

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

10. Activité ⁽¹⁾

Jean-Paul GOUTEUX ⁽²⁾, Bruno MONTENY ⁽³⁾

Résumé

L'étude de l'activité de *G. palpalis*, *G. pallicera* et *G. nigrofusca* en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire (foyer de trypanosomiase humaine de Vavoua), a permis les observations suivantes :

1. L'activité de *G. pallicera* est de tendance bimodale. Elle est plus importante que celle de *G. palpalis* avant 11 h et après 16 h. L'activité de *G. palpalis* est unimodale et maximale l'après-midi vers 13 h. L'activité de *G. nigrofusca* est très nettement bimodale, avec un petit pic le matin avant 12 h et un pic principal le soir, après 17 h.
2. Les mâles de *G. palpalis* sont actifs en moyenne un quart d'heure à une heure plus tard que les femelles ; c'est le contraire chez *G. pallicera*. Le cycle d'activité des deux sexes est rigoureusement synchrone chez *G. nigrofusca*.
3. L'allure du cycle d'activité diffère selon les saisons : le caractère bimodal est accentué chez *G. pallicera* en saison sèche alors qu'il devient strictement unimodal chez *G. palpalis*. Cette dernière espèce est active plus tôt en saison des pluies qu'en saison sèche ainsi que dans les biotopes découverts par rapport aux biotopes ombragés.
4. Il y a coïncidence entre les maximums d'activité de *G. palpalis* au point d'eau et les heures pendant lesquelles les femelles viennent puiser.
5. Une analyse multidimensionnelle (régression linéaire multiple par étapes) a permis de montrer que, parmi les facteurs climatiques jouant un rôle dans le déterminisme du rythme d'activité, le rayonnement solaire semble être le facteur clé pour *G. palpalis*, alors que *G. pallicera* serait plus sensible aux variations de l'humidité ambiante. *G. nigrofusca* semble être relativement indépendant des facteurs climatiques.
6. Le cycle circadien ne paraît pas varier en fonction de l'âge des femelles. La proportion des femelles portant un utérus vide augmente en fin de journée ce qui indique que la larviposition a lieu surtout l'après-midi.
7. Des sessions de piégeage de quatre jours pour *G. palpalis*, de cinq jours pour *G. pallicera* et de sept jours pour *G. nigrofusca* permettent d'obtenir un coefficient de variation de l'activité journalière inférieur à 5 % pour ces trois espèces.

Mots-clés : Écologie — Rythmes d'activité — *G. palpalis* — *G. pallicera* — *G. nigrofusca* — Piégeage — Facteurs climatiques — Secteur pré-forestier — Côte d'Ivoire.

Summary

ECOLOGY OF TSETSE FLIES IN THE PREFORESTED AREA OF IVORY COAST. 10. ACTIVITY. Studies on the activity of *G. palpalis*, *G. pallicera* and *G. nigrofusca* were carried out in the preforested area of Ivory Coast (human trypanosomiasis focus of Vavoua), and the following conclusions were drawn :

(1) Dans le cadre des accords conclus entre l'ORSTOM et l'OCCGE, 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 ORSTOM, Institut Pierre Richet (ex I.R.T.O.), B.P. 1500, Bouaké, Côte d'Ivoire. Adresse actuelle : Centre ORSTOM, B.P. 181, Brazzaville, Congo.

(3) Bioclimatologue ORSTOM, Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, B.P. V 51, Abidjan, Côte d'Ivoire.

1. The activity of *G. pallicera* was higher than that of *G. palpalis* before 11 a.m. and after 4 p.m. The activity of *G. palpalis* was maximum around 1 p.m. and that of *G. nigrofusca* in the evening after 5 p.m.
2. *G. palpalis* males were active on average one quarter of hour to one hour later than females ; the reverse was observed in *G. pallicera*. The activity cycle of both sexes was well synchronised in *G. nigrofusca*.
3. During the dry season, the bimodal pattern of the circadian cycle totally disappeared in *G. palpalis*, whereas it became more clear-cut in *G. pallicera*. The first was active earlier in the rainy season than in the dry season, and in open habitats than in shady places.
4. Maximum activity of *G. palpalis* near water holes coincided with time when women were going for collecting water.
5. A linear multiple regression analysis using the stepwise procedure showed that the sun radiation seems to be the key-factor in controlling the activity rhythms in *G. palpalis*. *G. pallicera* would be more sensitive to the variation of humidity. Twilight activity in *G. nigrofusca* seems to be relatively independant on climatic factors.
6. No differences in the circadian cycle were observed in relation to the age of females. The proportion of females with an empty uterus increased during the evening time, which shows that larviposition occurs mainly in the afternoon.
7. The coefficient of variation of the daily activity was lower than 5 % for four-days (*G. palpalis*), five-days (*G. pallicera*) and seven-days (*G. nigrofusca*) trapping sessions.

Key words : Ecology — Activity — *G. palpalis* — *G. pallicera* — *G. nigrofusca* — Trapping — Climatic factors — Preforested area — Ivory Coast.

1. Introduction

Chez les insectes hématophages, les rythmes circadiens d'activité sont particulièrement importants, car ils déterminent les périodes d'agressivité et donc les moments de la journée pendant lesquels peut s'effectuer le contact entre l'hôte vertébré et l'insecte. Les rythmes circadiens constituent donc un facteur épidémiologique essentiel (Le Berre, 1966).

L'activité de *Glossina palpalis* (Rob.-Desv.), *G. pallicera* Bigot, *G. nigrofusca* Newstead a été étudiée selon le sexe et l'âge des mouches, en fonction des facteurs climatiques, dans la région de Vavoua où se situait en 1975-1980, un important foyer de trypanosomiase humaine (Gouteux, 1985).

L'étude a porté sur les rythmes horaires (cycle circadien) et les variations journalières. Elle s'est déroulée sur deux cycles annuels, associée de 1979 à 1980 aux études sur l'écodistribution, et de 1981 à 1982 aux études sur la dispersion. Elle porte sur un total de 30 000 glossines (dont 6 671 femelles disséquées) capturées soit au piège biconique, soit au filet (sur appât humain). La comparaison de ces deux moyens de capture fait l'objet d'un autre article (Gouteux et Dagnogo, 1986).

2. Matériel et méthodes

La zone d'étude, située près du village de Gati-fla, à l'ouest de Vavoua, a été présentée ailleurs

(Gouteux *et al.*, 1981 b), ainsi que les différents biotopes étudiés (Gouteux et Laveissière, 1982). Le climat et les méthodes de mesure des paramètres climatiques ont été décrits en détail par Gouteux et Laveissière (1982) pour le cycle 1979-1980 et par Gouteux et Buckland (1984) pour le cycle 1981-1982. Nous rappellerons ici les principaux types climatiques, déterminés par la position de la Zone de Convergence Inter-Tropicale (Z.C.I.T.) :

- A : saison sèche continentale (décembre-janvier),
- B : saison sèche océanique (entre A et C1),
- C 1 : début/fin de la saison des pluies (variable),
- C 2 : acmé des pluies (juin et août-septembre),
- D : petite saison sèche (juillet-août).

Deux méthodes de capture ont été utilisées :

- le piégeage avec le piège biconique (Challier et Laveissière, 1973) à cône inférieur bleu (Challier *et al.*, 1977) ;
- la capture au filet sur appât humain : des équipes de deux hommes sont postées à points fixes (points d'eau) ou effectuent des rondes de capture ; trois itinéraires sont établis, l'un autour du village, le second dans la forêt et le troisième dans une cacaoyère.

Les captures au piège ou au filet sont enregistrées toutes les heures de 7 à 19 h. Les femelles vivantes sont disséquées sur le terrain immédiatement après la capture.

Les données sur l'âge physiologique ont été traitées par une méthode décrite précédemment (Gouteux, 1982).

L'influence des paramètres climatiques a fait l'objet d'analyses multidimensionnelles (régression linéaire multiple par étapes) effectuées au Service de Biométrie de l'ORSTOM.

Il n'est pas possible de publier toutes les données ; cependant, celles-ci, ainsi que les calculs intermédiaires et les listages d'analyses, sont disponibles sur demande.

3. Le cycle circadien d'activité

3.1. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Le cycle circadien a, par définition, une période de 24 heures. L'activité est ici mesurée par les nombres relatifs de glossines capturées aux différentes heures de la journée (Harley, 1965). Il s'agit donc de l'activité globale d'une population donnée, résultante statistique de l'activité individuelle des mouches. Rappelons que des études sur les bilans énergétiques ont montré qu'une glossine n'est active que quelques minutes par jour, 15 à 50 minutes au maximum (Randolph et Rogers, 1978 ; Bursell et Taylor,

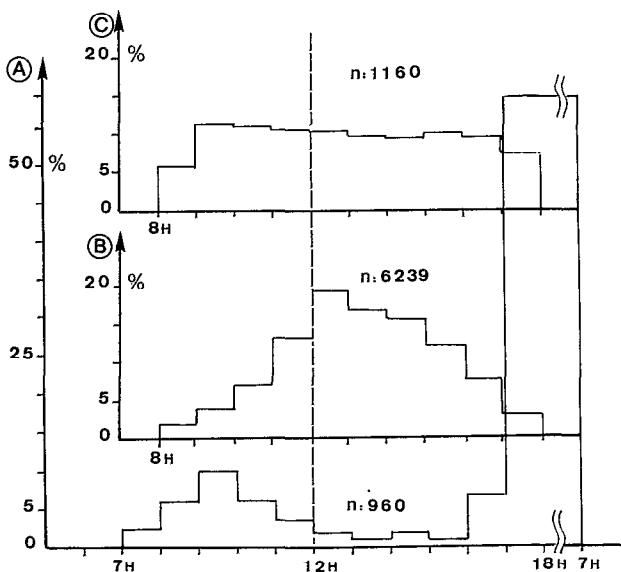


FIG. 1. — Comparaison des cycles circadiens d'activité de *G. nigrofusca* (A), *G. palpalis* (B) et *G. pallicera* (C) : total des captures au piège à la périphérie du village, de février 1981 à février 1982 pour *G. pallicera* et *G. nigrofusca* ; de novembre 1981 à février 1982 pour *G. palpalis* (n = effectifs)

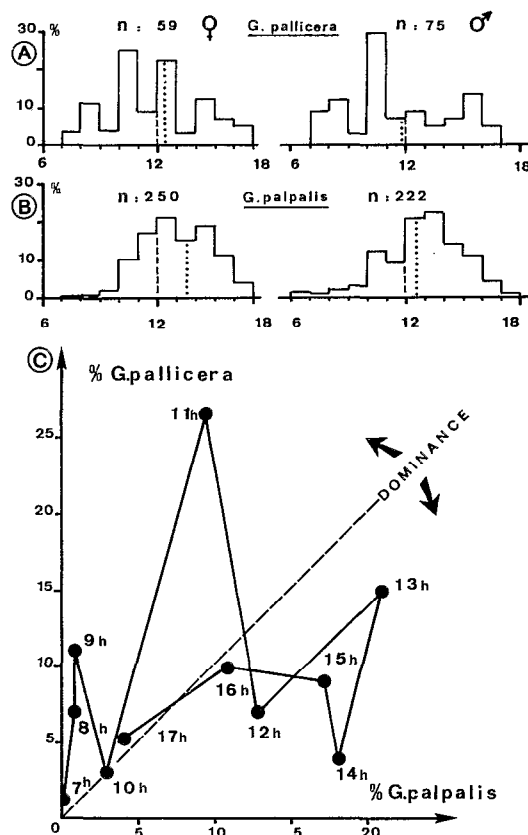


FIG. 2. — Comparaison des cycles circadiens d'activité des mâles (à droite) et des femelles (à gauche) de *G. pallicera* (A) et *G. palpalis* (B), en mars 1978 dans une plantation de caféiers (n = effectifs). La position des points du graphe (C) par rapport à la bissectrice (tirets), indique la dominance de l'une ou l'autre espèce aux heures indiquées

1980 ; Randolph et Rogers, 1981). L'énergie des mouches serait dépensée au cours de petits vols de courte durée, de quelques secondes seulement (Bursell et Taylor, 1980).

Les trois principales espèces présentent des cycles d'activité différents. Les corrélations entre les pourcentages des captures horaires de *G. palpalis*, *G. pallicera* et *G. nigrofusca*, portant sur 14 sessions de huit à dix jours du cycle 1981-1982, sont en général non significatives. Lorsqu'elles le sont (en saison sèche), il s'agit de corrélations négatives, donc de cycles d'activité en opposition.

L'opposition entre *G. nigrofusca*, dont l'activité est maximale le soir après 17 h (entre 57 et 59 % des captures) et les autres espèces est particulièrement nette (fig. 1). La figure 1 montre aussi la différence

fondamentale entre *G. palpalis* et *G. pallicera* : alors que l'histogramme de cette dernière espèce a une allure rectangulaire, celui de *G. palpalis* est triangulaire. Une nette opposition peut apparaître également quand on considère les résultats obtenus pendant de courtes périodes (fig. 2). *G. pallicera* a une activité qui commence tôt et finit tard, souvent bimodale, avec une légère dépression en milieu de journée (fig. 3), alors que *G. palpalis* a toujours des maxima en milieu de journée vers 13 h. Cela signifie que, lorsque les deux espèces ont des populations d'effectifs comparables, la dominance de l'une ou l'autre variera au cours de la journée (fig. 2 C).

Cependant, *G. palpalis* et *G. pallicera* présentent suffisamment de similitudes dans leur cycle d'activité pour qu'il existe entre elles des interactions importantes, ce qui rend nécessaire leur étude écologique simultanée.

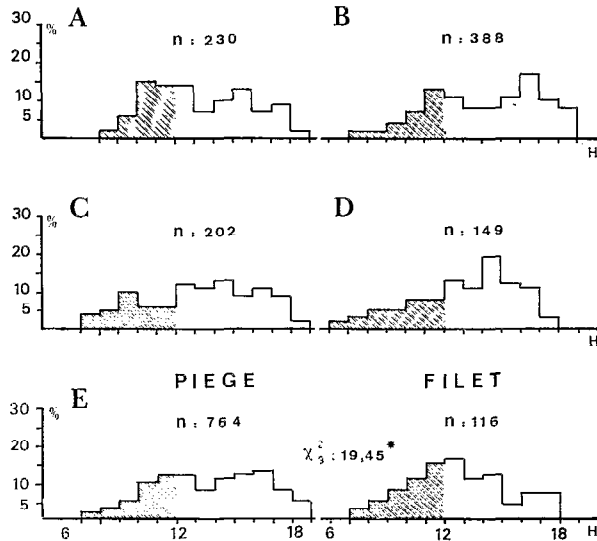


FIG. 3. — Cycle d'activité de *G. pallicera*, capturé au piège en 1979-1980 : en mai (A), en juillet (B et C) et en septembre (D), dans l'ensemble des biotopes du terroir villageois (A, C et D) et dans une plantation de caféiers (B) ; comparaison du bilan 1979-1980 des captures au piège et au filet (E) (n = effectifs, χ^2 de comparaison des distributions horaires des captures au filet). L'aire hachurée représente la matinée (avant 12 h) dans cette figure et les suivantes. La signification des tests statistiques est indiquée par un astérisque au seuil de 5 %, deux au seuil de 1 % et trois au seuil de 1 ‰, dans cette figure et les figures suivantes

3.2. VARIATIONS LIÉES AU SEXE

G. nigrofusca

L'activité des mâles et des femelles de *G. nigrofusca* est rigoureusement synchronisée (fig. 4 C).

G. pallicera

En toutes saisons et quel que soit le mode de capture, l'heure moyenne d'activité se situe toujours plus tôt dans la journée pour les mâles que pour les femelles. Cette différence, qui peut dépasser une heure, n'est pas significative toute l'année (fig. 4 A et B).

G. palpalis

Les mâles et les femelles ont un rythme circadien relativement synchronisé, quels que soient les sai-

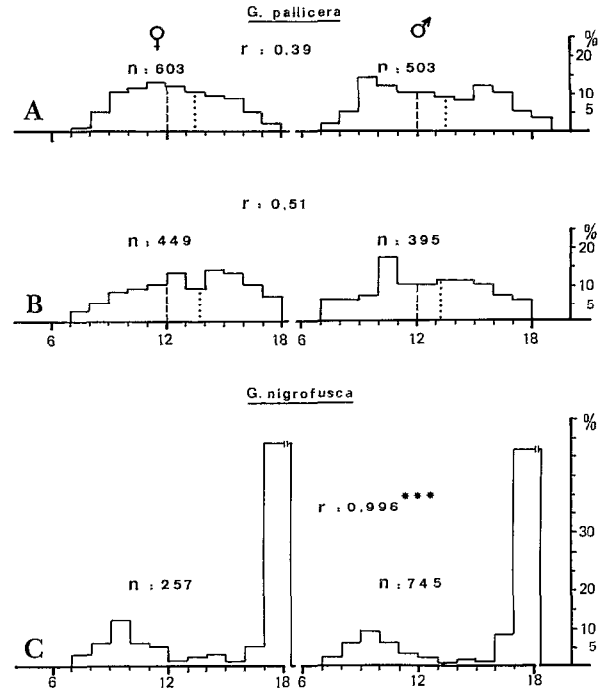


FIG. 4. — Comparaison des cycles circadiens d'activité des mâles (à droite) et des femelles (à gauche) de *G. pallicera* (A, B) et de *G. nigrofusca* (C) : captures au piège à la périphérie du village en 1981-1982 (A et C) et dans l'ensemble des biotopes du terroir villageois en 1979-1980 (B) (n = effectifs, r = coefficient de corrélation entre les distributions horaires des mâles et des femelles). La ligne verticale pointillée indique l'heure d'activité moyenne et la ligne en tirets marque le milieu de la journée (12 h), dans cette figure et les suivantes

sons (fig. 5 et 6) et le mode de capture (fig. 6) ; à la périphérie du village, seules deux sessions sur 14 ne présentent pas de liaison significative (tabl. I). Cependant l'heure moyenne d'activité est toujours plus tardive pour les mâles que pour les femelles. Le décalage varie autour d'un quart d'heure pendant la plus grande partie de l'année. Il est significatif et atteint une heure en octobre et février (tabl. I).

Le décalage varie également suivant les biotopes : toujours important à la périphérie du village (a, tabl. II), il s'estompe dans les biotopes ombragés (b, c, d, e, tabl. II), où mâles et femelles ont un cycle quasi identique (coefficients de corrélation significatifs). Rappelons que la population femelle dans les biotopes ombragés est très jeune (Gouteux et Laveissière, 1982).

TABLEAU I

Comparaison du cycle circadien des mâles et des femelles de *G. palpalis* (capture au piège, à la périphérie du village, cycle 1981-1982). (1) Exprimée en heure et centième d'heure (écart-type entre parenthèses) ; (2) Différence mâles-femelles ($\times 10$) ; (3) Coefficient de corrélation linéaire entre les captures horaires des mâles et des femelles. Les effectifs par session varient de 400 à 2 000 pour les femelles (moyenne = 1053) et de 200 à 1 000 pour les mâles (moyenne = 507). La signification des tests statistiques est indiquée par un astérisque au seuil de 5 %, deux au seuil de 1 % et trois au seuil de 1 ‰, dans ce tableau et les tableaux suivants

N°	DATE (M1-82)	TYPE CLIMATIQUE	HEURE MOYENNE D'ACTIVITE(1)		(2)	$r_{\text{q-O}}^1$ (3)
			FEMELLES	MALES		
1	FEV.	A	13,05 (0,12)	13,26 (0,14)	2	0,84**
2	MARS	B	13,39 (0,14)	13,78 (0,18)	4	0,93***
3	MARS/AV.	A-B	13,54 (0,13)	13,92 (0,17)	4	0,84**
4	AVRIL	B-C1	13,61 (0,11)	13,89 (0,16)	3	0,84**
5	MAI	B	13,01 (0,08)	13,83 (0,12)	8	0,70**
6	JUIN	B-C1	13,23 (0,09)	13,65 (0,15)	4	0,72**
7	JUIN	C2	13,69 (0,07)	14,14 (0,10)	5	0,88***
8	JUILLET	D	13,51 (0,08)	14,15 (0,09)	4	0,68*
9	AOUT	C2	13,56 (0,05)	13,93 (0,16)	4	0,81**
10	SEPT.	C1	13,47 (0,05)	13,96 (0,07)	5	0,87***
11	OCT.	B	12,91 (0,05)	13,90 (0,09)	10	0,52
12	NOV.	B-A	12,99 (0,05)	13,68 (0,07)	7	0,65*
13	DEC.	A	13,04 (0,05)	13,49 (0,09)	5	0,81**
14	JANV.	A	13,35 (0,06)	13,77 (0,08)	4	0,89***
15	FEV.	B	12,80 (0,12)	13,80 (0,16)	10	0,24
Effectifs			15236	7459	22695	

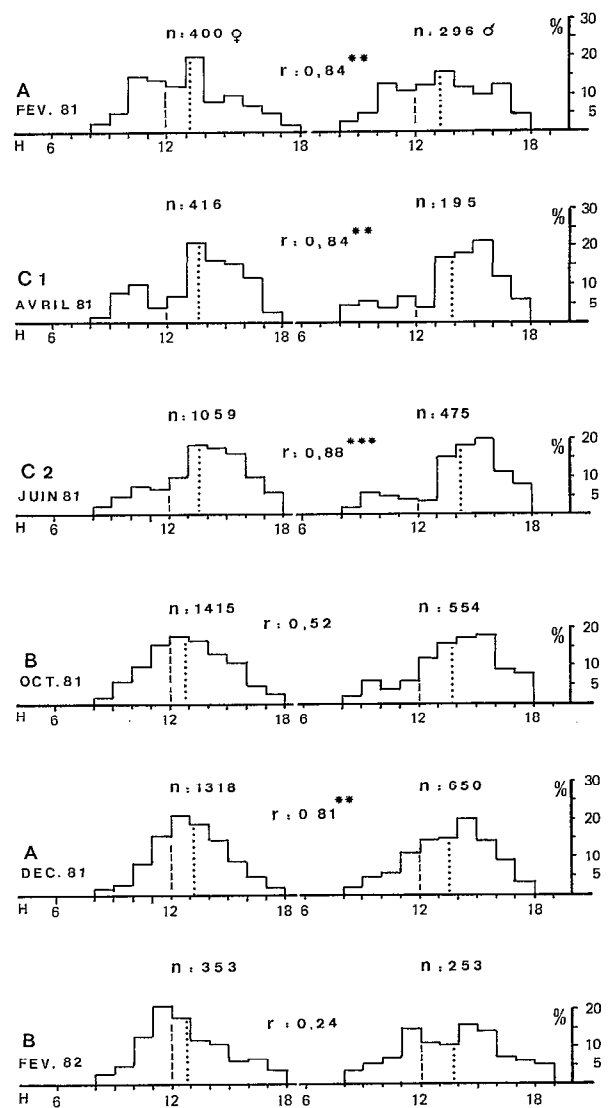


FIG. 5. — Cycle d'activité de *G. palpalis* : comparaison des mâles (à droite) et des femelles (à gauche) ; captures au piège à la périphérie du village (n = effectifs ; A, B, C1, C2 = types climatiques ; r = coefficient de corrélation entre les distributions horaires des mâles et des femelles)

3.3. VARIATIONS SAISONNIÈRES

G. pallicera

Cette espèce présente de grandes variations saisonnières, comme le montrent les figures 3 et 7. A la périphérie du village ces variations sont très significa-

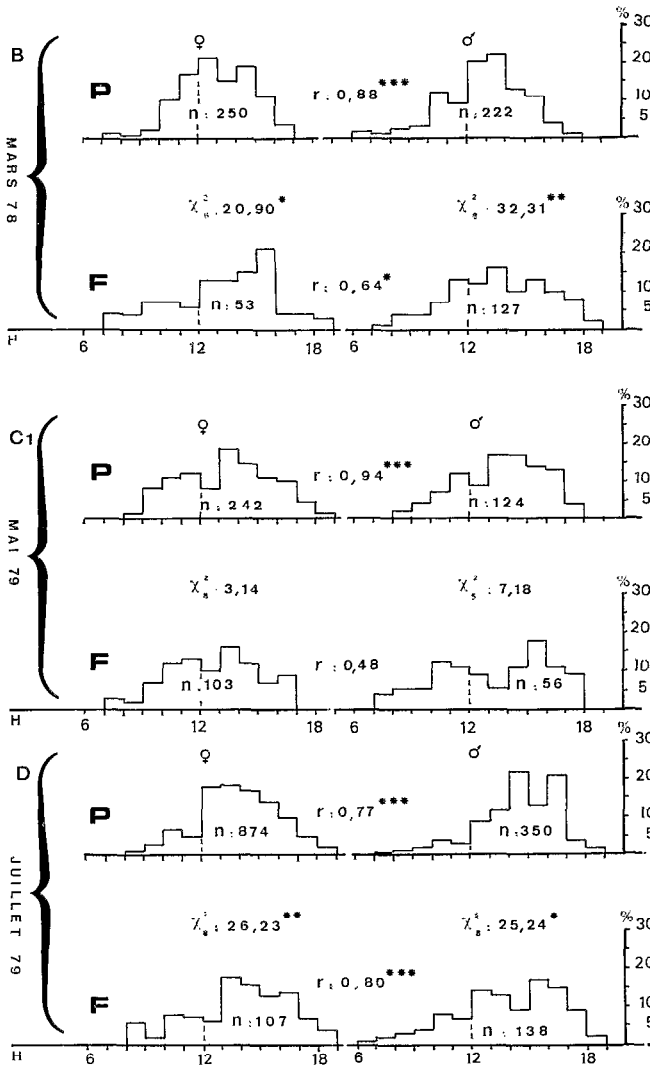


FIG. 6. — Cycle d'activité de *G. palpalis* : comparaison des mâles (à droite) et des femelles (à gauche) ; P = captures au piège ; F = captures au filet (n = effectifs ; B, C1, D = types climatiques ; r = coefficient de corrélation entre les distributions horaires des mâles et des femelles ; χ^2 de comparaison des distributions des captures horaires au piège avec celles des captures horaires au filet)

tives (fig. 7 ; comparaison des distributions horaires : χ^2 (27) = 50,45 ; p = 0,004).

C'est pendant la saison sèche (fig. 7D) que le caractère bimodal du cycle est le plus accentué.

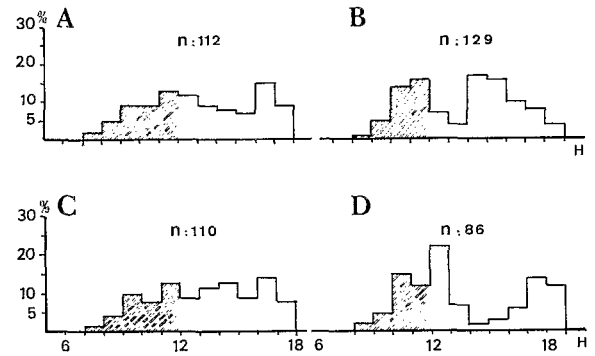


FIG. 7. — Cycle d'activité de *G. palpalis* : captures au piège à la périphérie du village ; A = du 9.05 au 19.05.1981 (climat de type C1) ; B = du 20.06 au 29.06.1981 (climat de type C2) ; C = du 14.10 au 23.10.1981 (climat de type B) ; D = du 19.12.1981 et du 8.01 au 17.01.1982 (climat de type A) (n = effectifs)

TABLEAU II

Comparaison du cycle circadien des mâles et des femelles de *G. palpalis* (capture au piège dans différents biotopes, cycle 1979-1980). (1) Type climatique ; (2) Biotopes : a = périphérie du village, b = point d'eau, c = forêt et sentier, d = plantation de cacaoyers, e = plantation de caféiers ; (3) Exprimée en heure et centième d'heure (écart-type entre parenthèses) ; (4) Différence mâles-femelles ($\times 10$) ; (5) Coefficient de corrélation linéaire entre les captures horaires des mâles et des femelles

DATE (1979-1980)	(1)	(2)	HEURE MOYENNE D'ACTIVITE (3)		(4)	r ϕ [♂] (5)
			Femelles	Mâles		
Juillet	D	a	13,26 (0,09)	14,11 (0,16)	9	0,67*
		b	14,58 (0,22)	14,57 (0,26)	0	0,83**
		d	14,28 (0,18)	14,95 (0,29)	7	0,82**
Septembre	C	a	12,78 (0,11)	13,91 (0,19)	11	0,58
		b	13,19 (0,17)	13,53 (0,16)	3	0,92***
		d	13,34 (0,30)	13,51 (0,41)	2	0,66*
Décembre	B/A	b+c	11,87 (0,13)	13,02 (0,18)	12	0,45
		e	12,65 (0,14)	12,64 (0,19)	0	0,87**
			13,06 (0,23)	13,17 (0,30)	1	0,56
Janvier	A	a	13,93 (0,28)	14,41 (0,43)	5	0,70*
		b+c+d	13,85 (0,29)	13,56 (0,21)	3	0,87***

G. palpalis

Pendant la saison sèche, le cycle est unimodal (fig. 1 B ; fig. 5 : déc. 81). L'aspect bimodal, toujours très asymétrique, apparaît pendant la saison

des pluies (fig. 5 : C1 et C2), avec le pic le plus bas le matin, et en fin de saison sèche (fig. 5 : fév. 81 et 82), avec le pic secondaire le soir.

Les tableaux I et II montrent que c'est pendant la saison humide (types climatiques C et D) que l'heure moyenne d'activité est la plus décalée vers le soir, tant pour les mâles (vers 14 h-15 h) que pour les femelles (vers 13 h-14 h).

3.4. VARIATIONS SELON LES BIOTOPES

G. pallicera

Les cycles d'activité, en terroir villageois (fig. 3C) et dans une plantation de caféiers (fig. 3B), diffèrent significativement ($\chi^2(10) = 38,78$; $p < 0,001$).

G. palpalis

Les cycles d'activité dans les différents biotopes étudiés ne sont pas identiques, quel que soit le mode de capture (fig. 8). Les différences sont d'autant plus grandes que les caractéristiques écoclimatiques des biotopes sont plus contrastées. A la périphérie du village où l'écotone forêt-village est très ensoleillé, le pic d'activité pour les deux sexes se situe plus tôt dans l'après-midi que dans les biotopes ombragés (tabl. II). Ces différences sont très nettes pendant la saison humide et s'estompent pendant la saison sèche. C'est au point d'eau (fig. 8B) que le pic est à la fois le plus tardif et le plus accentué (16 h-17 h). Il correspond très précisément au moment où les femmes vont puiser l'eau.

Il existe donc, durant la journée, une variation de la répartition spatio-temporelle des mouches, suivant les écoclimats des différents biotopes.

3.5. RELATION AVEC L'ÂGE PHYSIOLOGIQUE CHEZ *G. PALPALIS*

Il semble, à l'examen de certains résultats, que l'activité des jeunes femelles soit plus précoce ou plus étalée dans la journée que celle des femelles âgées. Nous avons vu que dans les biotopes ombragés où dominent les jeunes femelles, celles-ci ont un cycle quasi identique à celui des mâles. Il est donc possible et même probable qu'il existe une relation entre la répartition horaire et l'âge physiologique des femelles. Cependant nous n'avons pas pu la mettre statistiquement en évidence de façon globale (tabl. III). Ceci s'explique par l'hétérogénéité des biotopes et des conditions climatiques journalières, dont le

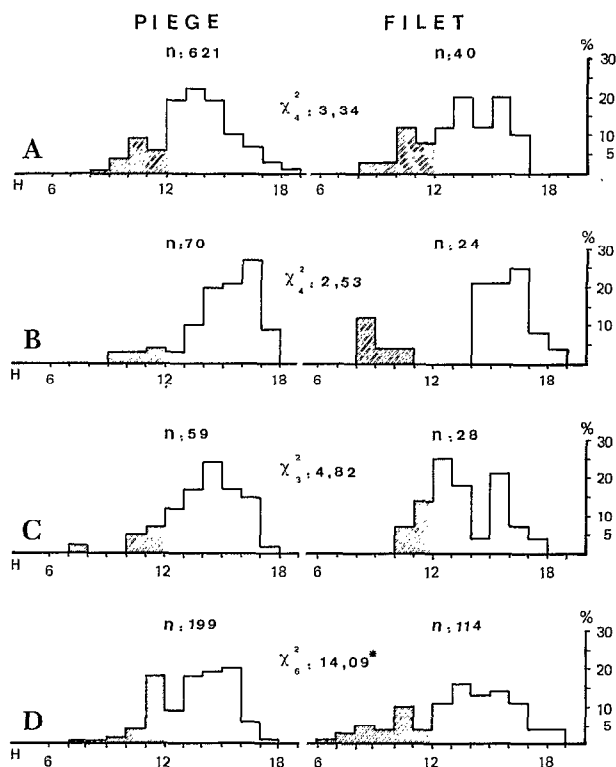


FIG. 8. — Cycle d'activité de *G. palpalis* : comparaison des captures au piège (à gauche) et au filet (à droite), dans les différents biotopes, en juillet 1979 (climat de type D) ; périphérie du village (A) ; point d'eau (B) ; forêt et sentier (C) ; cacaoyère (D) (n = effectif ; χ^2 entre les distributions horaires des captures au piège et au filet)

cumul provoque un nivellement des différences. L'étude sur une seule journée et un seul biotope d'autre part ne permet pas d'avoir des effectifs suffisants. La question reste donc ouverte.

3.6. RELATION AVEC L'ÉTAT DE GRAVIDITÉ DES FEMELLES DE *G. PALPALIS*

Le pourcentage d'utérus vides dans les échantillons prélevés à différents moments de la journée varie significativement comme le montre la comparaison des distributions horaires : $\chi^2(6) = 48,73$; $p < 0,001$. Il est plus faible le matin (2 %) que l'après-midi (6 %) et le soir après 17 h (14 %). Le taux moyen d'utérus vides est de 4,9 %, avec un œuf de 38,7 %, avec une jeune larve de 31,1 % et avec une larve âgée de 25,3 % (n = 5 164).

Ceci suggère que la larviposition a lieu l'après-

TABLEAU III

Cycle circadien d'activité des femelles de *G. palpalis* selon leur âge physiologique. Le nombre de glossines capturées est donné pour chaque groupe d'âge. L'astérisque indique les pares âgées (groupes donnés à 4 n cycles près). Le χ^2 est effectué sur l'ensemble des distributions par tranches horaires

Tranches horaires	Groupes d'âge							
	0	I	II	III	IV*	V*	VI*	VII*
6-9H	13	14	19	8	12	14	11	9
9-10H	20	22	18	17	22	17	16	8
10-11H	34	40	39	34	31	40	17	14
11-12H	57	60	58	37	47	45	25	19
12-13H	72	62	75	43	67	45	34	25
13-14H	82	62	62	54	67	45	30	23
14-15H	70	76	54	47	78	60	27	24
15-16H	62	62	60	30	57	53	19	30
16-17H	34	29	26	16	39	30	24	14
17-19H	17	16	10	10	18	15	11	4
$\chi^2 = 59,044$ à 63 d.d.1.					$p=0,618$			

midi, confirmant une observation faite à Vavoua (Gouteux *et al.*, 1983).

3.7. INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR LE CYCLE CIRCADIEEN D'ACTIVITÉ DE *G. PALPALIS*

Variations saisonnières

Ces différences s'expliquent très bien par les variations journalières du rayonnement et de l'humidité pendant ces périodes : en saison sèche (fig. 9, climat de type A), le ciel uniforme rend ces cycles très réguliers, tandis qu'en saison des pluies (fig. 9, climat de type C2), l'excès d'humidité matinale décale l'acrophase du rayonnement et de la température vers l'après-midi.

Pendant la saison sèche océanique (fig. 10, climat de type B), l'allure de la courbe d'activité est variable ; elle correspond bien à l'aspect contrasté de ce type climatique avec rafales de vent, passages nuageux et parfois de courtes pluies diurnes.

Variations dans les différents biotopes

En saison des pluies, l'optimum de température de 25°C est atteint à 10 h à la périphérie du village alors qu'il n'est atteint qu'à 12 h dans la forêt. Les maximums de température sont obtenus vers 16 h dans tous les biotopes, mais ils n'atteignent pas 26°C en forêt alors qu'ils dépassent 30-31°C au vil-

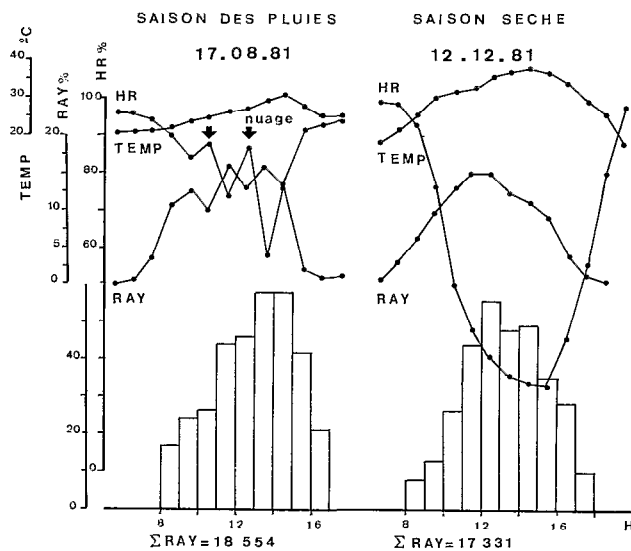


FIG. 9. — Comparaison du cycle circadien d'activité de *G. palpalis* et des paramètres climatiques : 17.08.1981 = exemple de saison des pluies (climat de type C2) ; 12.12.1981 = exemple de saison sèche (climat de type A) ; histogrammes = captures horaires exprimées en nombre de glossines (RAY = rayonnement solaire global, en % du total journalier ; HR = humidité relative en % ; TEMP = température en degrés Celsius

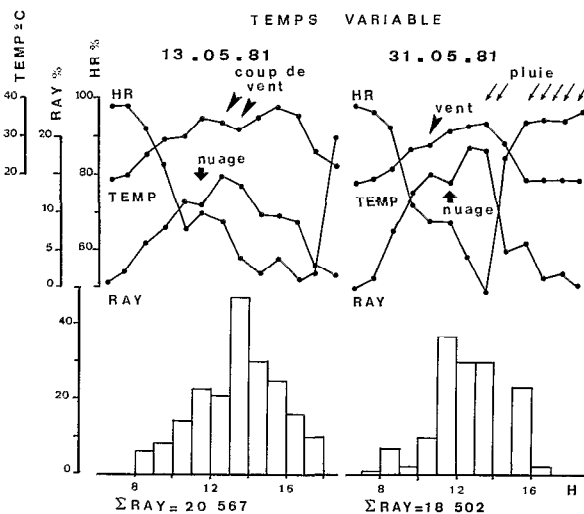


FIG. 10. — Comparaison du cycle circadien d'activité de *G. palpalis* et des paramètres climatiques : exemple de temps instable, les 13 et 31 mai 1981 (climat de type B : passage de la Zone de Convergence Inter-Tropicale). Mêmes abréviations que pour la figure 9

lage. A la périphérie du village, le complexe rayonnement-température-humidité est favorable le matin de bonne heure, alors que l'excès d'humidité et les basses températures retardent le démarrage de l'activité matinale dans les biotopes humides. En revanche, ceux-ci deviennent plus favorables l'après-midi, alors que le contraire peut se produire à la périphérie lorsqu'il y a surchauffe du sol, pendant les journées très ensoleillées.

Analyse statistique

Une analyse multidimensionnelle : la régression linéaire multiple par étapes (tabl. IV) a été choisie pour détecter les facteurs climatiques les plus liés à l'activité horaire et les classer par ordre d'importance. Cette analyse complète l'étude graphique des courbes d'activité et des variations climatiques concomitantes (fig. 9 et 10), qu'il était difficile de réaliser en raison du grand nombre de jours étudiés (135 jours en 1981-82).

TABLEAU IV

Coefficients de corrélation multiple entre l'activité horaire de *G. palpalis* et les variables climatiques. Le coefficient le moins élevé correspond au coefficient de corrélation simple de la variable la plus importante. Les autres coefficients correspondent, par ordre croissant, aux coefficients de corrélation multiple après intégrations successives des variables indiquées, par ordre d'importance décroissante. L'astérisque indique les variables qui ne rentrent pas dans l'équation. RAY = rayonnement solaire global en % horaire ; TEMP = température en degrés Celsius ; HR = humidité relative ; TVE = tension de vapeur d'eau en millibars. Relevés horaires de 6 h à 19 h (cycle annuel 1981-1982). Pour la chronologie, cf. tabl. I. Un tiret (—) indique l'absence de mesure

(1)	Femelles				Mâles			
	RAY	TEMP	HR	TVE	RAY	TEMP	HR	TVE
2	0,60	0,65	*	*	*	0,65	*	*
3	0,55	*	0,52	*	*	*	0,46	*
4	0,64	*	0,69	*	*	*	0,61	*
5	0,80	0,81	*	*	0,59	0,53	*	*
6	0,72	*	0,75	*	*	*	0,64	*
7	(-)	*	0,67	*	(-)	*	0,59	*
8	0,62	*	0,67	*	*	*	0,54	*
9	0,83	0,86	*	*	0,69	0,61	*	*
10	(-)	*	0,82	*	(-)	*	0,68	*
11	0,85	*	*	*	0,82	0,76	*	*
12	0,90	*	0,91	*	*	*	0,85	*
13	0,88	*	*	0,91	0,90	*	0,88	*
14	0,98	0,91	0,94	0,99	*	*	*	0,90
15	0,63	0,60	*	*	0,63	0,61	*	*

Les résultats par sessions de captures d'une durée moyenne de huit jours, soit 96 captures horaires, sont donnés pour *G. palpalis* dans le tableau IV. Ils font apparaître une nette dissemblance entre les sexes : le cycle des femelles est presque toujours étroitement corrélé au rayonnement (corrélations positives), alors que ce n'est pas le cas des mâles. Le cycle des deux sexes est lié à l'humidité relative (corrélation négative). La température semble être un facteur important uniquement pour les mâles (corrélation positive). Les variations de la tension de vapeur d'eau ne semblent avoir aucune liaison avec l'activité des deux sexes, excepté au cœur de la saison sèche.

Cette analyse est effectuée ensuite sur l'ensemble des sessions regroupées, en sélectionnant certaines valeurs d'un ou de plusieurs paramètres :

- pour les températures inférieures à 30° C, l'activité est très étroitement corrélée au rayonnement : le coefficient de corrélation simple (rs) est de 0,59 pour les femelles, de 0,44 pour les mâles ; entre 30 et 33° C, cette corrélation diminue pour les mâles, mais reste élevée pour les femelles (rs = 0,53) ; au-dessus de 33° C, le coefficient rs est minimal (0,31 pour les femelles, 0,19 pour les mâles)

- pour des valeurs de l'humidité relative inférieures ou supérieures à 20 %, les corrélations varient peu ;
- pour un rayonnement horaire supérieur à 10 % du rayonnement journalier total, il n'y a plus aucune corrélation significative avec les éléments climatiques ; au-dessous de cette valeur, les corrélations simples (s), partielles (p) et multiples (m), sont les suivantes (mêmes abréviations que pour le tableau IV) :

Femelles				
RAY	HR	TEMP	TVE	r (m)
0,62 (s)	- 0,59 (s)	0,59 (s)	- 0,04 (s)	
*	- 0,40 (p)	0,40 (p)	- 0,05 (p)	0,62 (m)
*	*	0,17 (p)	0,13 (p)	0,70 (m)
*	*	*	- 0,06 (p)	0,71 (m)
Mâles				
TEMP	TVE	RAY	HR	r (m)
0,55 (s)	- 0,51 (s)	0,55 (s)	- 0,09 (s)	
*	- 0,21 (p)	0,18 (p)	- 0,15 (p)	0,55 (m)
*	*	0,17 (p)	0,12 (p)	0,58 (m)
*	*	*	0,14 (p)	0,60 (m)
*	*	*	*	0,61 (m)

Les corrélations partielles $r(p)$, sont obtenues après élimination de l'influence des variables indiquées par un astérisque. Les corrélations multiples $r(m)$ sont les corrélations de l'activité avec la combinaison linéaire des variables indiquées par un astérisque.

3.8. DISCUSSION

Classiquement, le cycle d'activité des glossines du groupe *palpalis* est bimodal en saison chaude et unimodal en saison froide — saison des pluies (Challier, 1982). En zone forestière, Foster (1963) au Sud Nigeria et Page (1959) au Nord Liberia trouvent pour *G. p. palpalis* une courbe bimodale, dont l'aspect est nettement plus accentué en saison sèche qu'en saison des pluies. Notons que ces auteurs ne mentionnent pas d'espèce sympatrique du groupe *palpalis*. A l'opposé, Éouzan et Ferrara (1978) n'observent pas de cycle bimodal pour *G. p. palpalis* dans une zone forestière du Cameroun où cette espèce vit en sympatrie avec *G. caliginea*. Le cycle de cette dernière espèce, décrit par ces auteurs, ressemble beaucoup à celui de *G. pallicera* : il est plus étalé dans la journée que celui de *G. palpalis*. Il y aurait donc peut-être une tendance propre aux espèces forestières cohabitantes à opposer leur cycle d'activité comme cela semble être le cas ici pour *G. p. palpalis* et *G. pallicera*. Cette opposition serait un moyen d'éviter, pour des espèces relativement proches, un trop grand recouvrement de leurs niches écologiques.

Il n'y aurait en revanche pas d'opposition nette entre espèces riveraines et espèces forestières du groupe *palpalis*, puisqu'une allure identique, à dominance bimodale, du cycle d'activité est observée pour *G. p. gambiensis* (Challier, 1973), *G. fuscipes fuscipes* (Kangwagye, 1971 ; Van Vegten, 1971), *G. f. quanzensis* (Elsen, 1973), *G. tachinoides* (Cuisance et Itard, 1973 ; Gruvel, 1975 ; Turner, 1980).

Van Wectere (1975) trouve chez *G. p. palpalis*, une variation du cycle liée à l'âge : les mâles ténéreaux sont actifs plus tôt et/ou plus tard que les non-ténéreaux. Une observation comparable a été faite par Harley (1966) chez *G. brevipalpis*. Nous avons seulement constaté ici que les cycles d'activité des femelles de *G. palpalis* pouvaient être différents dans des biotopes contrastés comme la périphérie du village (ensoleillé) et la forêt avoisinante (ombragé). Or, l'âge moyen des femelles qui y sont échantillonnées est également très différent : il est de 57 jours (9 % de nullipares) à la périphérie du village, contre

23 jours (30 % de nullipares) dans la forêt (Gouteux et Laveissière, 1982). Le comportement des jeunes femelles, qui ont un cycle d'activité proche de celui des mâles et qui de surcroît fréquentent les mêmes biotopes ombragés que ces derniers (Gouteux et Kié-nou, 1982), a un intérêt évident pour l'espèce : il favorise l'accouplement rapide des femelles qui se trouvent ainsi fécondées dès les premiers jours de leur vie. Pour les raisons déjà envisagées, il n'a pas été possible de mettre en évidence une différence d'activité liée à l'âge des femelles dans un même biotope, pas plus que pour *G. p. gambiensis* (Challier, 1973) et *G. fuscipes* (Haarley, 1966). Une telle étude serait donc à reprendre, d'autant plus qu'Owaga (1984) a récemment rapporté que les femelles de *G. pallidipes* se regroupaient en essaims de mouches du même groupe d'âges.

G. nigrofusca nigrofusca présente le même type d'activité crépusculaire que *G. medicorum* (Baldry et Molyneux, 1980), *G. brevipalpis* (Harley, 1965) et *G. fuscipleuris* (Kangwagye, 1971, 1973). Signalons que Jordan (1962), ainsi que Yvoré *et al.* (1965), avaient trouvé une forte activité diurne pour *G. nigrofusca*, *G. tabaniformis* et *G. fusca congolensis*, en capturant ces insectes au filet sur des bœufs de 7 h à 18 h.

La plupart des auteurs s'accordent pour attribuer un grand rôle aux facteurs climatiques dans la détermination du cycle d'activité : Vanderplank (1948), Harley (1965), Challier (1973), Gruvel (1975). D'après Brady et Crump (1978), les facteurs endogènes contrôlent 80 % du rythme d'activité de *G. morsitans* et seulement 20 % sont sous la dépendance de la température, mais ceci semble par trop catégorique, car chez les insectes les interactions entre le ou les chronomètre(s) interne(s) et les facteurs externes sont complexes (Lecomte, 1968). Il ne s'agissait pas ici de quantifier l'importance des éléments climatiques par rapport à l'horloge interne de la glossine, mais d'établir les corrélations qu'ils présentent avec les cycles d'activité, ces corrélations étant, selon toute vraisemblance, des indicateurs fiables de l'importance de ces facteurs pour l'insecte. L'intérêt de la méthode d'analyse utilisée est de séparer l'action des différents facteurs climatiques qui peuvent être fortement corrélés entre eux.

Au niveau des variations horaires de l'activité, le rayonnement semble être un facteur clé pour les femelles de *G. palpalis*. Les mâles, en revanche, seraient beaucoup moins « photopositifs » que les femelles et paraîtraient davantage sensibles aux variations de la température. Pour les deux sexes, l'humidité ambiante a un effet négatif sur l'activité.

Ces résultats expliquent bien les différences observées dans l'écodistribution de cette espèce : le pourcentage des mâles à la capture est d'autant plus élevé que l'emplacement du piège est plus ombragé (Gouteux et Kiénoù, 1982). L'importance de la luminosité pour de nombreuses espèces de glossines avait déjà été soulignée par divers auteurs (Power, 1964 ; Harley, 1965 ; Challier, 1973). L'inversion du phototactisme aux environs de 30° C, signalée par Jack et Williams (1937), Pilson et Pilson (1967), Gruvel (1975), Huyton et Brady (1975), Popham et Vickers (1979), Brady et Crump (1978), ne se retrouve pas ici chez *G. palpalis*. On observe cependant à forte température une corrélation beaucoup moins élevée (mais toujours positive) avec le rayonnement.

4. Variation de l'activité journalière

4.1. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Le nombre de glossines capturées, avec le même nombre de pièges aux mêmes emplacements, varie chaque jour, donnant à la représentation graphique de ces variations leur aspect caractéristique « en dents de scie ». Des observations précédentes ont montré une juxtaposition étonnante des variations journalières dans deux plantations de cafiers éloignées de plusieurs kilomètres, ce qui a fait supposer que ces variations étaient essentiellement dues à l'activité des mouches, elle-même liée aux facteurs climatiques (Gouteux et Kiénoù, 1982).

Ce sont les variations journalières que nous nous proposons d'étudier et d'interpréter ici, d'une manière plus approfondie.

Pour étudier ces variations, il faut s'affranchir des fluctuations quotidiennes des effectifs des populations et des différences de rendement du piège d'un biotope à l'autre. Dans ce but nous avons calculé un indice d'activité journalier (IAJ), en divisant les effectifs journaliers d'une session de capture par la moyenne, la population étant considérée comme approximativement constante durant l'intervalle d'une session (huit-neuf jours). Les glossines étant relâchées quotidiennement, l'effet dynamique du piégeage (Gouteux *et al.*, 1981a) n'est sensible que les deux premiers jours de chaque session. Ceux-ci sont donc exclus de cette étude. Celle-ci porte sur les variations de l'IAJ des trois principales espèces en zone de plantations et de *G. palpalis* au niveau d'un village, de février 1981 à février 1982, soit en 98 jours de capture.

4.2. CORRÉLATION ENTRE SEXES ET ESPÈCES

La matrice de corrélation est présentée dans le tableau V qui fait apparaître :

— une corrélation très forte entre les sexes qui varie saisonnièrement ; elle est maximale pour *G. palpalis* en saison des pluies, alors que c'est le contraire pour *G. pallicera* ; les corrélations entre l'IAJ des mâles et des femelles sont en effet les suivantes :

en juin, juillet, août, pour *G. palpalis* (village, n = 5494) r = 0,84, *G. palpalis* (plantation, n = 3420) r = 0,81, *G. pallicera* (plantation, n = 7523) r = 0,76 ;

en décembre, janvier, pour *G. palpalis* (village, n = 4185) r = 0,49, *G. palpalis* (plantation, n = 2030) r = 0,03, *G. pallicera* (plantation, n = 3423) r = 0,91 ;

— une faible corrélation pour une même espèce dans des biotopes différents (village, plantation).

TABLEAU V

Matrice des corrélations entre les variations de l'indice journalier d'activité (IAJ) des deux sexes et les différentes espèces de glossines (cycle 1981-1982). La corrélation entre les IAJ des deux sexes est encadrée (effectifs : *G. palpalis* (village), n = 22 695 ; *G. palpalis* (plantation), n = 16 390 ; *G. pallicera* (plantation), n = 27 074 ; *G. nigrofusca* (plantation) n = 2 911. G. nf. = *G. nigrofusca*)

	VILLAGE		PLANTATIONS				
	<i>G. palpalis</i>		<i>G. palpalis</i>		<i>G. pallicera</i>		<i>G. nf.</i>
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀ + ♂
	1	2	3	4	5	6	7
1	1						
2	0,70	1					
3	0,23	0,20	1				
4	-0,01	0,09	0,69	1			
5	-0,03	-0,13	0,37	0,38	1		
6	-0,04	-0,15	0,20	0,30	0,85	1	
7	-0,00	-0,01	0,20	0,10	0,16	0,18	1

— une corrélation plus forte entre espèces différentes dans le même biotope.

Ces résultats pourraient indiquer que les facteurs éoclimatiques jouent un rôle déterminant sur l'activité journalière des mouches.

4.3. INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES

La même analyse que précédemment (régression linéaire multiple par étapes) est effectuée sur toutes les sessions regroupées.

Les éléments climatiques étudiés sont les suivants :

- RAY : rayonnement journalier global.
 TMA : température maximale de la journée.
 TMI : température minimale de la journée.
 TMO : température moyenne, calculée sur les valeurs horaires de 6 h à 19 h.
 AT : amplitude thermique (différence entre TMA et TMI).
 HMI : humidité relative minimale de la journée.
 HMO : humidité relative moyenne, calculée comme pour TMO.
 TV1 : tension de vapeur d'eau minimale, calculée à partir de TMA et HMI.
 TV2 : tension de vapeur d'eau moyenne, calculée à partir de TMO et HMO.
 DS1 : déficit de saturation maximal, calculé comme TV1.
 DS2 : déficit de saturation moyen, calculé comme TV2.

Les résultats sont présentés dans le tableau VI. Il apparaît que les variations des éléments climatiques expliquent assez mal l'activité journalière (à moins de 25 %).

Pour *G. palpalis*, le rayonnement global (RAY) et la température moyenne (TMO) sont les facteurs les mieux corrélés au niveau d'activité.

G. pallicerca serait surtout sensible à l'humidité ambiante (HMO pour les mâles, TV2 pour les femelles) et contrairement à *G. palpalis*, son activité varie en raison inverse du rayonnement. Il s'agit là d'un phénomène déjà remarqué sur le terrain : cette espèce est apparue plus agressive que *G. palpalis* pendant les jours de faible luminosité (ciel nuageux).

G. nigrofusca ne présente en revanche aucune corrélation significative.

4.4. OPTIMISATION DE LA DURÉE DES SESSIONS DE PIÉGEAGE

Combien de temps faut-il piéger une population pour obtenir une estimation fiable des densités apparentes au piège (DAP) ?

TABLEAU VI

Coefficients de corrélation simple entre l'activité (IAJ) et les variables climatiques (voir texte pour les abréviations). La variable entrant dans l'équation et le coefficient de corrélation simple correspondant sont indiqués par l'astérisque. Le coefficient de corrélation partiel le plus élevé après élimination de cette variable est indiqué entre parenthèses. G. nf. = *G. nigrofusca*

variables climatiques	VILLAGE		PLANTATION				
	<i>G. palpalis</i>		<i>G. pallicerca</i>		<i>G. nf.</i>		
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀ + ♂
RAY	0,31 (0,18)	0,41*	0,29 (0,15)	0,09	-0,13 (-0,23)	-0,18 (-0,17)	0,10
TMA	0,23	0,28	0,13	0,01	-0,02	-0,08	-0,06
TMO	0,35*	0,36 (0,19)	0,34*	0,14	0,19	0,18	0,05
TMI	0,03	-0,09	0,05	-0,20	0,33	0,30	-0,05
AT	0,16	0,28	0,07	0,17	-0,23	-0,27	-0,01
HMI	-0,06	-0,21	0,03	-0,08	0,26	0,23	0,09
HMO	0,16	-0,02	0,20	-0,03	0,32	0,32*	0,16
TV1	0,19	0,04	0,26	0,01	0,35	0,29	0,12
DS1	0,15	0,26	0,04	0,07	-0,20	-0,15	-0,06
TV2	0,28	0,16	0,31	-0,01	0,35*	0,29	0,06
DS2	0,16	0,31	0,07	0,12	-0,16	0,12	-0,06

Nous avons essayé de répondre à cette question à partir des variations journalières de l'activité, en calculant le nombre de jours qui permet d'obtenir un coefficient de variation inférieur à 5 %.

Le calcul a été effectué sur ordinateur pour les sept catégories de glossines précédentes (98 jours de piégeage, calcul des « moyennes mobiles »).

Les résultats montrent que ce nombre de jours est indépendant du sexe et du lieu (village : 10 pièges à haut rendement ; plantation : 33 pièges à rendement moyen), mais est caractéristique de l'espèce. On trouve en effet :

— pour les deux sexes de *G. palpalis* et dans les deux biotopes : quatre jours (coef. de variation de 22 à 24 % pour un jour, 6 à 7 % pour trois jours, 1 % à partir de huit jours) ;

— pour les deux sexes de *G. pallicerca* : cinq jours (25 à 28 % pour un jour, 6 % pour quatre jours et 2 % de huit à dix jours, 1 % à partir de dix jours) ;

— pour les deux sexes de *G. nigrofusca* : sept jours (44 % pour un jour, 7 % pour cinq jours, 5 % pour six jours, 2 % pour neuf ou dix jours).

4.5. DISCUSSION

Lloyd *et al.* (1927) sont les premiers à avoir relié les fluctuations journalières des captures à l'activité des glossines, liaison qu'ils ont dénommée « densité-activité ». Plus tard, Jackson (1949) dégagait la notion de « disponibilité » (availability) pour distinguer, au sein de la population en phase active, la fraction qui est susceptible d'être capturée, notion qui devait être vulgarisée par Buxton (1955). Ford *et al.* (1959) ont donné une méthode d'analyse de ces variations pour détecter les concentrations dans l'espace, le long d'un circuit de capture (fly-round).

Challier (1973) utilisait pour *G. p. gambiensis* des sondages de quatre jours, en se basant sur le cycle de la faim (trois à quatre jours), ce qui rejoint notre estimation. Il est donc probable que le rythme des repas soit en grande partie à l'origine des résultats obtenus.

Au niveau des variations journalières de l'activité, l'influence des facteurs climatiques est moins nette qu'au niveau des variations horaires. Vanderplank (1948) pensait qu'il était possible d'estimer la densité réelle (true density) en fonction de la densité apparente, en tenant compte des paramètres climatiques. Bien que des corrélations significatives existent, d'autres facteurs doivent jouer un rôle, tel que le rythme des repas, qui doit être déterminant, mais aussi des facteurs dépendant de la densité (mouvements ou « migrations »). Les effets cumulés de ces différents facteurs donnent un aspect relativement aléatoire aux variations journalières. Il semble que la meilleure façon d'atténuer ces variations soit d'échantillonner sur une durée suffisamment longue. Cette méthode, confrontée à l'évaluation des densités

réelles, a d'ailleurs donné des résultats très satisfaisants (Gouteux et Buckland, 1984).

Il est intéressant de montrer que l'IAJ de *G. nigrofusca*, espèce crépusculaire, est totalement indépendant des conditions climatiques. Il est aussi remarquable de constater que *G. palpalis* et *G. palli-cera* réagissent à des facteurs climatiques différents et d'une manière opposée en ce qui concerne le rayonnement. C'est probablement une condition de la cohabitation de ces deux espèces aux niches écologiques particulièrement proches (Gouteux *et al.*, 1982). Cette étude nous permet donc de mieux comprendre cette cohabitation. Elle complète, en ce sens, l'analyse de la distribution spatiale de *G. palpalis* et *G. palli-cera* pendant leur phase active (Gouteux, 1983).

REMERCIEMENTS

Nous remercions D. Quillévéré, Directeur de l'Institut Pierre Richet (Bouaké, Côte d'Ivoire) qui a permis et encouragé la réalisation de ce travail, notre équipe de captureurs et D. Coulibally, auxiliaire de Laboratoire ainsi que les collègues qui ont collaboré au travail sur le terrain : M. Dagnogo et P. Millet.

Nous remercions tout particulièrement J. Déjardin, biométricien de l'ORSTOM, pour nous avoir aidés dans notre analyse des données, notamment en nous initiant à la manipulation des terminaux de l'atelier d'informatique (exploitation au CIRCE).

Nous remercions également P. Hamelin, du Centre ORSTOM de Bondy, France, pour son aide et sa participation à l'analyse informatique des données.

Enfin, nous remercions M. Germain qui a facilité la rédaction de ce travail et A. Challier pour son importante contribution à l'amélioration du manuscrit. Nous ne saurions oublier A. Rickenbach, pour le travail de mise en forme finale du texte.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 24 février 1986.

BIBLIOGRAPHIE

- BALDRY (D. A. Y) et MOLYNEUX (D. H.), 1980. — Observations on the ecology and trypanosome infections of a relic population of *Glossina medicorum* Austen in the Komoe Valley of Upper Volta. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 74 : 79-91.
- BRADY (J.) et CRUMP (A. J.), 1978. — The control of circadian activity rhythms in tsetse flies : environment or physiological clock? *Physiol. Ent.*, 3 : 177-190.
- BURSELL (E.) et TAYLOR (P.), 1980. — An energy budget for *Glossina* (Diptera : Glossinidae). *Bull. ent. Res.*, 70 : 187-196.
- BUXTON (P. A.), 1955. — The natural history of tsetse flies. An account of the biology of the genus *Glossina* (Diptera). Mem. Lond. Sch. Hyg. Trop. Med., n° 10, H. K. Lewis, London.
- CHALLIER (A.), 1973. — Écologie de *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera : Muscidae) en savane d'Afrique Occidentale. Mém. ORSTOM, n° 64, Paris, 274 p.
- CHALLIER (A.), 1982. — The ecology of tsetse (*Glossina* spp.) (Diptera, Glossinidae) : a review (1970-1981). *Insect Sci. Applic.*, 3 : 97-143.
- CHALLIER (A.), EYRAUD (M.), LAFAYE (A.) et LAVEISSIÈRE (C.), 1977. — Amélioration du rendement du piège biconique pour glossines (Diptera, Glossinidae) par l'emploi d'un cône inférieur bleu. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 15, 3 : 283-286.
- CHALLIER (A.) et LAVEISSIÈRE (C.), 1973. — Un nouveau piège pour la capture des glossines (*Glossina* : Diptera, Muscidae) : description et essais sur le terrain. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 11, 4 : 251-262.
- CUISANCE (D.) et ITARD (J.), 1973. — Comportement des mâles stériles de *Glossina tachinoides* Westw. lâchés dans les conditions naturelles — environs de Fort-Lamy (Tchad). I. Trans-

- port, lâchers, rythme d'activité, action sur la population sauvage. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 26 : 55-76.
- ELSEN (P.), 1973. — Observations sur l'écologie des glossines dans la région de Kinshasa, Zaïre (*Glossina fuscipes quanzensis* et *Glossina tabaniformis*). *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, 53 : 137-163.
- ÉOUZAN (J.-P.) et FERRARA (L.), 1978. — Habitat et rythme d'activité de *Glossina caliginea* dans une zone littorale du Sud-Cameroun. Comparaison avec *Glossina palpalis palpalis*. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 16, 3 : 243-250.
- FORD (J.), GLASGOW (J. P.), JOHNS (D. L.) et WELCH (J. R.), 1959. — Transect fly-round in field studies of *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 50 : 275-285.
- FOSTER (R.), 1963. — 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.
- 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. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 20, 3 : 189-197.
- GOUTEUX (J.-P.), 1983. — 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. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 21, 4 : 231-239.
- GOUTEUX (J.-P.), 1985. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. Relation avec la trypanosomiase humaine et possibilité de lutte. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 60 : 329-347.
- GOUTEUX (J.-P.) et BUGKLAND (S. T.), 1984. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 8. Dynamique des populations. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 22, 1 : 19-34.
- GOUTEUX (J.-P.), COURET (D.) et BICABA (A.), 1981a. — Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte d'Ivoire. 2. Effectifs des populations et effet du piégeage. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 19, 3 : 209-222.
- GOUTEUX (J.-P.) et DAGNOGO (M.), 1986. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 11. Comparaison des captures au piège biconique et au filet. Aggressivité pour l'homme. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 24, 2 : 99-110.
- GOUTEUX (J.-P.) et KIÉNOU (J.-P.), 1982. — Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte d'Ivoire. 5. Peuplement de quelques biotopes caractéristiques : plantation, forêt et galerie forestière, en saison des pluies. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 20, 1 : 41-61.
- 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. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 20, 3 : 199-229.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.) et BOREHAM (P. F. L.), 1982. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 3. Les préférences trophiques de *Glossina pallidipes* et *G. nigrofusca*. Comparaison avec *G. palpalis* et implications épidémiologiques. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 20, 2 : 109-124.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.), CHALLIER (A.) et STANGHELINI (A.), 1981b. — Observations sur les glossines d'un foyer forestier de trypanosomiase humaine en Côte d'Ivoire. 1. Présentation du foyer de Vavoua. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 19, 3 : 199-207.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.) et COURET (D.), 1983. — Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 5. Les lieux de reproduction. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 21, 1 : 3-12.
- GRUVEL (J.), 1975. — Activité de *Glossina tachinoides* W. (V). *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 28 : 173-193.
- HARLEY (J. M. B.), 1965. — Activity cycles of *Glossina pallidipes* Aust., *G. palpalis fuscipes* Newst. and *G. brevipalpis* Newst. *Bull. ent. Res.*, 56 : 141-160.
- HARLEY (J. M. B.), 1966. — Studies on age and trypanosome infection rate in female of *Glossina pallidipes* Aust., *G. palpalis fuscipes* Newst. and *G. brevipalpis* Newst. in Uganda. *Bull. ent. Res.*, 57 : 23-37.
- HUYTON (P. M.) et BRADY (J.), 1975. — Some effects of light and heat on the feeding and resting behaviour of tsetse flies *Glossina morsitans* Westwood. *J. Ent. (A)*, 50 : 23-30.
- JACK (R. W.) et WILLIAMS (W. L.), 1937. — The effect of temperature on the reaction of *Glossina morsitans* West. to light. A preliminary note. *Bull. ent. Res.*, 28 : 499-503.
- JACKSON (C. H. N.), 1949. — The biology of tsetse flies. *Biol. Rev.*, 24 : 174-199.
- JORDAN (A. M.), 1962. — The ecology of the *fusca* group of tsetse flies (*Glossina*) in Southern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 53 : 355-385.
- KANGWAGYE (T. N.), 1971. — Observations on *Glossina fuscipes* Newstead, *G. fuscipleuris* Austen and *G. pallidipes* Austen in Western Uganda : 187-191, in International Scientific Council for Trypanosomiasis Research, 13^e réunion, Lagos, 7-11 septembre 1971 (publication n° 105).
- KANGWAGYE (T. N.), 1973. — Diurnal and nocturnal biting activity of flies (Diptera) in Western Uganda. *Bull. ent. Res.*, 63 : 17-29.
- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mém. ORSTOM*, n° 17, Paris, 206 p.
- LECOMTE (J.), 1968. — Les rythmes d'activité chez les Arthropodes. *Ann. Epiphyties*, 19 : 121-131.
- LLOYD (L.), JOHNSON (W. B.) et RAWSON (P. H.), 1927. — Experiments in the control of tsetse fly. *Bull. ent. Res.*, 17 : 423-455.
- OWAGA (M. L. A.), 1984. — Egg and larval development stages as means of studying some behavioural aspects and abortion rates in field populations of *Glossina pallidipes* (Austen) in Kenya. *Insect Sci. Applic.* 5 : 375-379.
- PAGE (W. A.), 1959. — The ecology of *Glossina palpalis* (R.-D.) in Southern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 50 : 617-631.
- PILSON (R. D.) et PILSON (B. M.), 1967. — Behaviour studies of *Glossina morsitans* Westw. in the field. *Bull. ent. Res.*, 57 : 227-257.
- POPHAM (E. J.) et VICKERS (H.), 1979. — Tsetse fly reactions to light and humidity gradients. *Experientia*, 35 : 194-196.
- POWER (R. J. E.), 1964. — The activity pattern of *Glossina longipennis* Corti (Diptera : Muscidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 39 : 5-14.
- RANDOLPH (S. E.) et ROGERS (D. J.), 1978. — Feeding cycles and flight activity of field population of tsetse (Diptera : Glossinidae). *Bull. ent. Res.*, 68 : 655-671.
- RANDOLPH (S. E.) et ROGERS (D. J.), 1981. — Physiological correlates of the availability of *Glossina morsitans centralis* Machado to different sampling methods. *Ecol. Ent.*, 6 : 63-77.
- TURNER (D. A.), 1980. — Tsetse ecological studies in Niger and Mozambique. I. Population sampling. *Insect Sci. Applic.*, 1 : 9-13.
- VANDERPLANK (F. L.), 1948. — Studies of the behaviour of the Tsetse-fly *Glossina pallidipes*, in the field : influence of climatic factors on activity. *J. anim. Ecol.*, 17 : 245-260.
- VAN VEGTEN (J. A.), 1971. — The tsetse fly *Glossina fuscipes*

- fuscipes* Newstead, 1911, in East Africa ; some aspects of its biology and its role in the epidemiology of human and animal trypanosomiasis. Thèse, Université d'Amsterdam.
- VAN WETTERE (P. H. J.), 1975. — A study on the ecology of *Glossina palpalis palpalis* (Rob.-Desv., 1830) in lower Zaire in connection with the epidemiology of human sleeping sickness caused by *Trypanosoma brucei gambiense*. Thèse, Université d'Amsterdam.
- YVORÉ (P.), LACOTTE (R.) et FINELLE (P.), 1965. — Étude de la biologie et de l'écologie de *Glossina fusca congolensis* Newst. et Evans en République Centrafricaine. II. Gîtes de repos, activité diurne. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 18 : 283-292.