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

11. Comparaison des captures au piège biconique et au filet. Agressivité pour l'homme (1)

Jean-Paul Gouteux (2), Mamadou Dagnogo (3),

_ Résumé

La comparaison des captures au piège et sur homme 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. Les captures au piège représentent un moyen d'échantillonnage plus fiable que les captures au filet : le sex-ratio et la courbe de distribution des âges des femelles s'accordent mieux avec les estimations réalisées et les modèles théoriques.
- 2. Les mâles de G. palpalis et G. pallicera sont plus agressifs pour l'homme que les femelles, ce qui confirme les résultats obtenus par l'analyse des repas de sang.
- 3. Les très jeunes femelles de G. palpalis (nullipares et ténérales) sont plus agressives pour l'homme que les femelles pares ; leur agressivité se rapproche de celle des mâles.
- 4. L'agressivité pour l'homme dépend des biotopes. Elle est plus importante dans les cacaoyères que dans les plantations de caféiers. Elle est 20 fois plus faible à la périphérie du village qu'au point d'eau ou dans la forêt proche.
- 5. G. palpalis est de trois à six fois plus agressive que G. pallicera dans les plantations. En terroir villageois l'agressivité des deux espèces est équivalente. A la périphérie du village les glossines se nourrissent sur les porcs et non sur l'homme. G. nigrofusca est l'espèce la moins anthropophile, mais elle peut parfois attaquer l'homme.

Mots-clés: Agressivité — G. palpalis — G. pallicera — G. nigrofusca — Échantillonnage — Capture sur homme — Piège biconique — Secteur pré-forestier — Côte d'Ivoire.

. Summary

ECOLOGY OF TSETSE FLIES IN THE PREFORESTED AREA OF IVORY COAST. 11. COMPARISON OF HAND-NET CATCHING AND BICONICAL TRAPPING. AGGRESSIVITY TO MAN. Comparison of hand-net catching and biconical trappoing in the preforested area of Ivory Coast (human trypanosomiasis focus of Vavoua), led to the following conclusions:

1. Trapping constitutes a more reliable sampling method than hand-net catching on the basis of sex-ratio, physiological age of the females, uterine contents.

⁽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 (TDR).

⁽²⁾ Entomologiste médical ORSTOM, Institut Pierre Richet (ex I.R.T.O.), B.P. 1500, Bouaké, Côte d'Ivoire. Adresse actuelle : Centre ORSTOM, P. 181 Brazzaville Congo

⁽³⁾ Assistant au Centre Universitaire de Formation en Entomologie Médicale et Vétérinaire (C.E.M.V.), B.P. 2597, Bouaké 01, Côte d'Ivoire.

- 2. Males of G. palpalis and G. pallicera are more aggressive to man than females, which explains results of blood meal analysis and confirms differences in food preferences.
- 3. Aggressivity to man of young G. palpalis females (nulliparous) is higher than that of old females (parous) and comparable to that of males.
- 4. Aggressivity to man depends on the ecosystem. It is higer in cocoa than in coffee plantations. It is 20 times lower around villages than at water holes or in the neighbouring forest.
- 5. G. palpalis is three to six times as aggressive to man as G. pallicera in plantation. In the surroundings of the villages their aggressivities are identically low and the flies feed on pig rather than on man. G. nigrofusca is the least anthropophilic species but it may sometimes attack man.

Key words: Aggressivity — G. palpalis — G. pallicera — G. nigrofusca — Sampling — Hand-net catching — Biconical trapping — Preforested area — Ivory Coast.

1. Introduction

Jusqu'à une date récente la plupart des études écologiques sur les glossines ont été basées sur l'échantillonnage des populations par la capture au filet. Ces captures étaient effectuées, soit à partir de postes fixes, soit au cours de rondes : les « flyrounds » des auteurs anglo-saxons. Ce mode d'échantillonnage a été particulièrement étudié par Carpenter (1912, 1919), Fiske (1920), Nash (1930, 1933), Potts (1930), Jackson (1930, 1946, 1955) et Glasgow (1961 a et b). L'apogée a été atteinte avec les théorisations mathématiques de Morris (1961) et surtout de Ford et al. (1959).

Paradoxalement le piégeage a commencé par être à l'origine une technique de lutte (Maldonado, 1910) et malgré les travaux des précurseurs tels que Harris (1930, 1938), Chorley (1933), Swynnerton (1933, 1936) et Morris et Morris (1949), ce mode d'échantillonnage est resté relativement dans l'ombre. C'est avec les travaux de Morris (1960), Bursell (1961), Smith et Rennison (1961 a, b et c), Saunders (1964) et surtout de Vale (1969, 1971, 1972, 1974) qui a été l'un des promoteurs modernes du piégeage, que s'est opéré un véritable renouveau. Cependant il faut attendre la mise au point par Challier d'un piège à la fois simple, léger et efficace, fruit d'une longue et minutieuse recherche - le piège biconique (Challier et Laveissière, 1973; Challier et al., 1977) — pour que s'affirme cette technique d'échantillonnage dans les études écologiques des glossines.

Les échantillons issus des captures au piège et au filet, s'étaient révélés très dissemblables et cela avait déjà frappé les premiers observateurs (Lamborn, 1916; Jack, 1941; Vanderplank, 1947; Glasgow et Duffy, 1961). Depuis, les recherches sur ce sujet se sont multipliées. Récemment, Challier (1982), réalisant une très complète revue des travaux

publiés entre 1970 et 1981, compare, sous forme de tableaux synthétiques, les échantillons obtenus à l'aide de différents systèmes de capture.

Les études conduites au cours d'un cycle annuel (1979-1980) sur les rythmes d'activité des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire (Gouteux et Monteny, 1986) nous ont permis d'obtenir des échantillons pris sur captureurs et aux pièges biconiques dans des conditions identiques et dans les mêmes biotopes. Il était donc intéressant de rapporter et d'interpréter les différences observées entre ces deux modes d'échantillonnage, à la lumière des résultats déjà obtenus sur l'écologie des glossines dans cette zone, notamment sur l'écodistribution, l'estimation des densités réelles et les préférences trophiques.

Nous nous proposons donc ici de comparer le piégeage et la capture sur appât humain, d'une part comme moyen d'évaluer l'agressivité des mouches et d'autre part comme moyen d'échantillonnage des populations de tsétsés. Il s'agit donc d'un volet important des études entreprises sur l'écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire (Gouteux, 1985).

2. Matériel et méthodes

La zone d'étude a été présentée ailleurs (Challier et Gouteux, 1980; Gouteux et al., 1981 a; Gouteux et Laveissière, 1982). Le matériel et les méthodes utilisés ont été décrits dans un article précédent (Gouteux et Monteny, 1986). Nous rappellerons que le piégeage a été effectué à l'aide du piège biconique à cône inférieur bleu (Challier et al., 1977). Les captures au filet sur appât humain ont été effectuées à poste fixe (aux points d'eau) ou le long de trois itinéraires établis, l'un autour du village, le

second dans la forêt entourant le village et le troisième dans une cacaoyère située à quelques kilomètres du village. Les captures au piège ou au filet ont été enregistrées toutes les heures de 7 à 19 h. Les données sur l'âge physiologique ont été traitées par une méthode décrite précédemment (Gouteux, 1982). Seuls les utérus vides correspondant à une larviposition récente normale (présence d'un ovule mûr dans un ovaire) sont comptés en tant que tels. Les autres cas peuvent en effet correspondre à un avortement, soit naturel, soit plus probablement provoqué artificiellement par la capture. Ils sont alors décomptés en fonction de l'état de maturation des ovocytes.

La comparaison du rendement d'un piège ét de celui d'un captureur est un moyen d'avoir une idée de l'agressivité des mouches pour l'homme. Une telle démarche est tentée ici en faisant le rapport (I) des captures sur homme et des captures au piège, réalisés dans les mêmes biotopes et ramenées aux mêmes unités (un piège ou un captureur et un jour) :

I = nombre de glossines/homme/jour nombre de glossines/piège/jour

Cet indice I peut d'une certaine manière (voir discussion) être considéré comme une estimation de l'agressivité pour l'homme des tsétsés.

3. Résultats

3.1. Comparaison des cycles d'activité et d'agressivité

G. pallicera

La comparaison de la distribution des captures horaires totales au piège et au filet montre une différence à la limite de la signification (χ^2 (9) = 14,45 : 0,1 > p > 0,05).

G. palpalis

Les cycles diffèrent significativement pour les deux sexes, excepté en mai 1979 et en janvier 1980 (fig. 1). En juillet 1979, lorsque les effectifs ont permis une étude détaillée selon les biotopes, il est apparu que cette différence est localisée au niveau des plantations (cacaoyères) et non à celui des autres biotopes (Gouteux et Monteny, 1986, fig. 8). Cette différence porte essentiellement sur l'allure du cycle d'agressivité qui est plus étalé dans la journée que le cycle d'activité. Comme l'allure du cycle de G. palpalis se rapproche d'une courbe normale, on peut quantifier ces différences en calculant le coefficient

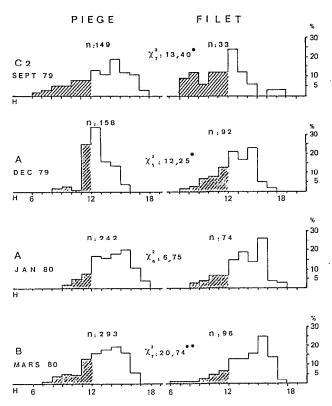


Fig. 1. — Comparaison des captures au piège et au filet (sur appât humain) à différentes périodes de l'année. C2, A et B: types climatiques (A = saison sèche continentale; B = saison sèche océanique ou inter-saison; C2 = pleine saison des pluies); n: effectifs. Le test du χ^2 est effectué entre les distributions horaires des captures au piège et au filet

d'aplatissement (β 2) de Pearson. L'analyse comparative des cycles d'activité (tabl. I) montre alors que l'aplatissement est presque toujours plus important pour les captures au filet. L'heure d'activité moyenne, en revanche, est pratiquement identique quel que soit le mode de capture.

3.2. ÉTUDE DU SEX-RATIO

G. pallicera

La figure 2 montre que les échantillons capturés au filet comportent beaucoup moins de femelles que ceux pris au piège. Le pourcentage de femelles est toujours inférieur à 50 % dans les captures au filet alors que ce n'est pas le cas pour les captures au piège.

TABLEAU I

Heure d'activité moyenne et aplatissement des cycles selon le mode de capture. (1) Heure moyenne et écart-type entre parenthèses (en heure de centièmes d'heure) ; (2) Coefficient d'aplatissement $\beta 2$ de Pearson (voir texte)

MOIS	CAPTURES AU F	1EGE	CAPTURES AU FILET		
(1979-80)	(1)	(3)	(1)	(2)	
MARS	12.95 (0,09)	3,15	13,52 (0,19)	2,38	
MAI	13,52 (0,12)	2,21	13,20 (0,21)	2,10	
JULLLET	14,07 (0,06)	2,82	13,82 (0,17)	2,58	
SEPTEMBRE	13,38 (0,11)	3,38	13,22 (0,22)	2,83	
DECEMBRE	12,65 (0,11)	3,60	12,64 (0,21)	2,83	
JANVIER	13,75 (0,12)	2,46	13,59 (0,24)	2,70	
MARS	13,36 (0,15)	4,30	13,91 (0,23)	3,52	

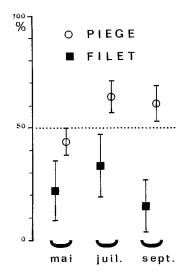


FIG. 2. — Comparaison du sex-ratio de *G. pallicera* selon le mode de capture et l'époque (exprimé en pourcentage de femelles, avec intervalles de confiance au niveau 95 %)

G. palpalis

Cette différence existe aussi pour G. palpalis, mais est moins nette que chez G. pallicera: les sexratios des mouches capturées au piège et au filet ne diffèrent pas significativement dans deux des cas étu-

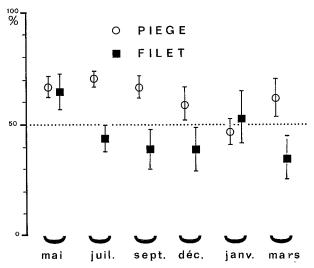


Fig. 3. — Comparaison du sex-ratio de *G. palpalis* selon le mode de capture et l'époque

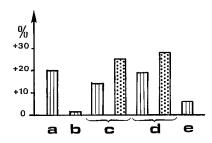


FIG. 4. — Excédent de mâles dans les échantillons capturés au filet. Il s'agit pour un même biotope du pourcentage de mâles dans les captures sur homme diminué du pourcentage de mâles dans les captures au piège (en hachuré pour G. palpalis et en pointillé pour G. pallicera). Résultats obtenus à la périphérie du village (a), au point d'eau (b), en forêt et sentiers forestiers (c), dans la cacaoyère (d) et dans une plantation de caféiers (e)

diés (fig. 3). On trouve là aussi des pourcentages de femelles le plus souvent supérieurs à 50 % dans les échantillons pris au piège et inférieurs à ce nombre dans ceux pris au filet. Ce n'est qu'en janvier 1980, au cœur de la saison sèche, période pendant laquelle les populations sont extrêmement réduites (Gouteux et Buckland, 1984) et rajeunies (Gouteux et Laveissière, 1982), que le pourcentage de mâles pris au filet et au piège est similaire.

Il faut également noter que c'est seulement au point d'eau, où travaillait une équipe à poste fixe (captureurs immobiles), que les échantillons pris au filet ne comportent pas d'excédent de mâles par rapport à ceux pris au piège (fig. 4).

TABLEAU II

Distribution des femelles de G. palpalis par classes d'âge et âge moyen (en jours) selon le mode de capture. (1) Biotopes ombragés; (2) Tous biotopes réunis; (3) T = ténérales, NP = nullipares, JP = jeunes pares, VP = pares âgées (nombre de femelles exprimé en pourcentage du total)

MOIS	MODE DE	GROUPES D'AGE (3)					
(1979-80)	CAPTURE	т	NP	JР	VP	TOTAL	MOYEN
MARS (1)	PIEGE	12	26	35	39	201	32
(1)	FILET	26	68	19	13	53	19
MAI (2)	PIEGE	5	19	44	37	465	30
	FILET	10	36	33	32	129	25
JUILLET (1)	PIEGE	6	11	45	44	791	46
DOILIDET (1)	FILET	19	41	36	23	105	19
SEPTEMBRE	PIEGE	2	10	42	48	549	59
(2)	FILET	37	63	22	15	59	17
DECEMBRE	PIEGE	10	25	41	34	133	24
(1)	FILET	15	44	32	24	34	19
JANVIER (1)	PIEGE	18	36	40	25	124	23
SANVIER (1)	FILET	34	42	40	18	38	18
MARS(1)	PIEGE	8	17	43	40	95	30
IMW(1)	FILET	27	47	20	33	30	
TOTAL	PIEGE	7	20	42	38	1964	32
TOTAL	FILET	18	38	32	30	619	24

3.3. ÉTUDE DE L'ÂGE DES FEMELLES

G. pallicera

La comparaison entre la composition par groupes d'âge de l'échantillon des 51 femelles capturées sur homme et celle des 562 femelles capturées au piège ne permet pas de faire ressortir une différence significative. On trouve en effet pour les ténérales (T), les nullipares (NP), les jeunes pares (JP) et les pares âgées (VP) :

-- piège :
$$T = 3,4 \%$$
, $NP = 14,2 \%$, $JP = 33,5 \%$, $VP = 52,3 \%$;
-- filet : $T = 3,9 \%$, $NP = 17,6 \%$, $JP = 43,1 \%$, $VP = 39,2 \%$;
 $\chi^2(2) = 3,22 (p = 0,20; N.S.)$;

et parmi les nullipares (symboles données dans le tableau IV) :

— piège : 0as =
$$23.8 \%$$
, 0a = 28.8% , 0b = 16.3% , 0c = 31.3% ;

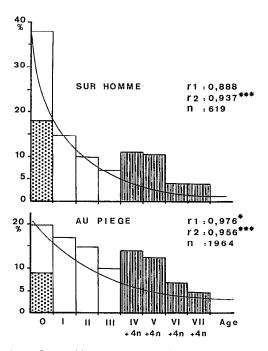


FIG. 5. — Composition par groupes d'âge (0, I, II, etc.) des femelles de *G. palpalis* capturées pendant les mêmes périodes et dans les mêmes biotopes (r1 et r2 = coefficients de corrélation pour l'ajustement sur une exponentielle négative (Gouteux, 1982); les astérisques indiquent le degré de signification, un au seuil de 5 % et trois au seuil de 0,1 %; n = effectif). En abscisse, les groupes d'âge; en ordonnée, le nombre de femelles en pourcentage du total. Histogrammes en pointillé: fraction ténérale des nullipares; en hachuré: pares âgées

- filet: 0as = 22,2 %, 0a = 44,4 %, 0b = 11,1 %, 0c = 22,2 %;
$$\chi^2(2) = 0.68 \text{ (p > 0.5; N.S.)}.$$

G. palpalis

Les échantillons prélevés au piège et au filet diffèrent très significativement par leur composition par groupes d'âge des femelles (fig. 5; χ^2 (7) = 153,69).

Le tableau II montre un net excès de très jeunes femelles (ténérales et nullipares) dans les captures au filet. Il n'y a en revanche de différence entre les proportions des jeunes pares (JP) et des pares âgées (VP) prises au piège et au filet dans aucun des échantillons (χ^2 non significatifs dans tous les cas).

Ce sont donc les jeunes femelles d'âge inférieur à huit jours (nullipares) qui ont le plus tendance à attaquer l'homme. Elles ont ainsi un comportement qui se rapproche de celui des mâles. Cela confirme bien les résultats obtenus par l'étude de l'origine des repas de sang en fonction de l'âge physiologique : on

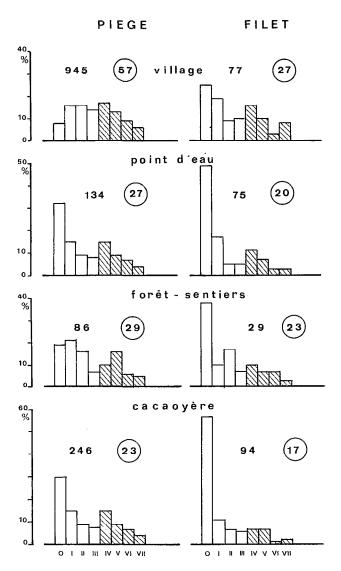


FIG. 6. — Comparaison de la composition par groupes d'âge des femelles de *G. palpalis* selon le mode de capture dans les différents biotopes du terroir villageois en saison des pluies. Le premier nombre est le total des femelles disséquées, le nombre encerclé est l'âge moyen (en jours) de l'échantillon (abscisses, ordonnées et histogrammes comme dans la figure 5)

trouve en effet près de 30 % de repas pris sur l'homme pour le groupe 0 ; ce pourcentage diminue graduellement avec l'âge des femelles et atteint 0 % avec le groupe VII (Gouteux et al., 1982 b).

Notons que ces résultats expliquent pourquoi en saison sèche le sex-ratio des échantillons pris au piège et au filet est identique et se rapproche de 50 %

(fig. 2): les femelles présentes sont alors en majorité très jeunes (Gouteux et Laveissière, 1982) et les effectifs des mâles et des femelles sont comparables (Gouteux et Buckland, 1984).

Les études précédentes avaient montré que l'âge des femelles variait selon les biotopes, les femelles les plus jeunes se concentrant dans les biotopes ombragés (forêt et point d'eau) où se trouvent également les mâles (Gouteux et Laveissière, 1982). On retrouve ici ces résultats. Bien que l'âge moyen des échantillons prélevés au filet soit toujours le plus faible (fig. 6), la composition par groupes d'âge dans les biotopes ombragés (forêt et point d'eau), ne diffère plus significativement selon le mode de capture (tabl. III). Les différences observées reposent donc bien sur le comportement des femelles selon leur âge, les femelles âgées de plus de huit jours venant beaucoup moins bien au captureur que les très jeunes (ténérales et nullipares).

TABLEAU III

Distribution des femelles de G. palpalis par classe d'âge en fonction du mode de capture et des différents biotopes (mai et juillet 1979). (1) T = ténérales, NP = nullipares, JP = jeunes pares, VP = pares âgées (nombre de femelles exprimé en pourcentage du total); (2) Comparaison statistique portant sur les distributions T, (NP-T), JP, VP (3 ddl) ou NP, JP, VP (2 ddl) en fonction des effectifs

	MODE		GRO	OUPES	D'AG	≥ (1)	x ² (2)	
BIOTOPES	DE CAPTURE	т	ИЪ	JР	V P	TOTAL	(dd1)	
PERIPHERIE	PIEGE	2	9	48	43	741	22,99**	
DU VILLAGE	FILET	8	26	39	35	77	22,33	
POINTS D'EAU	PIEGE	17	38	27	36	64	1,06	
	FILET	21	46	26	28	57	1,00	
FORETS ET	PIEGE	3	21	46	33	70	2,00	
SENTIERS	FILET	5	36	36	27	22	2,00	
CACAOYERE	PIEGE	13	31	37	32	201	12,39**	
	FILET	25	54	32	14	57		

3.4. Étude fine des très jeunes femelles de G. Palpalis

La différence entre les stades 0as et 0a est la présence d'un sac résiduel dans l'intestin (0as). Ce sac atteste que la glossine n'a pas encore pris de repas de sang (Laveissière, 1975), ce qui définit la catégorie « ténérale » (Buxton, 1955). Le tableau IV montre une différence à la limite de la signification entre les proportions des différentes fractions de nul-

TABLEAU IV

Distribution par stades ovulaires des femelles nullipares de *G. pal-palis* selon le mode de capture. (1) 0as = ténérales (voir texte), 0a = ovule rempli de vitellus à moins de 50 %, 0b = ovule immature rempli de vitellus à plus de 50 %, 0c = ovule mûr; (2) Proportion de femelles exprimée en pourcentage du total; (3) Comparaison statistique des deux distributions

AU PIEGE	AU FILET
37,7	47,7
18,7	16,6
23,1	20,4
20,5	15,3
385	235
	18,7 23,1 20,5

lipares prises au piège ou prises au filet. En admettant que le groupe 0 dure au maximum dix jours, les proportions de femelles capturées donneraient pour la fraction 0as, respectivement quatre jours et cinq jours pour les échantillons pris au piège ou au filet. Même si elle peut atteindre une durée maximale de cinq jours, il s'avère qu'une durée moyenne de quatre jours avant la prise du premier repas est la plus vraisemblable (données des expériences de marquage-lâcher-recapture; Gouteux, non publié). Les captureurs prennent donc un léger excès de femelles ténérales.

3.5. ÉTUDE DU CONTENU UTÉRIN

G. pallicera

Aucune différence n'est décelable entre les compositions par contenus utérins (a = œufs, b = jeune larve, c = larve âgée, d = vide) des échantillons de femelles pares pris au piège et de ceux pris au filet :

G. palpalis

Les échantillons diffèrent significativement (tabl. V).

Les captures au filet présentent un léger déficit

TABLEAU V

Comparaison du contenu utérin des femelles pares de G. palpalis selon le mode de capture. (1) Présence dans l'utérus de : a = un œuf, b = une jeune larve (stade I et II), c = une larve âgée (stade III), d = vide (voir texte); (2) Proportion de femelles exprimée en pourcentage du total; (3) Comparaison statistique des deux distributions

STADES	CAPTURES (2)				
UTERINS (1)	AU PIEGE	AU FILET			
a	38,5	39,6			
þ	30,8	37,8			
С	24,3	15,6			
đ	6,3	7,0			
TOTAL	1579	384			
$\chi^2 = 15,24 \text{ à 3 da1} 0.01 < 9 < 0.001$ (3)					

en femelles portant une larve âgée dans l'utérus. Les captures au piège se rapprochent davantage des observations faites sur des G. morsitans d'élevage par Denlinger et Ma (1974). Les femelles en fin de gestation (groupe c) sont peu attirées par l'homme, car elles n'ont pas besoin de prendre de repas de sang jusqu'à la larviposition (excepté en saison sèche; obs. pers.). Elles sont en revanche efficacement interceptées par les pièges lorsqu'elles se déplacent à la recherche de gîtes favorables, peut-être attirées par les cavités sombres du piège. Rowcliff et Finlayson (1982) ont en effet montré qu'en fin de gestation les glossines recherchent les endroits ombreux.

Les femelles portant une larve aux lobes péripneustiques noirs sont très rares dans les captures. Selon Denlinger et Ma (1974), sur les deux jours que dure le stade c, cette mélanisation ne serait visible qu'après les 27 premières heures. Cela confirme donc les expériences de Brady et Gibson (1983) et Karim et Brady (1984) qui montrent qu'un jour avant la larviposition ces femelles sont totalement inactives.

Le taux d'utérus vides est en revanche comparable quel que soit le mode de capture. Il est assez élevé par rapport à ce qui est observé pour les glossines d'élevage (Sellin et al., en 1980, observent pour des G. p. gambiensis d'élevage un taux de 2 %). Pour Denlinger et Ma (1974) cette période ne durerait qu'une heure dans 50 % des cas et, après deux heures, 80 % des femelles auraient déjà ovulé. Pendant cette courte période les femelles qui viennent d'être délivrées de leur larve sont donc très actives et

cherchent à prendre rapidement un repas de sang, quel que soit l'hôte. Cela correspond parfaitement aux observations expérimentales faites par Brady et Gibson (1983) et Denlinger et Ma (1974) sur le comportement des femelles après la parturition.

4. L'agressivité pour l'homme

Les calculs de l'indice I au niveau du village donnent des valeurs rapprochées pour G. palpalis et G. pallicera:

à la périphérie : I = 0,05 et I = 0,05
 au point d'eau : I = 0,65 et I = 0,48
 en forêt : I = 0,86 et I = 1,08

En revanche dans les plantations où le gibier est plus abondant, les valeurs pour G. palpalis et G. pallicera sont différentes :

— en cacaoyère : I = 1,05 et I = 0,34— dans les caféiers : I = 0,61 et I = 0,10

Il apparaît donc que les glossines sont peu agressives à la périphérie du village où se concentrent les porcs, puisque qu'un piège est 20 fois plus efficace qu'un homme capturant au filet. G. pallicera délaisse l'homme en présence des petits bovidés sauvages (céphalopes et guibs) abondants dans les plantations étudiées. En revanche c'est dans ces biotopes que G. palpalis est le plus agressif. Mais, même là, le rendement d'un captureur dépasse à peine celui d'un piège. Ces résultats sont donc très différents de ce qu'ont obtenu Challier et Laveissière (1973) au Burkina Faso pour G. p. gambiensis (I = 5) et Frézil et Carnevale au Congo (1976) pour G. fuscipes quanzensis (I = 74). Toutefois ces auteurs utilisaient le piège biconique à cône inférieur blanc, qui est moins efficace (Challier et al., 1977).

Dans les cacaoyères les glossines seraient plus agressives que dans les plantations de caféiers. Ceci s'expliquerait par la fréquence du gibier dans ces dernières. En effet, dans les cacaoyères, les fourrés et les buissons qui servent d'abris aux petites antilopes sont inexistants ou rares, alors qu'ils sont caractéristiques des plantations de caféiers (Gouteux et al., 1982 b).

Notons que tous ces résultats corroborent parfaitement ce qui a été obtenu par l'analyse des repas de sang des mouches échantillonnées dans les différents biotopes (Gouteux et al., 1982 a et b).

L'agressivité pour l'homme de G. nigrofusca est très faible. Sur 434 heures de captures au filet pendant le cycle 1979-1980, trois spécimens seulement ont été pris (au point d'eau, en fin de journée). Cependant, dans une plantation isolée en forêt où il a été capturé jusqu'à 242 G. nigrofusca dans un piège en un jour, les travailleurs agricoles ont signalé que cette espèce attaque parfois à la tombée de la nuit, à « l'heure de la douche » ; ils ont capturé pendant cinq jours, à la main, en train de piquer, 34 G. palpalis, 16 G. pallicera et deux G. nigrofusca.

Il faut ajouter ici que le parasitime des glossines par Hexamermis glossinae Poinar, Mondet, Gouteux et Laveissière, 1981 (Nematoda, Mermithidae) entraîne une plus grande agressivité pour l'homme quels que soit l'espèce ou le sexe des tsétsés (Gouteux et al., 1981 b).

5. Discussion et conclusion

5.1. Sur l'agressivité des mâles pour l'homme et le sex-ratio

Il est a priori logique de penser que le piège, qui intercepte les glossines, est une bonne méthode d'étude de l'activité de vol, quels que soient les facteurs l'ayant déclenché : recherche de l'hôte (faim), des lieux de repos ou de larviposition, d'un partenaire sexuel. En revanche, un captureur prendra plus facilement les glossines qui l'attaquent et cherchent à le piquer que celles qui viennent, attirées seulement par le mouvement. Dans tous les cas la capture au filet sur appât humain permet une évaluation de l'agressivité pour l'homme. Mais si l'indice I représente pour les femelles non ténérales un véritable « indice d'agressivité », il ne serait qu'une évaluation grossière pour les mâles. Il est en effet bien connu que ceux-ci viennent à l'homme et surtout aux équipes mobiles, sans être forcément affamés et sans nécessairement chercher à le piquer. D'après Bursell (1961) ces mâles replets sont des individus en appétit sexuel à la recherche de partenaires, alors que les femelles ne viennent à l'homme que pour se gorger. Ce n'est pas entièrement vérifié ici. En effet, en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire les mâles sont beaucoup plus anthropophiles que les femelles (Gouteux et al., 1982 a et b). On trouve en effet pour G. palpalis, dans les plantations, 51,9 % des mâles nourris sur homme contre 16,7 % des femelles. En zone de terroir ce pourcentage est de 17,5 pour les mâles contre 10,1 pour les femelles. Si le sex-ratio des mouches gorgées (pourcentage de femelles) est respectivement de 64,0 et 62,8 en plantation et en zone de terroir, il n'est que de 36,0 en plantation et 49,4 en zone de terroir pour celles qui se sont gorgées sur homme. On voit que ces pourcentages se rapprochent de ce que donnent les captures au filet. Les mâles de G. pallicera sont également plus anthropophiles que les femelles de cette espèce. C'est donc bien l'agressivité et non uniquement l'attraction des mâles replets pour les équipes mobiles qui expliquent leur surnombre dans les captures au filet (fig. 2 et 3). Rappelons que le sex-ratio réel n'est jamais inférieur à 60 % de femelles, excepté en saison sèche (Gouteux et Buckland, 1984) et est comparable, ou même encore supérieur, à ce qui est obtenu par les captures au piège.

5.2. Sur l'agressivité pour l'homme en fonction de l'âge des femelles

Les femelles ténérales sont attirées par l'homme. Cependant elles ne se gorgeraient pas sur lui, comme l'a montré une étude précédente sur les préférences trophiques en fonction de l'âge physiologique (Gouteux et al., 1982 b). On trouve en effet que les ténérales se nourrissent à 87 % sur le porc, qui est probablement, pour ces glossines encore fragiles, un hôte plus accessible. Là encore il apparaît que ces très jeunes femelles (moins de cinq jours) ont un comportement analogue à celui de certains mâles : elles viennent à l'homme, attirées par lui, sans pour autant le piquer. Ce comportement, comme celui des mâles, est probablement sexuel. Il favoriserait la formation d' « essaims » de mâles et de jeunes femelles et donc l'accouplement de celles-ci. Cela expliquerait pourquoi les femelles sont fécondées si rapidement, dès les premiers jours de leur vie (Challier, 1973).

5.3. Sur l'utilisation du piège et du filet comme moyen d'étude du cycle d'activité

Jaenson (1978) et Turner (1980) ont trouvé des variations considérables des profils d'activité selon la méthode utilisée: un profil bimodal avec les captures sur véhicules mobiles et un profil unimodal avec la capture au piège. Les différences observées ici pour G. palpalis sont beaucoup plus faibles et se limitent à un étalement du cycle avec les captures sur homme. Cet étalement s'explique bien puisque les pièges interceptent les glossines en activité, alors que les captureurs peuvent provoquer l'activité des glossines en les dérangeant par leur passage à proximité de leurs lieux de repos.

Il semblerait donc que le piège soit un moyen plus fiable d'évaluer l'activité des mouches. Il présente l'avantage d'avoir une action constante, sa visibilité variant peu, alors que l'odeur des captureurs varie beaucoup en intensité et en direction pendant la journée. De plus, l'attention des captureurs peut difficilement être constante. A ce sujet Welch (1958) avait remarqué que les premières captures au filet sont toujours les plus abondantes, quelle que soit l'heure!

Il faut ajouter, comme Challier (1973) l'avait déjà noté, que plus les captureurs sont habiles et plus la proportion de mâles capturés est forte. Ils parviennent sans doute à prendre en nombre les mâles qui ne cherchent pas à piquer.

5.4. Sur l'utilisation du piège et du filet comme moyen d'échantillonnage des populations

Il a été montré qu'un piège, placé hors des lignes de vol des glossines en capture très peu (Glasgow et Duffy, 1961; Gouteux et al., 1982 a), alors qu'un captureur, en se déplaçant, échantillonne sur une grande surface et attire par son odeur et son mouvement. En revanche le piège, une fois en position, a une efficacité constante alors que le rendement des captureurs varie constamment (Glasgow et Phelps, 1970). Il s'agit de savoir maintenant quel type d'échantillon est le moins biaisé et le plus représentatif de la réalité.

Nos études ont montré que l'âge moyen des échantillons pris au piège s'accorde avec la variation des effectifs réels estimés par la méthode de marquage-lâcher-recapture; il y a rajeunissement des populations en pleine saison sèche (l'âge moyen est de 23-24 jours en décembre-janvier) et vieillissement progressif durant la saison des pluies, un âge moyen de 59 jours étant atteint en septembre (Gouteux et Laveissière, 1982). Ce n'est pas le cas des échantillons pris au filet dont les variations de l'âge moyen, avec le minimum en septembre (17 jours) et le maximum en mai (30 jours), semblent aléatoires.

La composition par groupes d'âge des échantillons pris au piège s'ajuste mieux au modèle théorique (Gouteux, 1982) que celle des échantillons pris au filet. La figure 4 montre que c'est au niveau des pares âgées que l'ajustement est le plus mauvais, comme l'atteste le coefficient de corrélation r1 (Gouteux, 1982).

En résumé, le piège échantillonne toutes les classes d'âge des femelles, alors que les captures au filet sélectionnent les fractions les plus jeunes dans tous les biotopes. Cette plus grande représentativité des échantillons pris au piège se retrouve au niveau de la composition par stades utérins et ovulaires qui se rapproche le mieux des proportions théoriques

(Itard, 1966; Denliger et Ma, 1974). Ces résultats rejoignent donc les conclusions et travaux de nouveaux auteurs (Challier, 1982).

Les avantages du piégeage sur la capture au filet pour l'étude écologique des glossines ont été soulignés depuis longtemps (Morris et Morris, 1949; Morris, 1960; Smith et Rennison, 1961 a). Cependant, en raison de l'absence d'un piège suffisamment efficace, les auteurs avaient dû utiliser la seule technique disponible : la capture au filet. C'est en fait très récemment que l'utilisation du piège biconique a tendu à se généraliser et a fait l'objet de comparaison avec d'autres pièges et d'autres méthodes d'échantillonnage (Hargrove, 1977; Koch et Spielberger, 1979; Owaga, 1980, 1984; Turner, 1980; Ryan et Molyneux, 1982) qui en ont montré l'intérêt. Snow (1977), préconisant le piège Malaise, rapporte que le

piège biconique est inefficace contre G. morsitans submorsitans en Gambie, mais cet auteur ne fournit aucune donnée. Par contre Diallo (1979) a obtenu sur cette espèce d'excellents résultats au Mali. Baldry (in Turner, 1980) rapporte que le piège biconique est « very effective in catching G. morsitans centralis in Zambia ». Ce piège permet donc l'étude simultanée de plusieurs espèces coexistantes, aussi bien anthropophiles que strictement zoophiles (Baldry et Molyneux, 1980; Okiwelu et al., 1981; Okiwelu, 1982; Diallo, 1979; Dagnogo, 1984). C'est un avantage décisif, car les espèces de tsétsés cohabitantes interagissent entre elles (Gouteux, 1983 a et b; Gouteux et Monteny, 1986) et négliger ces interactions serait un non-sens en écologie.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 10 mars 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 GIBSON (G.), 1983. Activity patterns in pregnant tsetse flies, Glossina morsitans. Physiol. Ent., 8: 359-369.
- BURSELL (E.), 1961. The behaviour of tsetse flies (Glossina swynnertoni Austen) in relation to problems of sampling. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), 36: 9-220.
- BUXTON (P. A.), 1955. The natural history of tsetse flies. Mem. Lond. Sch. Hyg. trop. Med., no 10, Lewis, London, 816 p.
- CARPENTER (G. D. H.), 1912. Progress report on investigations into the bionomics of Glossina palpalis, July 27, 1910 to August 5, 1911. Rep. Sleep. Sick. Comm. Roy. Soc., 12: 79-111.
- CARPENTER (G. D. H.), 1919. Third, fourth and fifth reports on the bionomics of Glossina palpalis on Lake Victoria. Rep. Sleep. Sick. Comm. Roy. Soc., 17, 101 p.
- 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 GOUTEUX (J.-P.), 1980. Ecology and epidemiological importance of Glossina palpalis in the Ivory Coast forest zone. Insect Sci. Applic., 1: 77-83.
- 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. med. et Parasitol., 11, 4 : 251-262.

- CHORLEY (C. W.), 1933. Traps for tsetse flies of the "crinoline" and "ventilator" ferms. Bull. ent. Res., 24: 315-317.
- DAGNOGO (M.), 1984. Échantillonnage des populations de glossines en secteur guinéen de Côte d'Ivoire. Essais de pièges. Contribution à la lutte. Thèse nº 75, Université d'Abidjan, Côte d'Ivoire.
- DENLINGER (D. L.) et MA (W. C.), 1974. Dynamics of the pregnancy cycle in the tsetse Glossina morsitans. J. Insect Physiol., 20: 1015-1026.
- DIALLO (A.), 1979. Glossina morsitans submorsitans Newstead 1910 (Diptera : Muscidae). Écodistribution et fluctuations saisonnières dans le ranch d'élevage de Madina-Diassa (Yanfolila), Mali. Thèse, CPS/ENS, Bamako, Mali.
- FISKE (W. F.), 1920. Investigations into the bionomics of Glossina palpalis. Bull. ent. Res., 10: 347-363.
- 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.
- FRÉZIL (J.-L.) et CARNEVALE (P.), 1976. Utilisation de la carboglace pour les captures des glossines du groupe palpalis avec le piège Challier-Laveissière. Conséquences épidémiologiques. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 14, 3: 225-
- GLASGOW (J. P.), 1961 a. The variability of fly-round catches in field studies of Glossina. Bull. ent. Res., 51: 781-788.
- GLASGOW (J. P.), 1961 b. Seasonal variation in size and colour, and daily changes in the distribution of Glossina pallidipes Aust. in the south Busoga forest, Uganda. Bull. ent. Res., 52: 647-666.
- GLASGOW (J. P.) et DUFFY (B. J.), 1961. Traps in field studies
- of Glossina pallidipes Austen. Bull. ent. Res., 52: 795-814. GLASGOW (J. P.) et PHELPS (R. J.), 1970. Methods for the collecting and sampling of Glossina: 395-415, in The African Trypanosomiases (H. W. Mulligan ed.). George Allen and Unwin Ltd., London.
- GOUTEUX (J.-P.), 1982. Analyse des groupes d'âge physiologique des femelles de glossines. Calcul de la courbe de sur-

- vie, du taux de mortalité, des âges maximal et moyen. Cah.
- ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 20, 3: 189-197. GOUTEUX (J.-P.), 1983 a. Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 6. Étude comparative des populations de quatre espèces en zone de plantation. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 21, 3: 181-197.
- GOUTEUX (J.-P.), 1983 b. 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 possibilités de lutte. Ann. Parasit. hum. comp., 60, 3 : 329-347.
- GOUTEUX (J.-P.) et BUCKLAND (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.), CHALLIER (A.), LAVEISSIÈRE (C.) et STAN-GHELLINI (A.), 1982 a. Le foyer de trypanosomiase humaine de Vavoua, Côte d'Ivoire. Données récentes sur l'épidémiologie de la maladie en relation avec l'écologie des glossines. Dakar Médical, 27: 271-285.
- 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. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 20, 3: 199-229.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.) et BOREHAM (P. F. L.), 1982 b. - Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 2. Les préférences trophiques de Glossina palpalis s. l. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 20, 1: 3-18.
- GOUTEUX (J.-P.), LAVEISSIÈRE (C.), CHALLIER (A.) et STAN-GHELLINI (A.), 1981 a. — 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.), MONDET (B.) et POINAR Jr. (G. O.), 1981 b. Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 1. Parasitisme par Hexamermis glossinae (Nematoda: Mermithidae). Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 19, 4:285-295.
- GOUTEUX (J.-P.) et MONTENY (B.), 1986. Écologie des glossines en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. 10. Activité. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 24, 2: 83-97.
- HARGROVE (J. W.), 1977. Some advances in the trapping of tsetse (Glossina spp.) and other flies. Ecol. Ent., 2: 123-137.
- HARRIS (R. H. T. P.), 1930. Report on the trapping of tsetse flies. Pietermaritzburg
- HARRIS (R. H. T. P.), 1938. The control and possible extermination of the tsetse by trapping. Acta Conv. ter. trop. Malar. Morb., 1: 663-677.
- ITARD (J.), 1966. Cycle de l'oogénèse chez les femelles de Glossina tachinoides West. et détermination de l'âge physiologique. Rev. Élev. Méd. vét. Pays trop., 19: 331-350.
- JACK (R. W.), 1941. Notes on the behaviour of Glossina pallidipes and G. brevipalpis, and some comparisons with G. morsitans. Bull. ent. Res., 31: 407-430.
- JACKSON (C. H. N.), 1930. Contribution to the bionomics of Glossina morsitans. Bull. ent. Res., 21: 491-527.
- JACKSON (C. H. N.), 1946. An artificially isolated generation of tsetse flies. Bull. ent. Res., 37: 291-299.
- JACKSON (C. H. M.), 1955. Tsetse research. East Afr. Tryp. Res. Org., Ann. Rep., 1954-1955.
- JAENSON (T. G. T.), 1978. Reproductive biology of the tsetse

- fly Glossina pallidipes Austen (Diptera, Glossinidae) with special reference to mating behaviour. Acta Univ. Upsal, 479: 1-40.
- KARIM (A. E. I.) et BRADY (J.), 1984. Changing visual responsiveness in pregnant and larvipositing tsetse flies, Glossina morsitans. Physiol. Ent., 9: 125-131.
- KOCH (K.) et Spielberger (U.), 1979. Comparison of handnets, biconical traps and an electric trap for sampling Glossina palpalis palpalis (Robineau-Desvoidy) and G. tachinoides Westwood (Diptera: Glossinidae) in Nigeria. Bull. ent. Res., 69: 243-253
- LAMBORN (W. A.), 1916. Third report on Glossina investigations in Nyassaland. Bull. ent. Res., 7: 29-50.
- LAVEISSIÈRE (C.), 1975. Détermination de l'âge des glossines ténérales (Glossina tachinoides Westwood). Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 13, 1; 3-11.
- MALDONADO, 1910. Sleeping sickness Bureau, 2: 26.
- MORRIS (K. R. S.), 1960. Trapping as a means of studying the game tsetse Glossina pallidipes Aust. Bull. ent. Res., 51: 533-558.
- MORRIS (K. R. S.), 1961. Problems in the assessment of tsetse populations. Bull. ent. Res., 52: 239-256.
- MORRIS (K. R. S.) et MORRIS (M. G.), 1949. The use of traps against tsetse in West Africa. Bull. ent. Res., 39: 491-
- NASH (T. A. M.), 1930. A contribution to our knowledge of the bionomics of Glossina morsitans. Bull. ent. Res., 21: 201-
- NASH (T. A. M.), 1933. The ecology of Glossina morsitans Westw. and two possible methods for its destruction. Bull. ent. Res., 24: 107-157.
- OKIWELU (S.), 1982. Diurnal and seasonal fligh activity cycles of Glossina palpalis gambiensis Vanderplank and Glossina morsitans submorsitans Newstead in Mali. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 20, 2: 99-108.
- OKIWELU (S.), VAN WETTERE (P.), MAIGA (S.), BOUARE (S.) et CRANS (W.), 1981. Contribution to the distribution of Glossina (Diptera: Glossinidae) in Mali. Bull. ent. Res., 71: 195-205
- OWAGA (M. L. A.), 1980. Relative efficiency of some mechanical traps used in the study of the tsetse species Glossina pallidipes Austen. Insect Sci. Applic., 1: 197-201.

 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.
- POTTS (W. H.), 1930. A contribution to the study of numbers of tsetse fly (Glossina morsitans Westw.) by quantitative methods. S. Afr. J. Sc., 27: 491-497.
 ROWCLIFFE (C.) et FINLAYSON (L. H.), 1982. — Active and
- resting behaviour of virgin and pregnant females of Glossina morsitans morsitans Westwood (Diptera: Glossinidae) in the laboratory. Bull. ent. Res., 72: 271-288.
- RYAN (L.) et MOLYNEUX (D. H.), 1982. Observations and comparisons of various traps for the collection of Glossinidae and other Diptera in Africa. Rev. Élev. Méd. vét. Pays trop., 35 : 165-172.
- SAUNDERS (D. S.), 1964. The effect of site and sampling method on the size and composition of catches of Tsetse flies (Glossina) and Tabanidae (Diptera). Bull. ent. Res., 55:
- SELLIN (E.), FÉVRIER (J.), POLITZAR (H.) et CUISANCE (D.), 1980. — Principales anomalies ovaro-utérines rencontrées chez les femelles de Glossina palpalis gambiensis (Vanderplank, 1949) dans les élevages de Bobo-Dioulasso (Haute-Volta). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 33: 295-302.

- SNOW (W. F.), 1977. The malaise trap as a method for sampling Glossina morsitans submorsitans Newstead: A preliminary note. Proc. Intern. Sci. Coun. Tryp. Res., 15° réunion, Banjul, Gambie, 1977. Public. n° 110: 329-333.
- SMITH (L. M.) et RENNISON (B. D.), 1961 a. Studies of the sampling of *Glossina pallidipes* Aust. I. The numbers caught daily on cattle, in Morris trap and on a fly-round. *Bull. ent. Res.*. 52: 165-182.
- SMITH (L. M.) et RENNISON (B. D.), 1961 b. Studies of the sampling of Glossina pallidipes Aust. II. The daily pattern of flies caught in Morris traps and on a fly-round. Bull. ent. Res., 52: 183-189.
- SMITH (L. M.) et RENNISON (B. D.), 1961 c. Studies of the sampling of Glossina pallidipes Aust. III. The hunger stages of male flies caught on cattle and in Morris traps. Bull. ent. Res., 52: 601-607.
- SWYNNERTON (C. F. M.), 1933. Some traps for tsetse flies. Bull. ent. Res., 24: 69-102.
- SWYNNERTON (C. F. M.), 1936. The tsetse flies of East Africa.

- A first study of their ecology, with a view to their control. Trans. R. ent. Soc. Lond., 84: 1-579.
- TURNER (D. A.), 1980. Tsetse ecological studies in Niger and Mozambique. I. Population sampling. *Insect Sci. Applic.*, 1: 9-13.
- Vale (G. A.), 1969. Mobile attractants for tsetse flies. Arnoldia, 4:1-7.
- VALE (G. A.), 1971. Artificial refuges for tsetse flies (Glossina spp.). Bull. ent. Res., 61: 331-350.
- VALE (G. A.), 1972. Some aspects of the field study of tsetse flies (Glossina spp.). Rhodesia Sci. News, 6: 10-13.
- VALE (G. A.), 1974. New field methods for studying the responses of tsetse flies (Diptera, Glossinidae) to hosts. Bull. ent. Res., 64: 199-208.
- VANDERPLANK (F. L.), 1947. Some observations on the hunger-cycle of the tsetse flies Glossina swynnertoni and G. pallidipes (Diptera) in the field. Bull. ent. Res., 38: 431-438.
- WELCH (J. R.), 1958. Variations with time of day in intensity of attack by Glossina morsitans orientalis. Intern. Sci. Coun. Tryp. Res., 7° réunion, Bruxelles, Public. n° 41: 223.