étendue restreinte. Cependant les chances de découvrir ces pupes sont faibles du fait des prédateurs, surtout des oiseaux, lesquels, très souvent, ont détruit certains de nos gîtes d'étude.

Facteurs spécifiques à la larve

Finlayson (loc. cit.) remarque que la durée du stade « larve libre » chez *G. morsitans orientalis* varie selon le milieu et les conditions environnantes. Ainsi la pupaison est plus rapide chez les larves déposées sur du sable que chez celles placées dans une coupelle de verre vide. La manipulation des larves accélère la pupaison et un fort pincement de la larve entraîne la pupaison au bout de 9 à 18 minutes.

La pupaison est donc déterminée par la « quantité de contact » perçue par la larve grâce à ses mécanorécepteurs. La différence observée entre le sable et la terre du point de vue profondeur d'enfouissement des larves pourrait ainsi être due aux différences de densité des milieux avec lesquels elles sont en contact : un milieu dense, comme le sable, occasionnerait un stimulus mécanique plus intense que la terre et par conséquent favoriserait une pupaison plus rapide donc moins profonde. Cet effet serait accru par une reptation moins aisée dans le sable que dans la terre diminuant la profondeur d'enfouissement mais augmentant la quantité de « contacts ».

V. CONCLUSION

Dès qu'elle a été déposée par la femelle, la larve se trouve confrontée à des conditions climatiques, parfois sévères, pouvant limiter ses chances de survie. Elle doit donc, dans un minimum de temps, trouver un emplacement favorable pour assurer sa pupaison. Cette recherche se fait en deux temps :

La reptation : la larve est alors guidée par une réaction photo-négative la conduisant de préférence vers les plages obscures, donc les plus fraîches du gîte. La recherche de l'emplacement idéal pourrait être guidée par une hygro-taxie positive, cependant, dans la nature, dans l'espace très limité que la larve peut parcourir, l'humidité du sol est suffisamment homogène (dans un plan horizontal) pour limiter son choix.

L'enfouissement : il est le fait de plusieurs facteurs :

— thigmotactisme négatif, permettant à la larve d'échapper aux fortes températures de l'atmosphère et de la surface du gîte;

— hygrotactisme positif qui permet à la larve de se réfugier dans un milieu dont l'humidité est toujours proche de l'optimum vital;

— thigmotactisme obligeant la larve à rechercher le contact de matières denses pour assurer sa pupaison.

La profondeur d'enfouissement de la larve serait déterminée par :

— La recherche de conditions climatiques favorables. La profondeur est en effet en relation avec les maximum de températures. En zone de savane humide, l'hygrométrie ne semble pas jouer un rôle très important du fait des hauts niveaux de l'humidité des sols.

— La nature et la texture du sol. Le milieu dans lequel s'enterre la larve a un effet double : un sol meuble comme la terre assure une reptation plus aisée que le sable, d'où un enfouissement plus profond; un sol dense comme le sable, provoquant un stimulus mécanique plus intense que la terre, accélérerait la pupaison et diminuerait par conséquent la profondeur d'enfouissement.

Les variations saisonnières des profondeurs auxquelles sont découvertes les pupes dépendent des températures maximum. Les profondeurs maximum sont enregistrées en saison chaude et les minimum en saison froide. Mais durant toute l'année plus de 85 % des pupes se situent entre 0 et 3 cm.

Les différences de profondeurs d'enfouissement entre le sable et la terre sont minimes, mais en fait, elles détermineront des différences appréciables dans la durée du stade pupal et le taux de mortalité, paramètres qui interviennent dans la dynamique des populations.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M. le 29 septembre 1977.

BIBLIOGRAPHIE

- 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.
- BURTT (E.), 1952. — The occurrence in nature of the tsetse pupae. *Act. Trop. separatum*, 9 : 304-344.
- 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 : 301-313.
- FINLAYSON (L.H.), 1972. — Chemoreceptors, cuticular mechanoreceptor and peripheral multiterminal neurones in the larva of the tsetse fly (*Glossina*). *J. Insect Physiol.*, 18 : 2265-2275.
- GRUVEL (J.), 1975. — Vie pré-imaginale de *G. tachinoides* W., larve libre, pupaison, lieux de pontes. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 28 : 41-48.
- LAVEISSIÈRE (C.), 1977. — Ecologie de *Glossina tachinoides* Westwood 1850, en savane humide d'Afrique de l'Ouest. IV. Gîte à pupes. *Cahiers O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. & Parasitol.*, vol. XV, n° 4 : 339-346.
- LEWIS (D.J.), 1934. — The behaviour of the larvae of tsetse flies before pupation. *Bull. ent. Res.*, 25 : 195-199.
- PARKER (A.H.), 1956. — Experiments on the behaviour of *Glossina palpalis* larvae, together with observations on the natural breeding places of the species during the wet season. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 50 : 69-74.
- STUHLMANN (F.), 1907. — Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege (*Glossina fusca* und *Gl. tachinoides*). *Arb. Kaiserl. Gesundheits.* 26 : 301-383.
- YORKE (W.) & BLACKLOCK (B.), 1915. — Notes on the bionomics of *Glossina palpalis* in Sierra Leone, with special reference to its pupal habitats. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 9 : 349-362.