

Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire

6. Étude comparative des populations de quatre espèces en zone de plantation ⁽¹⁾

Jean-Paul GOUTEUX ⁽²⁾

Résumé

Les populations de quatre espèces de glossines sont étudiées sur deux cycles annuels au moyen de piégeage permanent dans une zone de plantations de caféiers à lambeaux forestiers inclus, située au centre du foyer de trypanosomiase humaine de Vavoua, en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire.

Cette étude a permis les observations suivantes :

- (1) *La zone de plantations du foyer est un écosystème relativement stable, caractérisé par la richesse de son peuplement en glossines : cinq espèces sont présentes : Glossina palpalis s.l. (55 %), G. pallicera (35 %), G. nigrofusca (8 %), G. fusca (2 %) et G. longipalpis (0,3 %). Cette zone s'oppose donc au terroir villageois traditionnel constamment perturbé par les modifications anthropiques et dominé par G. palpalis s.l.*
- (2) *L'étude de la composition par groupes d'âge de G. palpalis s.l. montre que toutes les phases de la vie de l'insecte peuvent se dérouler dans les plantations de la zone.*
- (3) *Les densités apparentes de G. palpalis s.l. et G. pallicera s'accroissent en début de saison des pluies, décroissent au moment des fortes pluies puis s'accroissent à nouveau rapidement jusqu'au début de la saison sèche où elles atteignent leur maximum ; elles diminuent ensuite pour atteindre leur minimum au cœur de la saison sèche. Il existe toujours un décalage entre les maximums de ces deux espèces. Les variations saisonnières des densités apparentes de G. fusca et G. nigrofusca sont moins marquées. Toutes les espèces présentent un cycle de variation lié au cycle climatique, différent en 1978-1979 et 1979-1980.*
- (4) *L'étude de la courbe de Moran permet de mettre en évidence chez G. palpalis et G. pallicera l'influence des facteurs dépendants de la densité. Les variations de densité de G. pallicera semblent être liées à celles de G. palpalis s.l. Cette dépendance inter-spécifique conduit à déconseiller les méthodes de lutte trop sélectives qui conduiraient au remplacement d'une espèce par une autre et pourraient avoir d'éventuelles conséquences épidémiologiques graves.*
- (5) *Le piégeage permanent modéré accroît la stabilité du système biotique et diminue les irrégularités qui pourraient apparaître lors d'échantillonnages ponctuels. Le biais inhérent au piégeage doit être faible dans la mesure où la structure par groupes d'âges des échantillons coïncide avec les modèles théoriques.*
- (6) *Il est observé en fin de saison des pluies des vagues de dispersion de G. palpalis s.l. et G. pallicera, essentiellement constituées de femelles (à 70-80 %) et pouvant durer jusqu'à 20 jours avec des densités apparentes élevées (20 à 30 glossines/piège/jour). Les causes de ces mouvements sont discutées.*

(1) Dans le cadre des accords conclus entre l'O.R.S.T.O.M. et l'O.C.C.G.E. ces recherches ont bénéficié d'un appui financier du Programme Spécial PNUD/Banque Mondiale/OMS de Recherches et de Formation concernant les Maladies tropicales.

(2) Entomologiste médical O.R.S.T.O.M., O.C.C.G.E., Institut de Recherches sur la Trypanosomiase et l'Onchocercose, B.P. 1500, Bouaké (Côte d'Ivoire).

(7) *Il n'est pas exclu que G. pallicera puisse jouer un rôle dans la transmission de la maladie du sommeil.*

(8) *Le risque de transmission pourrait être accru pendant les périodes de haute densité glossinienne, soit en fin de saison des pluies et début de saison sèche.*

Mots-clés : Écologie — *Glossina palpalis* — *G. pallicera* — *G. nigrofusca* — Populations — Plantation de café — Foyer de trypanosomiase — Côte d'Ivoire.

Summary

ECOLOGY OF TSETSE FLIES IN PREFORESTED AREA OF IVORY COAST. 6. COMPARATIVE STUDIES OF POPULATIONS OF FOUR SPECIES IN COFFEE-PLANTATION ZONE. *The populations of four species of Glossina were studied during two annual cycles with permanent trapping in a coffee-plantation zone of the human trypanosomiasis focus of Vavoua, in brocking forest area of Ivory Coast.*

This study has permitted to point out the following observations :

(1) *The plantation zone of the focus is a relatively stable ecosystem, characterized by the diversity of its Glossina population. Five species are present : Glossina palpalis palpalis (55 %), G. pallicera (35 %), G. nigrofusca (8 %), G. fusca (2 %) and G. longipalpis (0,3 %). This zone is opposed to the surroundings of a traditional local village, constantly disturbed by anthropophilic modifications and dominated by G. palpalis.*

(2) *The study of age-grading of G. palpalis shows that all the phases of the insect life take place in the plantation zone.*

(3) *The densities of G. palpalis and G. pallicera increase at the beginning of the rainy season and decrease at the time of the heavy rains. They increase again rapidly to their maximum values right up to the dry season. Densities then decrease to reach their minimum level during the dry season. There is always a time lag between the maxima of both species. The seasonal variations of the densities of G. fusca and G. nigrofusca are less marked. All the species present a cycle of variation according to the climatic cycle, which differed in 1978-1979 and 1979-1980.*

(4) *The study of the Moran curve showed, in G. palpalis and G. pallicera, the influence of density-dependant factors. It seems that variations in the density of this two species are related. This inter-specific dependance makes it unfavourable to use selective control methods and could result in replacing one species by another. This could have eventual serious epidemiological consequences.*

(5) *Permanent trapping of moderate intensity increase the stability of tsetse ecosystem and minimize the irregularities which could appear during a short-time sampling. The bias inherent in trapping would be small as far as results are comparable with those obtained by hand catching and age structure of the samples is in accordance with theoretical models.*

(6) *It was observed at the end of the rains that waves of dispersion of G. palpalis and G. pallicera, consisting mainly in females (70-80 %) might last for 20 days with high apparent densities (20 to 30 flies/trap/day). The causes of these movements are discussed.*

(7) *It is quite possible that G. pallicera could play a role in the transmission of the disease.*

(8) *The transmission risk could increase during the high fly-density period, from the end of the rainy season to the beginning of the dry season.*

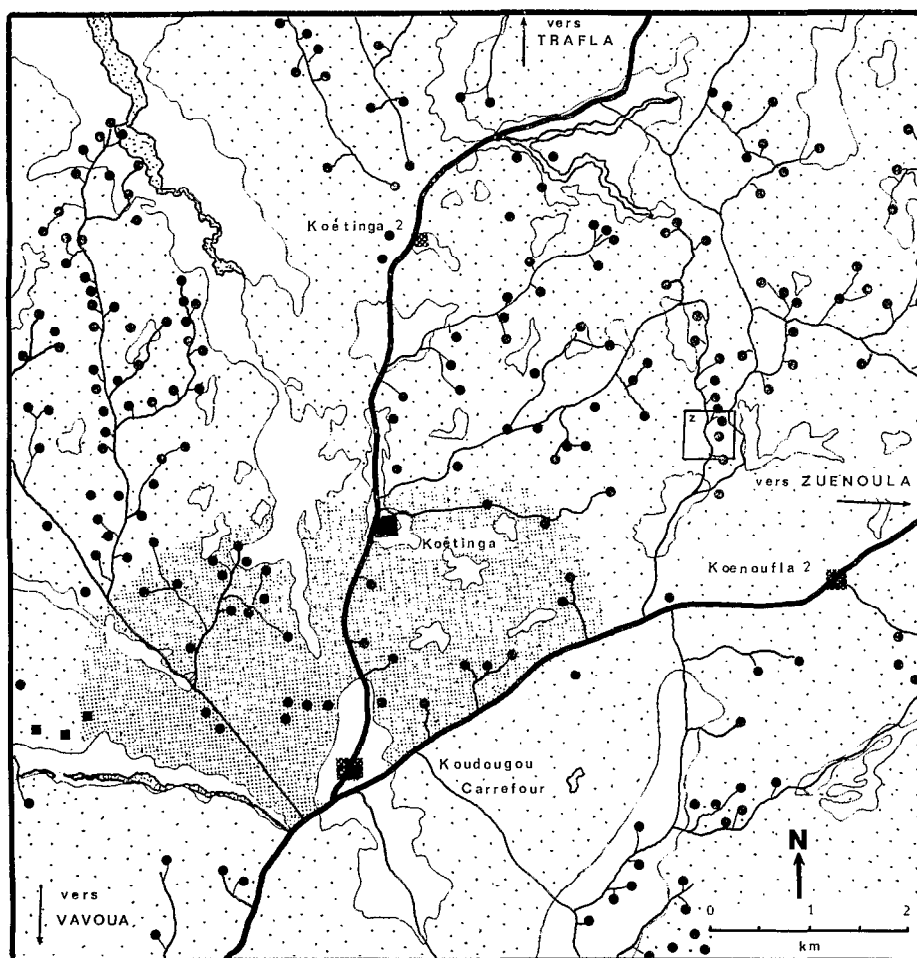
Key words : Ecology — *G. palpalis* — *G. pallicera* — *G. nigrofusca* — Populations — Coffee plantations — Trypanosomiasis focus — Ivory Coast.

1. Introduction

Le foyer de trypanosomiase humaine de Vavoua en Côte d'Ivoire (Gouteux *et al.*, 1981 c) présente divers faciès écologiques parmi lesquels les plantations de caféiers et de cacaoyers sont

d'une grande importance épidémiologique, avec un contact homme-mouche étroit (Gouteux *et al.*, 1982 a et d).

La capture de grands nombres de glossines de cinq espèces différentes (*Glossina palpalis palpalis*, (Rob-Desv., 1830); *G. pallicera pallicera*



Legendes :



Zone mosaïque forêt-plantations
(café-cacao)



Village



Savane incluse

Campements de culture



mossi



baoulé

FIG. 1. — La zone d'étude. Localisation des principaux campements de culture dans la zone du foyer de Vavoua, d'après les relevés cartographiques de B. Prady et J.-P. Hervouet (Géographes O.R.S.T.O.M.). La plantation étudiée est située dans le carré indexé d'un « z ». La surface sombre représente la zone traitée lors des essais de lutte, en décembre 1978.

Bigot, 1891; *G. nigrofusca nigrofusca* Newst., 1910; *G. fusca fusca* Walker, 1849; *G. longipalpis* Wiedemann, 1830) nous a permis de faire une étude comparative des populations de ces espèces dans un faciès écologique et humain très différent de celui du terroir villageois qui a fait l'objet d'un article précédent (Gouteux et Laveissière, 1982).

2. Présentation du milieu d'étude

Le terrain d'étude est situé dans la zone de plantations du foyer de Vavoua où de nombreux trypanosomés ont été dépistés pendant les flambées épidémiques de 1977, 1978 et 1979 (Stanghellini et Duvallet, 1981).

Cette zone est en fait une mosaïque savane-plantation à lambeaux forestiers inclus. Elle se caractérise par une forte dominance des cultures de rente : café et cacao, et en particulier des plantations de caféiers dans la zone de peuplement Mossi (allochtones d'origine voltaïque). La plupart des plantations ont été créées il y a 10 à 30 ans. Un grand nombre de planteurs, presque tous d'ethnie Mossi, habitent en permanence avec leur famille au centre même de leur plantation (fig. 1).

Cette zone s'oppose donc au terroir villageois traditionnel où l'habitat est regroupé en gros villages de création très ancienne (Koénoufla, Gatifla, etc.) et où les plantations sont très diversifiées et étroitement imbriquées dans d'anciennes jachères reboisées dans un rayon de quelques kilomètres autour du village.

Il est cependant évident qu'il existe une gradation entre ces deux zones. Il existe également des cas d'habitats regroupés en gros campements (petits villages) dans des zones de plantations homogènes. C'est le cas des planteurs Baoulé dans les zones à dominance cacao et des planteurs Dioula-Sénoufo dans les zones à dominance café. Les villages allochtones Mossi (Koétinga 1 et 2, les Koudougou) forment également un cas particulier dans la mesure où leur création récente n'a pas encore permis la formation d'un terroir périphérique comparable à celui des villages traditionnels.

La plantation choisie pour cette étude est une caféière située à environ 6 km au nord-est de Koudougou-Carréfour (7°25' N-6°24' W), localité considérée en 1979 comme l'épicentre du foyer de Vavoua. Âgée de vingt ans et bien entretenue par le planteur, cette plantation, de 3 ha environ, est caractéristique de la zone. La plupart des plantations de 2 à 7 ha d'un seul tenant ont été créées

à la suite du passage des exploitants forestiers vers la fin des années cinquante.

La forêt, presque entièrement secondarisée, ne subsiste que dans les bas-fonds ; en certains

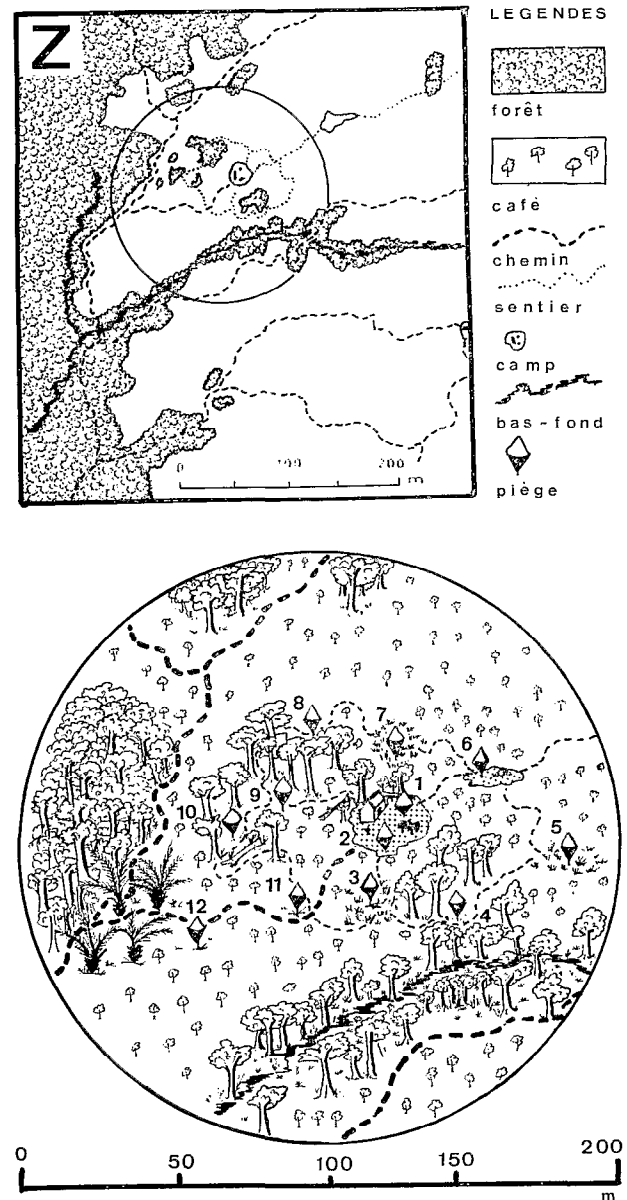


FIG. 2. — Le terrain d'expérience. Agrandissement d'après photographie aérienne (I.G.N.) au 1/50 000 de l'encadré « z » de la figure 1. Le rectangle représente 18 ha et le cercle 3 ha. Les surfaces blanches dans le rectangle correspondent aux caféiers. Les échelles sont en mètres. 1 à 12 : points de capture.

endroits, elle s'est développée sur d'anciens champs abandonnés. Les bas-fonds ne sont en eau que pendant une courte période de l'année, au milieu de la saison des pluies.

La famille du planteur, vivant en permanence dans la plantation étudiée, comprend, outre les parents venus de Haute-Volta (ethnie Mossi), six enfants. Dans cette famille on compte un ancien trypanosomé, dépisté et soigné en 1977. Les deux campements les plus proches hébergent également d'anciens trypanosomés, dépistés à la même époque (1977).

Le planteur possède un troupeau d'une dizaine de chèvres et de nombreux volatiles, comme c'est le cas pour toutes les plantations de la zone.

Les seuls animaux sauvages fréquemment mentionnés sont les antilopes (guib harnaché et céphalophe) ; le gros gibier est absent et les singes sont rares. Le rat palmiste et l'aulacode (connu

sous le nom d'agouti) font l'objet d'un piégeage intensif toute l'année.

3. Méthodes

3.1. ÉCHANTILLONNAGE DES POPULATIONS

L'échantillonnage des populations des cinq espèces a été effectué en continu de janvier 1978 à mars 1980 au moyen de 12 pièges biconiques (Challier et Laveissière, 1973) pourvus de cages en plastique (Gouteux *et al.*, 1981 a). Deux pièges (n° 1 et 2) ont été placés au centre de la plantation, près des habitations du campement ; les dix autres ont été postés tout autour, à une distance de 30 à 40 m des deux premiers ; le piège n° 12 était situé à 70 m du centre, sur le sentier menant à la piste principale (fig. 2). Une brève description des lieux de piégeage est donnée dans le tableau I.

TABLEAU I

Description des points de capture

Point de capture	Description sommaire	Distance au campement (m)	Ombrage
1 et 2	Dans le campement	0	0
3	Aire découverte, près d'un bas-fond	40	0
4	Sous un grand arbre, près du bas-fond	40	+
5	Dans une aire herbeuse	30	0
6	Dans l'aire découverte réservée au séchage du café	32	0
7	Dans une aire découverte	33	0
8	Sous de grands arbres	32	++
9	Sous de grands arbres	29	++
10	Dans une petite trouée, à proximité de la forêt	34	+
11	Au bord du sentier, côté campement	31	0
12	Au bord du sentier, côté forêt	70	0

Les pièges ont été relevés tous les 3 ou 4 jours. Les glossines, conservées en eau formolée à 5 %, ont été déterminées mensuellement au laboratoire.

L'âge physiologique des femelles déterminé par la méthode ovarienne (Challier, 1965) n'a pas fait l'objet d'une étude suivie ; deux échantillons seulement ont été examinés, l'un avant le début de l'expérience, l'autre après deux années de piégeage.

3.2. ANALYSE DES RÉSULTATS

Les données sur l'âge physiologique ont été traitées par une méthode décrite précédemment (Gouteux, 1982). L'action des facteurs dépendant de la densité est estimée selon le modèle très simple de l'auto-régression des densités mensuelles : $\log(Nt + 1) = b \log Nt$ (courbe de Moran). Un rappel des principes de ce modèle est donné en annexe.

Dans le calcul de la densité apparente par piégeage (DAP), exprimée en nombre de glossines/piège/jour, il a été tenu compte des résultats d'une expérience parallèle réalisée en février-mars 1978

avec des pièges supplémentaires ainsi que des aléas de capture (pièges déchirés et prédateurs dans les cages).

4. Résultats

4.1. COMPOSITION DES ÉCHANTILLONS EN ESPÈCES

Durant deux années de piégeage, 100 371 glossines ont été prises qui se répartissent en : *G. palpalis* (55 %), *G. pallicera* (35 %), *G. nigrofusca* (8 %), *G. fusca* (2 %) et *G. longipalpis* (0,3 %).

La zone de plantations se distingue donc fondamentalement du terroir villageois par la richesse de son peuplement en glossines, avec la présence de cinq espèces.

4.2. VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA DENSITÉ APPARENTE AU PIÈGE (DAP)

La variation saisonnière de la densité apparente sur une période de quinze mois, pour les trois espèces les plus abondantes, est illustrée par les graphiques de la figure 3.

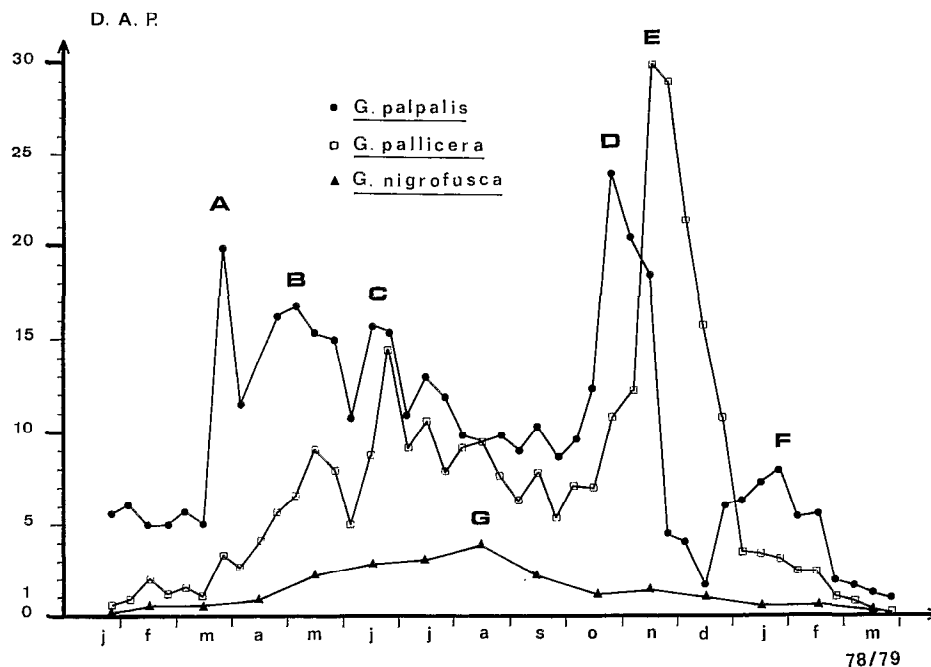


FIG. 3. — Variations des densités apparentes au piège (DAP) exprimées en nombre de glossines/piège/jour, pour les trois principales espèces au cours du cycle annuel 1978-1979.

G. palpalis

Le graphique de cette espèce comprend 5 pics. En mars-avril, au début de la saison des pluies, la densité augmente rapidement puis décroît en dents de scie jusqu'en septembre-octobre, pour augmenter de nouveau très rapidement en octobre. Pendant la saison sèche, la densité décroît très rapidement pour atteindre le minimum en décembre.

G. pallicera

Le graphique de cette espèce présente 2 pics. La densité, minimale en février-mars, augmente plus progressivement que celle de *G. palpalis* en

début de saison des pluies pour atteindre un pic en juin ; elle diminue ensuite parallèlement à celle de *G. palpalis* puis augmente de nouveau pour atteindre son maximum en novembre-décembre.

G. nigrofusca et *G. fusca* (fig. 4)

La densité de ces espèces reste faible toute l'année ; les DAP ne dépassent pas 4 pour *G. nigrofusca* et 0,5 pour *G. fusca*. En saison des pluies, la croissance est lente jusqu'à un maximum situé en août pour la première espèce et en juillet pour la seconde ; la décroissance qui suit est aussi très progressive. Il n'existe donc qu'un pic annuel chez ces espèces.

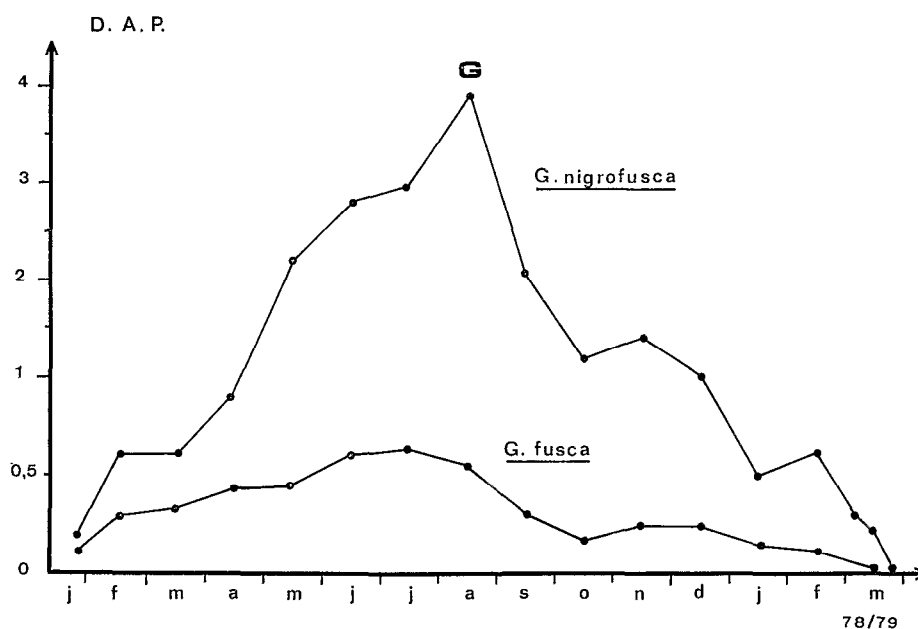


FIG. 4. — Variations des densités apparentes au piège (DAP) exprimées en nombre de glossines/piège/jour pour les espèces du groupe *fusca*, au cours du cycle annuel 1978-1979.

G. longipalpis

La densité de cette espèce est toujours très faible. *G. longipalpis* apparaît en mars et disparaît en décembre des échantillons. Les pics de densité se situent pour 1978 en mai, juin, juillet et octobre (respectivement : 25, 14, 16 et 17 glossines par mois) et pour 1979 en mai, juin et juillet (respectivement : 50, 68 et 54 glossines par mois).

4.3. RELATION ENTRE DENSITÉ APPARENTE ET PLUVIOMÉTRIE

La figure 5 présente la superposition des variations de la densité apparente de *G. palpalis* et *G. pallicera* avec le profil pluviométrique au cours du cycle annuel 1978-79.

La densité de *G. palpalis* augmente très rapidement au début de la saison des pluies, puis

décroit progressivement jusqu'à la petite saison sèche océanique (juillet) correspondant à la remontée maximale des masses d'air humide vers le nord. Elle s'accroît ensuite à la fin du second pic des pluies (août à octobre) pour diminuer brusquement ensuite.

La densité de *G. pallicera* augmente plus progressivement que celle de *G. palpalis* durant toute la saison des pluies, avec un creux pendant le second pic des pluies et une brusque augmentation suivie

d'une aussi brusque décroissance au début de la saison sèche (novembre à janvier).

L'aspect différent des variations chez ces deux espèces est frappant et difficile à relier d'une manière claire au profil pluviométrique.

Chez *G. nigrofusca* et *G. fusca*, l'augmentation vers un pic unique suivie d'une décroissance lente a une allure monotone sans lien apparent avec les pluies.

Pendant le cycle annuel suivant (1979-80), la période de densité maximale pour toutes les espèces se situe en juin-juillet. Il y a donc là un profil très différent du cycle précédent. Cependant ce profil coïncide avec le profil pluviométrique, qui en 1979-80, a été remarquable par l'abondance des pluies, avec un seul pic en juin-juillet (absence d'une petite saison sèche). Ces deux mois représentent 37 % de la pluviométrie totale annuelle. D'autre part, la variation des densités correspond aussi exactement à ce qui a été observé la même année pour *G. palpalis* et *G. pallicera* dans une plantation de cacaoyers en zone de terroir villageois, éloignée de plus de 20 km (Gouteux et Laveissière, 1982) comme le montre la figure 6.

4.4. ÉTUDE DE L'AUTO-RÉGRESSION DES DENSITÉS MENSUELLES (COURBE DE MORAN)

Ces courbes, qui permettent d'évaluer l'importance respective des facteurs dépendants et des facteurs indépendants de la densité (voir discussion dans l'annexe), seront interprétées plus loin (5.2.).

G. palpalis et *G. pallicera*

Les courbes de Moran pour 1978-79 sont données dans les figures 7 et 8. Les variations des effectifs capturés et le taux d'accroissement net sont donnés par le tableau II.

Il apparaît que le taux d'accroissement maximal est plus élevé pour *G. pallicera* (# 3) que pour *G. palpalis* (# 2). La pente de la droite est plus proche de 1 pour *G. pallicera* ($b = 0,61$) que pour *G. palpalis* ($b = 0,42$), mais le nuage de points est beaucoup plus regroupé autour du centre de gravité chez cette dernière que chez la première.

G. nigrofusca et *G. fusca*

Les droites de régression sont $y = 0,62x + 1,01$ pour *G. nigrofusca* et $y = 0,58x + 0,89$ pour *G. fusca*. Les valeurs de b sont donc proches de celles obtenues pour *G. pallicera*.

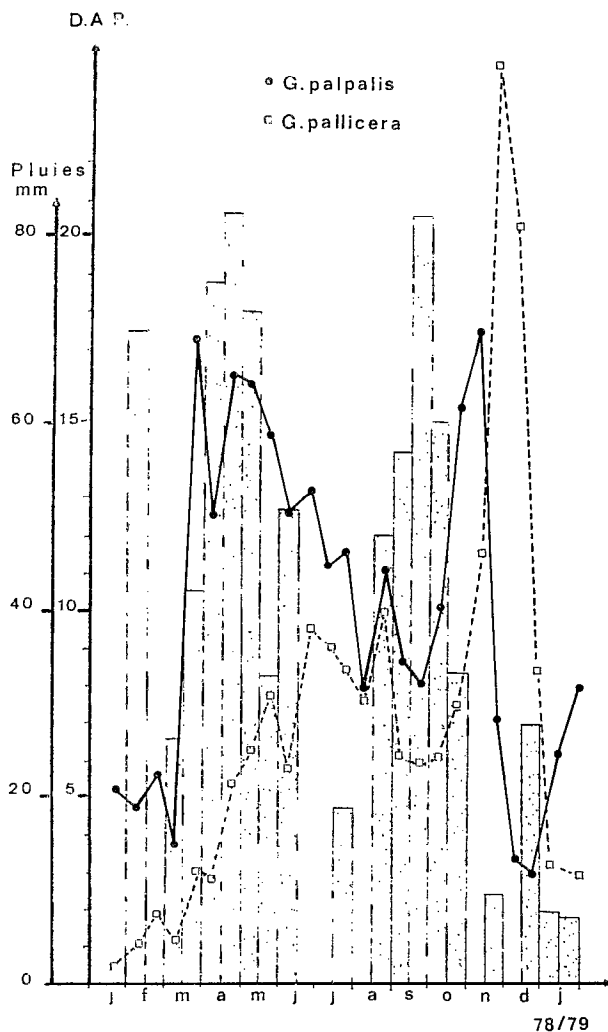


FIG. 5. — Comparaison des variations de la densité apparente au piège (DAP) de *G. palpalis* et *G. pallicera* à la pluviométrie (hauteur de pluie en mm) au cours du cycle annuel 1978-1979.

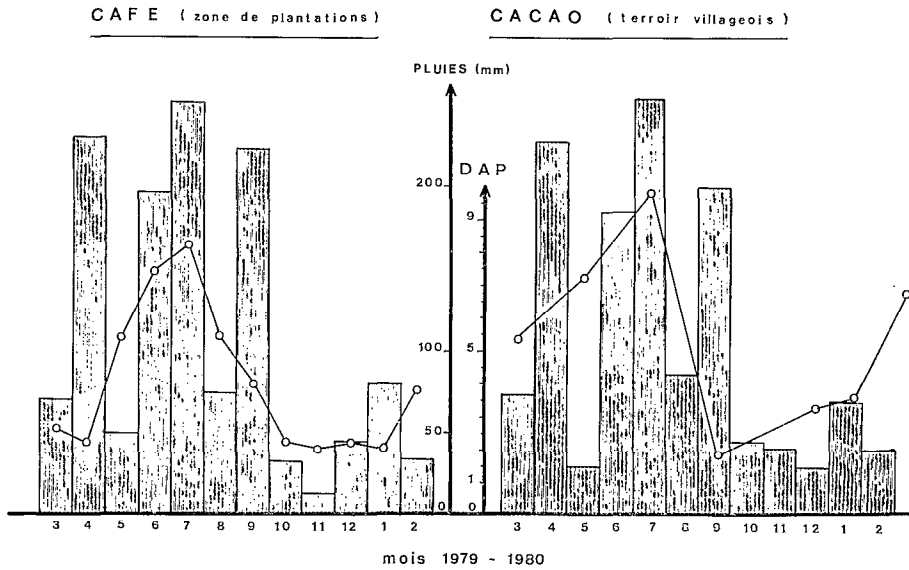


FIG. 6. — Comparaison des variations de la densité apparente au piège (DAP) de *G. palpatis* à la pluviométrie (hauteur de pluie en mm), au cours du cycle annuel 1979-1980. La cacaoyère est située dans le terroir de Gatifla, à environ 15 km de la plantation de cafiers étudiée. La pluviométrie est relevée dans chacune des zones.

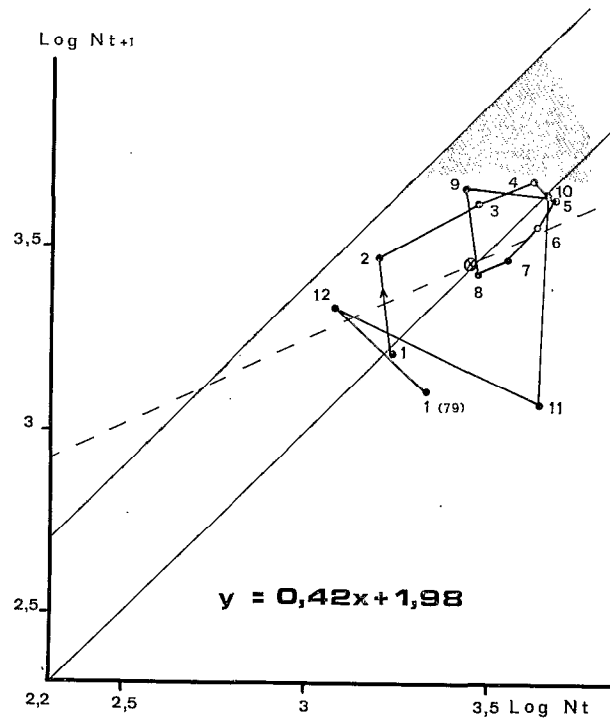


FIG. 7. — Courbe de Moran pour *G. palpatis*. Les numéros représentent les mois (1978-1979). La croix encadrée représente le centre de gravité du nuage de points.

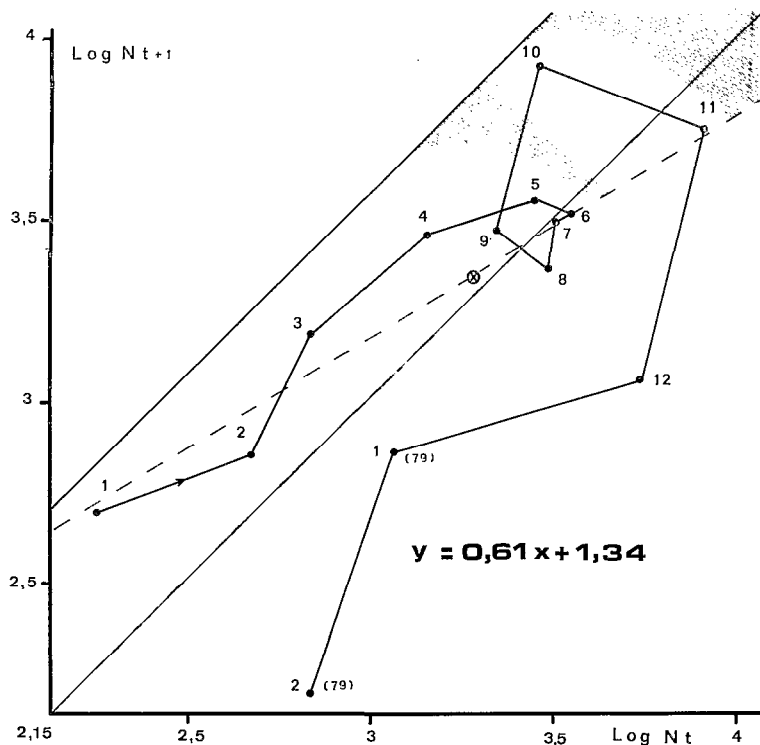


FIG. 8. — Courbe de Moran pour *G. pallicera*. Les numéros représentent les mois (1978-1979). La croix encadrée représente le centre de gravité du nuage de points.

TABLEAU II

Estimation * des captures mensuelles de *G. palpalis* et *G. pallicera* ($N = \text{effectifs}$) et taux d'accroissement net ($R = \frac{N(t+1)}{N_t}$) pour ces deux espèces (* Nombres calculés pour 12 pièges et 30 jours à partir des DAP).

mois (1978-1979)	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02	
<i>G. palpalis</i>	N	1710	1600	2930	4160	4690	4310	3560	2920	2690	4570	4330	1170	2160	1290
	R	0,94	1,83	1,42	1,13	0,92	0,83	0,82	0,92	1,67	0,95	0,27	1,85	0,60	
<i>G. pallicera</i>	N	180	492	708	1476	2856	3664	3288	3144	2304	2964	8520	5736	1776	708
	R	2,73	1,44	2,09	1,94	1,28	0,90	0,96	0,73	1,29	2,87	0,67	0,31	0,40	

4.5. SEX-RATIO

La figure 9 donne pour 15 mois les variations mensuelles du sex-ratio (pourcentage de femelles) pour *G. palpalis* et *G. pallicera*. On peut observer que les deux espèces sont en opposition de phase et présentent des valeurs pratiquement toujours supérieures à 50 %.

4.6. STRUCTURE DES ÉCHANTILLONS PAR GROUPES D'ÂGE

La structure par groupes d'âge de deux échantillons prélevés, l'un en décembre 1977 et l'autre en décembre 1979 (ce dernier après 2 ans de piégeage continu) est donnée dans le tableau III. Les deux échantillons ne diffèrent pas significativement

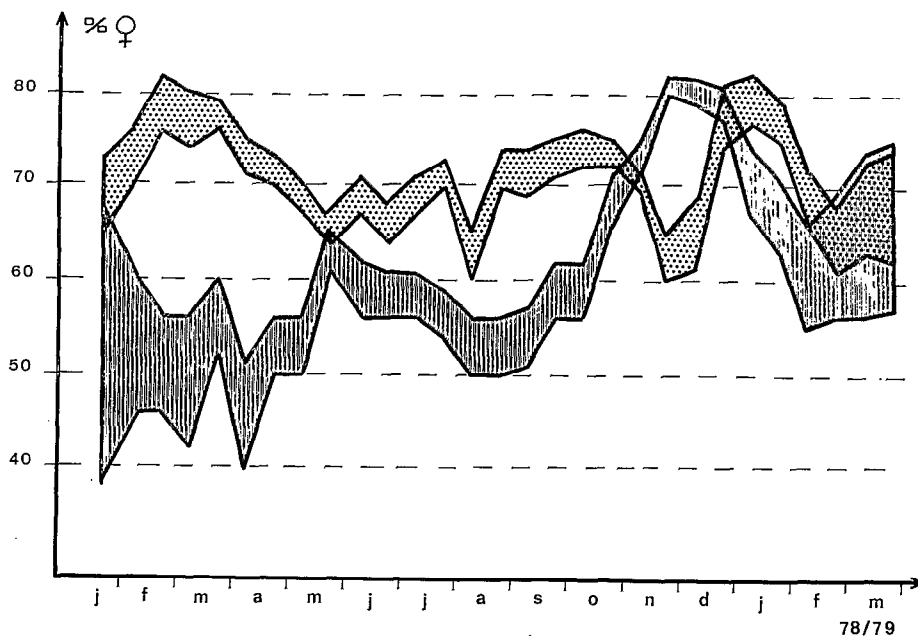


FIG. 9. — Variations du sex-ratio, exprimé en pourcentage de femelles de *G. palpalis* (bande pointillée) et *G. pallicera* (bande hachurée) au cours du cycle annuel 1978-1979. La largeur de la bande correspond à l'intervalle de confiance à 5 %.

TABLEAU III

Structure par groupe d'âge physiologique des femelles de *G. palpalis* avant et pendant l'expérimentation (décembre 77 et 79).
* : vieilles pares (groupes donnés à 4 n cycles d'ovulation près)

PERIODES	Groupes d'âge (en pourcentage du total)								TOTAL DISSEQUE	r1	r2	TAUX DE survie	AGE MOYEN
	0	I	II	III	IV*	V*	VI*	VII*					
Décembre 77	39	16	9	8	11	7	6	4	140	0,976	0,944	0,97	24
Décembre 79	26	10	12	9	13	12	9	7	97	0,978	0,939	0,98	33

(χ^2 à 7 ddl = 8,39). L'ajustement des données à une courbe de survie de type exponentielle est effectué en appliquant la méthode mentionnée au § 3.2. Les coefficients r_2 pour l'ajustement de l'ensemble des groupes sont très significatifs ($P < 0,001$). Les taux de survie calculés pour une période interlarvaire de 10 jours sont respectivement 0,97 et 0,98. Le second de ces taux, très élevé, est à rapprocher du coefficient R du tableau II ($R = 1,85$) qui est la valeur maximale du taux d'accroissement net observée durant l'année 1979.

4.7. PRÉFÉRENCES ALIMENTAIRES

Dans la figure 10 sont montrés les résultats de l'analyse des repas de sang résiduels des trois espèces. Les bovidés constituent la majeure partie des repas pour *G. p. pallicera* et *G. nigrofusca*. Suidés et reptiles représentent une faible proportion des hôtes de *G. palpalis* et *G. pallicera*; ces deux dernières espèces ont un spectre d'hôtes identiques mais *G. palpalis* est plus anthropophile que *G. pallicera*.

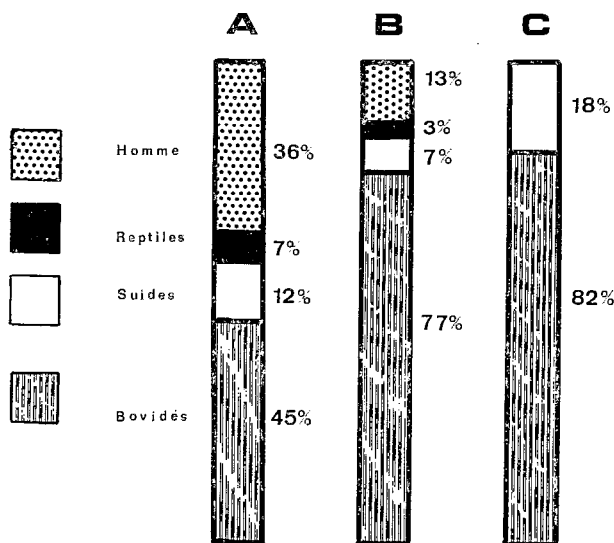


FIG. 10. — Origine des repas de sang pris dans la zone de plantation étudiée. A : *G. palpalis*, B : *G. pallicera*, C : *G. nigrofusca*.

5. Interprétation

5.1. ÂGE ET SURVIE

Les deux échantillons de *G. palpalis* pris à deux ans d'intervalle présentent une composition

par groupes d'âge identique et bien équilibrée. Des résultats similaires ont été observés avec *G. pallicera* (Gouteux et Laveissière, 1982). Les plantations sont donc des lieux où toutes les couches d'âge d'une population sont représentées. Les glossines se reproduisent sur place comme le prouve la découverte de pupes des groupes *palpalis* et *fusca* en toutes saisons. Les palmiers à huile (*Elaeis guineensis*) sont particulièrement appréciés comme lieux de larviposition. Les pupes sont uniformément réparties dans les plantations de caféiers mais sont situées en lisière dans les cacaoyères.

Challier et Gouteux (1980) avaient déjà montré que les plantations hébergent des populations complètes quant à leur composition en groupes d'âge alors que d'autres types d'habitats hébergent plus particulièrement certaines catégories d'âge, comme par exemple la périphérie des villages où dominent les femelles âgées.

5.2. ACTION DES FACTEURS INDÉPENDANTS DE LA DENSITÉ

Les facteurs indépendants de la densité sont essentiellement des facteurs climatiques. On accorde généralement à ces facteurs abiotiques une grande importance dans la régulation des populations naturelles de tsétsés (Ruxton, 1955).

Les précipitations constituent un des éléments climatiques les plus importants (Arlery *et al.*, 1973). Cependant les relations observées entre les densités apparentes et la pluviométrie ne sont pas évidentes pour le premier cycle annuel (1978-79). Elles le sont beaucoup plus pour le second (1979-80). La différence entre ces deux années en ce qui concerne les densités est frappante : les maximums observés pour *G. palpalis* atteignent 20 en 1978-79 alors qu'ils ne dépassent pas 9 en 1979-80. Il est donc possible d'expliquer le profil complexe observé pour *G. palpalis* en 1978-79 en faisant intervenir les facteurs dépendants de la densité (biotiques). Cependant, en faisant abstraction des détails, on retrouve pour ce cycle qui correspond à une année climatique normale, les mêmes grandes lignes qu'a observées Foster (1964) en zone forestière du Libéria, sur la même espèce. Ces grandes lignes se caractérisent par une augmentation des densités en début de saison des pluies (mars-avril) puis une décroissance lente jusqu'aux fortes pluies de septembre-octobre, après lesquelles se produit à nouveau un pic de forte densité. Les populations atteignent ensuite leur minimum pendant la saison sèche. Van Wettere (1975) a observé sur *G. palpalis palpalis* dans le bloc forestier zaïro-gabonais

(Mongo, Bas-Zaïre) les mêmes liaisons avec les variations climatiques dont le cycle annuel diffère de celui d'Afrique occidentale (ces deux auteurs ont utilisé la capture au filet).

Les relations densité-pluviométrie ne peuvent être qu'approximatives, car les précipitations interviennent d'une manière complexe dans la détermination de l'écoclimat. Ainsi, si la pluie a pour effet d'augmenter la quantité de rayonnement solaire reçue au sol, par augmentation de la transparence atmosphérique après les précipitations, elle a également pour effet d'atténuer l'échauffement de l'air par le sol refroidi par l'évaporation.

C'est dans les zones de savane où le climat subit des extrêmes inconnus en zone forestière, que les corrélations sont les plus évidentes. Nash (1937) a pu lier le cycle saisonnier de densité pour *G. tachinoides* et *G. morsitans* au déficit de saturation et à l'évaporation. Jackson (1944) a également trouvé une corrélation positive entre le taux de mortalité des mâles de *G. morsitans* et le déficit de saturation.

À Vavoua, en zone de terroir, il a été observé une corrélation entre le taux de survie et la tension de vapeur à 16 h. Le taux de survie maximal observé est de 0,988 en saison des pluies, avec une température maximale de 25-27°C et une humidité relative minimale de 60-70 % (Gouteux et Laveissière, 1982).

5.3. ACTION DES FACTEURS DÉPENDANTS DE LA DENSITÉ

Les facteurs dépendants de la densité forment un ensemble hétérogène et complexe, mettant en jeu soit des processus intrinsèques d'auto-régulation, soit des processus compliqués d'interactions avec d'autres êtres vivants, par exemple les hôtes, les prédateurs ou les parasites (phénomènes de rétro-action indirecte). Ces facteurs font tendre la population vers une situation d'équilibre, alors que les facteurs indépendants de la densité perturbent cette situation.

L'analyse des courbes de Moran montre que *G. palpalis*, espèce dominante de cette zone anthropique, est également l'espèce la plus sensible aux facteurs dépendants de la densité. L'analyse graphique (fig. 7) montre en effet que cette espèce présente deux décroissances successives en saison des pluies coupant presque au même point la ligne d'équilibre. Cela pourrait correspondre au moment où la population a atteint la densité maximale compatible avec l'environnement (zone hachurée sur la fig. 7). À partir d'une densité voisine de 3,5 (exprimée en logarithme des effectifs), ces popula-

tions seraient auto-régulées par une mortalité-émigration dépendant presque uniquement de la densité. Les facteurs abiotiques n'interviendraient que bien après, en novembre, janvier et février, en diminuant directement le taux de survie des glossines par les conditions climatiques défavorables.

Si pour *G. palpalis*, la densité de 3,5 semble marquer la charge biotique maximale, ce n'est pas le cas pour *G. pallicera* qui parallèlement à la décroissance de *G. palpalis* atteint une densité proche de 4 en octobre. Les périodes d'inflexion où l'indice d'accroissement net R devient inférieur à 1 sont, pour *G. pallicera*, toujours décalées par rapport à celles de *G. palpalis* (tabl. II). Pour *G. palpalis*, ces périodes se situent entre les mois 04-05 (première boucle) et 09-10 (deuxième boucle) et pour *G. pallicera* entre 05-06 (première boucle) et 10-11 (deuxième boucle). Ce décalage suggère une relation entre les densités des deux espèces.

Comme *G. palpalis* est l'espèce dominante (55 % du total des captures contre 35 % pour *G. pallicera*) il est logique de penser que les densités de *G. pallicera* subissent l'influence des densités de *G. palpalis* et non le contraire. C'est précisément ce que l'on trouve avec les courbes de Moran : si l'on étudie la corrélation des densités de *G. pallicera* $N(t+1)$ en fonction des densités de *G. palpalis* $N(t)$ on a $r^2 = 0,77$ alors que l'inverse donne $r^2 = 0,03$. Dans le premier cas la liaison est très significative (11 ddl, $p < 0,001$). Il est possible de faire intervenir simultanément les densités des deux espèces en en prenant la moyenne. La figure 11 représente la régression de y en x, où y est la densité de *G. pallicera* au mois $t+1$ et x la moyenne géométrique des densités de *G. palpalis* et *G. pallicera* au mois t. Le coefficient de détermination r^2 est égal à 0,88 et la pente b à 1,13. Cela signifie qu'en faisant intervenir de cette façon la densité de *G. palpalis*, on peut expliquer 88 % de la variation totale des densités de *G. pallicera* et la quasi-totalité des variations dépendantes de la densité puisque maintenant la pente est pratiquement égale à 1.

L'examen du tableau II montre que le taux d'accroissement mensuel maximal est de 2 pour *G. palpalis* alors qu'il est de 3 pour *G. pallicera*. Cette différence suggère que les variations de densités sont liées à des phénomènes d'émigration-immigration et non à des taux de croissance intrinsèque des populations. Il a effectivement été trouvé par ailleurs que le « pouvoir de dispersion » est plus élevé pour *G. pallicera* que pour *G. palpalis* (Gouteux et al., 1982 b). Ceci explique également la

différence d'allure des courbes de Moran pour les deux espèces (fig. 7 et 8). Aux grandes variations de *G. pallicerca* s'opposent les variations comparativement plus faibles de *G. palpalis* autour du point moyen, de densité voisine de 3,5.

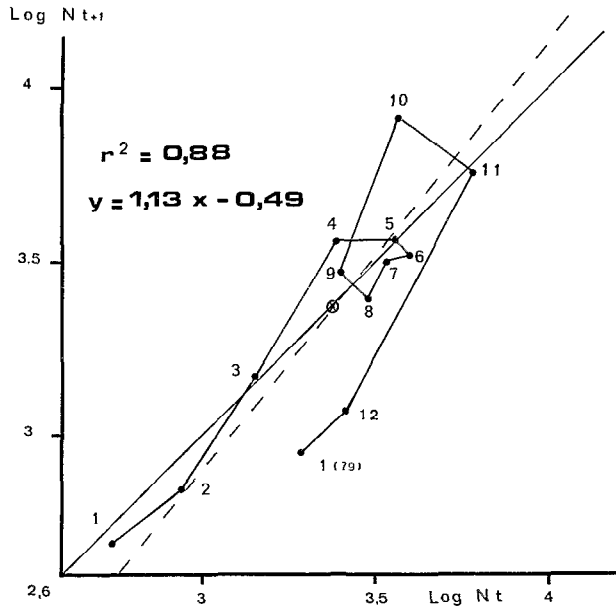


FIG. 11. — Courbe de Moran pour *G. pallicerca* avec en ordonnée : $\text{Log} [\text{effectif } G. \text{ palpalis } (t + 1) \times \text{effectifs } G. \text{ pallicerca } (t + 1)]^{1/2}$ et en abscisse : $\text{Log} [\text{effectif } G. \text{ pallicerca } (t)]$. Les numéros représentent les mois (1978-1979). La croix encadrée représente le centre de gravité du nuage de points.

L'année suivante (79-80), la courbe de Moran pour *G. palpalis* présente une augmentation de la pente par rapport à 1978-79 (l'équation est $y = 0,66x + 0,94$). Les faibles densités observées en 1979-80 entraînent une diminution des fluctuations et limitent par conséquent les mécanismes de régulation dépendant de la densité. On trouve en effet une étroite similitude entre le profil pluviométrique et les variations de densité (fig. 6). Il apparaît donc que la variation des densités est alors sous la dépendance essentielle des facteurs climatiques.

6. Discussion

6.1. SUR LA MÉTHODE DE CAPTURE

Les échantillons de population prélevés à l'aide

du piège biconique ne semblent pas présenter de biais majeurs ; la structure par groupes d'âge correspond en effet à ce que l'on attend d'un modèle théorique.

D'autre part, des expériences précédentes (Gouteux *et al.*, 1981 b, 1982 b) ont montré qu'il existe une corrélation très significative entre les DAP des différences espèces calculées à partir d'un piégeage de longue durée et leurs effectifs estimés par l'indice de Lincoln.

Cependant le piégeage agit directement sur les populations et il est légitime de se demander quelle est l'incidence de la méthode utilisée sur les résultats.

Contrairement à ce qui a été observé ailleurs, il n'a pu être mis en évidence ici d'effet à court ou long terme, ni sur les densités, ni sur la composition par espèce, ni sur l'âge physiologique des femelles. Ceci peut s'expliquer par le nombre relativement faible de pièges d'une part, leur disposition sur une surface restreinte (dans un cercle de 40 mètres de rayon, soit 1/2 ha) d'autre part et enfin par la nature même de la zone formant un très vaste ensemble de plantations où rien ne limite les populations de tsésés dans l'espace sinon leur capacité intrinsèque de dispersion.

D'après Utida (1953) et Slobodkin (1961) (*in* Dajoz, 1974), dans le cas d'une cohabitation de plusieurs espèces, la présence de prédateurs, sans préférence particulière pour l'une d'elles a pour résultat d'accroître la stabilité du système. L'absence d'effet apparent de cette expérience de piégeage sur les populations de glossines pourrait donc s'expliquer en assimilant les pièges à un type particulier de prédateur : immobile, insensible aux fluctuations de ses « proies » et ayant une action à peu près comparable et constante sur les différentes espèces de glossines. Dans cette hypothèse, les pièges seraient devenus partie intégrante de l'écosystème local, dont ils ne modifieraient pas l'équilibre mais au contraire le renforceraient.

Comme cela a déjà été souligné, il s'agit toujours dans cet article de densité apparente et non de densité réelle. Mais alors qu'un échantillonnage de courte durée peut donner des résultats variables en fonction de l'activité des glossines sous l'effet des conditions météorologiques, la permanence du piégeage sur une longue période atténue ces variations sans toutefois les éliminer. Le fait que l'on travaille sur les densités apparentes et non sur les densités réelles pourrait expliquer la diminution des densités observées au moment des fortes pluies. Les facteurs climatiques (vent,

luminosité, température) varient en effet saisonnièrement. Le rayonnement solaire notamment est relativement faible pendant la petite saison sèche (juillet) et l'acmé des pluies (août-septembre) (Monteny et Lhomme, 1980). Or l'activité des glossines est étroitement dépendante de ces facteurs climatiques (Gouteux, en préparation). Des discordances importantes entre les densités réelles et les densités apparentes (capture sur homme) ont par ailleurs déjà été signalées par Lancien *et al.* (1979), chez *G. fuscipes quanzensis* au Congo.

Il semble que la régulation des populations de tsétsés en fonction de leur densité se fasse surtout pendant les périodes d'activité des mouches, c'est-à-dire au niveau de l'occupation de l'espace et de la concurrence inter-spécifique. Une étude de l'effet dynamique du piégeage à court terme (Gouteux *et al.*, 1981 b) a en effet montré l'importance de ces phénomènes dont les mécanismes ne sont pas encore compris actuellement. Cependant ce type de régulation doit intervenir également au niveau des mouches au repos, qui constituent les proies de prédateurs non ailés comme les araignées (famille des Hersiliidae, par exemple).

En fait, le piégeage permanent nous renseigne sur les variations saisonnières de la fraction active de la population de l'écozone étudié (ici, la zone de plantation) ce qui d'un point de vue épidémiologique, est tout aussi intéressant que l'étude des densités réelles.

6.2. SUR LES MIGRATIONS DES GLOSSINES

Quelle est l'origine des vagues d'immigration de *G. palpalis* et *G. pallicera*, observées en fin de saison des pluies ? Ces « passages » de glossines constitués essentiellement par des femelles (à 70-80 %) peuvent atteindre des densités relativement élevées (DAP de 20 à 30 glossines/piège/jour) pendant plusieurs dizaines de jours. Plusieurs hypothèses peuvent être formulées : mouvements saisonniers dus à des stimuli climatiques ou à des mouvements aléatoires liés à des modifications du milieu d'origine anthropique ou accidentelle. Les deux hypothèses précédentes concernent des facteurs indépendants de la densité, mais il est plus vraisemblable que ces mouvements soient directement liés à la densité des mouches et constituent, ou un mode de régulation, ou une phase de dispersion, ou les deux à la fois. Fiske (1913) explique des phénomènes comparables par des « vols migratoires » des femelles. Ces vols seraient induits par la surabondance des individus pendant les périodes climatiquement favorables ; ils seraient à l'origine

de la colonisation de nouvelles zones « for the good of the species ».

7. Conclusion

On ignore tout du rôle vecteur de *G. pallicera*. On ne sait pas en particulier si cette espèce est un meilleur ou plus mauvais vecteur que *G. palpalis* au niveau du développement cyclique des souches locales de trypanosomes et, au cas où il existerait un réservoir animal à *T. brucei gambiense*, si la zoophilie de cette espèce ne la rend pas particulièrement dangereuse.

L'intérêt de cette étude pour l'épidémiologie de la maladie du sommeil est de montrer que, dans la zone où les médecins ont localisé le plus grand nombre de malades, *G. pallicera* peut avoir saisonnièrement une densité apparente supérieure à celle de *G. palpalis*. Dans cette même zone, le nombre de repas de sang pris sur homme (répartis sur un cycle annuel) est 2,7 fois plus élevé pour *G. palpalis* que pour *G. pallicera* et cela pour une densité globalement 1,6 fois plus forte. Cela signifie que lorsque les DAP de *G. pallicera* sont le double de celles de *G. palpalis*, l'importance du contact homme-mouche est comparable pour ces deux espèces. En conclusion, dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas exclu que *G. pallicera* puisse jouer un rôle dans la transmission de la maladie. Mais seul l'isolement, à partir de cette espèce, de souches de trypanosomes pathogènes pour l'homme, permettra de l'affirmer.

L'intérêt est ensuite de signaler les périodes à hautes densités glossiniennes et donc à risque de transmission accru. En effet, puisque le pourcentage de repas de sang pris sur homme est relativement constant toute l'année dans cette zone (Gouteux *et al.*, 1982 b), le nombre de piqûres par homme sera d'autant plus important que les densités apparentes des glossines (activité/agressivité) seront plus élevées.

Ces périodes se situeraient en octobre-novembre 1978 pour *G. palpalis* et en novembre-décembre pour *G. pallicera*, soit en fin de saison des pluies et début de la saison sèche.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier Michel Biriba et sa famille pour leur aide dans la réalisation de ce travail et le Dr. Albert Challier, initiateur de cette recherche, pour son importante contribution à l'amélioration de ce texte.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 6 octobre 1983

BIBLIOGRAPHIE

- ARLERY (R.), GRISOLLER (H.) et GUILMET (B.), 1973. — Climatologie, méthodes et pratiques. Gauthier-Villars, Paris.
- BUXTON (P. A.), 1955. — The natural history of tsetse flies. Lond. School trop. Med. Hyg., mémoire n° 10, Lewis, London.
- CHALLIER (A.), 1965. — Amélioration de la méthode de détermination de l'âge physiologique des glossines. Études faites sur *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949. *Bull. Soc. Path. exot.*, 58 : 250-259.
- CHALLIER (A.) et GOUTEUX (J.-P.), 1980. — Ecology and epidemiological importance of *Glossina palpalis* in the Ivory Coast forest zone. *Insect. Sci. Application*, 1 : 77-93.
- CHALLIER (A.) et LAVEISSIÈRE (C.), 1973. — Un nouveau piège pour la capture des glossines (Diptera, Muscidae) : description et essais sur le terrain. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XI, n° 4 : 251-262.
- DAJAZ (R.), 1974. — Dynamique des populations. Masson et C^{ie}, Paris, 301 p.
- FISKE (W. F.), 1913. — The bionomics of *Glossina*; a review with hypothetical conclusions. *Bull. Ent. Res.*, 4 : 95-111.
- FOSTER (R.), 1964. — Contributions to the epidemiology of human sleeping sickness in Liberia. Bionomics of the vector *G. palpalis* R.-D. in a savannah habitat in a focus of the disease. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 57 : 465-475.
- GOUTEUX (J.-P.), 1982. — Analyse des groupes d'âge physiologique des femelles de glossines. Calcul de la courbe de survie, du taux de mortalité, des âges maximal et moyen. Programmes réalisables sur HP 67/97 et 41. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XX, n° 3 : 189-197.
- GOUTEUX (J.-P.), CHALLIER (A.) et LAVEISSIÈRE (C.), 1981 a. — Modification et essais du piège à glossines (Diptera : Glossinidae) « Challier-Laveissière ». *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIX, n° 2 : 87-93.
- GOUTEUX (J.-P.), COURET (D.) et BICABA (A.), 1981 b. — Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase en Côte d'Ivoire. 2. Effectifs des populations et effets du piégeage. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIX, n° 3 : 209-222.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.), CHALLIER (A.) et STANGHELLINI (A.), 1981 c. — Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte d'Ivoire. 1. Présentation de la région de Vavoua. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIX, n° 3 : 199-207.
- GOUTEUX (J.-P.), CHALLIER (A.), LAVEISSIÈRE (C.) et STANGHELLINI (A.), 1982 a. — Le foyer de trypanosomiase humaine de Vavoua (République de Côte d'Ivoire). *Afr. Méd.*, 21 : 233-246.
- GOUTEUX (J.-P.), DONGO (P.) et COULIBALY (D.), 1982 b. — Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte d'Ivoire. 3. Dispersion et distribution des populations autour d'un village. *Tropenmed. Parasitol.*, 33 : 119-128.
- GOUTEUX (J.-P.) et LAVEISSIÈRE (C.), 1982. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 4. Dynamique de l'écodistribution en terroir villageois. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XX, n° 3 : 199-229.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.) et BOREHAM (P. F. L.), 1982 c. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 2. Les préférences trophiques de *G. palpalis* s.l. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XX, n° 1 : 3-18.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.) et BOREHAM (P. F. L.), 1982 d. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 3. Les préférences trophiques de *Glossina pallicera* et *G. nigrofusca*. Comparaison avec *G. palpalis* s.l. et implications épidémiologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XX, n° 2 : 109-124.
- JACKSON (C. H. N.), 1944. — The analysis of a tsetse-fly population. II. *Annals of Eugenics*, Cambridge, 12 : 176-205.
- LANCIEN (J.), MOLINIER (M.), CARNEVALE (P.) et FRÉZIL (J.-L.), 1979. — Dynamique d'une population isolée de *Glossina fuscipes quanzensis* au Congo. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XVII, n° 2 : 127-136.
- LEBRETON (J. D.), 1982. — Modèles dynamiques déterministes définis par des équations de récurrence : 59-98, in Modèles dynamiques déterministes en biologie, Masson, Paris.
- MAY (R. M.), 1981. — The dynamics of natural and managed populations : 5-29, in The mathematical Theory of the dynamics of Biological populations II. R. W. Hiorns et D. Cooke, Academic Press, London.
- MAY (R. M.) et OSTER (G. F.), 1976. — Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological model. *Amer. Natur.*, 110 : 573, 595.
- MONTENY (B. A.) et LHOMME (J.-P.), 1980. — Éléments de bioclimatologie, O.R.S.T.O.M., Abidjan.
- MORAN (P. A. P.), 1950. — Some remarks on animal population dynamics. *Biometrics*, 6 : 250-258.
- NASH (T. A. M.), 1937. — Climate, the vital factor in the ecology of *Glossina*. *Bull. Ent. Res.*, 28 : 75-130.
- PIELOU (E. C.), 1974. — Population and community ecology : Principles and methods. Gordon and Breach, New York, 425 p.
- ROGERS (D.), 1969. — Tsetse population dynamics and distribution : a new analytical approach. *J. Anim. Ecol.*, 48 : 825-849.
- SOUTHWOOD (T. R. E.), 1981. — Stability in field populations of insects : 31-4 in The mathematical Theory of the dynamics of biological populations. II. R. W. Hiorns et D. Cooke, Academic Press, London.
- STANGHELLINI (A.) et DUVALLET (G.), 1981. — Épidémiologie 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.
- VAN WETTERE (P.), 1975. — A study on the ecology of *Glossina palpalis palpalis* (Rob.-Desv., 1930) in lower Zaïre in connection with the epidemiology of human sleeping sickness caused by *Trypanosoma brucei gambiense*. Proefschrift, Faculteit der Diergeneeskunde, Rijksuniversiteit Utrecht, The Netherlands, (12 +) 282 p.

ANNEXE

Courbe de Moran

Malgré la complexité des phénomènes de régulation des populations par les facteurs dépendants de la densité, une approche mathématique simple est néanmoins possible.

Il s'agit du calcul de la régression linéaire entre les densités (= effectifs) de périodes « t » successives : $N_{(t+1)} = f(N_t)$. La forme logarithmique, appelée « courbe de Moran » (Moran, 1950), présente l'avantage de stabiliser la variance.

En cas de mortalité indépendante de la densité, on aurait une relation $N_{(t+1)} = a N_t$ ou $\log N_{(t+1)} = \log N_t + \log a$ où a est une constante d'où une pente de la droite égale à 1. Si la pente b de la droite de régression est différente de 1, cela signifie que des facteurs dépendants de la densité interviennent et que b est également une fonction de N_t : $N_{(t+1)} = a (N_t)^b$ ou $\log N_{(t+1)} = b \log N_t + \log a$.

D'après Dajoz (1974), la pente b de la droite ajustée en coordonnées logarithmiques fournit donc une indication de l'importance des facteurs dépendants de la densité. Rappelons que $b = \frac{\text{covariance}(x, y)}{\text{variance}(x)}$.

Cependant, Pielou (1974) a montré que les valeurs de la pente sont très sensibles aux variations aléatoires de l'échantillonnage. Cette méthode ne permet qu'une approximation, d'autant meilleure que les variations stochastiques sont plus faibles. L'obtention de valeurs comparables pour *G. pallicera*, *G. nigrofusca* et *G. fusca* (b = 0,6) semble valider l'utilisation de cette méthode dans la présente étude.

Le choix d'une période t d'un mois pour les tsétsés a été justifié par Rogers (1969). Une période plus courte a pour effet d'aligner la courbe sur la ligne d'équilibre : pour *G. palpalis*, en utilisant des périodes de 10 jours, on trouve une pente de 0,78 au lieu de 0,66 avec 37 ddl contre 11 ddl pendant le cycle annuel 1979-1980.

Pour une revue des nombreux modèles mathématiques basés sur l'équation reliant la population de la génération t + 1 à la population de la génération t : $N_{t+1} = F(N_t)$, voir May et Oster (1976), voir également May (1981), Southwood (1981) et surtout Lebreton (1982).