

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

8. Dynamique des populations ⁽¹⁾

Jean-Paul GOUTEUX ⁽²⁾, Stephen T. BUCKLAND ⁽³⁾

Résumé

Deux expériences de marquage-lâcher-recapture ont été réalisées simultanément en zone de plantation et au niveau d'un village, pendant un cycle annuel, en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. Les résultats, analysés selon le modèle de Jolly-Seber ont permis de mettre en évidence les points suivants :

— Au village, les populations sont relativement stables et se maintiennent à un niveau assez élevé toute l'année ; en février au cœur de la saison sèche, *G. palpalis* est à 32 % de ses effectifs maximaux. En plantations les effectifs minimaux sont également atteints en février et ne représentent que 16 % pour *G. palpalis* et 1 % pour *G. pallicera* du niveau le plus élevé ; on observe une décroissance notable des populations au milieu de la saison des pluies.

— La variation des effectifs des mâles et des femelles au cours du cycle annuel est synchronique pour toutes les espèces et dans tous les biotopes, mais les mâles se distinguent par un taux de mortalité-émigration supérieur à celui des femelles et des effectifs en général deux fois plus bas que ceux des femelles.

— Pour *G. palpalis*, le sex-ratio à la capture au piège reflète bien la réalité à la périphérie du village, mais serait une sous-estimation du nombre de femelles dans les plantations ; pour *G. pallicera*, la sous-estimation des femelles est encore plus accentuée. D'une manière générale, ce sont les mâles qui ont la probabilité de capture la plus élevée.

— Il existe une forte corrélation entre le nombre de glossines capturées au piège biconique et les effectifs estimés pour toutes les espèces. Ceci donne au piège une grande stabilité comme moyen d'échantillonnage, pour évaluer les variations des densités réelles.

Mots-clés : Dynamique des populations — Marquage-lâcher-recapture — *G. palpalis* — *G. pallicera* — *G. nigrofusca* — Piège biconique — Secteur pré-forestier — Côte d'Ivoire.

Summary

TSETSEFLIES ECOLOGY IN THE PREFORESTED AREA OF IVORY COAST. 8. POPULATION DYNAMICS. *Two capture-recapture experiments were carried out simultaneously for a period of one year : one in an area of coffee plantation*

(1) Dans le cadre des accords conclus entre l'O.R.S.T.O.M. et l'O.C.C.G.E., ce travail a bénéficié d'une aide financière du programme Spécial PNUD/OMS/Banque Mondiale de Recherche et de Formation concernant les maladies tropicales.

(2) Entomologiste médical O.R.S.T.O.M., Services Scientifiques Centraux de l'O.R.S.T.O.M., 70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy, France.

(3) Statisticien de l'université d'Aberdeen, Department of statistics, King's College, Old Aberdeen, AB9 2UB, Grande-Bretagne.

and the other in a village, situated in the preforested zone of the Ivory Coast. The Jolly-Seber model was used to analyse the data, and the following conclusions were drawn :

— In the village, populations were relatively stable and remained at a rather high level throughout the year ; in february, during the dry season, the number of *G. palpalis* was 32 % of the maximum level. In the area of coffee plantations, the minimum number of flies was also reached in february, and was 16 % and 1 % of the maximum level for *G. palpalis* and *G. pallicera* respectively ; there was also a noticeable decrease in population size in the middle of the rainy season.

— The variation in numbers of males during the year was synchronised with that of females for all species and in all habitats. The mortality-emigration rate of males was higher than that of females, which resulted in densities for males of approximately half that for females.

— The sex-ratio of tsetseflies, estimated from flies caught in a biconical trap, is a good approximation to reality in the village but leads to under-estimation of females in the plantations area, especially in the case of *G. pallicera*. In general, probability of capture is higher in males whatever the species.

— There was a strong correlation between the number of flies caught and the estimated number of flies present for all species. This indicates that variation in the number of flies caught in the biconical trap gives a good indication of real variation in population size.

Key words : Population dynamics — Capture-recapture — *G. palpalis* — *G. pallicera* — *G. nigrofusca* — Biconical trap — Preforested area — Ivory Coast.

1. Introduction

L'étude de la dynamique des populations de trois espèces de glossines a été entreprise sur un cycle annuel en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire (Région de Yavoua). La présentation de la région ainsi que l'étude de l'écodistribution des glossines ont fait l'objet d'articles précédents (Gouteux *et al.*, 1981 ; Gouteux et Laveissière, 1982, Gouteux, 1983 a et b).

Deux expériences de marquage-lâcher-recapture ont été réalisées simultanément chaque mois, en zone de plantations d'une part, à la périphérie d'un village d'autre part. Alors qu'à la périphérie du village une seule espèce, *Glossina palpalis palpalis*, est abondante, en zone de plantations trois espèces *G. p. palpalis*, *G. pallicera* et *G. nigrofusca* participent à la biocénose.

L'analyse des résultats à l'aide de la méthode de Jolly (1965) est limitée, dans cet article, à l'évaluation quantitative des populations dans le but de dégager les facteurs de leur dynamique. Cette étude permet aussi l'investigation des relations existant entre les densités apparentes au piège biconique (DAP) et les effectifs estimés, ce qui, étant donné l'utilisation de plus en plus généralisée de ce piège (Sharma, 1982) est d'un grand intérêt pratique. En fait, le problème des relations entre effectifs capturés et densité réelle constitue un point crucial, car il concerne la qualité et la représentativité de

l'échantillonnage, sur lesquelles repose la fiabilité de toute étude sur les glossines.

2. Matériel et Méthodes

L'expérience de marquage-lâcher-recapture s'est déroulée de février 1981 à février 1982, en 15 sessions d'une dizaine de jours chacune ; la chronologie précise des sessions est donnée dans le tableau I.

Deux équipes ont travaillé séparément et simultanément dans deux zones distantes de 5 kilomètres et séparées par de grandes savanes incluses. Ces deux zones présentent des faciès écologiques opposés : (i) une zone de plantations de caféiers, comprenant de nombreux campements de culture presque tous habités en permanence par les planteurs et leurs familles (alloènes d'ethnie Mossi) et (ii) la périphérie d'un village traditionnel (Gatifla) peuplé d'autochtones (ethnie Kouya). Une description physique et démographique détaillée de ces zones sera donnée ultérieurement dans une étude de la dispersion des glossines.

2.1. MÉTHODE DE CAPTURE

Les glossines sont capturées au piège biconique (Challier et Laveissière, 1973), utilisant des cages protégées de l'insolation par des tampons d'ouate humide.

TABLEAU I

Chronologie et caractéristiques climatiques de chaque session. (température et humidité enregistrées à la périphérie du village).

Session n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Mois (1981-1982)	02	03	03-04	04	05	05-06	06	07	08	09	10	11	12	01	02
Période du au	15/02 23/02	8/03 14/03	29/03 5/04	18/04 27/04	9/05 19/05	30/05 7/06	20/06 29/06	11/07 16/07	12/08 21/08	16/09 25/09	14/10 23/10	17/11 26/11	11/12 19/12	8/01 17/01	13/02 22/02
Température (1)	(-)	27,1	26,6	28,9	29,1	28,3	26,1	24,6	27,3	28,0	29,9	28,9	29,3	28,8	32,0
(2)	(-)	37-18	33-17	36-18	38-18	38-16	31-17	31-18	34-20	35-20	37-22	38-15	38-17	40-11	41-22
Amplitude thermique journalière moyenne	(-)	13,7	12,4	14,4	15,2	16,0	10,5	10,5	11,0	11,8	13,6	16,0	17,0	22,2	15,0
Humidité (3)	(-)	63,2	69,1	72,0	81,3	69,4	77,7	77,4	76,9	76,2	71,6	64,4	66,1	40,2	59,1
(4)	(-)	36,0	43,8	50,4	52,3	45,1	59,6	58,8	57,3	51,4	46,2	29,7	34,6	5,3	26,7
T.V.E. (5)	(-)	22,7	24,1	28,7	32,8	26,7	26,3	23,9	27,9	28,8	30,2	25,7	26,9	15,9	28,1
Déficit de saturation	(-)	13,2	10,8	11,2	7,5	11,8	7,5	7,0	8,4	9,0	12,0	14,1	13,8	23,7	19,5
Pluies haut. en mm (nbre de j.)	10,5 (1)	30,5 (5)	74,5 (4)	64,4 (4)	13,5 (2)	49,1 (4)	78,5 (5)	2,3 (3)	30,6 (4)	43,4 (6)	0,0 (0)	0,0 (0)	18,5 (1)	0,0 (0)	20,3 (2)
Luminosité (6)	20,586	20,050	22,221	20,803	19,290	19,714	(-)	14,937	14,871	(-)	(-)	16,599	15,181	15,952	17,353
Type climatique (7)	A	A/B	B	B/C ₁	B	B/C ₁	C ₂	D	C ₂	C ₁ /B	B/A	B/A	B/A	A/B	B
Passage du F.I.T. (8)															
Passage de la ZCIT (8)															

- (1) et (2) : Température exprimée en degrés Celsius. (1) : Moyennes calculées par intégration de la courbe des enregistrements thermiques de 6 h à 19 h (sommmations horaires). (2) : Extrêmes observés, respectivement le maximum et le minimum. (3) et (4) : Humidité relative en pourcentage. (3) : Moyennes calculées par intégration de la courbe des enregistrements hygrométriques de 6 h à 19 h (sommmations horaires). (4) : Moyennes des humidités journalières minimales, relevées généralement vers 16 h. (5) : Tension de vapeur d'eau et Déficit de saturation exprimés en millibars et calculés d'après les valeurs moyennes de température (1) et d'humidité (3). (6) : Mesure du rayonnement solaire global, approximativement proportionnel à la luminosité ambiante (spectre visible) et exprimé en unités arbitraires (convertibles en Watt. m⁻²). (7) : Voir Gouteux et Laveissière(1982), annexe climatique. (8) : Les passages du Front Inter-Tropical (F.I.T.) et de la Zone de Convergence Inter-Tropicale (Z.C.I.T.) sont indiqués par les flèches ; orientée à droite : montée vers le nord ; orientée à gauche : descente vers le sud. Les traits ondulés indiquent les oscillations. (-) : Le tiret indique les données manquantes.



PHOTO 1. — Marquage des Glossines. Les glossines capturées sont dénombrées par espèce et par sexe, puis mises en cages par lot de 20 à 30, pour la prise d'un éventuel repas de sang. Les glossines sont ensuite mises en tube individuel, marquées et relâchées immédiatement.

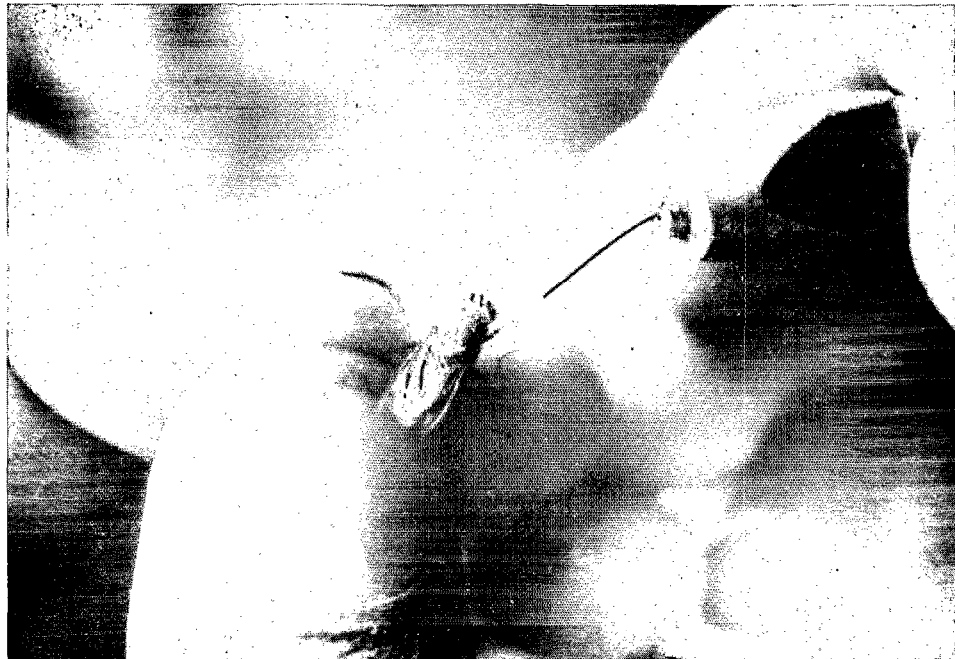


PHOTO 2. — Marquage des glossines. Les glossines non anesthésiées sont saisies par les pattes, entre le pouce et l'index, puis une tache de peinture est déposée sur le thorax à l'aide d'une aiguille montée.

Au village, 10 à 12 pièges sont placés à la périphérie (lisière village-forêt). Les cages sont relevées toutes les heures de 7 à 18 heures. Dans la zone de plantations 33 pièges sont répartis, près des campements de culture, dans les sentiers et les trouées à travers les plantations de caféiers, aux points d'eau et en lisière forêt-plantation. Les cages sont relevées trois fois par jour : à 8, 12 et 17 heures.

2.2. MÉTHODES DE MARQUAGE

Les glossines capturées sont marquées et relâchées immédiatement pour satisfaire l'une des conditions exigées par le modèle mathématique (Begon, 1979). Dans certains cas elles sont placées pendant 1/4 d'heure au contact d'un cobaye pour prendre un éventuel repas de sang.

Le marquage est effectué sans anesthésie, à l'aide de taches colorées (laque glycérophtalique appliquée avec la tête d'une aiguille montée (photos 1 et 2)). La position au bord du thorax indique le jour du lâcher (un à dix) et la couleur utilisée, la session (dix couleurs). Les deux positions au centre du thorax sont utilisées pour indiquer l'état ténéral et/ou gorgé au lâcher. Au village, une tache blanche sur le scutellum est ajoutée pour distinguer les glossines capturées et marquées dans cette zone de celles des plantations. Au total : 22 695 spécimens mâles et femelles de *G. palpalis* ont été capturés et marqués au village, 16 390 de *G. palpalis*, 27 074 de *G. pallicera* et 2 911 de *G. nigrofusca* ont été capturés et marqués en plantation.

2.3. RELEVÉS CLIMATIQUES (tabl. I)

Trois thermo-hygromètres enregistreurs ont fonctionné simultanément, le premier à la périphérie du village, le second au point d'eau sous couvert forestier dense, le troisième sous les caféiers, au milieu d'une plantation (photos 3, 4, et 5). Les appareils sont placés sous un simple toit de plexiglass blanc, orienté est-ouest.

Un relevé horaire du rayonnement solaire global est effectué à l'aide d'un pyranomètre thermo-électrique (à thermocouple) monté sur un mât de 12 mètres de hauteur au centre d'une vaste aire découverte et relié à un intégrateur numérique électronique (photos 6 et 7). L'installation et la vérification périodique des appareils ont été réalisées sous la supervision de B. Monteny, du Laboratoire de Bioclimatologie de l'O.R.S.T.O.M. (Adiopodoumé, Côte d'Ivoire).

Les mouvements du FIT (front inter-tropical)

et de la ZCIT (zone de convergence inter-tropicale), qui déterminent les types climatiques (cf. Gouteux et Laveissière, 1982, annexe climatique) sont révélés par l'allure des enregistrements thermo-hygrométriques. L'existence de forts vents diurnes, généralement associés au passage de la ZCIT (ligne de grains) est ainsi appréciée qualitativement.

2.4. ANALYSE DES RÉSULTATS

Les résultats sont analysés par la méthode de Jolly (1965) modifiée par Buckland (1980). Il s'agit d'un modèle stochastique ouvert, qui, à la différence des modèles déterministes et de certains modèles stochastiques, ne suppose pas un taux de survie constant. Il permet d'évaluer les pertes (mortalité-émigration) et les gains (naissances-immigration) au sein de la population échantillonnée.

Les calculs sont effectués sur ordinateur à l'aide d'un programme en Fortran (Buckland, 1981). Les données intermédiaires (transformation de la matrice de Jolly) sont obtenues sur calculatrice programmable (Gouteux, 1982). Les résultats des trois premières sessions, consacrées à l'étude des paramètres physiologiques, n'ont pas été analysés.

3. Résultats

3.1. VARIATIONS DES EFFECTIFS SUR UN CYCLE ANNUEL

3.1.1. Les populations péridomestiques de *G. palpalis*

Les résultats sont présentés dans la figure 1 pour chaque sexe séparément. Il apparaît que les variations du nombre des mâles et du nombre des femelles sont relativement synchrones mais avec une amplitude très différente. En fin de saison sèche, les populations mâles et femelles ont atteint le minimum à un niveau comparable : environ un millier d'individus pour chaque sexe. Pendant la saison des pluies, le nombre des femelles croît plus vite que celui des mâles. A leur abondance maximale, en octobre (fin de saison des pluies), la population des femelles est estimée à environ 5 000 et celle des mâles à 2 000 seulement. La proportion des femelles croît donc en début de saison des pluies, passant de 49 % en avril à 73 % en juin ; le sex-ratio se maintient à 65-70 % de femelles jusqu'en décembre et enfin retombe à 52 % en février.



PHOTO 3. — Mesures climatiques. Thermo-hygromètre enregistreur, sous toit de plexiglass blanc, à la périphérie du village, devant l'une des deux stations d'étude et son aire de travail (station du village).



PHOTO 4. — Mesures climatiques. Thermo-hygromètre enregistreur sous les caféiers, au milieu d'une plantation.



Photo 5. — Mesures climatiques. Thermo-hygromètre enregistreur installé au point d'eau du village, au milieu d'une végétation exubérante et sous couvert forestier dense.

Ces populations présentent donc une évolution simple avec un seul pic en saison des pluies. Notons la présence d'un petit pic en saison sèche (janvier). Ce pic correspondrait aux éclosions des pupes produites en fin de saison des pluies, comme l'atteste le rajeunissement considérable des populations observé pendant cette période de l'année (Gouteux et Laveissière, 1982).

3.1.2. Les populations de glossines de la zone de plantations

Les résultats des estimations sont présentés dans la figure 2 pour *G. palpalis* et dans la figure 3 pour *G. pallicera*. Les faibles effectifs capturés

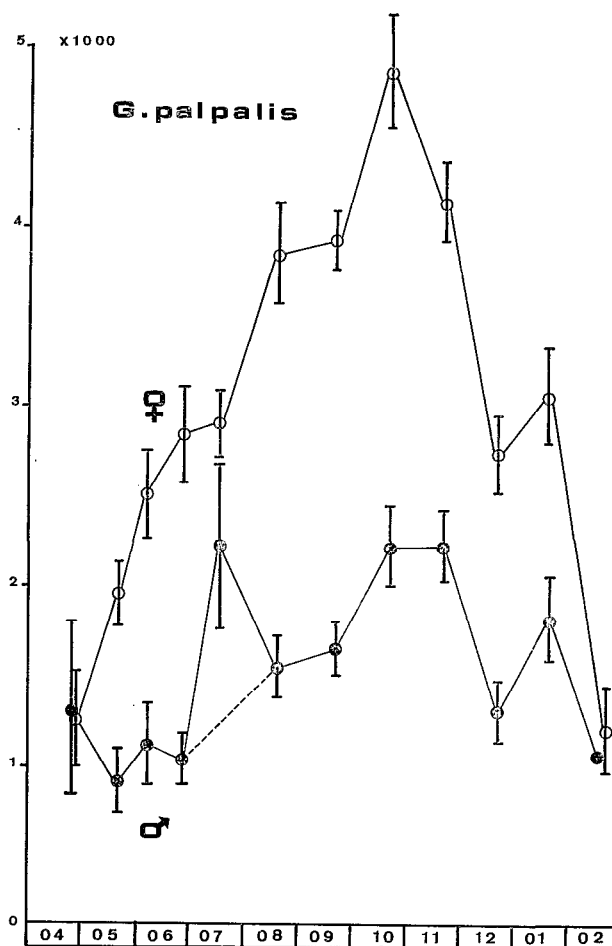


Fig. 1. — Estimation des effectifs de *G. palpalis* au niveau du village pendant l'année 1981-1982. En ordonnée les effectifs des mâles (cercles noirs) et des femelles (cercles blancs); en abscisse les mois 81-82.

n'ont permis une estimation valable des populations de *G. nigrofusca* que pour quelques sessions seulement. Dans la figure 4, l'évaluation est faite à partir des densités apparentes au piège (DAP) selon le modèle décrit plus loin (3.3.1.).

On retrouve exactement la même différence pour les deux sexes que précédemment. Les mâles de *G. palpalis*, comme ceux de *G. pallicera*, atteignent, en général, à peine la moitié des effectifs des femelles, excepté lorsque les populations sont réduites à leur minimum, en fin de la saison sèche continentale (février), avec quelques centaines d'in-

dividus pour *G. pallicera* et moins d'un millier pour *G. palpalis*. En début de saison des pluies, les effectifs augmentent très rapidement : en juin, il y a déjà 5 000 spécimens de *G. palpalis* et 10 000 de *G. pallicera*. C'est le maximum pour *G. palpalis* alors que *G. pallicera* atteindra 14 000 individus en fin de saison des pluies (septembre).

Ces populations de deux espèces coexistantes présentent une décroissance remarquable au milieu de la saison des pluies, phénomène qui n'a pas été observé au niveau des populations périodestiques. Cela se traduit par l'existence, pour chaque espèce, de deux pics légèrement décalés ; les pics de *G. pallicera* précèdent ceux de *G. palpalis* : le premier se place en juin pour *G. pallicera* en juin-juillet pour *G. palpalis* ; le second se place en septembre pour *G. pallicera*, en octobre pour *G. palpalis*.

Enfin, il existe pour toutes les espèces, comme pour les populations périodestiques, un petit pic de saison sèche en janvier-février (en décembre pour *G. nigrofusca*) qui correspond à l'émergence des adultes à partir des pupes produites lors du pic de densité de fin de saison des pluies.

PHOTO 6. — Mesures climatiques. Mât supportant le pyromètre thermoélectrique pour la mesure du rayonnement solaire au milieu de la place du village →

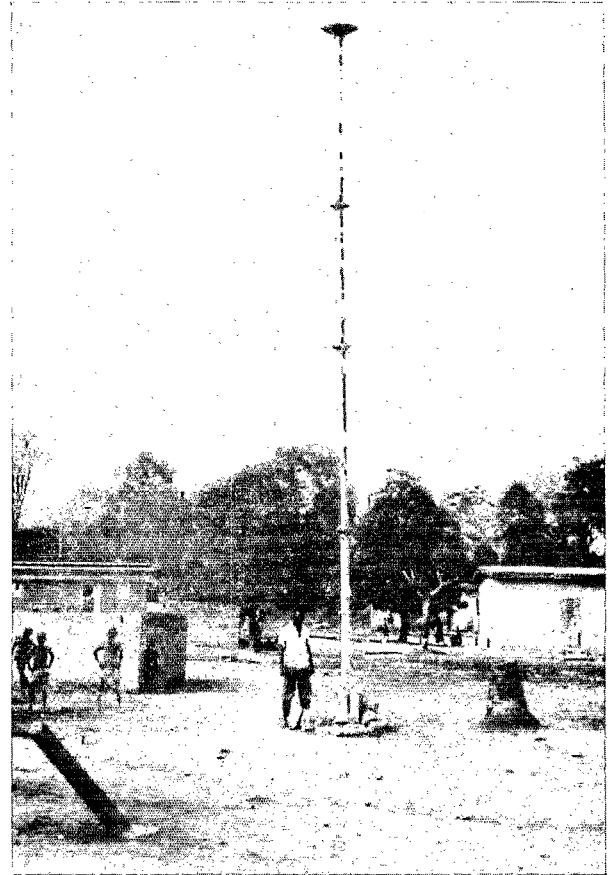
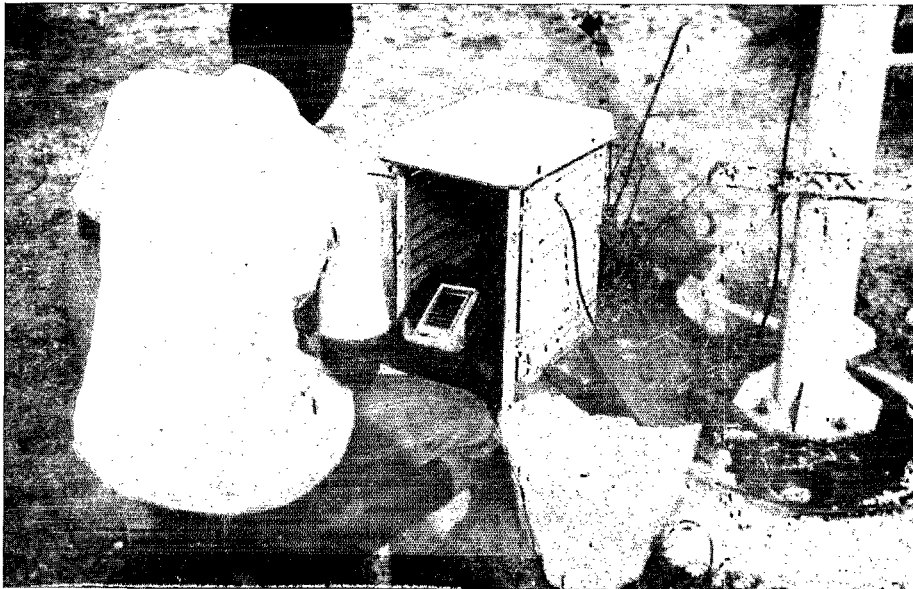


PHOTO 7. — Mesures climatiques. Relevé horaire des mesures sur l'intégrateur numérique au pied du mât. ↓



3.1.3. Étude des recaptures multiples

L'étude des recaptures multiples constitue un autre moyen de mettre en évidence la grande disparité du nombre de mâles et de femelles. D'avril 1981 à février 1982, 14 190 femelles et 6 791 mâles ont été capturés autour du village. Les recaptures successives sont présentées dans le tableau suivant :

	FEMELLES	MÂLES
Recapturés : 1 fois	3 048	1 128
2 fois	845	164
3 fois	216	24
4 fois	55	2
5 fois	8	
6 fois	2	

La décroissance des recaptures suit une loi exponentielle pour les mâles et les femelles ($r^2 = 0,996$ et $0,997$ respectivement). Elle est plus rapide pour les mâles (exposant : $- 2,0$) que pour les femelles (exposant : $- 1,5$) ; ce qui signifie que le taux de « mortalité-émigration » est plus élevé pour les mâles que pour les femelles.

3.2. LES FACTEURS DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS

3.2.1. Les facteurs abiotiques

L'influence des facteurs climatiques apparaît d'une manière évidente à la comparaison des figures 1 à 4 avec les données climatiques du tableau I. Dans tous les cas les effectifs maximaux sont atteints lorsque le déficit de saturation est inférieur à 12 mb et les effectifs minimaux lorsqu'il est proche de 20 mb. Cela se traduit par une corrélation significative des effectifs avec certains paramètres climatiques. Une analyse des corrélations (régression linéaire multiple par étapes), réalisée sur la moyenne des différents paramètres climatiques pendant une période de deux mois avant l'estimation, est présentée dans le tableau II. Il apparaît que les paramètres qui présentent les plus fortes corrélations sont la température maximale et l'humidité relative minimale (corrélation positive). La corrélation des paramètres climatiques entre eux explique qu'un seul paramètre suffise pour rendre compte des variations des populations ; ainsi l'humidité explique 74 % des variations des effectifs de *G. palpalis* au village et la température maximale explique 38 et 58 % des variations des effectifs, respectivement mâles et femelles de *G. pallicera* en

zone de plantations. En revanche, les facteurs abiotiques ne semblent pas jouer de rôle important dans la régulation des populations de *G. palpalis* de cette zone.

3.2.2. Les facteurs biotiques

Au village, la présence exclusive de *G. palpalis* et l'abondance des hôtes (les porcs) semble apparemment réduire le rôle des facteurs dépendants de la densité, ce qui se traduit par l'allure régulière des graphes (fig. 5A). En plantations, au contraire, l'alternance des pics (fig. 2 et 3), suggère que la densité d'une espèce interfère sur celle de l'autre. Une autre manière de mettre en évidence ce phénomène est de représenter l'évolution de la

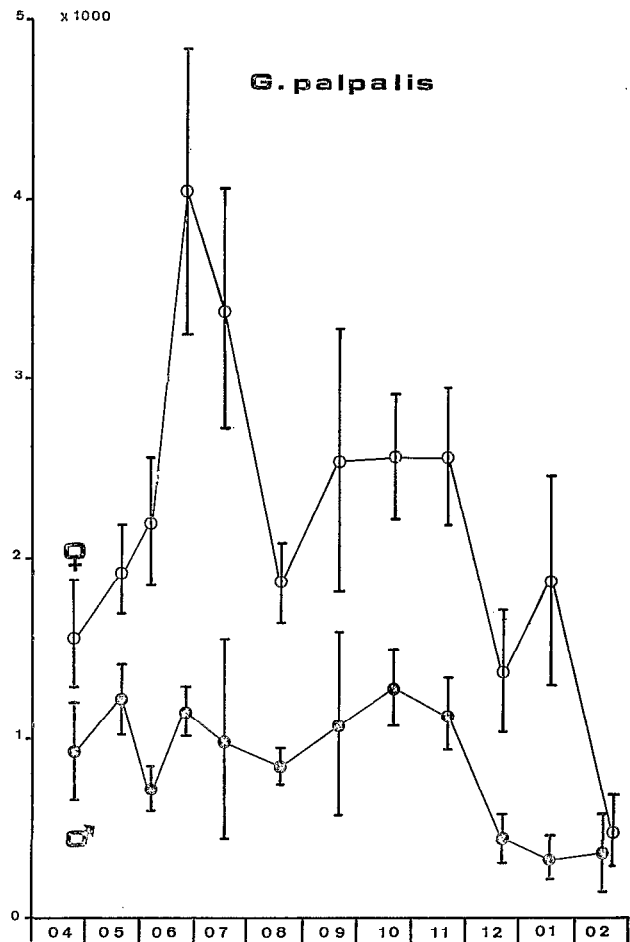


FIG. 2. — Estimation des effectifs de *G. palpalis* en zone de plantations. Même légende que pour la fig. 1.

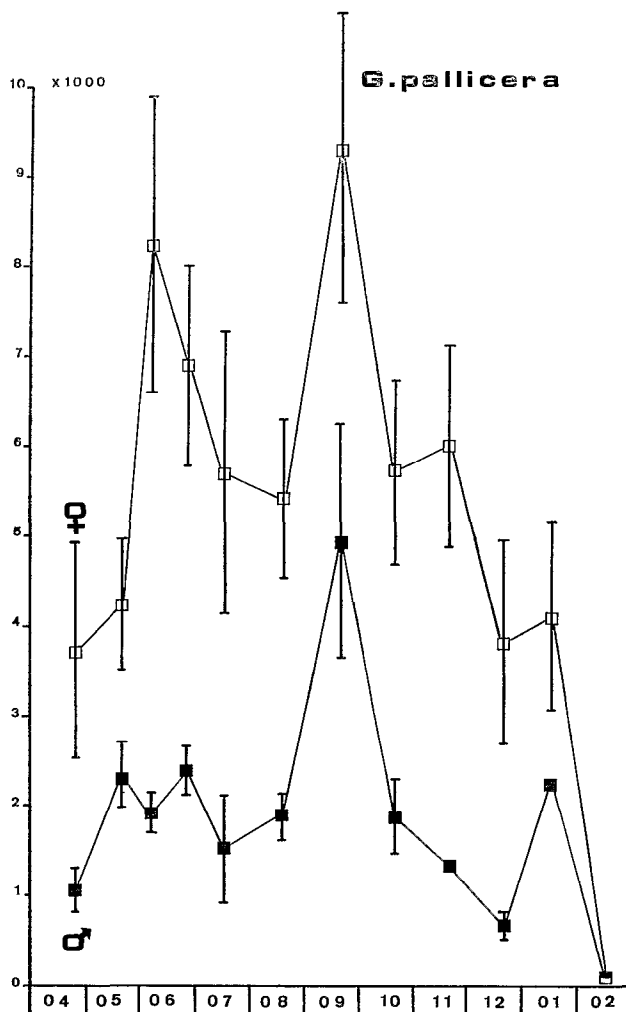


FIG. 3. — Estimation des effectifs de *G. pallicera* en zone de plantations. Même légende que pour la fig. 1.

biomasse « glossine » en combinant les effectifs de *G. palpalis* et *G. pallicera* (fig. 5B). En plantations, il apparaît dès le début de la saison humide un plateau à une densité proche de 4 (en échelle logarithmique) qui n'est jamais dépassé mais se maintient d'une manière très stable. Au village, les populations péri-domestiques croissent régulièrement pendant toute la saison humide et n'atteignent leur maximum (3,9) qu'à la fin de celle-ci. La figure 5 montre donc que les variations asynchrones des deux espèces présentes correspondaient

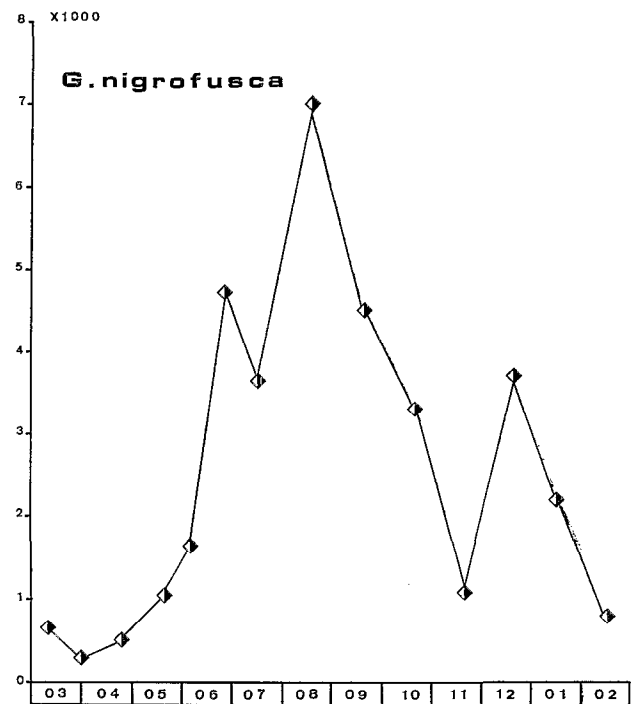


FIG. 4. — Estimation des effectifs de *G. nigrofusca* en zone de plantations pendant l'année 1981-1982. En ordonnée les effectifs femelles + mâles ; en abscisse les mois 81-82.

en réalité à des ajustements de densités sur la charge biotique (carrying capacity) des plantations étudiées, la compétition interspécifique jouant alternativement en faveur de l'une ou l'autre espèce.

Ces résultats rappellent ceux obtenus ailleurs, dans la zone de plantations du foyer (Gouteux, 1983 a et b). Il faut cependant remarquer que si, dans cette zone, *G. palpalis* est l'espèce dominante, ce rôle est dévolu ici à *G. pallicera*. En effet, les effectifs totaux de cette espèce sont deux fois plus élevés que ceux de *G. palpalis* et ses pics de densités sont atteints avant ceux de cette dernière. C'est une situation exactement inverse de celle observée dans la zone de plantations du foyer. Ceci explique que les facteurs climatiques ne soient pas significativement corrélés avec les variations de *G. palpalis*, espèce dominée (tab. II) : le rôle des facteurs biotiques, notamment celui de la densité de l'espèce dominante (ici *G. pallicera*), doit être déterminant, comme cela a été montré par ailleurs par une approche différente (courbes de Moran, Gouteux, 1983 a).

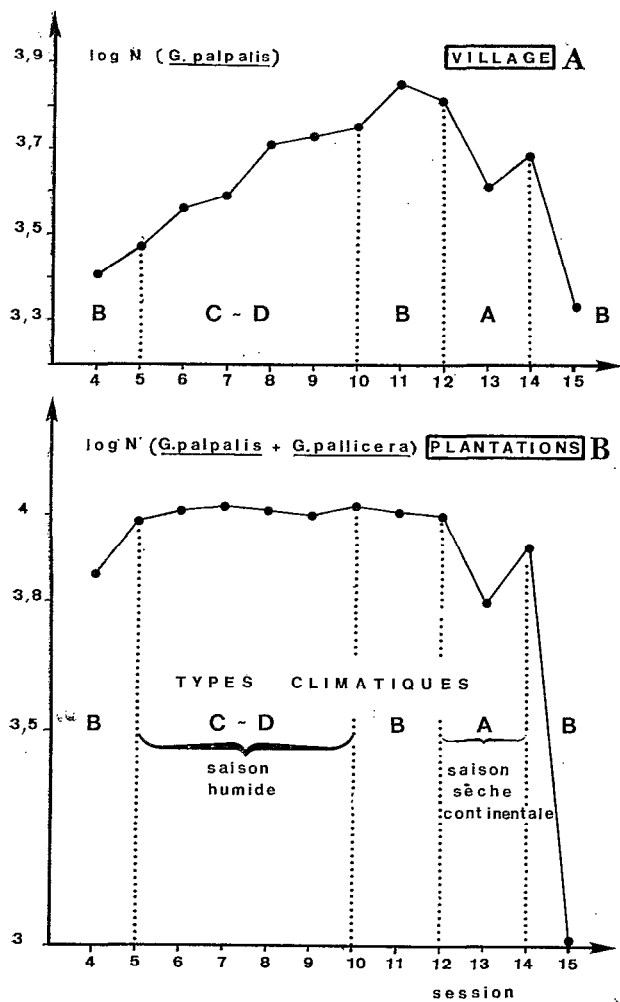


FIG. 5. — Comparaison de l'évolution des densités des populations de glossines au village (A) et en plantation (B), exprimées en logarithmes des effectifs estimés.

Cette observation a peut-être une signification épidémiologique : il serait intéressant de vérifier si la transmission de la maladie du sommeil a lieu uniquement dans les zones où *G. palpalis* est l'espèce dominante.

Étant donné que les effectifs sont relativement importants la différence observée dans le tableau II au niveau des sexes de *G. pallicera* pourrait avoir une signification. Elle traduirait l'existence d'une mortalité dépendante de la densité plus importante chez les mâles que chez les femelles. Ceci est très possible, puisque l'intense

TABLEAU II

Coefficients de corrélation simples des effectifs estimés avec les paramètres climatiques relevés sur une période de deux mois avant l'estimation. La variable la plus importante (entrant dans l'équation) est indiquée par l'astérisque. Les coefficients de corrélation partiels, après élimination de cette variable, sont indiqués entre parenthèses.

PARAMETRES CLIMATIQUES	<i>G. palpalis</i>		<i>G. pallicera</i>	
	VILLAGE	PLANTATION	PLANTATION	
	♀+♂	♀+♂	♀	♂
TMAX	-0,72 (-0,16)	-0,51	-0,76*	-0,62*
HRMIN	0,86*	0,51	0,53 (-0,15)	0,42 (-0,13)
TMIN	0,60 0,10	0,13	0,14 (-0,10)	0,03 (-0,19)
TVE	0,76 (-0,26)	0,42	0,34 (-0,11)	0,23 (-0,15)
HP	0,43 (-0,00)	0,27	0,51 (-0,20)	0,11 (-0,32)
JP	0,28 (-0,23)	0,22	0,32 (0,09)	-0,09 (-0,43)

TMAX : moyenne des températures journalières maximales ; HRMIN : moyenne des humidités relatives journalières minimales ; TMIN : moyenne des températures journalières minimales ; TVE : tension de vapeur d'eau, calculée à partir de TMAX et HRMIN ; HP : hauteur de pluie ; JP : nombre de jours de pluie.

activité de vol des mâles pour la recherche des femelles et la formation d'essaims sont des comportements qui augmentent considérablement les risques de prédation.

3.3. RELATION ENTRE LA DENSITÉ APPARENTE AU PIÈGE ET LES EFFECTIFS ESTIMÉS

3.3.1. Le modèle

Le calcul des densités apparentes au piège (DAP) prend en compte les variations accidentelles du nombre de pièges. Connaissant les DAP et les effectifs estimés, le problème est de savoir s'il existe une relation entre eux et laquelle. Bien qu'il existe une relation linéaire, le meilleur ajustement pour chaque espèce se fait sur une courbe fonction puissance. Les équations et les coefficients de détermination sont donnés dans les figures 6, 7, 8 et 9.

Le modèle qui s'impose est donc le suivant :

$$N = a (DAP)^b \text{ où } N \text{ est l'effectif estimé.}$$

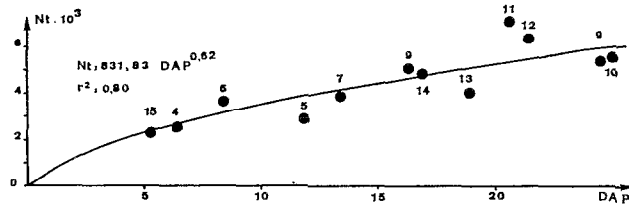


FIG. 6. — *G. palpalis* (village). Variation des effectifs estimés (Nt) en fonction des densités apparentes au piège biconique (DAP).

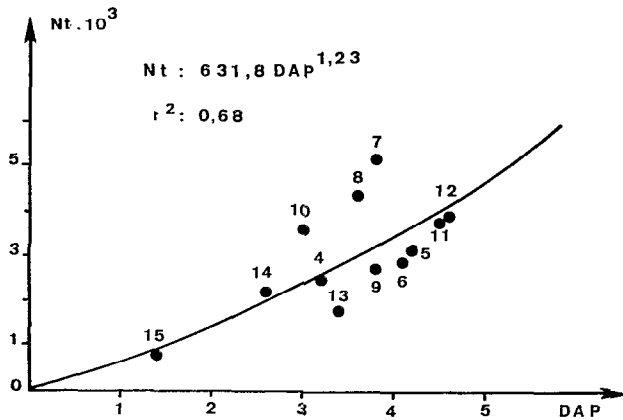


FIG. 7. — *G. palpalis* (plantation). Même légende que pour la fig. 6.

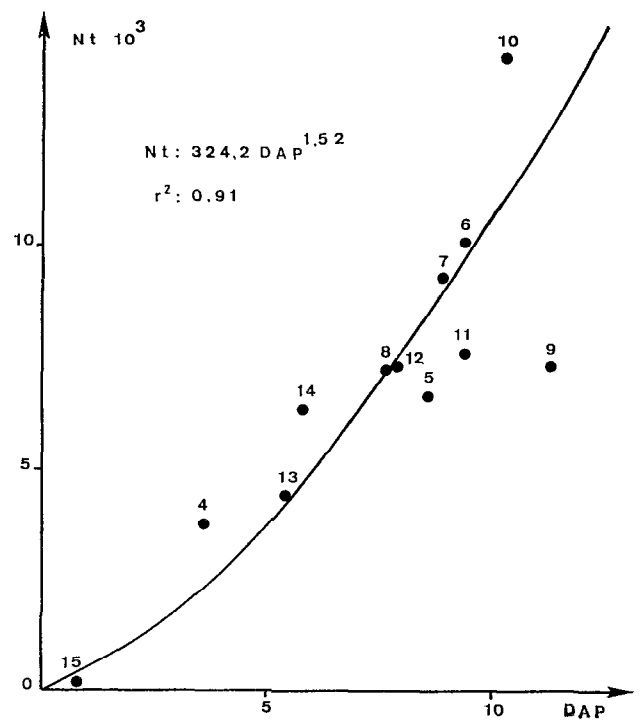


FIG. 8. — *G. pallicera* (plantation). Même légende que pour la fig. 6.

L'exposant b est égal à 0,62 pour les populations péri-domestiques de *G. palpalis* ; en zone de plantations, $b = 1,23$ pour *G. palpalis*, 1,52 pour *G. pallicera* et 1,63 pour *G. nigrofusca*. Comme la densité apparente est proportionnelle aux effectifs estimés élevés à la puissance $1/b$, cet exposant ($1/b$) peut s'interpréter comme étant le rendement du piège pour une espèce et dans un biotope déterminé. Ce rendement serait de 1,61 pour *G. palpalis* au village et de 0,81 en plantations. Dans ce dernier biotope, il serait de 0,66 et 0,61 respectivement pour *G. pallicera* et *G. nigrofusca*. Ainsi il apparaît que le rendement du piège biconique est meilleur au village qu'en plantations, ce qui est évident du fait de la forte concentration des mouches dans le premier biotope. En zone de plantations, les faibles différences de rendement observées pour chaque espèce ne sont pas significatives et l'on peut conclure que l'attractivité du piège est quasiment identique pour *G. palpalis*, pour *G. pallicera* et pour *G. nigrofusca*.

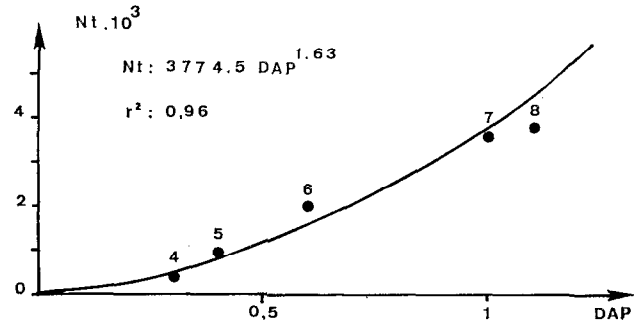


FIG. 9. — *G. nigrofusca* (plantation). Même légende que pour la fig. 6.

Le rendement du piège est une notion complexe qui fait intervenir les facteurs de l'environnement du piège sur son efficacité intrinsèque. Signalons notamment la probabilité de présence des mouches dans les biotopes et leur taux d'activité, ces deux

facteurs étant fortement dépendants des facteurs climatiques et différents selon les espèces. (Gouteux et Laveissière, 1982 ; Gouteux *et al.*, 1984).

3.3.2. Rendement du piège pour les deux sexes

Les estimations de la probabilité de capture moyenne pour chaque sexe et chaque espèce à différentes périodes de l'année sont présentées dans le tableau III ; les valeurs portées dans ce tableau ne permettent pas les comparaisons de zone à zone puisque le nombre de pièges diffère.

Les résultats, calculés sur les effectifs totaux et exprimés en pourcentage de femelles sont les suivants :

	CAPTURÉS	ESTIMÉS
<i>G. palpalis</i> (village)	67,1 %	65,5 %
<i>G. palpalis</i> (plantation)	66,2 %	71,7 %
<i>G. pallicera</i> (plantation)	60,4 %	74,0 %

La lecture du tableau III montre effectivement que les probabilités de capture des deux sexes de *G. palpalis* diffèrent peu ; elles sont identiques au niveau du village où la seule différence significative se situe en juillet, à un moment où l'estimation des effectifs est peu précise, voire aberrante (fig. 1). En plantation, il apparaît des différences significatives pour deux périodes (mai-juin et juin), soit 2 cas sur 12. Dans ces deux cas, la probabilité de capture est plus élevée pour les mâles que pour les femelles. A l'opposé, la probabilité de capture des deux sexes de *G. pallicera* diffère assez souvent ; de plus il existe une bonne corrélation du taux de capture entre les sexes qui valide cette différence ($r = 0,92$ pour 9 ddl).

La zone de plantations étudiée est suffisamment vaste pour qu'il ne s'agisse pas d'une hétérogénéité de la distribution spatiale des deux sexes chez l'une ou l'autre espèce, alors que la périphérie du village est un lieu de concentration des femelles de *G. palpalis*.

Il est possible que les différences observées reflètent une attractivité du piège plus grande pour les mâles que pour les femelles. Les femelles capturées pourraient aussi contribuer à attirer les mâles par des signaux sonores (?) ; d'autre part la tendance des mâles à former des essaims favoriserait leur capture en groupes.

Il est cependant plus probable que ces différences s'expliquent par la plus grande activité de vol des mâles. Ces derniers disposent en effet de toute leur réserve d'énergie, alors que les femelles

consacrent une part importante de celle-ci à l'alimentation de leur larve *in utero*. En ne prenant en compte que cette seule hypothèse, il apparaît d'après nos résultats que les mâles seraient 1,9 fois plus actifs que les femelles pour *G. pallicera* et 1,3 fois pour *G. palpalis*. Bursell et Taylor (1980) ont calculé que la part du budget énergétique consacrée au vol par les mâles de *G. m. morsitans* est environ le double de celle des femelles.

3.3.3. Influence des facteurs climatiques sur la probabilité de capture

L'augmentation de la probabilité de capture de *G. palpalis* et *G. pallicera* en saison sèche en zone de plantations (tabl. III), s'explique par la disposition de quelques pièges au niveau des points d'eau où les mouches en activité se concentrent. Inversement, au niveau de la périphérie du village, où règne un éoclimat très défavorable en saison sèche (Gouteux et Laveissière, 1982), la probabilité de capture diminue comme le temps de présence des mouches dans ce biotope.

Il apparaît, pour les populations péri-domestiques de *G. palpalis*, une chute assez brutale de la probabilité de capture en mai-juin et en octobre (tabl. III). L'interprétation de ces décrochements en début et fin de saison des pluies n'a pu être faite qu'après un examen qualitatif des enregistrements thermo-hygrométriques : pendant ces périodes on observe d'importantes oscillations de la température et de l'humidité entre 10 heures et 16 heures (aspect hachuré du graphe) indiquant des rafales de vents associées ou non à de courtes pluies diurnes. Ces phénomènes sont caractéristiques du passage de la ZCIT (transition des climats B et C1). Pendant ces périodes, les vents diurnes, dont les caractéristiques n'ont malheureusement pas pu être mesurées, diminueraient fortement l'activité de *G. palpalis* à la périphérie du village (terrain découvert). Cela est moins sensible en plantations où le couvert des caféiers assure une certaine protection.

4. Discussion

4.1. ESTIMATION DES EFFECTIFS

Comme l'a souligné Vale (1978), depuis les années 1970 les techniques de capture par piégeage ont puissamment contribué à modifier notre compréhension de l'écologie et de la distribution des glossines. Le piégeage permet en effet la capture en

nombre des femelles et donc leur étude quantitative ce que ne permettaient pas les captures au filet. De plus les échantillons pris au piège sont plus représentatifs de la composition réelle des populations par groupe d'âge (article en préparation) et donc satisfont mieux les conditions requises pour les expériences de marquage-lâcher-recapture que ceux obtenus au filet (Hargrove, 1981 a).

Si le piégeage est une bonne méthode d'échantillonnage il faut aussi une bonne méthode d'analyse. La plupart des estimations de densités de populations à l'aide de pièges relèvent de modèles valables uniquement pour des populations isolées (Ryan *et al.*, 1981 ; Phelps et Vale, 1978), condition qui n'est pratiquement jamais satisfaite pour les glossines. Cela invalide la plupart des tentatives d'estimation qui ignorent la dynamique de l'occupation de l'espace et les flux glossiniens. Hargrove (1981 b), en analysant les données de Phelps et Vale (1978) à l'aide d'un modèle ouvert qui prend en compte les taux d'émigration-immigration des glossines, a trouvé des estimations de 1/3 à 1/12 de celles obtenues avec l'indice de Lincoln et la méthode de Zippin (1956). Nos estimations, réalisées à l'aide du modèle ouvert de Jolly-Seber, rejoignent, par leur ordre de grandeur celles de Hargrove (1981 b). D'après plusieurs auteurs ce modèle apparaît comme l'un des plus fiables. Nous renvoyons, pour la comparaison avec d'autres modèles et notamment ceux de Fisher et Ford (1947) et de Manly et Parr (1968), aux travaux de Bishop et Sheppard (1973), Cormack (1973), ainsi qu'aux synthèses de Begon (1979) et de Blower *et al.* (1981). La modification introduite par Buckland (1980) apporte une solution intuitive au problème des estimations biologiquement impossibles (taux de survie supérieur à 1, gains négatifs). Les variances et les intervalles de confiance sont calculés par simulation (Buckland, 1981).

4.2. COMPARAISON AVEC LES DENSITÉS APPARENTES

Utilisant l'indice de Lincoln, Gruvel (1975) estime que les captures de *G. tachinoides* obtenues au filet ne reflètent pas les variations des densités estimées, alors que Cuisance *et al.* (1978) trouvent une bonne correspondance avec les captures de *G. p. gambiensis* au piège biconique. Nos résultats vont dans ce sens en précisant que, dans les plan-

tations, le rendement du piège est sensiblement le même pour les différentes espèces sympatriques.

4.3. SEX-RATIO DES ÉCHANTILLONS

Il est bien connu que le piège biconique prend en général plus de femelles que de mâles (Challier et Laveissière, 1973 ; Frézil et Carnevale, 1976), ce qui a été interprété comme une plus grande sensibilité au contraste (piège/végétation) des femelles (Challier *et al.*, 1977). En fait, il apparaît que le piège biconique n'est pas plus attractif pour les femelles que pour les mâles : la plus forte proportion des femelles capturées correspond bien à la réalité ; cette proportion serait même le plus souvent sous-estimée.

4.4. FLUCTUATIONS DES EFFECTIFS

La décroissance des captures au milieu de la saison des pluies a été observée par de nombreux auteurs en zone forestière (Foster, 1964 ; Van Wettere, 1975 ; Gouteux, 1983 a) sans que l'on puisse dire si elle est due à la variation des densités réelles ou à celle de l'activité-agressivité des glossines. Les résultats obtenus ici en zone de plantations démontrent qu'il s'agit bien de modifications des densités réelles, en relation avec des phénomènes de régulation dépendant de la densité. Ces observations confirment qu'en zone de plantations *G. palpalis* et *G. pallicera* sont en compétition et que la densité de l'espèce dominante agit sur celle de l'espèce dominée.

4.5. IMPORTANCE DES TYPES CLIMATIQUES

Il semble préférable, pour caractériser les variations saisonnières du climat, d'utiliser les types climatiques (Leroux, 1972 ; Duviard, 1981). Cette définition est beaucoup moins subjective et plus précise que les notions de saisons « chaude », « fraîche » etc... (on a même parlé de saison « mi-chaude fraîche »). De plus, les déplacements du FIT et de la ZCIT sont d'une grande importance pour de nombreux insectes dont ils assurent le transport passif sur de grandes distances.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 3 avril 1984*

BIBLIOGRAPHIE

- BEGON (M.), 1979. — Investigating Animal Abundance. Capture-recapture for biologists. E. Arnold éd., Londres, 97 p.
- BISHOP (J. A.) et SHEPPARD (P. M.), 1973. — An evaluation of two capture-recapture models using the technique of computer simulation. In : The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations. M. S. Bartlett et R. W. Hiorns éd., Academic Press, Londres et New York.
- BLOWER (J. G.), COOK (L. M.) et BISHOP (J. A.), 1981. — Estimating the size of animal populations. G. Allen éd., Londres, 128 p.
- BUCKLAND (S. T.), 1980. — A modified analysis of the Jolly-Seber capture-recapture model. *Biometrics*, 36 : 419-435.
- BUCKLAND (S. T.), 1981. — Program for the modified analysis of the Jolly-Seber capture-recapture model. *Doc. multigr.*, Technical Report n° 3.
- BURSELL (E.) et TAYLOR (P.), 1980. — An energy budget for *Glossina* (Diptera : Glossinidae). *Bull. ent. Res.*, 70 : 187-196.
- CHALLIER (A.) et LAVEISSIÈRE (C.), 1973. — Un nouveau piège pour la capture des Glossines (*Glossina* : Diptera, Muscidae) : description et essais sur le terrain. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 15, 3 : 283-286.
- CHALLIER (A.), EYRAUD (M.), LAFAYE (A.) et LAVEISSIÈRE (C.), 1977. — Amélioration du rendement du piège biconique par l'emploi d'un cône inférieur bleu. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 15, 3 : 283-286.
- CORMACK (R. M.), 1973. — Commonsense estimates from capture-recapture studies. In : The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological populations. M. S. Bartlett et R. W. Hiorns éd., Academic Press, Londres et New York.
- GUISANCE (D.), POLITZAR (H.), CLAIR (M.), SELLIN (E.) et TAZE (Y.), 1978. — Impact des lâchers de mâles stériles sur les niveaux de deux populations sauvages de *Glossina palpalis gambiensis* en Haute-Volta (sources de la Volta Noire). *Rev. Élev. Méd. vét. Pays trop.*, 31 : 315-328.
- DUVIARD (D.), 1981. — Les *Dysdercus* du cotonier en Afrique Occidentale. Écologie et Migrations. Trav. et Doc., n° 135, O.R.S.T.O.M., Paris, 172 p.
- FISHER (R. A.) et FORD (E. B.), 1947. — The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L. *Heredity*, 1 : 143-174.
- 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. Méd. Hyg.*, 57 : 465-475.
- FRÉZIL (J. L.) et CARNEVALE (P.), 1976. — Utilisation de la carboglace pour la capture de *Glossina fuscipes quarzensis* Pires, 1948, avec le piège Challier-Laveissière. Conséquences épidémiologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 14, 3 : 225-233.
- GOUTEUX (J. P.), 1982. — Analyse des expériences de marquage-lâcher-recapture selon le modèle stochastique de Jolly-Seber. Programmes simplifiés pour matrice étendue (jusqu'à 300 jours de capture) réalisables sur H.P. 41. *Rap. multigr. O.C.C.G.E.*, n° 35/IRTO/RAP/82.
- GOUTEUX (J.-P.), 1983a. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 6. Étude comparative des populations de quatre espèces en zone de plantations. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 21, 3, sous presse.
- GOUTEUX (J.-P.), 1983b. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 7. Analyse de la distribution spatiale des glossines en activité dans une plantation de caféiers. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 21, 4, sous presse.
- 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. et Parasitol.* 20, 3 : 199-229.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.), CHALLIER (A.) et STANGHELLINI (A.), 1981. — Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte d'Ivoire. 1. Présentation du foyer de Yavoua. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 19, 3 : 199-207.
- GRUVEL (J.), 1975. — Structure des populations de *Glossina tachinoides* W. à la Réserve de Kalamaloué (VI). *Rev. Élev. Méd. vét. Pays trop.*, 28 : 195-215.
- HARGROVE (J. W.), 1981a. — Tsetse dispersal reconsidered. *J. An. Ecol.*, 50 : 351-373.
- HARGROVE (J. W.), 1981b. — Discrepancies between estimates of tsetse fly populations using mark-recapture and removal trapping techniques. *J. appl. Ecol.*, 18 : 737-748.
- JOLLY (G. M.), 1965. — Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration — stochastic model. *Biometrika*, 52 : 227-247.
- LEROUX (M.), 1972. — La dynamique des précipitations en Afrique Occidentale. Thèse de Doctorat, Univ. Dakar, 281 p.
- MANLY (B. F. J.) et PARR (M. J.), 1968. — A new method of estimating population size, survivorship and birth rate from capture-recapture data. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 18 : 81-89.
- PHELPS (R. J.) et VALE (G. A.), 1978. — Studies on populations of *Glossina morsitans morsitans* and *G. pallidipes* (Diptera : Glossinidae). *J. appl. Ecol.*, 15 : 743-760.
- RYAN (L.), MOLYNEUX (D. H.), KUZOE (F. A. S.) et BALDREY (D. A. T.), 1981. — Traps to control and estimate populations of *Glossina* species. *Tropenmed. Parasitol.*, 32 : 145-148.
- SHARMA (Y.), 1982. — Le piège à tsétsé. *Forum du développement*, 86 : 6-7.
- VALE (G. A.), 1978. — Changes in our understanding of the behaviour and distribution of tsetse flies. *Rhod. Sci. News*, 12 : 144-146.
- Van WETTERE (P. H. J.), 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*. Thèse de Doctorat, Univ. Amsterdam, 282 p.
- ZIPPIN (C.), 1956. — An evaluation of the removal method of estimating animal populations. *Biometrics*, 12 : 163-169.

TABLEAU III

Estimation des probabilités de captures moyennes (Erreur type entre parenthèses ; un tiret (—) indique que les données ne permettent pas de faire une estimation fiable ; un astérisque indique une différence significative entre les sexes.)

session numéro	<u>G. palpalis</u>				<u>G. pallicera</u>	<u>G. nigro.</u>	
	village		plantation				
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂-♀
4	0.019 (0.012)	0.041 (0.010)	0.041 (0.028)	0.052 (0.010)	0.081* (0.036)	0.028 (0.015)	0.030 (-)
5	0.049 (0.011)	0.056 (0.008)	0.061 (0.015)	0.059 (0.008)	0.065* (0.010)	0.048 (0.008)	0.016 (-)
6	0.027 (0.006)	0.029 (0.005)	0.076* (0.014)	0.048 (0.008)	0.077* (0.012)	0.028 (0.007)	0.011 (0.038)
7	0.054 (0.009)	0.046 (0.007)	0.050* (0.009)	0.019 (0.005)	0.066* (0.008)	0.029 (0.006)	0.011 (0.021)
8	0.023* (0.006)	0.055 (0.005)	0.043 (0.059)	0.024 (0.006)	0.115* (0.021)	0.032 (0.009)	(-)
9	0.061 (0.008)	0.064 (0.006)	0.066 (0.012)	0.052 (0.008)	0.095 (-)	0.053 (0.011)	0.039 (0.108)
10	0.064 (0.007)	0.058 (0.004)	0.062 (0.184)	0.034 (0.011)	0.034 (0.026)	0.028 (0.018)	0.014 (-)
11	0.033 (0.005)	0.038 (0.006)	0.048 (0.011)	0.048 (0.007)	0.071 (0.042)	0.045 (0.177)	(-)
12	0.046 (0.006)	0.045 (0.004)	0.050 (0.011)	0.056 (0.009)	(-) (-)	0.039 (0.008)	(-)
13	0.064 (0.009)	0.063 (0.019)	0.100 (0.029)	0.099 (0.020)	0.116 (0.259)	0.078 (0.013)	(-)
14	0.049 (0.009)	0.048 (0.005)	0.124 (-)	0.048 (0.030)	0.046 (-)	0.045 (0.014)	(-)
15	0.027 (0.012)	0.030 (0.008)	0.038 (-)	0.090 (0.036)	0.875 (-)	0.152 (-)	(-)