

**La limite géographique entre  
les sous-espèces  
*Glossina palpalis palpalis*  
(Rob.-Desv.) et  
*G. palpalis gambiensis* Vanderplank  
(Diptera : Glossinidae)  
en Afrique occidentale <sup>(1)</sup>**

Albert CHALLIER <sup>(2)</sup>, Jean-Paul GOUTEUX <sup>(3)</sup>  
Marc COOSEMANS <sup>(4)</sup>

---

**Résumé**

*L'étude biométrique de la tête des paramères de Glossina palpalis palpalis et de G.p. gambiensis sur des échantillons récoltés dans quatorze pays africains a permis aux auteurs de localiser la limite géographique entre les deux sous-espèces en Afrique occidentale. La limite actuelle est expliquée en fonction de la végétation, de facteurs paléoclimatiques et du réseau hydrographique, ainsi que par le fait que les deux sous-espèces pourraient se croiser en donnant soit des hybrides pleinement fertiles, soit des hybrides mâles stériles. Les auteurs indiquent les régions qu'il faudrait prospector pour trouver la limite précise entre les sous-espèces et proposent une méthode d'investigation. Le statut taxinomique des sous-espèces est discuté.*

**Mots-clés :** Glossines — *G. palpalis palpalis* — *G. palpalis gambiensis* — Paramères — Limite géographique — Taxinomie — Afrique occidentale.

---

**Summary**

THE GEOGRAPHICAL LIMIT BETWEEN THE SUBSPECIES *Glossina palpalis palpalis* (ROB.-DESV.) AND *G. palpalis gambiensis* VANDERPLANK (DIPTERA : GLOSSINIDAE) IN WEST AFRICA. *Biometrical studies of the head of the inferior claspers of Glossina palpalis palpalis and G.p. gambiensis in samples collected from fourteen African countries enabled the authors to draw the outlines of the geographical limit between both subspecies in West Africa. The present limit is tentatively explained from vegetation, palaeoclimate and river systems ; and from the fact that the subspecies interbreed to produce either fully fertile hybrids or sterile male hybrids. The authors indicate areas to be surveyed in order to find out the accurate limit between the subspecies and propose a method of investigation. The taxonomic status of the subspecies is discussed.*

**Key words :** Tsetse flies — *Glossina palpalis palpalis* — *G. palpalis gambiensis* — Inferior claspers — Geographical limit — Taxonomy — West Africa.

---

(1) Cette étude a été effectuée dans le cadre des accords passés entre l'O.R.S.T.O.M. et l'O.C.C.G.E.

(2) Entomologiste médical O.R.S.T.O.M., 70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy.

(3) 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.

(4) Mission d'Assainissement de la Plaine de la Ruzizi, B.P. 337, Bujumbura, République du Burundi.

## 1. Introduction

*Glossina palpalis* a été considérée pendant longtemps comme une seule espèce dont Newstead (1910) a séparé *G. fuscipes*. Plus tard, Vanderplank (1949) considéra *G. palpalis* comme une espèce composée de cinq sous-espèces, y compris celles appartenant actuellement à *G. fuscipes*. Selon cet auteur *G.p. gambiensis* se rencontre au Sénégal, en Gambie et en Sierra Leone et *G.p. angolensis* en Angola, tandis que *G.p. palpalis* et les formes intermédiaires occupent l'aire géogra-

phique comprise entre celles des sous-espèces précédentes. Machado (1954), qui fit des études précises sur les génitalia, a établi le statut taxinomique maintenant reconnu unanimement : *G. fuscipes* comprend trois sous-espèces et *G. palpalis* deux : *G.p. palpalis* (Rob.-Desv., 1830) et *G.p. gambiensis* Vanderplank, 1949. Cet auteur a reconnu l'existence de variations clinales et de formes intermédiaires entre les sous-espèces.

La collecte d'un grand nombre d'échantillons dans quatorze pays africains, à travers l'aire de répartition des sous-espèces de *G. palpalis* nous a incité à entreprendre une étude biométrique des génitalia mâles et femelles. Étant donnée l'importance de ces sous-espèces de glossines comme vecteurs de la maladie du sommeil et de trypanosomiasés animales, nous avons jugé bon de publier un premier article sur la limite entre les deux sous-espèces de *G. palpalis* ; cela permettra aux entomologistes travaillant en Afrique de l'ouest de préciser la sous-espèce rencontrée sur leurs terrains d'études.

## 2. Matériel et méthodes

Les détails sur les techniques d'enquêtes, de capture, de montage et de mesure des génitalia seront exposés dans des articles ultérieurs. Dans le présent article nous ne considérons que les résultats de l'étude biométrique portant sur la largeur de la tête des paramères (ou claspers inférieurs, forcipules inférieurs) chez le mâle (fig. 1). Ce caractère s'est avéré suffisant pour distinguer facilement les deux sous-espèces. L'unité de mesure du micromètre oculaire ( $1 \text{ U} = 3,23 \mu\text{m}$ ) est utilisée dans cet article sans conversion en unité métrique afin d'éviter les décimales et de faciliter les comparaisons.

## 3. Résultats

Les données détaillées par localité d'échantillonnage et leur analyse seront traitées dans des articles ultérieurs. Dans la figure 2 sont montrées, pour chaque pays ou région, l'étendue et la taille de l'ensemble des échantillons ainsi que les moyennes des différents échantillons ; dans les pays où coexistent les deux sous-espèces les échantillons ont été groupés par sous-espèce sauf pour le transect Séguéla-Vavoua en Côte d'Ivoire (données par point de piégeage).

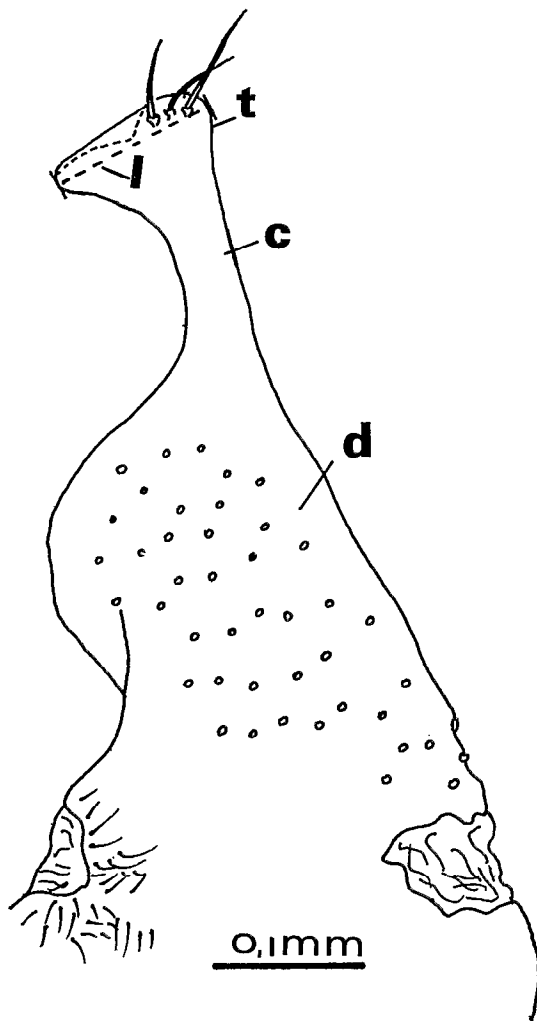


FIG. 1. — Paramère d'un spécimen de *G.p. palpalis* capturé dans la région de Vavoua, Côte d'Ivoire (t : tête ; c : col ; d : corps ; l : largeur de la tête)

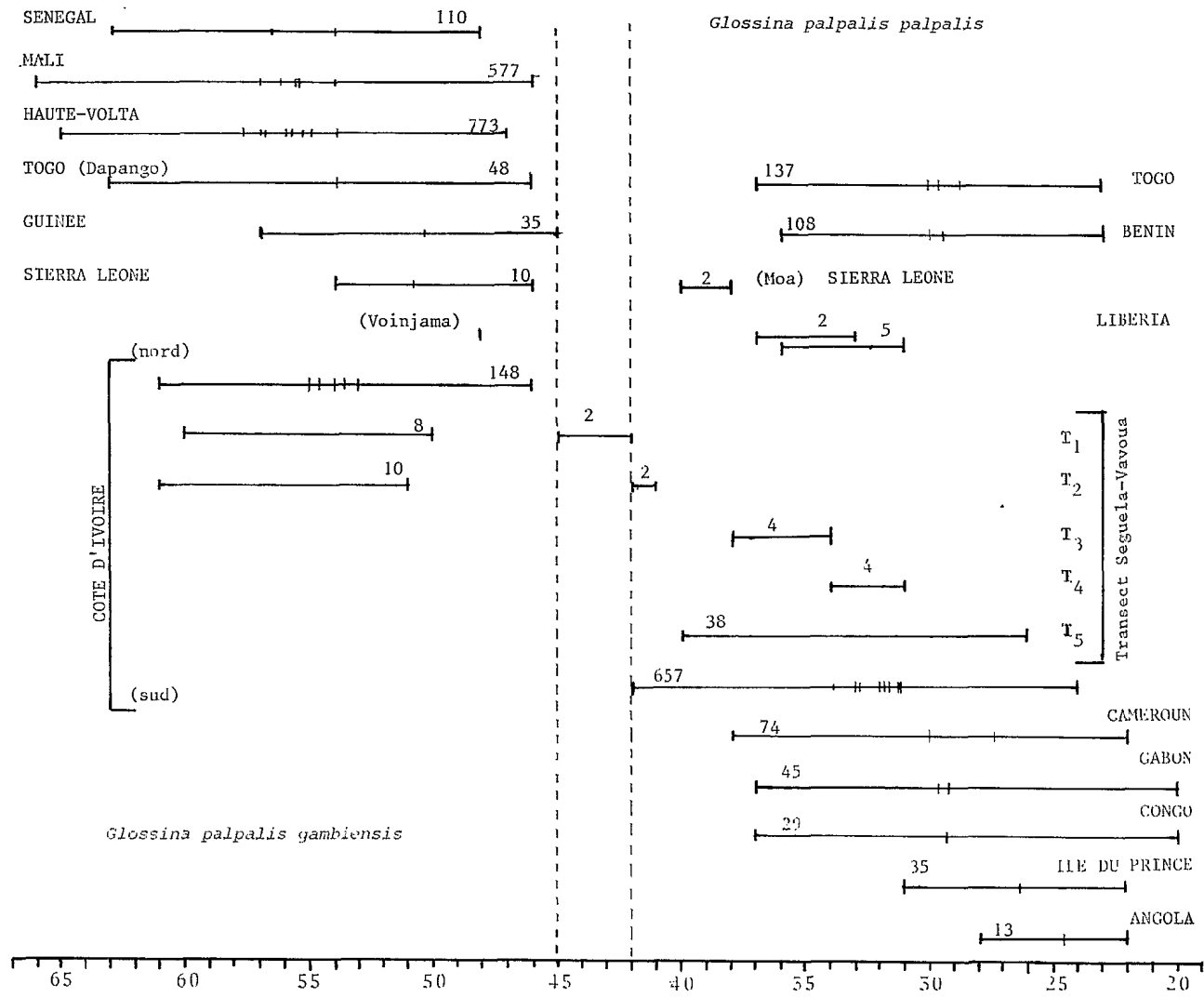


FIG. 2. — Diagramme montrant les caractéristiques (étendue, moyennes, effectif) des échantillons de *G.p. palpalis* et de *G.p. gambiensis* groupés par pays ou région (lieux de piégeage T1 à T5 pour le transect Séguela-Vavoua, 36 km); division du micro-mètre oculaire prise comme unité de mesure

Calh. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol., vol. XXI, n° 4, 1983 : 207-220

Dans l'aire de répartition géographique de *G.p. gambiensis*, 1 719 têtes de paramères se situent entre 45 et 66 unités de mesure, avec des moyennes qui souvent diffèrent significativement entre échantillons.

Dans l'aire de répartition de *G.p. palpalis*, 1 153 têtes de paramères se situent entre 20 et 42 unités de mesure, avec aussi des moyennes qui diffèrent significativement.

Il n'y a aucun recouvrement des étendues des valeurs observées pour les deux sous-espèces. Un spécimen seulement, provenant du transect Séguéla-Vavoua (point de piégeage T1, fig. 2) présente un paramère avec une largeur de tête intermédiaire entre celles observées chez les deux sous-espèces ; l'autre paramère se situe à la limite supérieure de l'étendue des valeurs de *G.p. palpalis*.

Les spécimens récoltés en Sierra Leone, dans les régions de Batkanu et de Bo (fig. 3) sont tous

des formes *gambiensis*, tandis que ceux capturés près de Daru sur le fleuve Moa sont tous des formes *palpalis*.

Toutes les mouches capturées au Liberia appartiennent à *G.p. palpalis* à l'exception d'un mâle provenant de la région de Voinjama, localité située dans le nord-ouest du pays, et qui est nettement un spécimen de forme *gambiensis*.

En Côte d'Ivoire, tous les mâles récoltés dans la région de Touba (fig. 4) sont des formes *gambiensis*. À l'intérieur du triangle Séguéla-Mankono-Vavoua (fig. 5) les mâles capturés aux croisements de la route Séguéla-Mankono et de la Marahoué d'une part et du Fon d'autre part, sont des formes *gambiensis*. Le long du transect Séguéla-Vavoua (36 km), l'échantillon du point de piégeage T1, le plus septentrional, ne produit que des spécimens de *G.p. gambiensis* à l'exception de la forme intermédiaire mentionnée plus haut. Au point de pié-

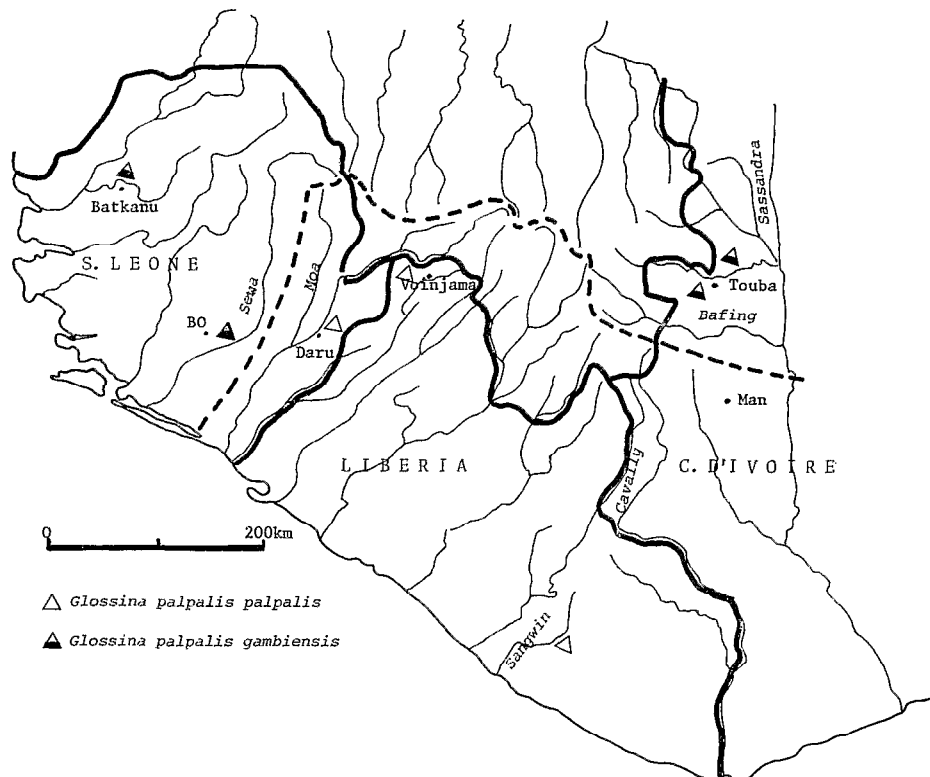


FIG. 3. — Carte de la Sierra Leone, du Liberia et d'une partie de la Côte d'Ivoire montrant la localisation des captures des sous-espèces de *G. palpalis*, la limite septentrionale de la forêt dense humide (pointillé) et la limite probable entre les sous-espèces (tirets)

geage T2, outre des spécimens de *G.p. gambiensis*, un spécimen de *G.p. palpalis* a été pris. Dans le reste du pays (fig. 6) les échantillons les plus septentrionaux ne comprenant que des spécimens de *G.p. palpalis* ont été récoltés : près de Béoumi sur le Bandama blanc, au croisement de la rivière Soun-gourou avec la route M'Bahiakro-Bouaké et dans la région de Sérébou-Groumania, le long de la Comoé.

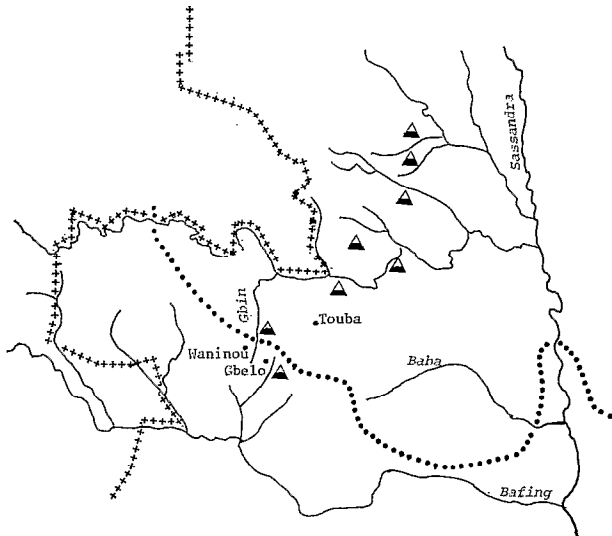


Fig. 4. — Carte montrant les lieux de piégeage des sous-espèces de *G. palpalis* dans les régions de Touba et de Ségoula, Côte d'Ivoire ; limite méridionale du domaine sub-soudanien (pointillé)

L'examen d'échantillons récoltés au nord-Togo lors de diverses enquêtes entomologiques (Challier et Dedewanou, 1968 ; Eyraud et Ouedraogo, 1969 ; Laveissière et Dedewanou, 1971) dans la région de Dapango-Mango (fig. 7) ne révèle la présence que de *G.p. gambiensis*. Une femelle capturée par Itard (1968) près de Nabougou sur la Koumangou et envoyée aux auteurs, est un spécimen *palpalis*. L'aire géographique comprise entre la Koumangou et les points de capture de *G.p. gambiensis* les plus méridionaux ne fournit que des spécimens de *G. tachinoides* Westw. (Itard, 1968).

L'examen des échantillons récoltés dans le nord du Bénin lors de diverses enquêtes entomologiques (Hamon et Ochoumare, 1969 ; Eyraud et

Mahamane, 1969 ; Laveissière, 1971 et 1975) ne révèle que la présence de *G.p. palpalis*. Les localités les plus septentrionales sont situées le long d'une ligne croisant la tête des tributaires de la Pendjari ; au-delà de cette ligne ne semble exister que *G. tachinoides*.

A défaut de matériel en provenance du Ghana, il importe de citer le travail de Machado (1954) qui a examiné les préparations de Vanderplank à la London School of Hygiene and Tropical Medicine. Cet auteur mentionne des formes *gambiensis* sur le Bekpon, dans la région de Wa-Lawra dans le nord-ouest du pays ; des formes « *gambiensis* trans. *palpalis* » sur le Tain près de Wenchi, sur la Mwali dans la région de Salaga, ainsi que près de Tamaklav et d'Ejura ; tandis que des formes « *palpalis* trans. *gambiensis* » ont été récoltées dans les régions de Koforidua et Tayo-Kumasi (fig. 8).

#### 4. Discussion

##### 4.1. EXISTENCE DE FORMES INTERMÉDIAIRES

Le seul spécimen qui pourrait être une forme intermédiaire entre les deux sous-espèces a été capturé au point T1 du transect Ségoula-Vavoua en Côte d'Ivoire. Vanderplank (1949) a signalé des formes intermédiaires du crochet des cerques chez les spécimens capturés de la Sierra Leone au Ghana. Il a observé, en outre, que des spécimens de *G.p. palpalis* du Nigeria se croisent normalement avec ceux du Ghana. Machado (1959) a précisé que ces spécimens provenaient, les uns de Kaduna dans le nord du Nigeria, les autres de la région de Tamale dans le centre du Ghana. A la lumière de nos résultats il se pourrait que la région de Tamale soit en fait dans l'aire de répartition de *G.p. palpalis*, ce qui jetterait quelque doute sur la réalité d'un croisement entre sous-espèces. Cependant, Southern (1981) a pu croiser les deux sous-espèces au laboratoire ; il a observé que la progéniture hybride apparaît au taxinomiste comme un phénotype intermédiaire ; la majorité des hybrides femelles ont été pleinement fertiles tandis que tous les mâles hybrides ont été stériles ; de plus, les mâles hybrides n'avaient pas perdu leur capacité à copuler et étaient souvent si violents qu'ils tuaient leur partenaire.

Southern (1981) a croisé des spécimens de *G.p. gambiensis* de Haute-Volta avec des spécimens de *G.p. palpalis* soit du Nigeria, soit du Zaïre

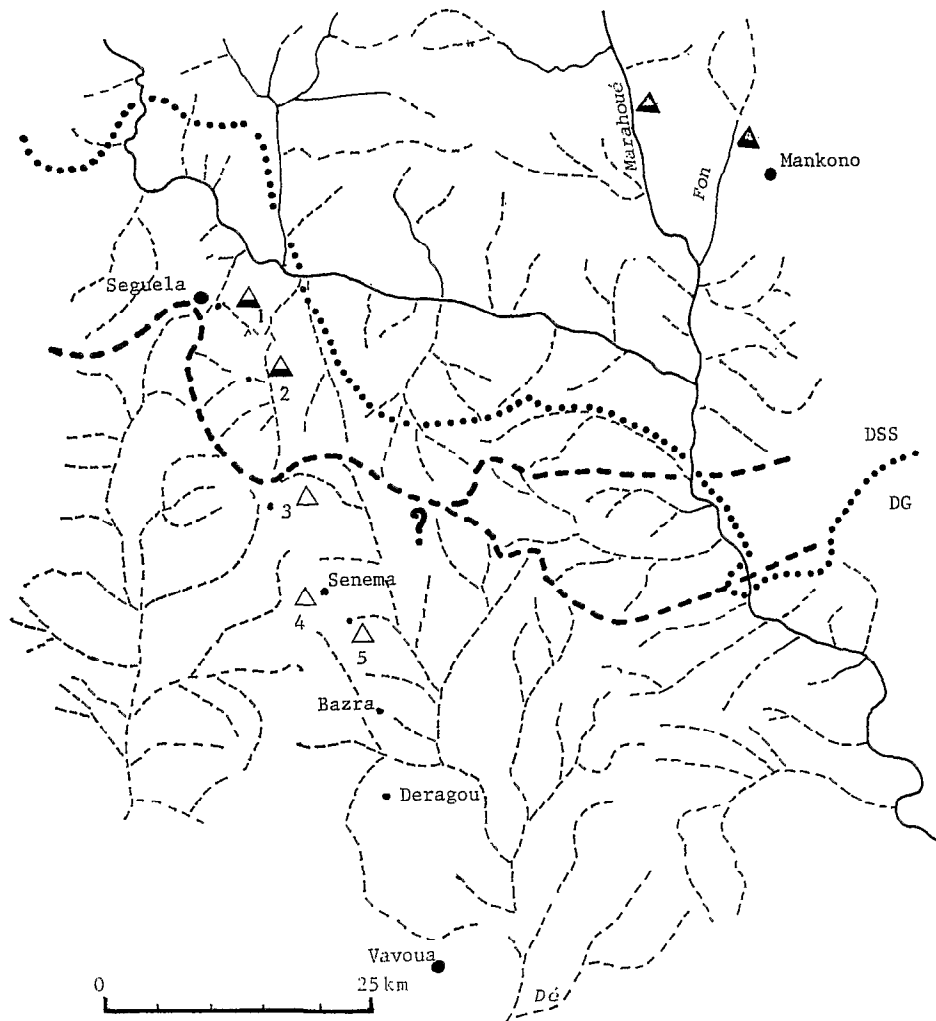


FIG. 5. — Carte montrant les lieux de capture des sous-espèces de *G. palpalis* dans le triangle Ségoula-Mankono-Vavoua, Côte d'Ivoire ; T1 à T5 : lieux de piégeage le long du transect Ségoula-Vavoua ; limite du domaine sub-soudanien (DSS) et du domaine guinéen (DG) en pointillé ; limite probable entre les sous-espèces (tirets)

(ce n'est pas précisé) mais nous ne savons pas encore ce que donnerait un croisement entre des spécimens des deux sous-espèces originaires de deux localités proches l'une de l'autre et situées près de la limite. On peut donc présumer que le long de cette limite la situation résulte soit de croisements avec stérilité des mâles hybrides (cf. expériences de Southern) soit de croisements normaux.

Dans le premier cas, les deux sous-espèces se croisent pour donner des femelles hybrides qui à leur tour s'accouplent : soit avec des mâles homozygotes (*gambiensis* et *palpalis*) pour donner, en croisement de retour, 50 % d'hétérozygotes, soit avec des mâles hybrides pour donner des croisements stériles. Une forte proportion des croisements est donc stérile et agit sur la population locale comme un facteur de mortalité supplé-

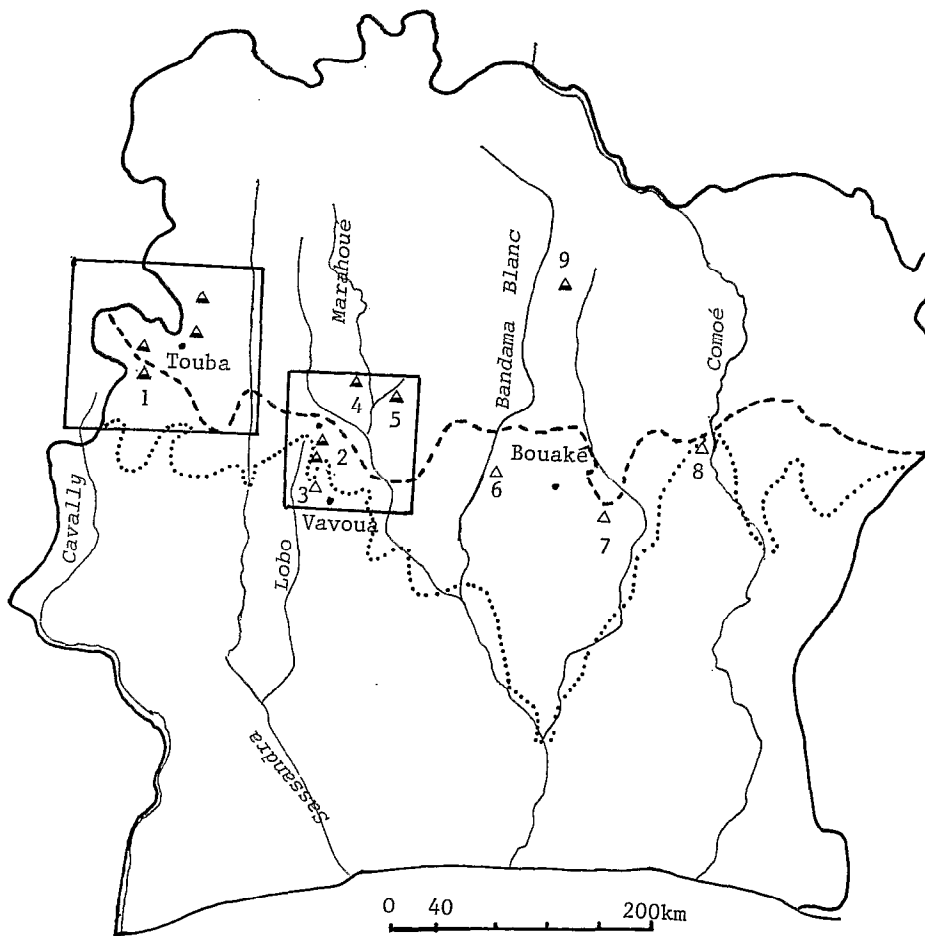


FIG. 6. — Carte de Côte d'Ivoire montrant les principaux lieux de capture des sous-espèces de *G. palpalis* ; limite septentrionale de la forêt dense humide (pointillé) ; limite entre les domaines sub-soudanien et guinéen (tirets) ; localités de capture ou piégeage : 1 Gbélo, 2 et 3 transect Séguéla-Vavoua, 4 route Séguéla-Mankono sur la Marahoué et 5 sur le Fon, 6 Béoumi, 7 Soungourou, 8 Sérébou-Groumania, 9 Tafié (limite des zones de végétation d'après Guillaumet et Adjanohoun, 1971)

mentaire. Ce dernier, en raison du faible taux de reproduction des glossines, provoquerait donc une involution localisée de la population s'il n'y avait pas un apport constant d'homozygotes des aires des deux sous-espèces, de chaque côté de la limite. La ceinture d'hybridation serait donc une très mince bande. Cette éventualité expliquerait l'unique spécimen intermédiaire récolté ; pour capturer un nombre significatif d'intermédiaires il faudrait échantillonner la ceinture d'hybridation et, partant, la connaître très précisément.

Dans le second cas, les populations aux envi-

rons de la limite (qui ne pourrait être définie comme une simple ligne) comprendraient des formes intermédiaires réparties dans une zone d'intergradation secondaire (voir plus loin l'histoire paléoclimatique) telle que la définit Mayr (1974) : « une ceinture hybride entre des populations qui se sont différenciées pendant une période d'isolement précédente ». Cette situation ne pourrait être vérifiée que par une étude complémentaire dans la zone potentielle d'intergradation qui peut être délimitée par les localités d'échantillonnage actuellement disponibles.

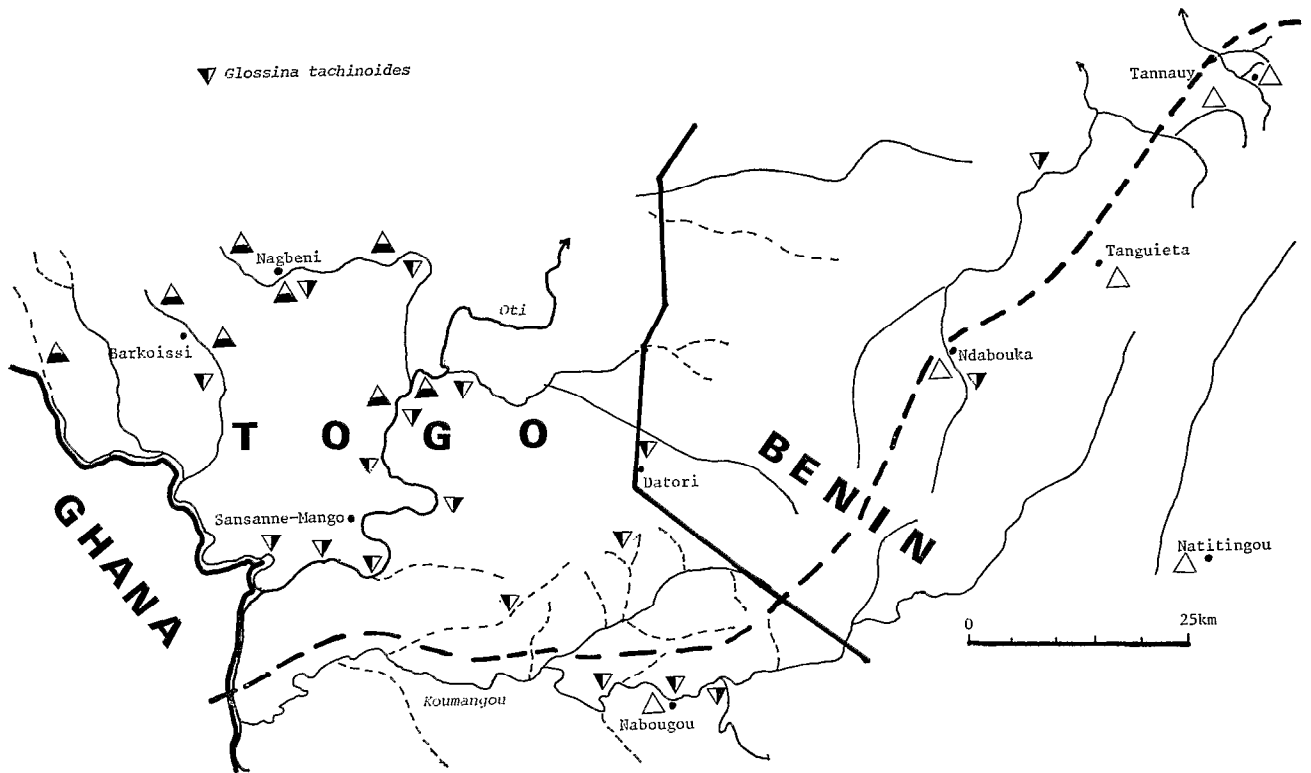


FIG. 7. — Carte montrant les lieux de capture des sous-espèces de *G. palpalis* et de *G. tachinoides* dans le nord du Togo et du Bénin ; limite probable entre les sous-espèces (tirets)

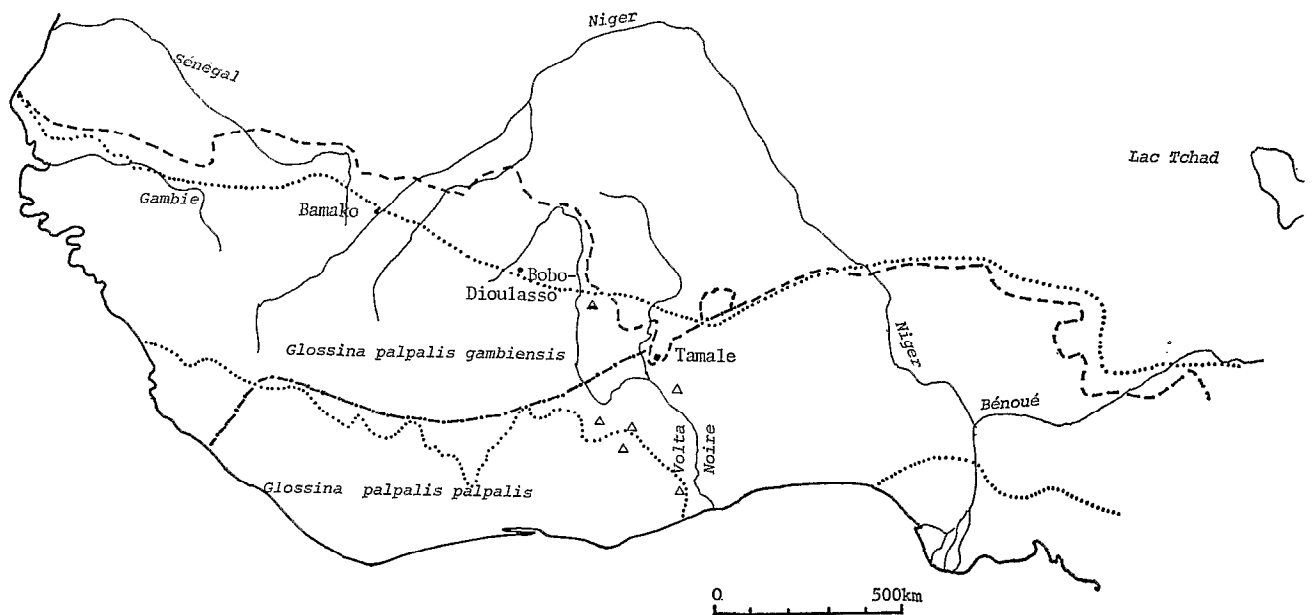


FIG. 8. — Carte de l'Afrique occidentale montrant la limite probable des sous-espèces de *G. palpalis* d'après les figures précédentes complétées par les données de la carte de l'O.U.A. (Ford et Katondo, 1976) et de Machado (1955) ; limite entre savane subsaharienne et savane soudanienne (pointillé nord), limite savane-forêt (pointillé sud), limite nord de l'espèce (tirets), limite entre sous-espèces (tirets-points)



## 4.2 LIMITE ENTRE LES SOUS-ESPÈCES EN RELATION AVEC LA VÉGÉTATION

Si nous considérons la répartition géographique des sous-espèces et les zones de végétation en Afrique occidentale comme ces dernières ont été établies dans la carte d'Aubréville *et al.* (1958), il apparaît que :

— *G.p. gambiensis* pénètre quelque peu dans la forêt dense humide (zone 7), la mosaïque savane-forêt (zone 6) et les « savanes indifférenciées de type relativement humide » (zone 16) en Sierra Leone et dans le sud-est de la Guinée (fig. 3).

— En Côte d'Ivoire, *G.p. gambiensis* pénètre dans la mosaïque savane-forêt dans la partie occidentale du pays comme le montrent les captures faites dans la région de Touba (fig. 4) et le long du transect Séguéla-Vavoua (fig. 5), tandis que dans la partie orientale du pays *G.p. palpalis* est présente à Sérébou-Groumania où la limite nord de la forêt dense humide se rapproche de celle de la mosaïque savane-forêt/savane boisée. De ce point, ou peut-être plus à l'est, il semblerait que *G.p. palpalis* débordé de la mosaïque savane-forêt dans les savanes boisées. Si l'on considère les domaines guinéen et subsoudanien d'après Guillaumet et Adjanooun (1971) on peut noter que *G.p. gambiensis* débordé un peu le domaine subsoudanien pour pénétrer dans le domaine guinéen de la partie occidentale du pays.

— Dans le nord du Togo (fig. 7), le lieu de capture de *G.p. palpalis* le plus septentrional se trouve très proche de la limite entre les « aires septentrionales à *Isoberlinia doka* et *I. dalzieli* » (zone 17) et les « savanes indifférenciées de types relativement secs » (zone 20).

— Dans le nord du Bénin (fig. 7), *G.p. palpalis*, la seule sous-espèce présente dans ce pays, semble pénétrer légèrement dans les savanes indifférenciées ; probablement en raison de l'absence de *G.p. gambiensis*.

— Au Ghana, les deux sous-espèces se partagent la zone des savanes.

— D'après la carte de répartition des glossines en Nigeria (T.T.D., 1973), *G.p. palpalis* a sa limite nord au sud de la limite entre « Guinea savanna » et « Sudan savanna » (fig. 8), équivalant respectivement à la savane soudanienne et à la savane subsahélienne.

Pour résumer, la limite entre les deux sous-espèces traverse les différentes zones de végétation

de l'Afrique occidentale, de la forêt en Sierra Leone à la savane subsahélienne au nord Togo. Cette répartition des sous-espèces avec, d'une part *G.p. gambiensis* qui occupe largement une partie de la savane subsahélienne mais ne pénètre pratiquement pas dans la forêt et, d'autre part, *G.p. palpalis* qui occupe toute la zone de forêt mais ne pénètre pratiquement pas dans la savane subsahélienne, suggère que *G.p. palpalis* est une sous-espèce de savanes humides et de forêt tandis que *G.p. gambiensis* est une sous-espèce de savanes humides et de savanes sèches.

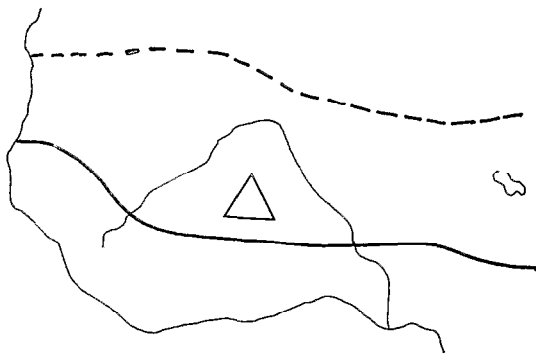
## 4.3 LIMITE ENTRE LES SOUS-ESPÈCES EN RELATION AVEC LA PALÉOCLIMATOLOGIE D'AFRIQUE OCCIDENTALE

Il est clair, d'après le paragraphe précédent, que les deux sous-espèces de *G. palpalis* occupent deux parties différentes de l'Afrique occidentale en fonction de leurs affinités écologiques ; ces dernières se sont différenciées très vraisemblablement au cours du dernier long épisode climatique sec qui a favorisé la formation d'isolats géographiques.

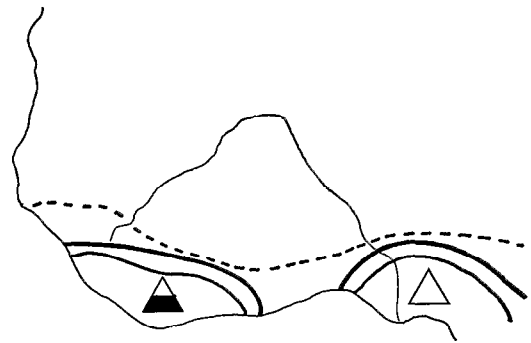
Des études sur la paléoflore du Tchad (Coppens et Koeniguer, 1976) ont révélé que, durant le Miocène et le Mio-Pliocène, l'actuelle savane sahélienne sèche, jusqu'au 16° parallèle (donc au-delà de l'actuelle limite nord des glossines) était similaire à ce qui est de nos jours la savane subsahélienne.

Au quaternaire, l'Afrique a connu des périodes climatiques successives, pluviales et interpluviales, accompagnées d'alternances d'extensions et de régressions de la grande forêt dense humide (Schnell, 1948 ; Chevalier, 1948). Lambrecht (1980) a montré comment *G. palpalis* s.l. est restée confinée aux mêmes régions occidentales de l'Afrique durant tous les changements climatiques du Pléistocène et comment cette espèce est restée séparée de l'Afrique centrale par une aire géographique défavorable aux glossines en raison d'une température probablement trop basse.

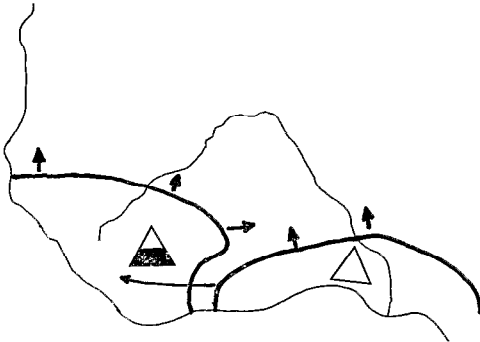
Dans une série de cartes, Carcasson (*in* Uvardy, 1971) montre comment devaient se répartir en Afrique les différentes zones de végétation au cours des périodes climatiques du Quaternaire. Durant le maximum du Pluvial, la forêt dense devait recouvrir l'Afrique occidentale sur une vaste aire continue, bordée au nord par la savane boisée humide, et, encore plus au nord, par une ceinture de savane sèche ; cette dernière zone devait alors



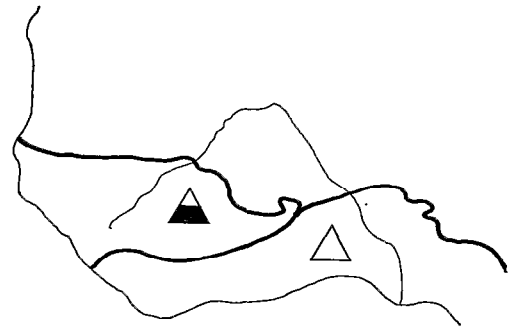
A — Période Pluviale : un bloc forestier continu bordé au nord par la savane ; forêt et savane humide sont occupées par l'espèce monotypique *G. palpalis*.



B — Sous l'effet de l'assèchement, progression de la savane sèche vers le sud et séparation du bloc forestier en deux blocs entre lesquels la savane est défavorable à *G. palpalis* ; séparation de *G. palpalis* en deux populations qui se différencient en deux sous-espèces.



C — Le retour à des conditions climatiques humides provoque l'extension de la forêt et de la savane vers le nord ; *G.p. gambiensis* s'étend en savane subsaharienne tandis que *G.p. palpalis* chasse *G.p. gambiensis* de la forêt en progressant vers l'ouest.



D — Situation actuelle résultant de l'affrontement des deux sous-espèces, de la Sierra Leone au nord du Togo.

FIG. 9. — Schémas montrant le processus possible de la subspéciation de *G. palpalis* (pointillé : limite nord de la savane ; trait mince : limite de la forêt ; trait épais : limite de répartition)

s'étendre jusqu'à ce qui est de nos jours le Sahel et une partie du Sahara. Une vaste partie de l'Afrique occidentale devait être occupée par ce qui devait être l'espèce monotypique *G. palpalis* (fig. 9A). Durant le maximum de l'Interpluvial, la forêt dense humide et la partie de la savane favorable à *G. palpalis* se seraient réduites de telle sorte que la forêt se serait divisée en deux blocs : un bloc occidental s'étendant en Côte d'Ivoire, au Liberia et au Sierra Leone, et un bloc oriental

au Nigeria, Cameroun et Gabon. Selon Machado (1954) le golfe de savane situé entre les deux blocs forestiers a complètement séparé la population (au sens génétique) de *G. palpalis* en deux sous-populations qui se sont différenciées en deux sous-espèces : *G.p. palpalis* à l'est et *G.p. gambiensis* à l'ouest (fig. 9B), comme cela s'est produit chez d'autres espèces animales dans cette région d'Afrique. Un exemple bien connu chez les glossines est celui de *G. fusca fusca* Walker et *G.f. congolensis*

Newstead et Evans ; la première sous-espèce, une forme macrophallique, se rencontre dans le bloc forestier occidental (éburnéo-libérien) tandis que la seconde, une forme microphallique, existe dans le bloc forestier oriental (congolais) (Machado, 1954). Jordan (1965) a précisé la répartition géographique de ces sous-espèces en utilisant la morphologie des genitalia des mâles. Le Berre et Itard (1960) avaient observé une différence considérable de la taille du signum entre les femelles des deux sous-espèces.

D'après des études récentes (Cour et Duzer, 1976 ; Maley, 1977, 1980, 1982, Rossignol-Stirck, 1982 ; Van Campo, 1982 ; voir aussi la bibliographie de ces auteurs), durant le Pléistocène supérieur, la période entre 19 000 et 13 000 ans avant l'époque actuelle est caractérisée par une aridité extrême sous les tropiques. La fin de cette période et le début de l'Holocène sont marqués par une forte pluviosité équatoriale ; ce fut la période la plus humide des 20 000 dernières années (Rossignol-Stirck *et al.*, 1982). Le maximum des précipitations entre l'équateur et le 10° degré de latitude N se place dans la période de 12 500 à 8 000 ans avant l'époque actuelle comme l'attestent les études de plusieurs auteurs (voir bibliographie in Rossignol-Stirck *et al.*, 1982) réalisées au lac Tchad, dans la mangrove de Côte d'Ivoire, sur le niveau du lac Bosumtwi dans le sud du Ghana et sur le fleuve Niger, tandis que la végétation liée à la plus forte humidité se rencontre, au lac Tchad, vers 8 500 ans avant l'époque actuelle (Maley, 1977). D'après Cour et Duzer (1976), durant la plus grande partie de l'Holocène, le Sahara central et méridional fut soumis en permanence à l'action d'un climat aussi rigoureux sinon plus rigoureux que celui qui règne à l'heure actuelle dans ces régions.

Il semblerait donc que la période la plus favorable à la subsppéciation de *G. palpalis* soit la période de forte aridité de la fin du Pléistocène, c'est-à-dire antérieure à 13 000 ans avant l'époque actuelle. Cette période fut sans doute suffisamment aride pour que la forêt se réduise à deux blocs séparés par une aire défavorable à *G. palpalis*.

La population de *G. palpalis* se serait donc divisée en deux sous-populations entre lesquelles le flux génique se serait interrompu. Il en serait résulté deux isolats géographiques qui se seraient différenciés en deux sous-espèces, chacune avec son propre stock génétique. Tandis que *G.p. palpalis*, dans l'aire orientale, serait resté confiné à la forêt et à la savane humide, *G.p. gambiensis*, dans l'aire

occidentale, se serait adapté aux conditions de savane sèche (savane subsahélienne).

Vers 12 500 ans avant l'époque actuelle, lorsque le climat est devenu humide, la forêt a dû reconquérir des espaces en s'étendant le long de la côte du golfe du Bénin et vers l'intérieur, vers le nord, précédée par les ceintures de savane humide et de savane sèche. Les deux blocs forestiers ont donc dû progresser l'un vers l'autre jusqu'à fusionner (fig. 9C). Les deux sous-espèces de *G. palpalis* se sont donc trouvées, à un moment donné, au contact l'une de l'autre. Si le croisement d'une sous-espèce avec l'autre donne des hybrides mâles stériles (Southern, 1981) tout le long de la limite entre les sous-espèces il en résulte que la population de la sous-espèce la mieux adaptée aux conditions écologiques aurait supplanté celle de l'autre sous-espèce (compétition). Ainsi *G.p. palpalis* aurait repoussé *G.p. gambiensis* hors de la forêt dense humide jusqu'au Sierra Leone, tandis qu'en savane humide les deux sous-espèces se seraient plus ou moins maintenues le long de leur ligne de rencontre, et qu'en savane sèche (subsahélienne), *G.p. gambiensis* aurait occupé toute l'aire qui lui était favorable vers le nord et vers l'est, sans l'obstacle d'une compétition avec *G.p. palpalis*. Une autre explication de l'absence de *G.p. gambiensis* de la forêt est que cette sous-espèce se serait différenciée à partir d'un isolat géographique de savane. En tous cas, *G.p. palpalis* apparaît bien de nos jours comme une sous-espèce de forêt dense humide et de savane humide tandis que *G.p. gambiensis* est une sous-espèce de la savane humide et d'une partie de la savane sèche subsahélienne (fig. 8).

Dans le nord du Togo (fig. 7) l'aire géographique en forme de coin qui n'est occupée que par *G. tachinoides* (Itard, 1968) et sépare les aires de répartition des sous-espèces de *G. palpalis* dans ce pays (fig. 9D) pourrait être une relique du golfe de savane de la dernière période interpluviale, défavorable à *G.p. gambiensis* ; ce qui expliquerait pourquoi *G.p. gambiensis* lors de son extension n'a pu atteindre le nord du Bénin, et, partant le nord du Nigeria, si jamais ces régions septentrionales ont été, après la dernière période sèche, favorables à cette sous-espèce.

#### 4.4 LIMITE ENTRE LES SOUS-ESPÈCES EN RELATION AVEC LE RÉSEAU HYDROGRAPHIQUE

Si, comme nous l'avons vu dans les paragraphes précédents, la limite entre les sous-espèces est

déterminée par le complexe végétation/histoire paléoclimatique de l'Afrique occidentale, l'ultime facteur qui détermine les linéaments de cette limite doit être la conformation du réseau hydrographique.

Le long du transect Séguéla-Vavoua (fig. 5), la capture, d'une part, de *G.p. gambiensis* près de deux petits ruisseaux appartenant à un affluent du Banoroni, et d'autre part, celle de *G.p. palpalis* près des sources de ruisseaux appartenant au système hydrographique du Sassandra peuvent s'expliquer par la prédominance d'une sous-espèce sur l'autre due à la facilité de dispersion le long des cours d'eau d'un même réseau comparée à la difficulté de franchir la ligne de partage des eaux entre deux systèmes hydrographiques. Cependant, cette facilité ou difficulté est toute relative; en zone de forêt la proximité des sources de deux réseaux hydrographiques permet des échanges entre ces derniers comme le montre le cas d'un spécimen de *G.p. palpalis* capturé au point T2 de piégeage du transect.

Dans la figure 5 a été tirée la limite probable entre sous-espèce en tenant compte du réseau hydrographique. Une situation analogue est celle rencontrée en Guinée où la limite nord de la forêt est proche de la limite entre le bassin du Niger et les bassins des fleuves côtiers du Liberia. Il est probable que cette ligne de partage des eaux constitue la limite entre les sous-espèces. En Sierra Leone, la limite ne saurait être que la ligne de partage des eaux entre le Sewa et le Moa.

#### 4.5 ESQUISSE DE LA LIMITE ENTRE LES DEUX SOUS-ESPÈCES

La localisation des points de capture dans des régions d'Afrique occidentale où se rencontrent les deux sous-espèces permet de tirer une esquisse de la limite entre *G.p. palpalis* et *G.p. gambiensis*, en tenant compte des facteurs étudiés plus haut.

L'extrémité sud de la limite est à rechercher en Sierra Leone, entre l'embouchure du Sewa et celle du Moa. La limite ensuite s'insinuerait entre ces deux fleuves côtiers en direction du nord, jusqu'à leur source près de la frontière guinéenne. De là elle passerait en Guinée en prenant une direction ouest-est et en suivant la limite méridionale du bassin du Niger. Elle pénétrerait en Côte d'Ivoire en traversant la frontière entre le système du Bafing et la source du Cavally, et continuerait au sud du Bafing, légèrement au sud de la limite entre le domaine guinéen et le domaine

subsoudanien. Entre la Marahoué et le Bandama rouge, la limite sortirait du domaine guinéen pour passer non loin de Katiola. Elle prendrait à l'est de la Comoé une pente sud-ouest nord-est pour traverser le Ghana en passant légèrement au nord de Tamale et pénétrerait au Togo au nord du confluent Oti-Koumangou. Au nord du Togo la limite paraît évidente (fig. 7).

La situation au nord Togo et au Ghana (voir carte de Ford et Katondo, 1976) suggère que *G.p. gambiensis* occupe une aire géographique isolée du reste de son aire de répartition.

Nous proposons que la limite entre les deux sous-espèces soit précisée en se servant de l'esquisse présentée dans cet article; d'abord le long des grands cours d'eau (Sassandra, Marahoué, Bandama blanc, Bandama rouge, Comoé, Volta noire, Volta blanche et Oti) pour avoir des repères à partir desquels il serait facile de trouver les lignes de partage des eaux qui séparent les systèmes des affluents de premier ordre situés en amont et en aval des points repérés. Il est cependant possible que, dans certaines régions où de longues sections de cours d'eau sont dépourvues de galeries forestières, les glossines des galeries forestières en amont de ces longues sections soient en relation plus facilement avec celles des galeries du réseau voisin qu'avec celles des galeries situées en aval.

La connaissance précise de la limite entre *G.p. palpalis* et *G.p. gambiensis* permettrait aux entomologistes de relever d'éventuelles différences entre sous-espèces aussi bien dans le domaine de l'écologie que dans celui de l'épidémiologie.

#### 4.6 STATUT TAXINOMIQUE DES FORMES *palpalis* ET *gambiensis*

Les deux groupes de populations mis en évidence dans la figure 2 constituent deux taxons que l'on peut distinguer nettement l'un de l'autre par la taille de la tête des paramères; ils correspondent sans aucun doute possible aux deux sous-espèces, *G.p. palpalis* et *G.p. gambiensis* dont Machado (1954) a décrit les nombreux caractères morphologiques de différenciation et que tous les spécialistes de glossines reconnaissent; elles correspondent à deux des sous-espèces décrites par Vanderplank (1949).

Le fait que Southern (1981) ait obtenu des hybrides mâles entièrement stériles et des hybrides femelles partiellement stériles en croisant des spécimens provenant de localités éloignées les unes des autres (spécimens de Haute-Volta croisés

à des spécimens du Nigeria et du Zaïre) montre qu'il existe un certain degré d'isolement au niveau de la reproduction (au niveau du développement des cellules nourricières des ovocytes et du processus de la spermatogénèse). Cependant, les deux formes s'accouplent et l'échange de gènes est encore possible. Dans l'état actuel de nos connaissances, le critère mixiologique ne peut être invoqué pour faire de ces deux taxons deux bonnes espèces parapatriques. Il n'est pas encore prouvé que les deux sous-espèces ne se croisent pas le long de la ligne de contact comme le suggère le seul exemplaire à caractère intermédiaire capturé dans la région de Séguéla. Il conviendrait d'ajouter ici que les études, non encore publiées, effectuées sur les plaques dorsales et anales chez les femelles montrent qu'il existe des formes hybrides. L'interfécondité entre les sous-espèces de *G. palpalis* pourrait être un caractère physiologique à gradient.

Du point de vue écologique, les deux sous-espèces ont divergé quelque peu depuis la séparation de la population mendélienne monotypique originelle en deux populations isolées géographiquement ; *G.p. gambiensis* occupe une partie de la savane subsaharienne et *G.p. palpalis* la forêt ; les deux sous-espèces existent en savane humide.

Il apparaît donc que les deux taxons possèdent des attributs d'espèces (parapatriques) et des attributs de sous-espèces ; il n'y a aucun doute que ce sont des espèces *in statu nascendi* (semi-

espèces) différenciées selon un processus proche de celui du modèle de Dumbbell (*in* Chaline, 1973) qui fait intervenir deux sous-populations de grande taille. À quelle catégorie taxinomique les affecter ? Il nous paraît sage de conserver à ces deux taxons le statut de sous-espèces, c'est à dire de maintenir leur nomenclature trinominale qui présente l'avantage de mettre en évidence leur origine commune, leur relation spatiale, leurs grandes différences morphologiques communes avec les autres espèces du sous-genre *Nemorhina* et enfin leur rôle de vecteurs de la maladie du sommeil du Sénégal à l'Angola.

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient bien vivement les Drs A. de Barros Machado (Lisbonne), G. B. White de la London School of Hygiene and Tropical Medicine et J. Itard de l'I.E.M.V.T. pour l'envoi de matériel de pays lusitanophones, anglophones et du Togo.

Ils remercient également leurs collègues à qui ils sont redevables de la récolte de glossines lors d'enquêtes entomologiques menées dans les états membres de l'O.C.C.G.E. : MM. J. Hamon et R. Le Berre (O.M.S., Genève), G. Duvallat (C.R.T.A., Bobo-Dioulasso), J. Brengues, C. Laveissière et M. Eyraud ; et au Cameroun : M. J.-P. Eouzan ; ainsi que MM. R. Le Berre (O.M.S., Genève) J. Coz et M. Germain (O.R.S.T.O.M., Bondy) pour leurs conseils et suggestions lors de la rédaction de cet article.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.  
le 15 décembre 1983

#### BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE (A.), DUVIGNAUD (P.), HOYLE (A. C.), KEAY (R. W. L.), MENDOÇA (F. A.) et PIGHI-SERMOLLI (R. E. G.), 1958. — Carte de la végétation de l'Afrique au sud du tropique du Cancer. Préparé sous les auspices de l'Association pour l'étude taxinomique de la Flore d'Afrique tropicale et publiée avec l'aide de l'UNESCO. Cook, Hammond & Kell, London.
- CARCASSON (R. H.), 1964. — A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. *East Afr. Wildl. J.*, 2 : 122-157.
- CHALINE (J.), 1973. — Les processus de spéciation. *Histoire et Archéologie*, 73 : 30-31.
- CHALLIER (A.) et DEDÉWANOU (B.), 1968. — Enquête sur les glossines du Nord-Togo (circonscriptions de Dapango et de Mango), du 12 au 24 mars 1968. *Rapport O.C.C.G.E./Centre Muraz*, n° 144/ENT, 21 p. *multigr.*
- CHEVALIER (A.), 1948. — L'origine de la forêt de la Côte d'Ivoire. *C.R. Somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 25, 214 : 39-40.
- COPPENS (Y.) et KOENIGUER (J.-C.), 1976. — Signification climatique des paléoflores ligneuses du Tertiaire et du Quaternaire du Tchad. *Bull. Soc. Géol., France*, 28 : 1009-1015.
- COUR (P.) et DUZER (D.), 1976. — Persistance d'un climat hyperaride au Sahara central et méridional au cours de l'Holocène. *Rev. Géogr. phys et Géol. dynamique* (2), XVIII, 2-3 : 175-198.
- EYRAUD (M.) et MAHAMANE (A.), 1969. — Enquête sur les glossines du nord Dahomey (Région de Natitingou-Tanguieta-Djougou), du 13 avril au 1<sup>er</sup> mai 1969. *Rapport O.C.C.G.E./Centre Muraz*, n° 196/ENT : 12 p. *multigr.*
- EYRAUD (M.) et OUEDRAOGO (V.), 1969. — Enquête sur les glossines du nord-Togo (circonscription de Pagouda, Niamtougou, Lama-Kara), du 26 février au 13 mars 1969. *Rapport O.C.C.G.E./Centre Muraz*, n° 127/ENT, 7 p. *multigr.*
- FORD (J.) et KATONDO (K. M.), 1976. — The distribution of tsetse flies (*Glossina*) in Africa 1973. Organization of African Unity-Scientific and Technical Research Commission (O.A.U./S.T.R.C.), 9 cartes.
- GUILLAUMET (J.-L.) et ADJANOHOUN (E.), 1971. — La

- végétation de la Côte d'Ivoire : 157-232, in Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire *Mém. O.R.S.T.O.M.*, n° 50, 391 p., Paris.
- HAMON (J.) et OCHOUMARE (J.), 1969. — Compte rendu d'enquête entomologique faite dans le département de l'Atakora, Dahomey, du 8 au 28 juillet 1969. *Rapport O.C.C.G.E./Centre Muraz*, n° 242/ENT, 31 p. *multigr.*
- ITARD (J.), 1968. — Enquête entomologique dans la région des savanes (République du Togo). *Rev. Élev. Méd. vét. Pays trop.*, 21 : 375-385.
- JORDAN (A. M.), 1965. — The status of *Glossina fusca* Walker (Diptera, Muscidae) in West Africa. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, 59 : 219-225.
- LAMBRECHT (F. L.), 1980. — Palaeoecology of tsetse flies and sleeping sickness in Africa. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 124 : 367-385.
- LAVEISSIÈRE (C.), 1971. — Enquête sur les glossines du nord-Dahomey : région de Bassila (1<sup>er</sup> juin au 20 juin 1971). *Rapport O.C.C.G.E./Centre Muraz* n° 229 ENT : 28 p. *multigr.*
- LAVEISSIÈRE (C.), 1975. — Enquête entomologique préalable à la réalisation d'un projet d'élevage dans le district de Bassila, République du Dahomey (4 au 14 mars (1975)). *Rapport O.C.C.G.E./Centre Muraz*, n° 06/ENT : 18 p. *multigr.*
- LAVEISSIÈRE (C.) et DEDÉWANOU (B.), 1971. — Les vecteurs potentiels de trypanosomiase et de fièvre jaune au Togo. Enquête effectuée dans les circonscriptions de Dapango, Bassari, Lama-Kara, Kandé, Pagouda, et Niamtougou, du 5 au 25 juillet 1971. *Rapport O.C.C.G.E. Centre Muraz*, n° 254/ENT, 27 p. *multigr.*
- LE BERRE (R.) et ITARD (J.), 1960. — Validité des sous-espèces *Glossina fusca fusca* Walker, 1849 et *Glossina fusca congolensis* Newstead et Evans, 1921. (Diptera, Muscidae). *Bull. Soc. Path. exot.*, 53 : 542-550.
- MACHADO (A. de Barros), 1954. — Révision systématique des glossines du groupe *palpalis* (Diptera). *Publ. cult. Co. Diam. Angola*, 22 : 189 p.
- MACHADO (A. de Barros), 1959. — Nouvelles contributions à l'étude systématique et biogéographique des glossines (Diptera). *Publ. cult. Co. Diam. Angola*, 25 : 13-90.
- MALEY (E.), 1977. — Palaeoclimates of central Sahara during the early Holocene. *Nature (London)*, 269 : 573-577.
- MALEY (E.), 1980. — Études palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30 000 ans à l'époque actuelle. *Trav. et Doc. O.R.S.T.O.M.*, n° 129, Paris, 586 p.
- MALEY (E.), 1982. — Dust, clouds rain types, and climatic variations in tropical North Africa. *Quaternary Research.*, 18 : 1-16.
- MAYR (E.), 1974. — Populations, espèces et évolution. Hermann, Paris, 496 p.
- NEWSTEAD (R.), 1910. — On three new species of the genus *Glossina* together with a description of the hitherto unknown male of *Glossina grossa* Bigot. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 4 : 368-375.
- ROSSIGNOL-STRIK (M.), NESTEROFF (V.), OLIBE (P.) et VERGNAUD-GRAZZINI (C.), 1982. — After the deluge : Mediterranean stagnation and sapropel formation. *Nature (London)*, 295 : 105-110.
- SCHNELL (R.), 1948. — Quelques faits pour une esquisse biogéographique de la forêt dense ouest-africaine. *C.R. Somm. Soc. Biogéogr.*, 25, 214 : 34-38.
- SOUTHERN (D. I.), 1981. — 14. Chromosome diversity in tsetse flies : 225-241, in *Insect Cytogenetics*, Symposia of the Royal Entomological Society of London : Number Ten, edited by R. L. Blackman, G. M. Hewitt & M. Ashburner. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- T. T. D., 1973. — *Glossina* distribution. T.T.D. Reclamation Schemes (carte de la Trypanosomiasis and Tsetse Division, Nigeria).
- UVARDY (M. D. F.), 1971. — Dynamic Zoogeography. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- VAN CAMPO (E.), DUPLESSY (J.-C.) et ROSSIGNOL-STRIK (M.), 1982. — Climatic conditions deduced from 150-Kyr oxygen isotope-pollen record from the Arabian Sea. *Nature (London)*, 296 : 56-59.
- VANDERPLANK (F. L.), 1949. — The classification of *Glossina palpalis*, including the description of new subspecies and hybrids. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 18 : 69-77.