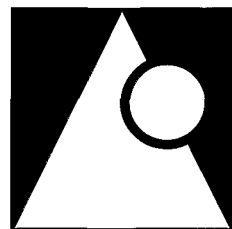


# Étude de la structure spatio-temporelle d'un peuplement de *Glossina palpalis*, *G. pallicera* et *G. nigrofusca* (Diptera: Glossinidae) à l'aide de l'analyse triadique en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire



JAZ

Jean-Paul GOUTEUX, Marc JARRY & Christian WAGNER

Gouteux, J.-P., Jarry, M. & Wagner, C. 1997. Étude de la structure spatio-temporelle d'un peuplement de *Glossina palpalis*, *G. pallicera* et *G. nigrofusca* (Diptera: Glossinidae) à l'aide de l'analyse triadique en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire. *J. Afr. Zool.* 111: 121-136.

J.-P. Gouteux  
ORSTOM  
Laboratoire de Mathématiques Appliquées  
UPRES A CNRS 5033, IPRA-UPPA  
Avenue de l'Université  
F-64000 Pau, France  
E-mail: jean-paul.gouteux@wanadoo.fr

M. Jarry  
Laboratoire de Mathématiques Appliquées  
UPRES A CNRS 5033, IPRA -UPPA  
Avenue de l'Université  
F-64000 Pau, France  
E-mail: marc.jarry@univ-pau.fr

C. Wagner  
Centre Informatique de l'Université de Pau  
CIUPA, UPPA  
F-64000 Pau, France

Manuscrit reçu le 20 avril 1996  
revu le 1 octobre 1996  
accepté le 25 novembre 1996

Section editor: M. Coosemans

*A study of spatial and temporal patterns of a tsetse guild - Glossina palpalis, G. pallicera and G. nigrofusca (Diptera, Glossinidae) - in preforested area of Côte-d'Ivoire, using triadic analysis.* — The spatio-temporal pattern of a tsetse fly guild (*Glossina palpalis*, *G. pallicera* and *G. nigrofusca*) was analysed on a data set through trapping with biconical traps. The temporal dynamics of *G. palpalis* and *G. pallicera* (67.6% and 30.1% of trapped tsetse flies) are in opposite phases. A triadic analysis confirms these broad trends and allowed us to specify what emerges from a permanent pattern related to the habitat and what is linked to seasonal fluctuations. The analysis revealed the existence of *G. nigrofusca* sites, marginal species which represents 2.3% of trapped tsetse flies. Zones with high density of tsetse flies showed varied ecological pattern (mosaic forest-plantation, included savannahs, tallweg with water hole). The two dominant species alternate in these areas, depending on human presence. *G. palpalis* is mainly associated with large settlements or villages, while *G. pallicera* is more often present when settlements are small or inexistent. Our analysis shows that other more complex interspecific interactions may help explain why the two species alternate. *G. nigrofusca* avoids inhabited areas. This multi-species approach reveals the importance of *G. pallicera* whose epidemiological role requires further studies.

Résumé français au verso.

Key words: Triadic analysis, spatial-temporal patterns, tsetse-fly guild, *Glossina palpalis*, *Glossina pallicera*, *Glossina nigrofusca*, interspecific interactions, Côte-d'Ivoire.



La structure spatio-temporelle d'un peuplement de glossines (*Glossina palpalis*, *G. pallicera* et *G. nigrofusca*) a été étudiée à partir de données de capture au piège biconique. Les dynamiques temporelles des deux espèces dominantes, *G. palpalis* et *G. pallicera* (67.6% et 30.1% des captures) sont en opposition de phase. Il apparaît également une structuration spatiale pour ces deux espèces. L'analyse triadique permet de préciser ce qui ressort d'une structuration permanente liée à l'habitat et ce qui est dû aux fluctuations saisonnières. Elle précise les sites à *G. nigrofusca*, espèce marginale qui ne représente que 2-3% des captures. Les deux espèces dominantes se suivent en alternance dans les zones à forte densité de capture (mosaïque forêt-plantation, savanes incluses, lignes de bas-fond avec présence de points d'eau). Cette "exclusion" relative pourrait être liée à l'homme (*G. palpalis* est presque toujours associé à de gros campements, *G. pallicera* aux petits campements ou à l'absence de l'homme), mais aussi à des interactions interspécifiques complexes. *G. nigrofusca* apparaît dans cette zone comme une espèce évitant l'habitat humain. Cette approche plurispécifique souligne l'importance de *G. pallicera* dont le rôle épidémiologique reste à élucider.

## INTRODUCTION

Lutter efficacement contre un insecte nuisible c'est d'abord savoir où et quand intervenir. Cela suppose une bonne connaissance de son mode d'occupation de l'espace et du temps, élément essentiel de la biologie des populations (Legay & Debouzie, 1985). Cet aspect a été bien développé par Thioulouse *et al.* (1984) sur un ravageur du colza. Malgré leur intérêt en tant qu'insectes vecteurs de la maladie du sommeil et des trypanosomoses animales, les tsé-tsé ont rarement fait l'objet d'une recherche de ces structures spatiales et temporelles. Les techniques d'échantillonnage de ces mouches se sont limitées pendant longtemps à la capture au filet et les études d'écodistribution aux observations naturalistes. Dans les années quatre-vingts, la mise au point de pièges à la fois performants et maniables a permis d'obtenir des données plus fiables (Challier, 1982; Gouteux & Dagnogo, 1986) et de mettre en place des plans d'échantillonnage standardisés dans l'espace et le temps (au Mali, Diallo, 1979; en Côte-d'Ivoire, Gouteux, 1982a et b, 1983a et b, 1985, 1987, Gouteux & Laveissière, 1982). L'organisation spatio-temporelle des trois principales espèces, *Glossina palpalis*, *G. pallicera* et *G. nigrofusca*, en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire est abordée ici à l'aide de l'analyse triadique (Thioulouse & Chessel, 1987). Ces vecteurs potentiels de la maladie du sommeil vivent dans une zone mosaïque savanes incluses-forêts-plantations de caféiers et de cacaoyers (Gouteux, 1985), où ils partagent leur environnement avec l'homme et représentent par conséquent un risque épidémiologique majeur (Gouteux *et al.*, 1982a et b).

**MATÉRIEL ET MÉTHODES**

**Site et matériel biologique**

Les données proviennent d'une expérience de capture-marquage-recapture entreprise de février 1981 à mars

1982, en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire (Gouteux & Buckland, 1984), à proximité du foyer de maladie du sommeil de Vavoua (7°25'N / 6°24'30"O). Les caractéristiques de la région sont données par Gouteux *et al.* (1981b) et Hervouët & Laveissière (1985). Cette expérience a mo-

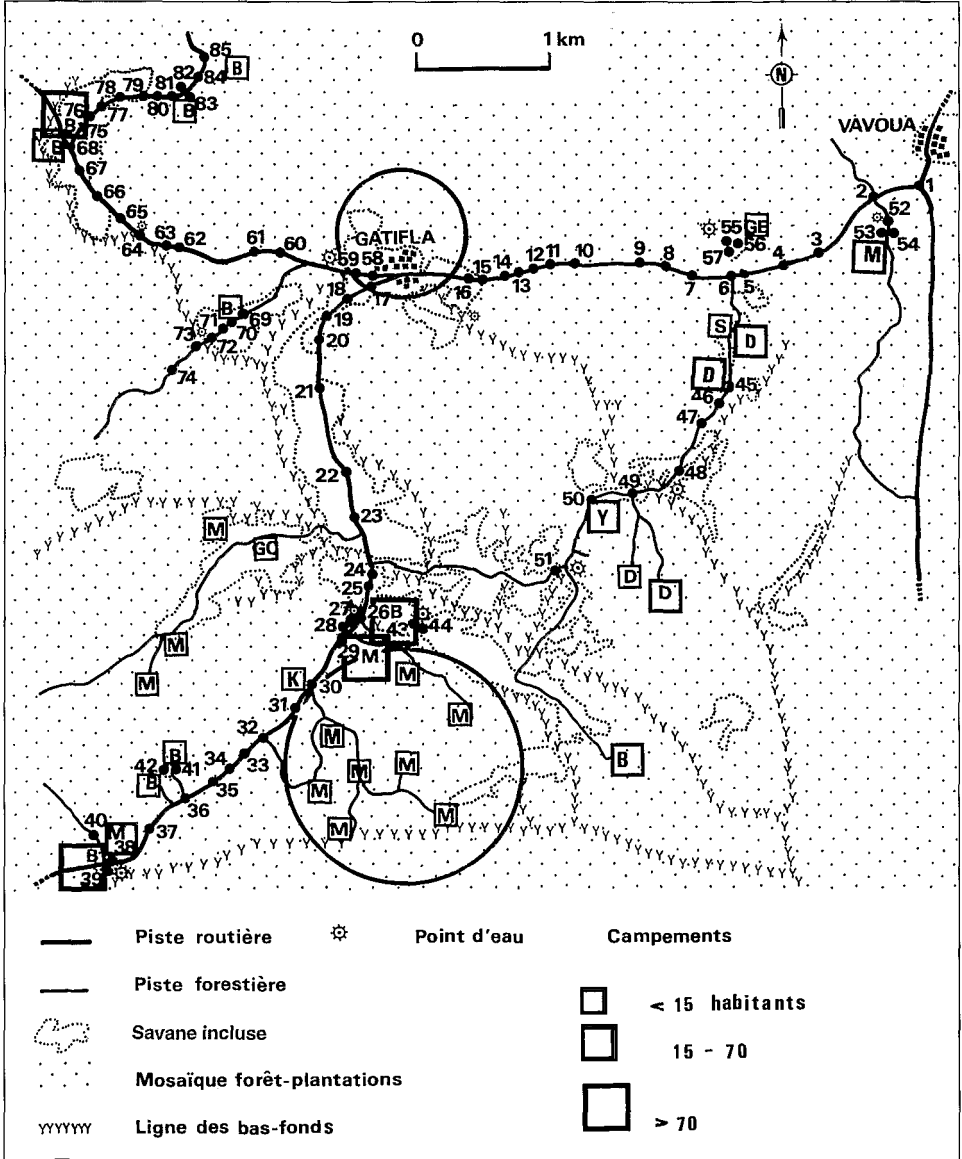


Fig. 1. — Dispositif expérimental. Cercles: zones de capture-marquage-recapture. Les ethnies sont indiquées comme suit: B = Baoulé, D = Dioulla, GE = Guéré, GO = Gouro, K = Kouya (autochtones), M = Mossi, S = Sénoufo, Y = Yacouba. Gatifla est un village Kouya de 300 habitants. Les nombres 1 à 85 correspondent aux numéros des pièges.

bilisé deux équipes travaillant simultanément dans deux sites distants de 4 km, dix jours par mois pendant un cycle annuel. Ces deux sites, indiqués chacun par un cercle dans la Fig. 1, sont exclus de cette étude. Les individus marqués ne sont pas comptabilisés, afin d'éviter d'éventuels biais, dus à la proximité des zones de lâchers.

Les caractéristiques bioclimatiques de cette zone contrastée où alternent fourrés secondaires, plantations (café-cacao), savanes incluses et lambeaux de forêts sempervirentes suivant les lignes de bas-fond (Fig. 1), sont données dans Gouteux & Laveissière (1982).

Une enquête exhaustive réalisée pour cette étude en 1981 a permis de recenser 1123 personnes, soit environ 14 habitants au km<sup>2</sup>, avec une majorité d'allochtones ivoiriens (dont environ 500 Baoulé), environ 300 allochtones burkinabé (Mossi essentiellement) et à peu près autant d'autochtones (Kouya) regroupés dans le village de Gatifla. Outre ce village, l'habitat humain est composé de campements monofamiliaux (surtout Mossi) situés au cœur des plantations de caféiers ou de cacaoyers et de quelques gros campements de 40 à 140 habitants (Baoule, Mossi et Dioula). Village et campements comptaient de nombreux caprins et ovins, chiens, chats et volailles. Près de Vavoua (sites n° 52-53-54, fig. 1) se trouvait une porcherie moderne de 500-700 porcs et les villageois de Gatifla élevaient environ 200 porcs en semi-liberté.

*G. palpalis palpalis* (Rob.-Desv., 1830) et *G. pallicera pallicera* Bigot, 1891, sont deux espèces proches, de tailles comparables, bien que la première soit légèrement plus petite. Elles appartiennent au même sous-genre *Nemorhina* Rob.-Desv. (groupe *palpalis*) alors que *G. nigrofusca nigrofusca*, Newstead, 1910, presque deux fois plus volumineuse, appartient au sous-genre *Austenina* Townsend (groupe *fusca*). Cette dernière

espèce se distingue également des deux autres par son activité crépusculaire et sa zoophilie marquée. Nous utilisons pour simplifier une nomenclature binominale au lieu de la nomenclature trinominale usuelle, le statut spécifique est d'ailleurs une réalité biologique pour *G. palpalis-palpalis*. Deux autres espèces capturées : *G. fusca fusca* Walker, 1849 (groupe *fusca*) et *G. longipalpis* Wiedemann, 1830 (groupe *morsitans*) étaient trop marginales pour être prises en compte ici.

### Échantillonnage

Le protocole d'échantillonnage comportait 85 pièges biconiques bleus (Challier & Laveissière, 1973; Challier *et al.*, 1977) pourvus d'un système de capture contenant de l'eau formolée (Gouteux *et al.*, 1981a). Ce système permet de conserver les mouches capturées à l'abri des prédateurs pour la détermination ultérieure de l'espèce et du sexe. Les sites de piégeage, espaces d'au moins vingt mètres, ont été choisis de façon à couvrir divers milieux dans une zone d'environ 100 km<sup>2</sup> (Fig. 1).

Les sessions d'échantillonnage d'une dizaine de jours ont été réalisées à intervalle d'un mois environ. Les pièges étaient relevés tous les trois jours. Afin d'éviter un éventuel effet systématique lié à des différences de fabrication, ils ont été redistribués aléatoirement sur les sites lors de chaque session.

Douze des quinze sessions (numérotées de 4 à 15) ont été analysées. Les trois premières étaient des essais destinés à la mise au point du dispositif. Les sessions n° 4-5-6 et n° 11-12-13 ont correspondu aux intersaisons (fin de saison sèche et fin de saison des pluies, respectivement), les sessions n° 7-9-10 à la saison des pluies, coupée par la petite saison sèche océanique (session n° 8), les sessions n° 14-15 à la grande saison sèche continentale (Gouteux & Buckland, 1984).

Plus de 20 000 tsé-tsé ont été capturées, dont 13 534 *G. palpalis*, 6 014 *G. pallicera* et 465 *G. nigrofusca*. Afin de normaliser les données, les effectifs sont exprimés en nombre de glossines/piège/jour (Densité Apparente au Piège ou DAP).

## Analyse

L'analyse triadique a été mise en application à l'aide d'un simple programme d'Analyse en Composantes Principales (Thioulose & Chessel, 1987) en utilisant le logiciel Biomeco<sup>1</sup>. La procédure suivie est présentée schématiquement en annexe.

## RÉSULTATS & INTERPRÉTATIONS

### Évolution temporelle des densités apparentes au piège

*G. palpalis* est l'espèce prépondérante dans la zone étudiée (Fig. 2). Globalement cette espèce représente 67,6% des captures. Cependant avec 30,1%, *G. pallicera* est loin d'être une espèce marginale. Par contre *G. nigrofusca* ne représente qu'une faible part des effectifs piégés (2,3%). Au profil bimodal des femelles de *G. palpalis* (pic de densité apparente en juillet et novembre), s'oppose le profil unimodal des femelles de *G. pallicera* (pic en septembre-octobre). La situation est moins contrastée pour les mâles, mais il se dégage globalement une "opposition de phase" entre ces deux espèces du groupe *palpalis*. *G. nigrofusca* s'oppose également au profil des deux autres en présentant une croissance lente et assez régulière pendant toute la durée de l'étude. L'existence d'une forte variabilité (Fig. 2) révèle une grande hétérogénéité spatiale.

Les sex-ratios globaux (effectifs des femelles rapportés aux effectifs totaux) distinguent les deux espèces dominantes

(KHI carré à 1 degré de liberté,  $\chi^2_{1ddl} = 43,528$ ; valeur très hautement significative). Il est plus élevé chez *G. palpalis* (0,62) dont les femelles sont toujours largement excédentaires. Il est globalement plus équilibré chez *G. pallicera* (0,57) sauf en septembre-octobre, où l'on observe un fort surcroît de femelles.

### Répartition spatiale des densités apparentes au piège

La répartition spatiale des DAP moyennes des deux espèces dominantes (calculées par piège sur l'ensemble des sessions) est apparemment structurée (Fig. 3). Pour *G. palpalis* les fortes DAP s'organisent selon un axe nord-est / sud-est, au niveau de faciès variés (campements, plantations, points d'eau et forêts secondaires). Les points d'eau sont toujours associés à de fortes DAP, avec pour exception le seul puits aménagé et en terrain découvert de la zone d'étude (sites n°62-63).

La répartition de *G. pallicera* s'organise selon le même axe, à l'exception des gros campements où les DAP sont beaucoup plus faibles. De très fortes concentrations ont été observées dans un petit campement réduit à deux personnes et relativement isolé (sites n° 55-56-57).

Pour ces deux espèces les faibles densités sont observées sur les axes routiers traversant de vastes savanes incluses. A l'échelle choisie, la répartition est homogène pour *G. nigrofusca*, toutes les DAP sont inférieures à 0,5 glossines/piège/jour.

### Analyse triadique

Les contributions au premier facteur de l'interstructure sont du même ordre de grandeur pour toutes les dates (figure 4). Par contre les contributions au second facteur ne sont élevées que pour les sessions 4, 8, 12 et 15. Pour le troisième facteur on note surtout une forte contribution de la session 15. Les 12 sessions ont des

<sup>1</sup> Logiciel N°3,4. Groupe de Biométrie du C.E.P.E. - C.N.R.S., Route de Mende, B.P. 5051, F-34033 Montpellier, France.

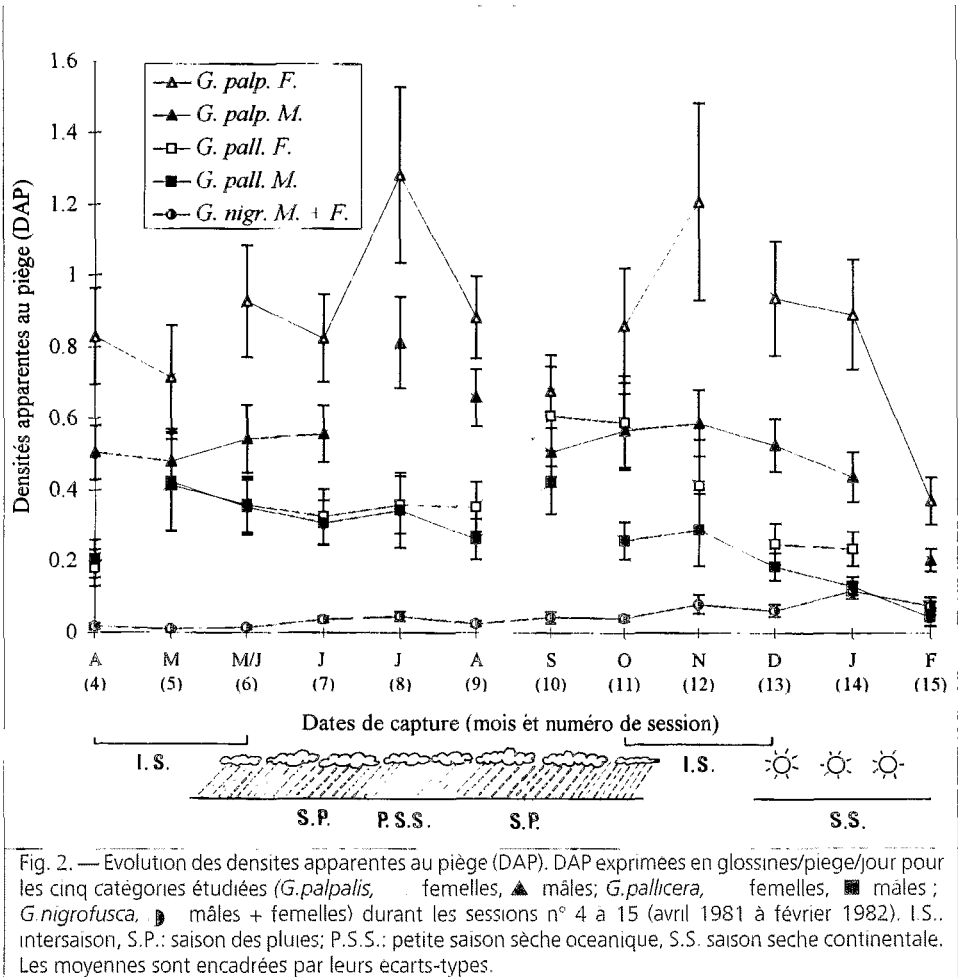
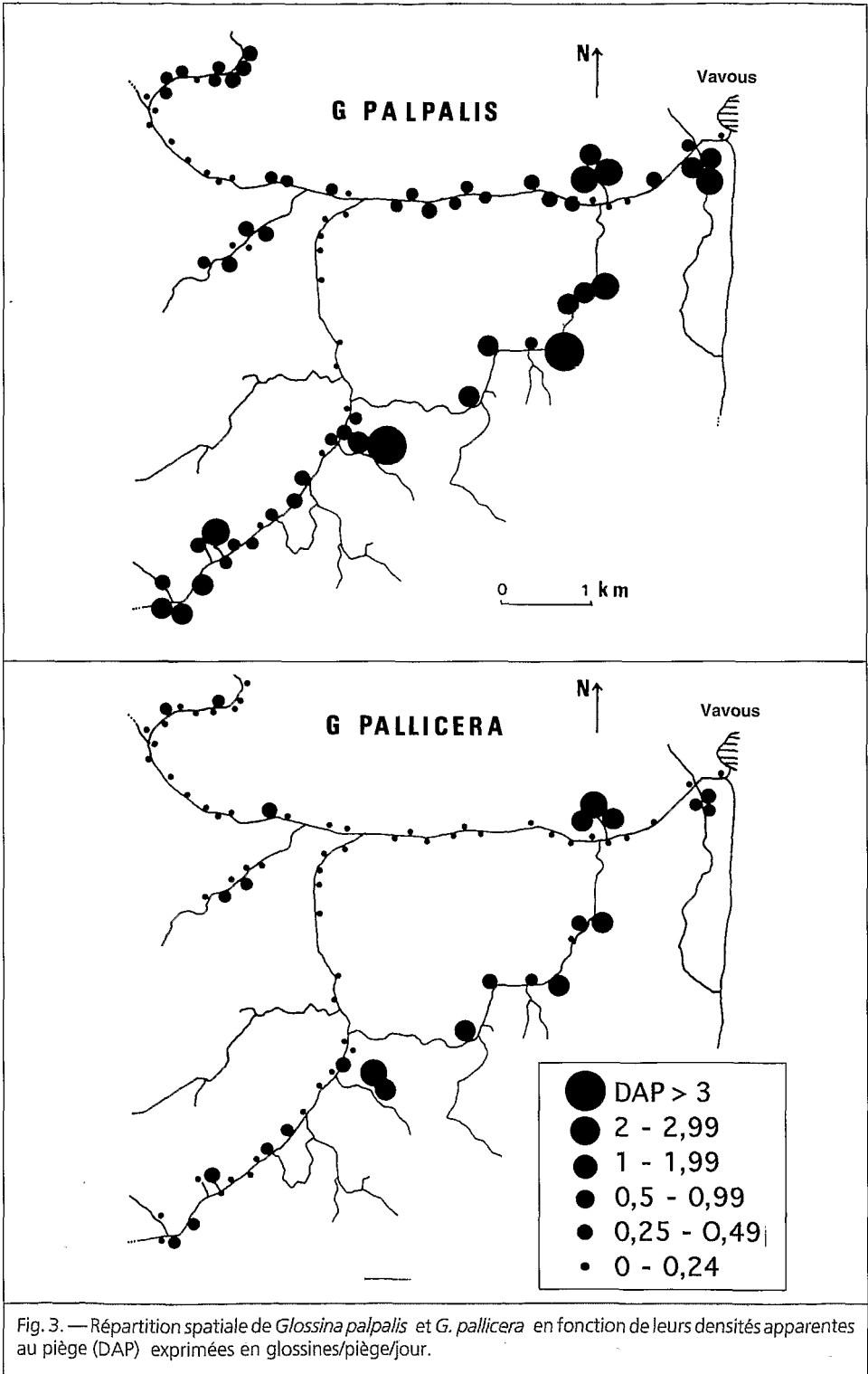
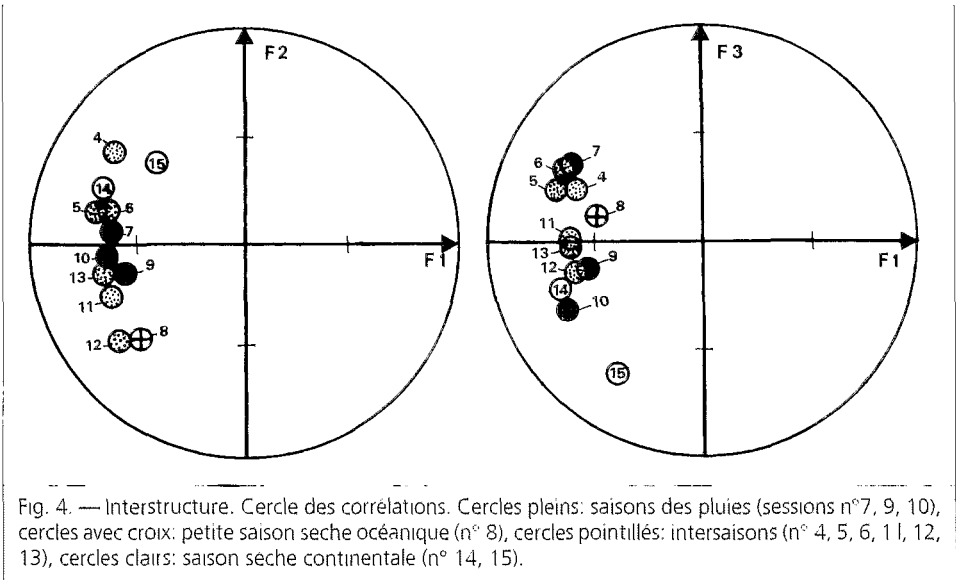


Fig. 2. — Evolution des densités apparentes au piège (DAP). DAP exprimées en glossines/piège/jour pour les cinq catégories étudiées (*G. palpalis*, ♀, ▲, ♂; *G. pallidica*, ♀, ■, ♂; *G. nigrofusca*, ♀ + ♂) durant les sessions n° 4 à 15 (avril 1981 à février 1982). I.S.: intersaison, S.P.: saison des pluies; P.S.S.: petite saison sèche océanique, S.S.: saison sèche continentale. Les moyennes sont encadrées par leurs écarts-types.

coordonnées proches sur le premier axe factoriel F1 et sont bien prises en compte par ce facteur (44.6% de l'inertie totale). Leur disposition parallèle aux axes F2 et F3 (respectivement 9.7 et 9.4% de l'inertie) révèlent des phénomènes saisonniers. Sur l'axe F2 les sessions 12 (fin de saison des pluies) et 8 (petite saison sèche océanique) à fortes DAP, s'opposent aux sessions 4 (fin de saison sèche continentale) et 15 (début de saison sèche continentale) dates pour lesquelles les densités sont minimales. L'axe F3 révèle la particularité de la session 15, au moment du creux démographique, qui se trouve opposée aux quatre premières sessions (début de la saison des pluies).

L'examen des sous-nuages factoriels des 85 sites relatifs aux cinq catégories de tse-tse analysées (Fig. 5) permet d'aborder l'étude de la structuration spatiale. L'axe F1 opère un classement global des sites en fonction des DAP (les fortes DAP se trouvent du côté des valeurs négatives de F1). La proximité des sessions sur cet axe (Fig. 4) suggère l'existence d'un découpage de l'espace, tout au long du cycle d'étude. Si ce découpage peut être conçu comme une donnée permanente de la répartition des glossines, sa définition dans l'espace est plus variable d'une session à l'autre et s'observe sur les axes F2 et F3.





La figure 5 fait apparaître immédiatement l'existence de modes d'occupation de l'espace différents pour les trois espèces. En second, elle révèle que l'occupation de l'espace n'est pas identique pour les mâles et les femelles de *G. palpalis* alors que cette différence est plus atténuée pour *G. pallicera*. L'analyse permet d'isoler des sites homogènes, regroupant des sites géographiquement très proches (entourés ou reliés sur la figure). C'est le cas des deux groupes de sites n°52-53-54 et n° 55-56-57, tous deux situés près d'un point d'eau sous couvert forestier (Fig. 1). Cependant la proximité spatiale des sites (les pièges étant situés à quelques mètres les uns des autres) n'implique pas toujours une proximité sur les cartes factorielles. C'est le cas des deux groupes de sites n°41-42 et n°43-44 (Fig. 1). Leurs sites sont contigus et situés au bord d'un point d'eau (très ombragé pour le premier groupe et en terrain découvert pour le second). Les sites n°43 et n°44, apparemment identiques, sont dissociés pour *G. palpalis* et *G. nigrofusca*, mais rassemblés pour *G. pallicera* (Fig. 5). La proximité de ces sites, leurs situations près d'une source de nourriture abondante (les deux gros campements Baoulé et Mossi) semble

attester d'une compétition spatiale entre ces deux espèces, au moment des pics de densité de *G. palpalis* (session 8 et 12, Fig. 4). Les plus fortes concentrations pour *G. pallicera* apparaissent associées aux sites n°55-56-57 et n°51 et aux périodes de creux démographique pour l'ensemble des espèces (sessions 4 et 15). Ces sites sont situés respectivement sur les bords nord-est et est du dispositif expérimental (Fig. 1).

Le premier facteur de l'interstructure signalait l'existence, à l'échelle du cycle d'étude, d'un découpage de l'espace. Le compromis associé reprend l'analyse du point de vue des différentes catégories de tsé-tsé (Fig. 6 et Tab. 1). Le plan F1 x F2 (93,3% de l'inertie) discrimine les trois espèces, mais le fort pourcentage de l'inertie porté par l'axe F1 (84,2%) atténue les différences entre *G. palpalis* et *G. pallicera*. Le 3<sup>e</sup> axe factoriel (4,4%) rend compte de ce qui fait l'originalité de *G. nigrofusca*. À côté des zones qu'elle partage avec les 2 autres espèces (signalées par F1), il en existe un certain nombre dont l'importance relève principalement de cette espèce.



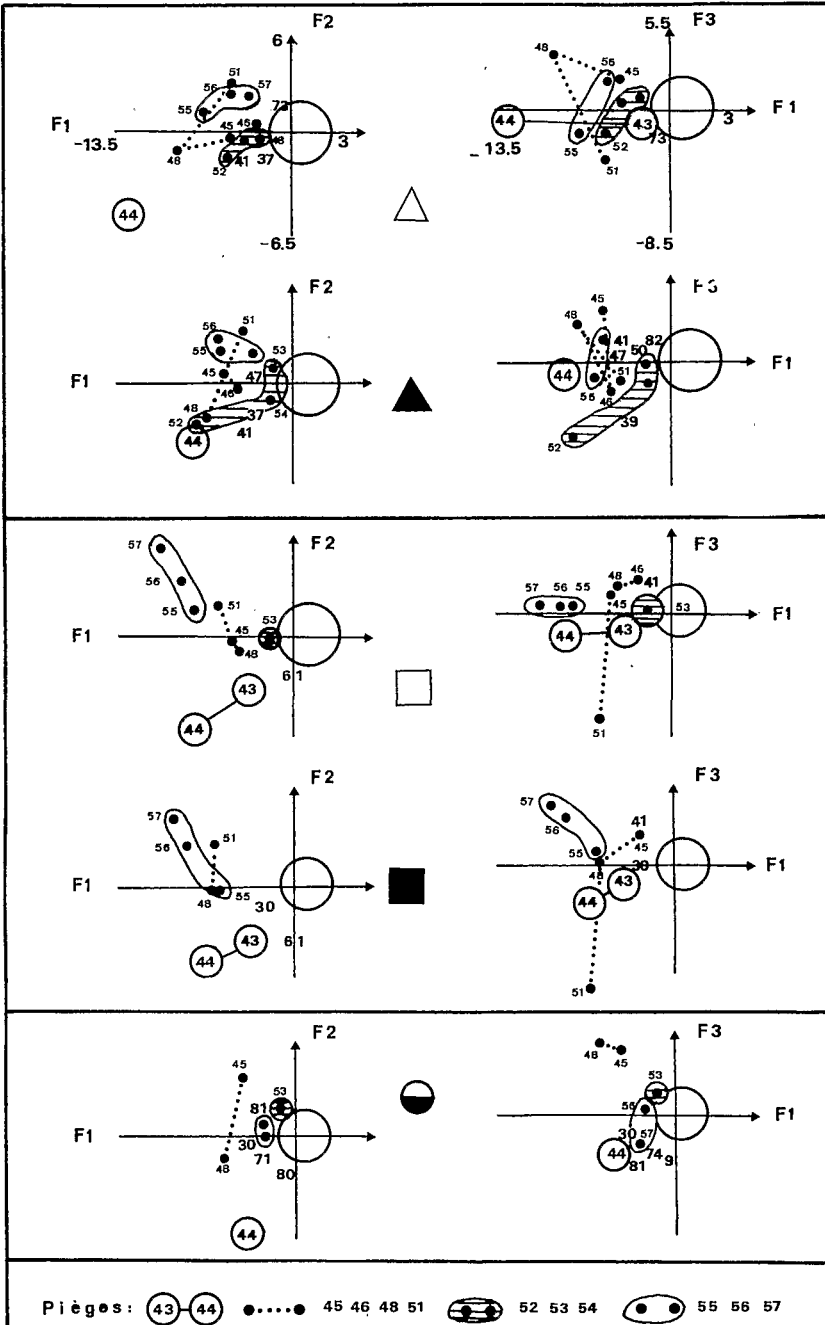


Fig. 5. — Interstructure. Représentation des 5 sous-nuages des lieux de captures: *Glossina palpalis*, △ femelles, ▲ mâles; *G. pallicera*, □ femelles, ■ mâles; *G. nigrofusca*, ● mâles + femelles. Seuls les points qui contribuent le plus à la construction des axes factoriels sont représentés, les autres sont inclus dans le cercle central. Les sites et groupes de sites de capture remarquables sont identifiés par leurs numéros, correspondant à ceux de la figure 1. A gauche plan F1 (abscisse) x F2 (ordonnée), à droite le plan F1 (abscisse) x F3 (ordonnée).

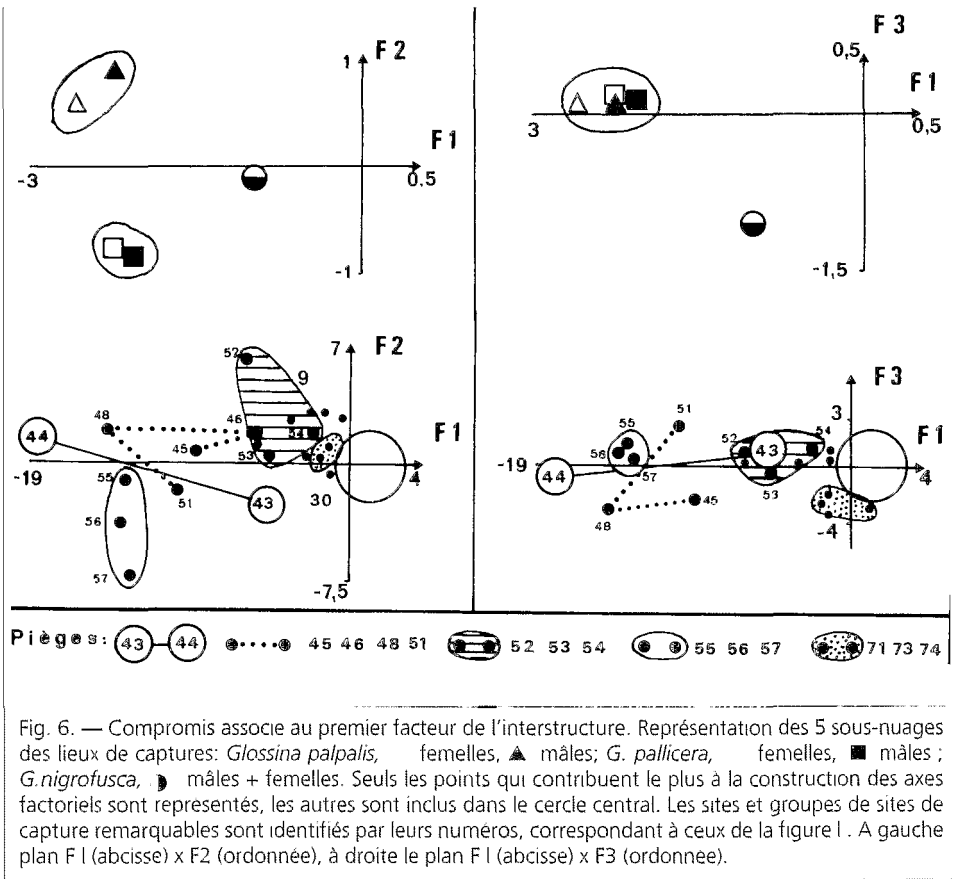


Fig. 6. — Compromis associé au premier facteur de l'interstructure. Représentation des 5 sous-nuages des lieux de captures: *Glossina palpalis*, femelles, ▲ mâles; *G. pallicera*, femelles, ■ mâles; *G. nigrofusca*, ● mâles + femelles. Seuls les points qui contribuent le plus à la construction des axes factoriels sont représentés, les autres sont inclus dans le cercle central. Les sites et groupes de sites de capture remarquables sont identifiés par leurs numéros, correspondant à ceux de la figure 1. A gauche plan F1 (abscisse) x F2 (ordonnée), à droite le plan F1 (abscisse) x F3 (ordonnée).

Tableau 1. — Contributions relatives des différentes catégories de glossines aux trois premiers facteurs du compromis. Les contributions aux axes suivants sont très faibles (< 0,03) et ne sont pas prises en compte.

Espèce	Sexe	F1	F2	F3
<i>G. palpalis</i>	♀	0,92	0,05	0,00
<i>G. palpalis</i>	♂	0,83	0,13	0,00
<i>G. pallicera</i>	♀	0,88	0,10	0,00
<i>G. pallicera</i>	♂	0,85	0,13	0,00
<i>G. nigrofusca</i>	♂+♀	0,47	0,00	0,50

La figure 6 décrit également le nuage des sites sur les plans factoriels (F1 x F2) et (F1 x F3). On retrouve dans le plan F1 x F2 les regroupements de sites signalés lors de l'interstructure en faisant apparaître plus clairement des zones à *G. palpalis* (n°52-53-54) et des zones à

*G. pallicera* (n°55-56-57). On note encore la persistance de l'éloignement de deux sites très proches (n°43-44). Le plan F1 x F3 n'apporte que peu d'information à la description globale des sites, mais permet d'identifier ceux qui sont liés à *G. nigrofusca*.

Une carte de répartition synthétique du peuplement glossinien peut être tracée à partir du compromis (Fig. 7). Le compromis permet en effet une typologie des sites. Un premier classement est effectué en fonction des coordonnées de l'axe F1. Les sites ayant des valeurs positives (toujours très peu dispersées sur les axes secondaires et correspondant à des DAP faibles), sont considérés comme non typés (Fig. 7). On distingue ensuite parmi les

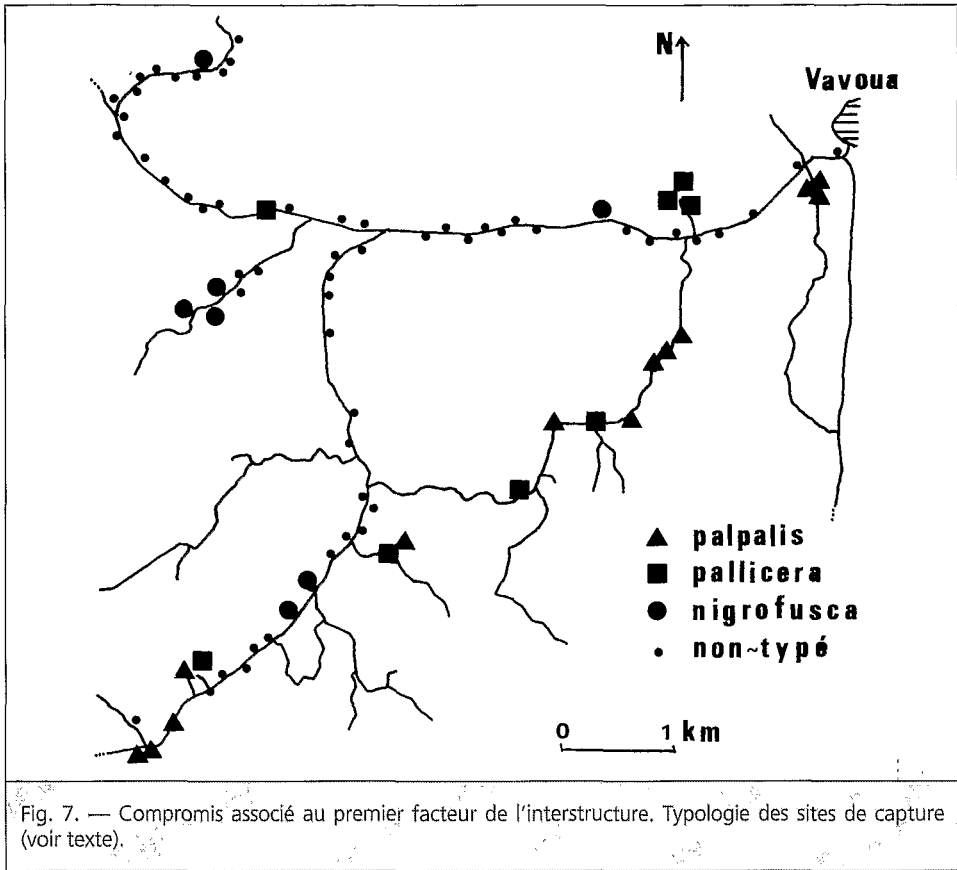


Fig. 7. — Compromis associé au premier facteur de l'interstructure. Typologie des sites de capture (voir texte).

valeurs négatives sur F1, en fonction du signe sur l'axe F2, celles correspondant aux sites à *G. palpalis* (+) et celles correspondant aux sites à *G. pallicera* (-). Enfin, les sites avec des coordonnées fortement négatives sur l'axe F3 sont attribués à *G. nigrofusca*. Les sites non typés correspondent aux axes routiers. Une structuration fine apparaît avec la séparation des deux espèces dans des sites géographiquement très proches (n°43-44 et n°41-42). *G. palpalis* semble presque toujours associé à de gros campements ou villages (Dioula, n°45-46, 47 et Mossi-Baoulé, n°38-39, 43-44) alors que *G. pallicera* peut être éloigné de l'habitat humain (n°49) ou associé aux petits campements (n°51, 55-56-57). *G. palpalis* domine dans la zone la plus anthropisée, à proximité de Vavoua et près d'un élevage

porcin (sites 52-53-54). *G. nigrofusca* se distingue des deux autres espèces par une distribution en patch isolés (n°8, n°30-31, n°71 à 74 et n°81). Bien que présente sur cette diagonale, à l'écart des villages et campements (n°8, n°30-31), elle permet surtout de caractériser les sites n°71 à 74, près d'un point d'eau (n°73).

Les fortes corrélations obtenues pour *G. palpalis* avec l'axe F1 au niveau de l'intrastructure (Fig. 8) confirment le rôle dominant joué par cette espèce et la stabilité des structures observées au cours du cycle annuel. Les corrélations sur l'axe F1 sont meilleures pour les femelles que pour les mâles, ce qui met en évidence une différence de comportement liée au sexe. Les résultats sont encore relativement bons pour *G. pallicera*. La mauvaise représen-

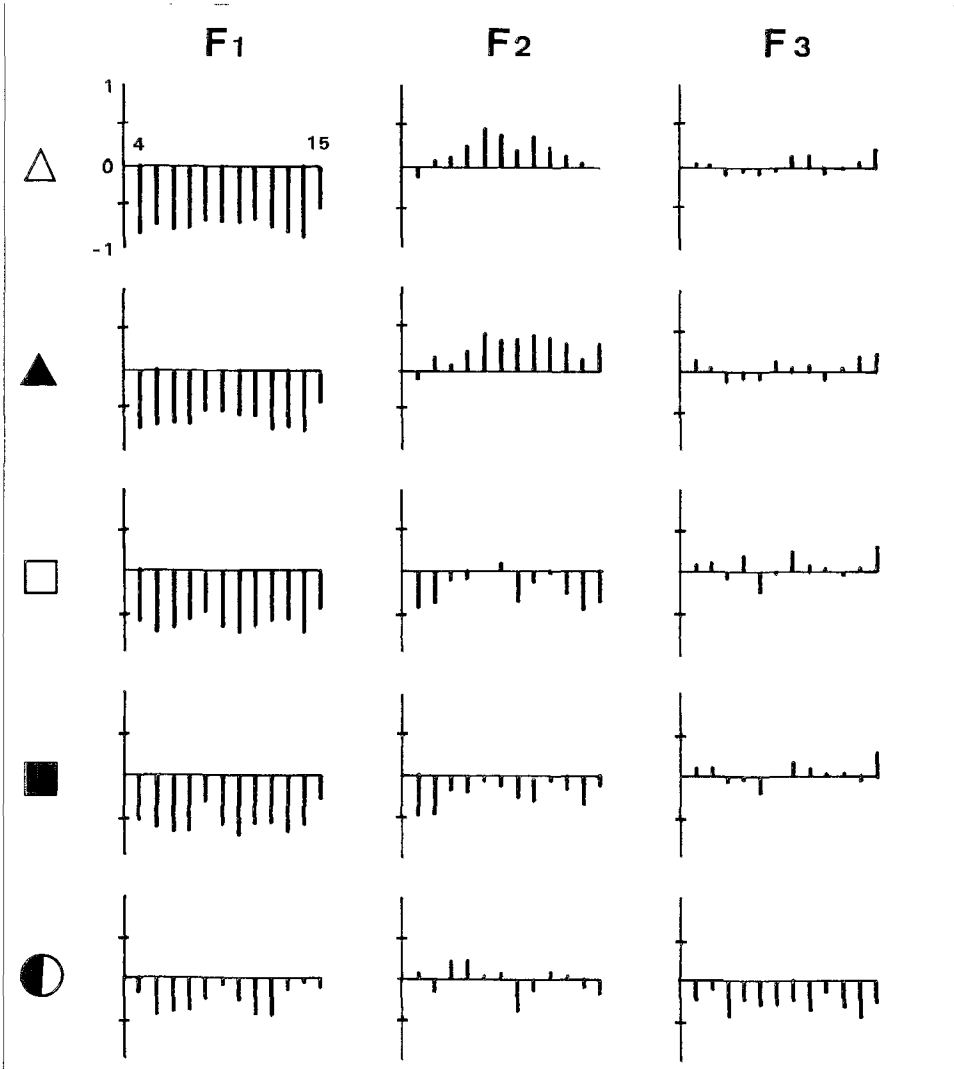


Fig. 8. — Intrastructure associée au premier facteur de l'interstructure. *Glossina palpalis*, ♀ femelles, ▲ mâles; *G. pallicera*, ♀ femelles, ■ mâles; *G. nigrofusca*, ● mâles + femelles. La hauteur des bâtons est proportionnelle à la valeur absolue de la coordonnée de la variable projetée. Projections sur les axes F1, F2, F3.

tation de certaines sessions indique cependant chez cette espèce une dynamique annuelle moins stable. En revanche il y aurait une identité plus grande dans le comportement des mâles et des femelles chez cette espèce. Sur l'axe F2, *G. palpalis* et *G. pallicera* se distinguent nettement en début et fin de cycle et lors de la session 10. *G. nigrofusca* suit la dynamique des deux autres espèces, avec

des corrélations nettement plus faibles. Elle s'en distingue par l'axe F3, en particulier pour les sessions 6, 11, 12 et 15.

## DISCUSSION

L'originalité du programme d'étude écologique d'où proviennent ces données (Gouteux, 1985) est d'avoir considéré la

gilde glossinienne (au sens de Barbault, 1992) dans son ensemble alors que la majorité des études publiées précédemment étaient strictement monospécifiques. L'analyse multivariée de ces données a montré, tout au long du cycle d'étude, la persistance d'un découpage de l'espace. Les populations de *G. palpalis* et *G. pallicera* semblent spatialement structurées par l'existence de concentrations temporaires (Fig. 5). Ces concentrations peuvent être liées à des habitats différenciés (i. e. les zones les plus anthropiques pour *G. palpalis*), mais semblent également relever d'une dynamique compétitive (dans le cas des sites quasi-identiques). Cette "coexistence conflictuelle" serait favorisée par le décalage de leurs pics d'activité et d'agressivité respectifs (Gouteux & Monteny, 1986; Gouteux & Dagnogo, 1986). Les différences révélées par l'analyse dans l'occupation de l'espace par les mâles et les femelles de *G. palpalis* est à rapprocher du fait que cette espèce, numériquement dominante, présente un fort pourcentage de femelles. La différence liée au sexe est moins apparente chez *G. pallicera* qui présente un sexe ratio plus équilibré. Les variations brutales de la densité suggèrent des phénomènes de déplacement en masse. Cela apparaît nettement pour *G. pallicera* sur le site n°51 en saison sèche (session 15) et pourrait indiquer une invasion du dispositif à partir de l'est *via* les lignes de bas-fond (dans le sens aval → amont). La difficulté à obtenir une typologie pour *G. nigrofusca*, si elle ne s'explique pas uniquement par ses faibles densités, conduit à la percevoir comme une espèce erratique ou très mobile.

Cette étude révèle une relation entre la taille des campements ou l'ethnie et l'écodistribution des trois espèces. *G. pallicera* est plus fréquemment associée aux petits campements (souvent Mossi ou Dioula) et *G. palpalis* aux plus gros (Baoulé ou Kouya). Ceci n'est pas sans

intérêt épidémiologique, puisque les Mossis sont les plus touchés par la maladie du sommeil (Stanghellini & Duvallet, 1981). Ces résultats justifieraient d'approfondir le rôle épidémiologique de *G. pallicera*. En revanche, *G. nigrofusca*, qui est l'espèce la plus éloignée de l'habitat humain, ne joue probablement aucun rôle épidémiologique majeur.

Une autre remarque importante est qu'un petit nombre de pièges assure la plus grande partie des captures d'une manière permanente dans certains sites (ces sites apparaissent sur la partie négative des axes F1 de la Fig. 5) ce qui suggère la possibilité d'optimiser une lutte par piégeage par la recherche et la sélection de ces sites. C'est une perspective qui, associée à la connaissance des lieux de transmission peut déboucher sur une stratégie alternative à la lutte "en aveugle" qui est actuellement la seule pratiquée.

## REMERCIEMENTS

La recherche de terrain a bénéficié d'un appui financier du Programme spécial PNUD/Banque Mondiale/OMS pour la Recherche et la Formation concernant les Maladies Tropicales (TDR). Cette analyse a été effectuée dans le cadre du GDR-CNRS n° 1107 (Modèles dynamiques et contrôles des ressources renouvelables, animateur C. Lobry) et de l'ORSTOM (UR 41, Programme 3.8, Epidémiologie et biostatistique, responsable M. Cot).

## RÉFÉRENCES

- Auda, Y. 1983. *Rôle des méthodes graphiques en analyse des données: application au dépouillement des enquêtes écologiques*. Thèse, Université de Lyon 1, France, 127 pp.
- Barbault, R. 1992. *Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Masson, 273 pp.
- Challier, A. 1982. The ecology of tsetse (*Glossina* s pp.) (Diptera, Glossinidae) : A review. *Insect. Sci. Applic.* 3: 97-143.

- Challier, A. Eraud, M., Lafaye, A. & Laveissière, C. 1977. Amélioration du rendement du piège biconique par l'emploi d'un cône inférieur bleu. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. et Parasit.* 15: 283-286.
- Challier, A. & Laveissière, C. 1973. Un nouveau piège pour la capture des glossines *Glossina* (Diptera: Muscidae): Description et essais sur le terrain. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. et Parasit.* 11: 251-262.
- Diallo, A. 1979. *Glossina morsitans submorsitans Newstead 1910 (Diptera : Muscidae). Ecodistribution et fluctuations saisonnières dans le ranch d'élevage de Madina-Diassa (Yanfolila), Mali.* Thèse, CPS/ENS, Bamako, Mali.
- Gouteux, J.-P. 1982a. Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte-d'Ivoire. 4. Peuplement de trois plantations de caféiers d'âges différents. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 20: 29-39.
- . 1982b. Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte-d'Ivoire. 5. Peuplement de quelques biotopes caractéristiques : plantation, forêt et galerie forestière, en saison des pluies. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 20: 46-61.
- . 1983a. Ecologie des glossines en secteur préforestier de Côte-d'Ivoire. 6. Etude comparative des populations de quatre espèces en zone de plantations. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 21: 181-197.
- . 1983b. Ecologie des glossines en secteur préforestier de Côte-d'Ivoire. 7. Analyse de la distribution spatiale des glossines en activité dans une plantation de caféiers. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 21: 231-239.
- . 1985. Ecologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire. Relation avec la trypanosomiase humaine et possibilités de lutte. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* 60: 329-347.
- . 1987. Ecodistribution de *G. palpalis palpalis* (Rob.-Desv.) en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire. Sexe, rythmes ovaro-utérins et utilisation de l'espace. *Acta Oecologica, Oec. Applic.* 8: 27-38.
- Gouteux, J.-P. & Buckland, S. T. 1984. Ecologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire. 8. Dynamique des populations. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 22: 19-34.
- Gouteux, J.-P., Challier, A. & Laveissière, C. 1981a. Modifications et essais du piège à glossine (Diptera : Glossinidae) "Challier-Laveissière". *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 19: 87-99.
- Gouteux, J.-P., Challier, A., Laveissière, C. & Stanghellini, A. 1982a. Le foyer de trypanosomiase humaine de Vavoua, Côte-d'Ivoire. Données récentes sur l'épidémiologie de la maladie en relation avec l'écologie des glossines. *Dakar méd.* 27: 271-285.
- Gouteux, J.-P. & Dagnogo, M. 1986. Ecologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire. 11. Comparaison des captures au piège biconique et au filet. Aggressivité pour l'homme. *Cah. ORSTOM sér. Ent. méd. Parasit.* 24: 99-110.
- Gouteux, J.-P. & Laveissière, C. 1982. Ecologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire. 4. Dynamique de l'écodistribution en terroir villageois. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 20: 199-129.
- Gouteux, J.-P., Laveissière, C. & Boreham, F.L. 1982b. Ecologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire. 3. Les préférences trophiques de *Glossina pallicera* et *G. nigrofusca*. Comparaison avec *G. palpalis* et implications épidémiologiques. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 20: 109-124.
- Gouteux, J.-P., Laveissière, C., Challier, A. & Stanghellini, A. 1981b. Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte-d'Ivoire. 1. Présentation du foyer de Vavoua. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 19: 199-207.
- Gouteux, J.-P. & Monteny, B. 1986. Ecologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte-d'Ivoire. 10. Activité. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 24: 83-97.
- Hervouët, J. P. & Laveissière, C. 1985. La campagne pilote de lutte contre la trypanosomiase humaine dans le foyer de Vavoua (Côte-d'Ivoire). 1. Présentation de la zone d'intervention. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.* 23: 149-165.
- Legay, J. M. & Debouzie, D. 1985. *Introduction à une biologie des populations.* Masson, Paris, 159 pp.
- Stanghellini, A. & Duvallet, G. 1981. Epidémiologie de la trypanosomiase humaine à Trypanosoma gambiense dans un foyer de Côte-d'Ivoire. I. Distribution de la maladie dans la population. *Tropenmed. Parasitol.* 32: 141-144.
- Thioulouse, J. & Chessel, D. 1987. Les analyses multitableaux en écologie factorielle. 1. De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecologica Ecol. Gener.* 8: 463-480.
- Thioulouse, J., Debouzie, D. & Ballanger, Y. 1984. Structures spatiales et temporelles des populations d'un ravageur du Colza (*Psylliotoides chrysocephala* L. [Col., Chrysomelidae]) dans plusieurs parcelles de culture. *Acta Oecologica Ecol. Applic.* 5: 335-353.

## ANNEXE : MISE EN OEUVRE DE L'ANALYSE TRIADIQUE

Les données disponibles (DAP) sont notées  $x_{ijk}$  où  $i$  indique le site de capture  $j$  la catégorie de la mouche : *G. palpalis* mâle ou femelle, *G. pallicera* mâle ou femelle et *G. nigrofusca* (la distinction entre mâles et femelles n'ayant pas été faite pour cette espèce aux effectifs trop limités), et  $k$  la date de capture. On peut les présenter comme  $q$  tableaux à  $n$  lignes (sites) et  $p$  colonnes (espèces/sexe)  $X_1, X_2, \dots, X_q$  correspondant aux  $q$  dates de capture. La figure 9 présente la construction des tableaux de données et les sorties graphiques utilisées à chaque pas de l'analyse. Les trois étapes de l'analyse sont l'*interstructure*, le *compromis* et l'*intrastructure*.

L'*interstructure* donnera une description globale des sessions, et, pour chaque catégorie de tsé-tsé, une description des sites. Elle s'effectue à partir des  $q = 12$  tableaux  $X_i$ , après centrage et réduction des catégories de tsé-tsé de chaque tableau. Chacun de ces 12 tableaux est réécrit selon un vecteur de  $(n \times p)$  composants ( $n = 85$  sites,  $p = 5$  catégories de tsé-tsé), correspondant à la superposition des 5 colonnes des catégories de tsé-tsé en une seule. Les 12 tableaux sont réunis en un tableau  $Z$  ( $np \times q$ ) dont les colonnes sont centrées-réduites. On obtient l'*interstructure* en faisant une ACP non normée du tableau  $Z$ . La nature de ce tableau signale bien que cette première étape du dépouillement va consister en une description de l'évolution des données en fonction du temps.

Le *compromis* (entre les sessions) permet une représentation simultanée des catégories de tsé-tsé et des sites. Ce compromis s'établit à partir des axes factoriels de l'*interstructure*. Alors que la plupart des méthodes d'analyse multi-tableaux construisent un seul compromis

à partir du premier facteur de l'*interstructure*, l'analyse triadique permet l'étude d'autant de compromis qu'il y a de facteurs à l'*interstructure*. On choisit donc les compromis liés aux facteurs les plus pertinents. Le schéma résume la démarche utilisée pour construire un compromis de l'analyse. Ayant choisi le facteur, on redécoupe la liste associée des coordonnées factorielles des individus, en  $p$  vecteurs de  $n$  composants de façon à reconstituer un tableau  $C$  ( $n \times p$ ), analogue aux tableaux originaux  $X_i$ . Ce tableau  $C$ , centré par construction, est soumis à une nouvelle ACP non normée. Conformément aux recommandations d'Auda (1983), la typologie des zones issues du compromis est replacée dans son contexte géographique par l'établissement d'une carte.

L'*intrastructure* permet d'affiner l'analyse en ce qu'elle permet d'aborder la situation pour chaque catégorie de tsé-tsé ou pour chaque site, à chaque date. L'analyse se fait cependant en référence au modèle que constitue le compromis. La procédure de calcul la plus simple consiste à projeter en éléments supplémentaires les  $q$  tableaux originaux  $X_i$ . Selon les cas, on place sur le compromis les  $q \times p$  catégories de tsé-tsé centrées-réduites comme colonnes supplémentaires de la matrice  $C$ , ou les  $q \times n$  sites comme lignes supplémentaires. Etant donné que les valeurs des catégories de tsé-tsé sont centrées-réduites, leurs projections sur un axe factoriel correspondent à des coefficients de corrélation linéaire entre ces catégories et les composantes principales réduites (i.e. composantes principales divisées par la racine carrée des valeurs propres associées). Seules les fortes valeurs permettent donc une représentation satisfaisante, c'est-à-dire une bonne adéquation des données au modèle de référence.

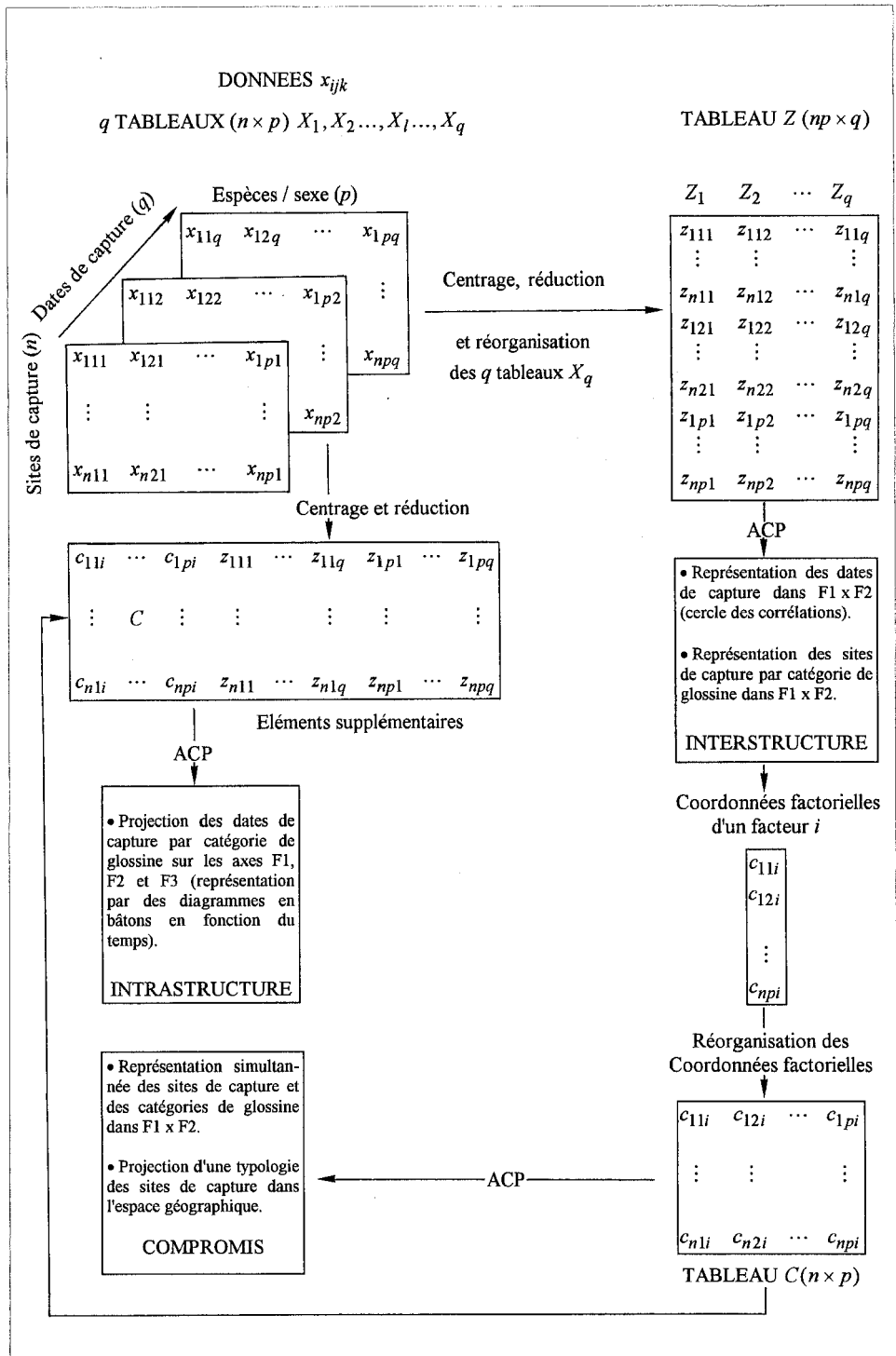


Fig. 9. — Construction des tableaux de données et sorties graphiques utilisées à chaque pas de l'analyse triadique.