

Écologie
de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850,
en savane humide d'Afrique de l'ouest

X. Durée du stade pupal.
Importance de ce paramètre
dans la dynamique des populations ⁽¹⁾

Claude LAVEISSIÈRE ⁽²⁾, Jean-Pierre KIÉNON ⁽³⁾,
Tiéba TRAORÉ ⁽³⁾

Résumé

*Au cours d'un cycle annuel, la durée du stade pupal de *Glossina tachinoides* varie de 25 à 58 jours pour les mâles et de 22 à 55 jours pour les femelles. De grandes différences sont observées entre les moyennes, et surtout les variances, en fonction des saisons, de la nature du gîte (sable ou terre) et selon la profondeur d'enfouissement. Bien plus, durant la même période, les résultats relevés dans deux gîtes identiques peuvent différer. Cela fait conclure que chaque gîte à pupes est un ensemble de micro-environnements bien individualisés.*

La durée du stade pupal est d'autant plus longue que la pupa a subi des températures plus basses durant les premières semaines. Un retour à des températures élevées n'entraîne pas un raccourcissement notable de la durée de pupaison : en conséquence, les pupes déposées entre fin-novembre et mi-décembre auront une durée de développement maximale.

La variabilité des durées du stade pupal dépend des variations climatiques : sous des conditions relativement stables, les émergences sont groupées autour d'une durée moyenne alors qu'elles sont dispersées lors des périodes de transition climatique.

L'allongement de la durée du stade pupal en saison froide entraîne un retard dans les émergences (qui se poursuivent jusqu'en mars) ce qui, par conséquent, provoque une accumulation de pupes non écloses. Le radoucissement des températures entraîne un raccourcissement progressif des durées de la période pupale pour les pupes déposées de plus en plus près de la saison chaude : ainsi, durant quelques jours (février) éclosent les pupes déposées pendant une longue période (décembre et janvier). Cette natalité massive entraîne dans la population une brusque élévation de la proportion de jeunes individus en fin de saison froide-début de saison chaude : 15,5 % en décembre, 37 % en février et 36 % en mars. Ce phénomène rajeunit une population vieillissante et lui permet peu à peu de recouvrer un taux de croissance compatible avec la survie de l'espèce.

Les faibles densités apparentes observées en saison froide indiquent donc moins une baisse de disponibilité des glossines qu'une réelle diminution numérique due, entre autres causes, à une baisse de natalité.

Mots-clés : *Glossina tachinoides* — Gîtes à pupes — Climat — Galerie forestière — Afrique de l'Ouest.

(1) Ce travail fait partie d'une série d'articles consacrés à l'écologie de *Glossina tachinoides* en savane guinéenne. Il présente les résultats de recherches menées dans le cadre d'accords conclus entre l'O.C.C.G.E. et l'O.R.S.T.O.M. Ces recherches ont reçu le soutien financier de l'O.M.S.

(2) Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M., I.R.T.O., B.P. 1500, Bouaké, Côte d'Ivoire.

(3) Auxiliaires de laboratoire O.R.S.T.O.M., même adresse.

Summary

ECOLOGY OF *Glossina tachinoides* WESTWOOD, 1850, IN HUMID SAVANNA OF WEST AFRICA. X. PUPARIAL DURATION. IMPORTANCE OF THIS PARAMETER IN POPULATIONS DYNAMICS. The puparial duration of *Glossina tachinoides* ranges from 25 to 58 days for males and from 22 to 55 days for females over a year. There are big differences between the means and especially the variances according to the seasons, the type of the breeding site (sand or ground) and the depth of burying. Moreover, the results observed in two similar breeding sites can differ within the same period, which suggests that each breeding site is a set of well-defined microenvironments.

The puparial duration is all the longer as the pupa was subject to lower temperatures in the course of the first weeks. A return to high temperatures does not lead to a considerable reduction in the puparial duration: therefore, the developmental duration of the pupae laid between late November and mid-December will be maximum.

The variability in the puparial duration depends on climatic variations: under rather stable conditions, adults emerge as related to a mean puparial duration, while under conditions of climatic transition their emergence is irregular.

The lengthening of the puparial duration in the cold season results in delayed emergences (which are observed up to March), thus causing unhatched pupae to accumulate. Higher temperatures leads to a gradual reduction in the puparial durations concerning pupae being laid closer and closer to the warm season: for instance, pupae which have been laid for a long period (December and January) hatch during a few days (February). This high birth rate leads in the population to a sudden increase in the percentage of young individuals at the end of the cold season and at the beginning of the warm season: 15,5 % in December, 37 % in February and 36 % in March. This phenomenon leads to the rejuvenation of an ageing population and allows it to return to a growth rate which is consistent with the survival of the species.

Therefore, the low apparent densities observed in the cold season show less a decrease in the availability of tsetse flies than an actual decrease in their numbers due, among other things, to a decline in the birth rate.

Key words : *Glossina tachinoides* — Breeding sites — Climate — Riverine forest — West Africa.

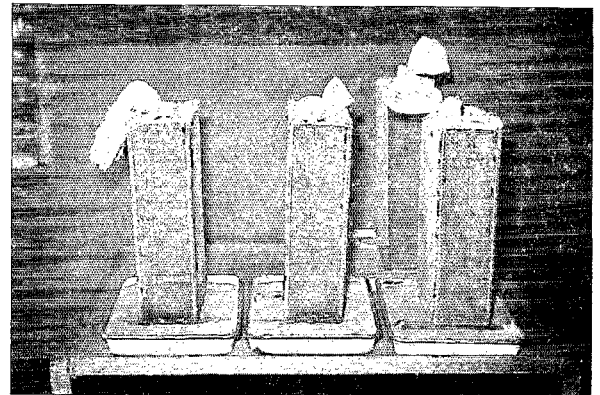
1. Introduction

A en juger par le nombre restreint des publications parues sur la durée du stade pupal, il semblerait que le sujet soit d'un intérêt moindre que celui, par exemple, des préférences trophiques ou des cycles d'activité. Certes, de nombreux travaux ont été réalisés au laboratoire mais la majeure partie des observations sur le terrain ont été faites par les auteurs du début du siècle. Et pourtant le stade pupal est peut-être la phase la plus importante de la vie de la glossine, par sa durée mais aussi par le fait qu'elle déterminera les conditions de vie de l'imago, à condition bien sûr, que le développement dans le puparium aboutisse.

Il nous a donc paru essentiel dans le cadre d'une étude globale de la bio-écologie de *Glossina tachinoides*, d'étudier de façon approfondie la durée du stade pupal, ses variations, ses facteurs déterminants et ses implications dans la dynamique des populations.

2. Méthode d'étude

La durée du stade pupal de *G. tachinoides* a été étudiée en plaçant des pupes dans les conditions



Cliché J.-P. Hervy.

PHOTO 1. — Récolte des pupes d'élevage.

Cliché J.-P. Hervy.

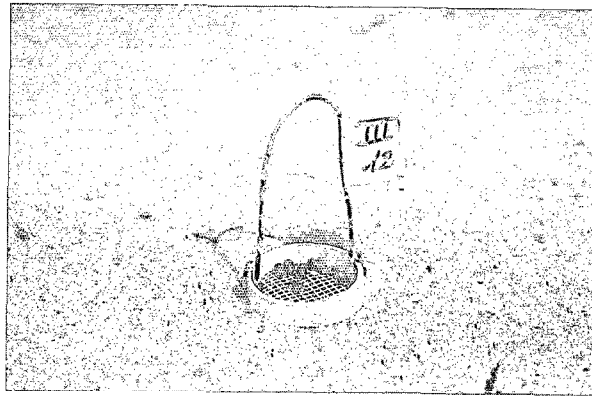


PHOTO 2. — Panier-porteur servant à l'enfouissement des pupes.

Cliché J.-P. Hervy.

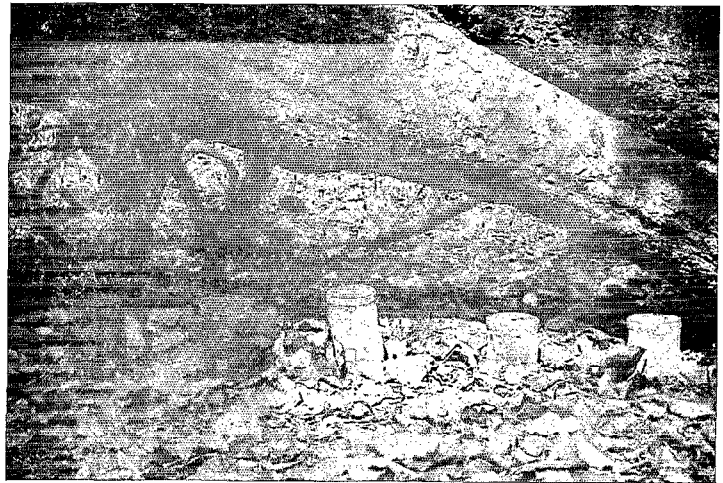


PHOTO 3. — Cage d'émergence.

Cliché J.-P. Hervy.

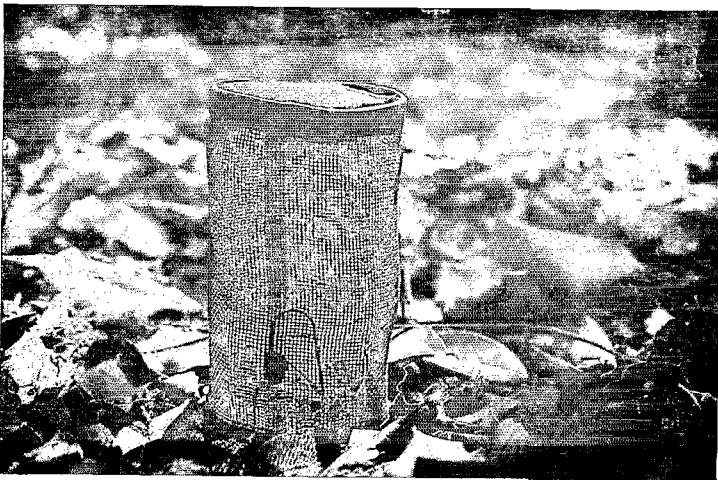


PHOTO 4. — Cages d'émergence sur le gîte.

naturelles de gîtes découverts dans la galerie forestière bordant la rivière Léraba (5°06' W-10°08' N) en zone de savane humide de Côte d'Ivoire. La description de la zone d'étude a été faite dans un article précédent (Laveissière, 1977).

2.1. OBTENTION DES PUPES

Les femelles capturées quotidiennement (cycles d'activité/agressivité : captures au filet et au piège) ont été mises en grandes cages Roubaud placées dans une salle d'élevage rudimentaire (maison en briques de latérite et toit de paille très épais) où les conditions climatiques presque optimales ($25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$; au moins 60 % d'humidité) étaient maintenues par arrosage constant du sol et suspension de serpillières mouillées. Chaque jour les glossines avaient la possibilité de se nourrir sur des chèvres. Les cages de femelles étant posées sur des bacs de sable légèrement humide, il était facile par simple tamisage de récolter, chaque matin, les pupes déposées la veille (photo 1).

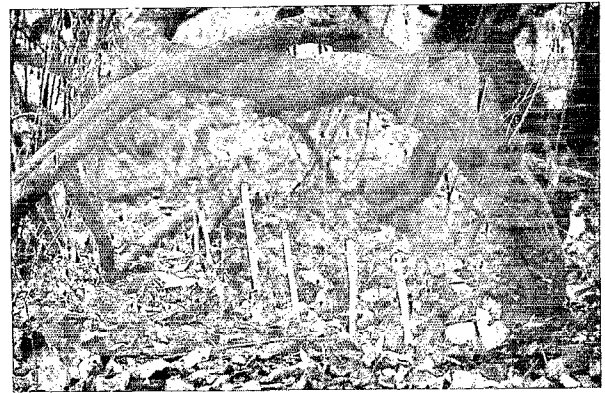
2.2. DISPOSITION DES PUPES

Après l'étude sur la répartition des gîtes à pupes (Laveissière, 1977) et celle sur la pupa elle-même dans son milieu (Laveissière, 1978), nous avons choisi d'enfouir les pupes d'élevage dans les gîtes naturels, à trois profondeurs : 0,5 cm, 3 cm et 6 cm.

Réparties au hasard par lots de 12 au maximum, les pupes étaient placées dans des petits paniers (photo 2) consistant en un cylindre de PVC haut de 0,5 cm dont l'une des bases était obturée par un disque de grillage en moustiquaire plastique. Une anse en fil de fer servait à la manipulation et à la fixation d'une étiquette portant la référence du lot de pupes. Sur cette anse, une trace de peinture indiquait (pour les lots enfouis à 3 et 6 cm) la profondeur d'enfouissement du portoir ; ce système permettait de réduire au minimum les risques d'erreur.

Une fois le portoir enfoui (entre 6 et 7 h du matin), le sol était recouvert de feuilles tapissant naturellement le sol du gîte et le tout était coiffé d'une cage cylindrique en fin grillage galvanisé permettant la récolte des individus venant d'émerger (photos 3 et 4).

Dans tous les cas, les pupes ont été enfouies en des lieux précis où des pupes « sauvages » avaient été découvertes auparavant lors de la recherche des gîtes (photo 5).



Cliché J.-P. Hervy.

PHOTO 5. — Localisation d'un gîte.

2.3. OBSERVATION DES ÉMERGENCES

Chaque jour, durant 12 mois, l'émergence des glossines ténérales a été enregistrée à 6, 9, 12, 15 et 18 h. Une semaine après la fin des émergences le lot de pupes était déterré et rapporté à la station. La dissection des pupariums non éclos permettait de noter le stade auquel était morte la larve et les dégâts causés par des parasites ou prédateurs éventuels.

2.4. CHOIX DES GÎTES D'ÉTUDE

Une description détaillée des gîtes à pupes sera donnée dans un prochain article lors de l'analyse des conditions écidoclimatiques.

Les gîtes à pupes découverts dans la galerie forestière de la Léraba et utilisés pour cette étude, se divisent en :

— gîtes sableux, situés entre 0 et 5 mètres de la berge en saison sèche et submergés par les eaux entre les mois de juin et d'octobre ; ce sont des amoncellements de sable, plus ou moins épais, au pied d'un tronc d'arbre ou d'un rocher, dominés par une végétation relativement claire donnant peu d'ombre ; deux gîtes de ce type ont été plus particulièrement étudiés, les gîtes S1 et S2 respectivement à 3 m et 0,5 m de la berge ;

— gîtes terreux, situés entre 5 mètres environ et plus de 85 mètres de la berge ; le sol argilo-humide, recouvert de feuilles mortes, est dominé par une végétation dense souvent difficilement pénétrable ; pour la plupart situés dans le lit secondaire de la rivière, ces gîtes sont très rarement inondés, mais leur sol, en saison humide, est gorgé

d'eau ; trois gîtes ont été retenus, les gîtes T1, T2 et T3, respectivement à 45 m, 80 m et 65 m de la berge.

3. Résultats

Durant 12 mois d'étude, 5 047 pupes ont été produites dans la salle d'élevage et mises en terre, mais seulement 2 350 émergences ont pu être observées, soit un pourcentage de 46,6 % (les 53,4 % de pupes n'ayant pas donné d'imagos ne représentent pas le pourcentage de mortalité réelle qui sera étudié ultérieurement).

Par la suite, dans ce texte, nous simplifierons l'écriture en notant DSP pour la durée du stade pupal.

3.1. RÉSULTATS GLOBAUX

La figure 1 représente la variation annuelle de la DSP moyenne pour les mâles et les femelles,

dans les gîtes sableux et terreux, toutes profondeurs d'enfouissement confondues, en fonction de la date d'enfouissement (regroupement par quinzaine).

Les DSP maximales sont observées chez les pupes enfouies presque en début de saison sèche froide (novembre-décembre) avec un décalage entre gîtes de sable et gîtes de terre. Quelles que soient la saison et la nature du gîte, la DSP des mâles est toujours supérieure à celle des femelles, la différence entre les moyennes pouvant excéder trois jours.

Les durées maximales enregistrées s'élèvent à 58 jours pour les mâles et 55 jours pour les femelles (dépôt en décembre). Les durées minimales sont respectivement de 25 et 22 jours (dépôt en avril-mai).

A profondeur d'enfouissement égale, la DSP est toujours plus courte pour les individus enfouis dans le sable que pour ceux enfouis dans la terre ; cependant, dans un même gîte, et plus particulièrement dans le sable, la DSP et la profondeur ne sont

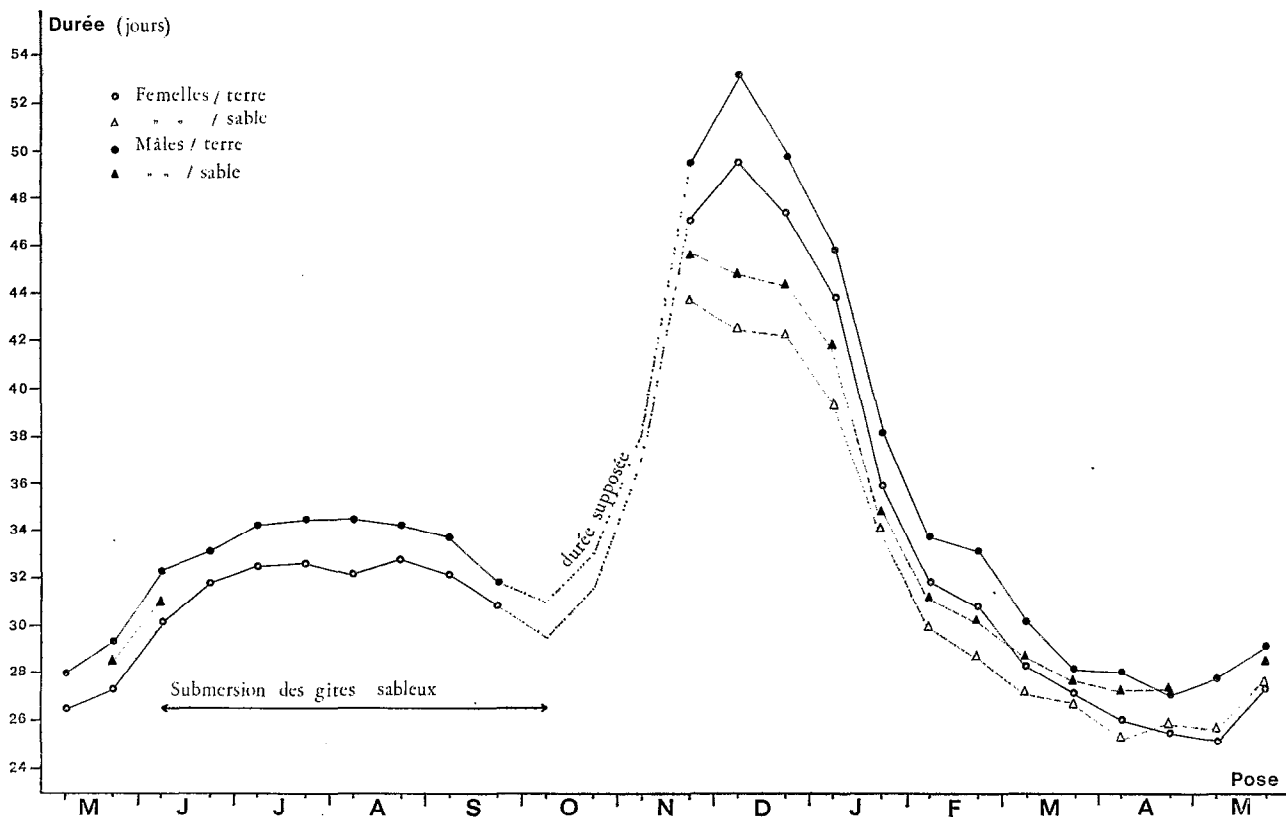


FIG. 1. — Variations annuelles de la durée moyenne du stade pupal selon le sexe et la nature du gîte.

pas systématiquement liées. La différence entre gîtes sableux et terreux est maximale durant la saison froide et peut dépasser dix jours.

3.2. ANALYSE DE LA VARIABILITÉ DES ÉMERGENCES

Plus que la simple analyse des durées moyennes, il nous a paru intéressant de prendre en compte les variances qui renseignent sur la variabilité des durées et par conséquent mesurent l'échelonnement des émergences pour un même lot de pupes.

3.2.1. Effet de la saison, du sexe et de la nature du sol (tabl. I)

La variabilité des DSP est maximale, dans tous les gîtes, durant la saison sèche froide et minimale en saison chaude. La variabilité intermédiaire relevée en saison des pluies indique déjà une forte corrélation avec les températures ; les émergences sont d'autant plus groupées que le développement est plus rapide, ce qui est conforme à l'allure de la courbe logarithmique, cette dernière caractérisant les courbes de développement (Davidson, 1944).

TABLEAU I

Variances des durées du stade pupal selon la nature du gîte, le sexe et la saison (le mois est celui du dépôt de la pupa ; m = moyenne ; effectifs observés entre parenthèses).

SAISON	MOIS	SABLE		TERRE	
		MALES	FEMELLES	MALES	FEMELLES
FROIDE	DÉCEMBRE	6,028 (32) n = 44,2	7,969 (57) m = 42,5	11,129 (101) m = 51,7	9,523 (109) m = 48,7
	JANVIER	13,252 (18) m = 39,6	6,968 (23) m = 38,2	18,512 (40) m = 43,3	4,170 (48) m = 44,5
CHAUDE	AVRIL	0,517 (33) n = 27,3	0,320 (36) m = 25,6	0,958 (48) n = 27,3	0,802 (34) m = 25,5
HUMIDE	Août	-	-	1,520 (130) n = 34,3	1,704 (122) m = 32,6
SECHE	Nov. à Mai	1,525 (40) (GITE S1)	1,266 (56)	0,716 (57) (GITE T1)	0,434 (62)

Les émergences des mâles ne sont pas plus groupées que celles des femelles : selon la saison et la nature du sol, l'un des sexes a des émergences plus ou moins échelonnées. Toutes conditions étant égales ceci pourrait dénoncer l'influence d'un facteur intrinsèque difficile à mettre en évidence d'après nos résultats.

L'influence globale de la nature du sol apparaît nettement en comparant les résultats obtenus dans deux gîtes totalement différents, les gîtes S1 et T1 (tabl. I). Durant la saison sèche (novembre à mai), la variabilité des DSP dans le gîte S1 est de deux à trois fois plus élevée que celle observée dans le gîte T1. Cette différence est moins évidente lorsqu'on compare les résultats obtenus sur l'ensemble des gîtes de sable et de terre ; les variabilités sont proches l'une de l'autre. L'analyse globale des gîtes de même catégorie atténue les écarts. Cela nous amène à conclure que chaque gîte à pupes, quelle que soit sa nature, possède des caractéristiques particulières dont les effets se font ressentir de façon différente sur les DSP. En conséquence chaque gîte devrait être étudié séparément.

3.2.2. Influence du gîte (tabl. II)

La conclusion précédente est confirmée par la comparaison entre deux gîtes de même nature sableuse, S1 et S2. En saison chaude la variabilité des DSP est équivalente mais en saison froide une différence très nette apparaît. Ces deux gîtes sont uniquement constitués de sable mais l'un (S1) est un amoncellement épais à 3 mètres de la berge tandis que l'autre (S2) est pratiquement au ras de la berge. Les conditions écioclimatiques de ces deux gîtes diffèrent donc de façon importante (températures, humidité relative) et induisent des durées différentes et une variabilité plus ou moins grande.

TABLEAU II

Comparaison des variances des durées du stade pupal entre deux gîtes sableux pour des pupes enfouies à 6 cm de profondeur (m = moyenne ; effectifs observés entre parenthèses).

SAISON	GÎTES SABLEUX	MALES	FEMELLES
FROIDE	S 1	4,576 (20) m = 44,1	5,786 (25) m = 43,5
	S 2	1,136 (16) m = 42,4	12,333 (15) m = 39,7
CHAUDE	S 1	2,267 (16) n = 27,5	1,638 (15) m = 26,1
	S 2	2,423 (15) m = 28,0	1,655 (11) m = 26,4

Il est aussi intéressant de constater que les mâles et les femelles réagissent de façon totalement opposée, en saison froide ; variabilité maximale

pour les premiers dans le gîte S1, pour les seconds dans le gîte S2.

3.2.3. *Influence de la profondeur d'enfouissement (tabl. III).*

La comparaison des variances prises deux à deux ne fait pas apparaître de différences vraiment remarquables et systématiques entre profondeurs pour un même gîte et une même saison. Ceci indique que les facteurs influençant le développement larvaire, s'ils n'ont pas forcément la même intensité (différence entre les durées moyennes) agissent de façon identique et avec les mêmes variations à chaque niveau.

3.2.4. *Interprétation*

Cette comparaison des variances fait ressortir une très grande variabilité des DSP selon le sexe, la nature du sol, la saison et entre deux gîtes de même nature apparemment identiques. En outre on s'aperçoit que durant une saison donnée, dans les mêmes gîtes, les variabilités peuvent changer d'un mois à l'autre (décembre/janvier).

Comme nous l'avons dit plus haut, chaque gîte à pupes est un microenvironnement bien particulier, avec ses caractéristiques (climatiques essentiellement) propres. Cette diversité induit évidem-

ment des DSP variables donc des émergences plus ou moins échelonnées dans le temps. Mais cette diversité peut représenter un avantage pour l'espèce, pour la dynamique des populations : la femelle a déposé sa larve dans un lieu qui lui convenait sans que ce choix soit dicté par les exigences de sa progéniture ; la diversité des conditions écidoclimatiques des lieux d'enfouissement de la pupa permettra donc à une grande part de la population pré-imaginale d'échapper à la mort et favorisera ainsi le maintien de l'espèce.

Cette individualisation des gîtes nous incitera par la suite à éviter certains regroupements pouvant fausser l'interprétation des résultats.

3.3. ANALYSE DÉTAILLÉE DE LA DURÉE DU STADE PUPAL

Cette analyse doit se faire, non de façon globale mais gîte par gîte ; or seuls les gîtes de terre où les « pertes » ont été faibles, donc les émergences suffisamment nombreuses, nous permettent une étude fine des DSP.

Dans la figure 2 ont été reportées les DSP (en abscisses) de lots de pupes femelles selon la date de leur enfouissement (en ordonnées) dans la terre, à 3 cm de profondeur. Une analyse graphique par approche permet de distinguer plusieurs groupements pour lesquels la variance est minimale, inférieure dans tous les cas à celles rapportées dans les tableaux précédents.

Pour l'année d'étude, les pupes enfouies entre le 20 novembre et le 16 décembre présentent une DSP moyenne maximale (50,5 jours) avec une grande variabilité pouvant être le signe de fortes fluctuations des facteurs en cause. Entre la mi-décembre et la mi-janvier, la DSP moyenne et la variance diminuent. Durant la quinzaine suivante la variance augmente, puis se stabilise à un niveau très faible jusqu'en saison des pluies.

Entre fin novembre et fin février, soit en saison sèche froide, on peut distinguer quatre périodes bien distinctes auxquelles correspondent quatre rythmes d'émergence avec une période critique se situant (cette année-là) entre la mi-novembre et la mi-janvier.

Bien que cela ne soit pas le sujet de cet article, il est intéressant de voir si une première analyse permet de déceler les causes de cette disparité entre groupes. Sur la figure 2, en regard de chaque période, nous avons porté les moyennes de températures minimales et maximales (t et T). On remarquera

TABLEAU III

Comparaison des variances des durées du stade pupal entre profondeurs d'enfouissement selon le sexe, la saison et la nature du gîte (m = moyenne ; effectifs observés entre parenthèses.)

SAISON	PROFONDEUR (cm)	SABLE		TERRE	
		MALES	FEMELLES	MALES	FEMELLES
FROIDE	- 0.5	5,577 (13) m = 43,1	5,859 (13) m = 41,2	7,818 (12) m = 50,0	4,028 (22) m = 47,9
	- 3	5,274 (20) m = 45,7	8,175 (39) m = 42,3	7,473 (31) m = 52,2	7,570 (37) m = 49,7
	- 6	6,607 (50) m = 43,8	5,651 (37) m = 41,4	13,042 (45) m = 52,4	10,549 (24) m = 49,9
CHAUDE	- 0.5	0,765 (16) m = 27,7	1,429 (15) m = 26,0	0,798 (19) m = 27,8	0,614 (18) m = 26,6
	- 3	0,773 (17) m = 27,2	0,819 (38) m = 25,8	2,206 (31) m = 28,3	1,205 (26) m = 26,8
	- 6	2,351 (31) m = 27,7	1,602 (26) m = 26,2	1,993 (24) m = 20,4	1,523 (31) m = 27,5

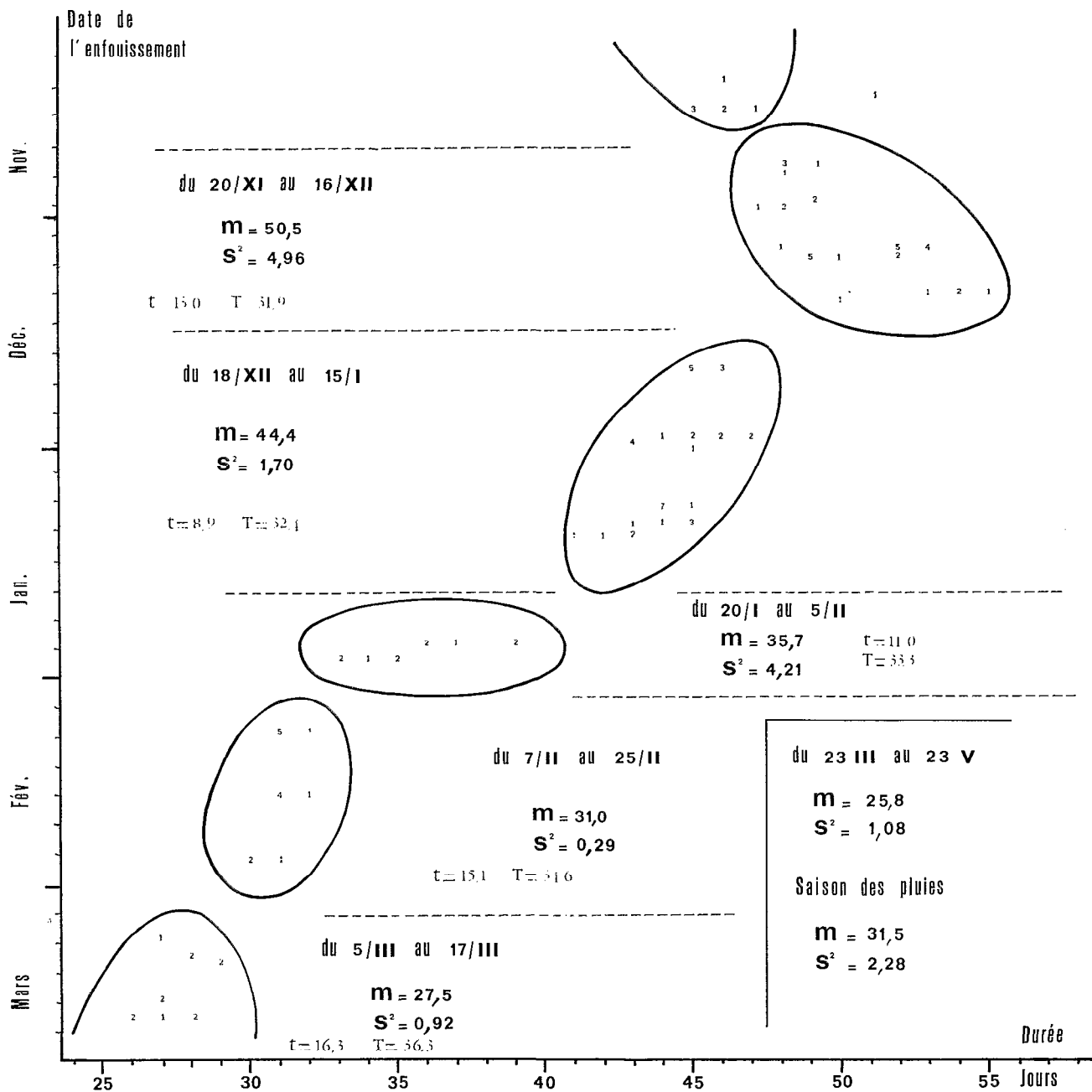


FIG. 2. — Durées moyennes du stade pupal et variances selon la date d'enfouissement (femelles, gîte de terre, 3 cm de profondeur).

qu'il est difficile de faire apparaître une corrélation entre ces données et la DSP. Cependant deux faits ressortent :

— la DSP est d'autant plus longue que la pupa a été soumise à des températures plus basses durant les premières semaines de vie immobile ; mais une élévation de température n'entraîne pas forcément un raccourcissement de la DSP ; ainsi des pupes déposées entre le 18.XII et le 15.I, par une température minimale moyenne de 8 à 9°C, se développent en 44 jours alors que leur émergence se poursuit jusqu'en mars où les températures minimales approchent 15°C ;

— la variabilité des DSP est d'autant plus grande que, durant sa vie dans le sol, la pupa a subi plusieurs changements des rythmes de température ; c'est le cas des lots déposés en début de saison froide qui émergent jusqu'en fin janvier (températures minimales successives : 13°C, 8 à 9°C,

A : dépôt du 20 XI au 16 XII	: émergence entre le 5 I et le 30 I
B : dépôt du 18 XII au 15 I	: émergence entre le 30 I et le 20 II
C : dépôt du 20 I au 5 II	: émergence entre le 27 II et le 29 II
D : dépôt du 7 II au 25 II	: émergence entre le 7 III et le 25 III
E : dépôt du 5 III au 17 III	: émergence entre le 1 IV et le 22 IV
F : dépôt du 24 III au 10 V	: émergence entre le 12 IV et le 5 VI
G : dépôt du 20 V au 23 VI	: émergence entre le 10 VI et le 20 VII

Précédemment nous avons distingué deux faits :

- raccourcissement de la DSP à partir du groupe B ;
- variabilité plus ou moins grande des DSP.

Ces deux faits entraînent logiquement un processus d'accumulation des pupes dans le sol (allongement de la DSP) puis un regroupement des émergences (diminution de la DSP et grande variabilité des DSP). Ceci est illustré par deux observations :

- des pupes déposées durant 16 jours (groupe C), émergent des imagos en trois jours seulement, à la fin février ;
- durant tout le mois de février, les imagos émergent de toutes les pupes déposées de la mi-décembre à la fin janvier soit 47 jours.

Dans les conditions naturelles, la baisse des températures qui allonge la DSP et retarde les émergences, provoque une accumulation de pupes durant la deuxième partie de la saison froide ; ces populations de pupes produisent, en quelques jours, des cohortes numériquement importantes de femelles ténérales. Cela se manifeste dans les captures (fig. 3) par :

11°C) ; c'est aussi le cas des pupes déposées entre le 20.I et le 5.II.

Au laboratoire il a été montré que le développement du stade pupal est sous la dépendance du facteur température, mais à température constante. Dans la nature on doit prendre en compte le facteur température sous plusieurs aspects : minimum, maximum, amplitude, variations.

4. Conséquences pour la dynamique des populations

Des DSP et des variances différentes pour une même période, laissent présager un rythme discontinu de l'émergence des individus ténéraux. Sur la figure 3 nous avons porté la DSP de chaque femelle (enfouie dans la terre à 3 cm) à sa date d'enfouissement et à la date de son émergence. Ceci nous permet de distinguer sept groupes :

— une brusque augmentation du pourcentage de jeunes femelles du groupe d'âge physiologique Oa : ce pourcentage passe de 15,5 % en décembre à 37,1 % en février ;

— une augmentation de 58 en janvier à 167 en février du nombre de femelles capturées en quatre jours par deux hommes de 6 à 18 h.

Au début et au cœur de la saison froide (décembre-janvier) on observe donc un vieillissement de la population et une diminution numérique des individus du fait du retard des émergences. En février la population rajeunit et s'accroît numériquement. Plus tard, en mars, les conditions climatiques sont encore peu rigoureuses ; le pourcentage de femelles du groupe Oa reste élevé (35,5 %) mais on constate une décroissance de la population due vraisemblablement à la disparition progressive des vieilles femelles qui s'étaient maintenues durant la saison froide.

Une seconde explosion démographique a lieu en avril du fait de la reproduction des femelles nées en février (dépôt des larves en février-mars). La croissance de la population se poursuit de façon continue jusqu'au cœur de la saison des pluies (août) alors qu'en même temps le pourcentage de

jeunes femelles (Oa) décroît régulièrement : 32,3 % en avril et 19,4 % en août. En effet la proportion de pupes produisant des imagos viables s'accroît ainsi que la longévité des mâles et des femelles avec, en plus, comme corollaire chez ces dernières une augmentation de la productivité. Inversement à partir d'août, l'effectif de jeunes femelles diminue : la population subit un vieillissement ; les gîtes sableux ont été submergés et les conditions dans les gîtes argilo-humiques pourraient être défavorables aux pupes (forte mortalité). Malgré l'allongement de la durée de vie et du taux de reproduction, le taux de natalité pourrait diminuer. Le retour à la saison froide accentue le phénomène avec un allongement (plus de 60 %) de la DSP entre octobre et décembre.

5. Discussion et conclusion

La comparaison de nos résultats avec ceux obtenus dans d'autres zones bio-géographiques est pratiquement impossible faute de données suffisantes. Au Ghana, Simpson (1918) observe un intervalle de 22 à 49 jours, tandis qu'au Tchad Gruvel (1975) observe des durées de 23 et 38 jours respectivement en saison fraîche et en saison chaude. Les données de Nash (1937), obtenues à Gadau au Nigeria, sont tout aussi imprécises : entre 19 et 41 jours. La seule étude détaillée sur ce sujet, effectuée dans des conditions naturelles, a été menée par Challier (1973) en savane soudanienne de Haute-Volta, mais sur *Glossina palpalis gambiensis*, autre espèce riveraine. Les valeurs extrêmes de la DSP trouvées pour cette glossine (26 à 50 jours) coïncident à peu près avec ce que nous avons observé pour *G. tachinoides*.

Dans un article précédent (Laveissière, 1977) nous avons montré que les lieux de larviposition étaient, pour la plupart, en étroite relation avec le comportement alimentaire de la femelle. Indépendamment des conditions climatiques, la femelle s'éloigne plus ou moins de la berge à la recherche d'un hôte et dépose sa larve à l'endroit où elle se trouve lors du dernier repas sanguin avant la larviposition. En saison froide par exemple, les seuls animaux vraiment accessibles sont les reptiles (Laveissière et Boreham, 1976) ; la femelle se confine alors dans le lit principal de la rivière et dépose ses pupes surtout dans les gîtes sableux qui y sont évidemment les plus nombreux. À cette époque de l'année on observe une concentration des pupes de *G. tachinoides* dans ces gîtes (en janvier et février) ;

en conséquence, d'après ce que nous avons vu plus haut, cette concentration des pupes due à celle des femelles est accentuée par l'allongement de la DSP, donc au retard dans les émergences.

Nous avons montré qu'en saison des pluies, uniquement, un certain pourcentage de pupes était découvert à la surface du sol, sous la litière de feuilles (Laveissière, 1977). Par contre, en saison sèche, le phototactisme négatif de la larve l'incite à se transformer en pupe dans un endroit où les conditions climatiques sont les moins défavorables. Mais en toutes saisons, indépendamment de la nature du sol, les pupes se situent entre 0 et 3 cm de profondeur. La variabilité des DSP étant maximum à 0,5 cm et 3 cm (tabl. III), on comprend que dans les conditions totalement naturelles le décalage des émergences soit très important, principalement en saison froide.

Le retour assez brutal aux conditions climatiques typiques de la saison chaude entraîne un raccourcissement de la DSP des dernières pupes déposées avant ce changement climatique mais n'affecte en rien le développement des pupes déposées bien avant, durant la saison froide. Ainsi, à partir de février, observe-t-on une émergence massive de jeunes glossines qui pourrait faire penser, à tort, à une augmentation du taux de reproduction.

Ce resserrement dans le temps des émergences de *G. tachinoides* avait été observé au Ghana par Pomeroy et Morris (1932). Ces auteurs constataient que des pupes déposées très tôt en saison sèche et de celles déposées peu avant les premières pluies émergent en même temps des imagos vers la fin février. La contradiction apportée par Buxton (1955) pour qui cette observation était inexacte n'a donc aucune valeur : l'observation était exacte mais les explications fournies par les auteurs (influence de l'humidité relative) étaient erronées.

L'analyse de la durée du stade pupal n'a en soi qu'un intérêt limité si l'on se borne à l'étude des chiffres. Les données numériques peuvent servir dans la lutte par pulvérisation rémanentes d'insecticides : savoir que la dernière pupe déposée la veille d'un traitement se développera en 55 jours permet de choisir un produit dont la rémanence excède ce délai. Mais en réalité, rares sont les composés utilisés actuellement qui ne sont pas actifs au delà de cette limite.

L'étude du stade pupal présente en fait deux intérêts majeurs, pour la dynamique des populations et l'échantillonnage et pour l'épidémiologie.

Toute technique d'échantillonnage est d'abord

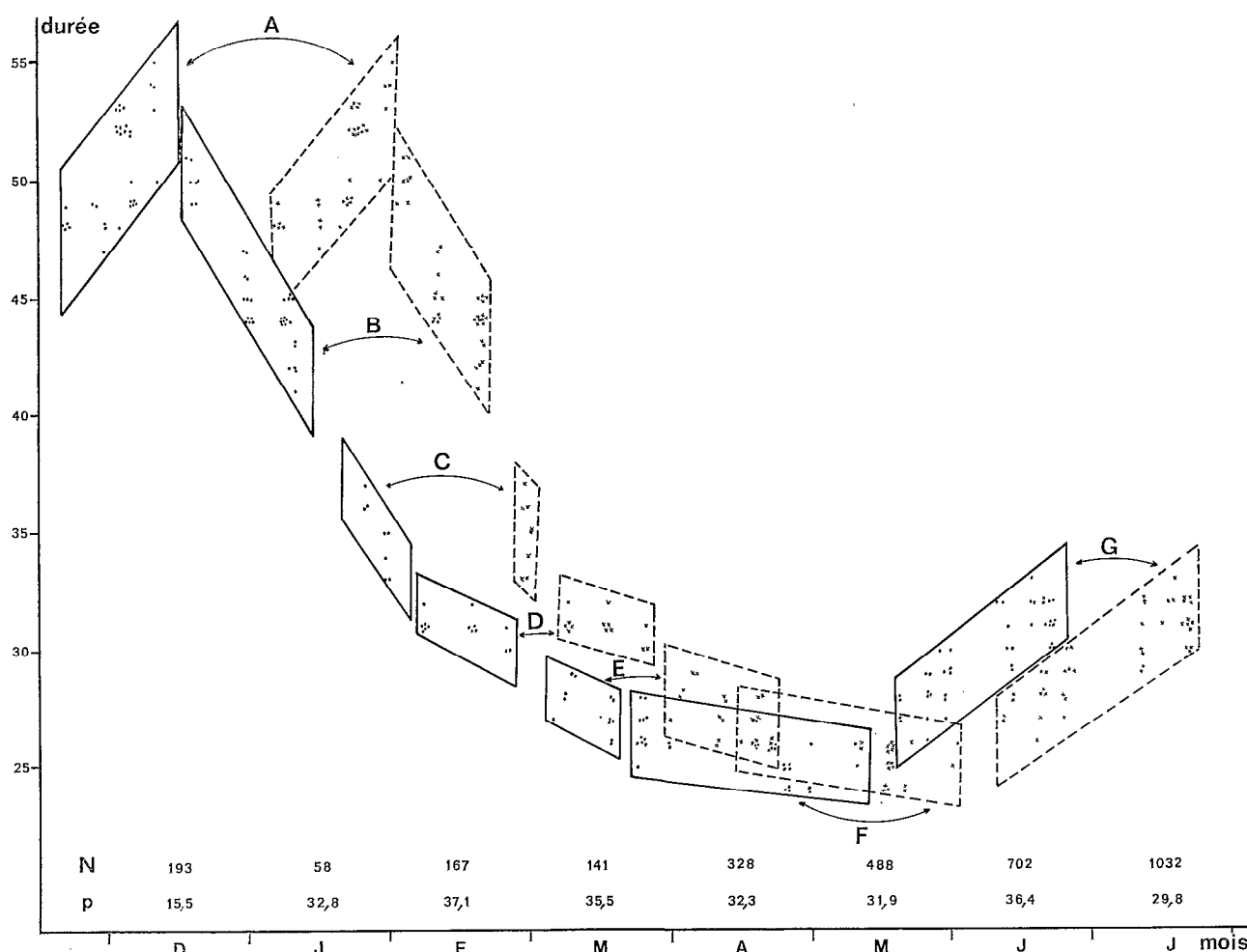


FIG. 3. — Relation entre période d'émergence et période d'enfouissement (femelles, gîte de terre, 3 cm de profondeur) : N représente le nombre de femelles capturées (voir le texte) et p le pourcentage de femelles du groupe d'âge physiologique Oa.

basée sur une parfaite connaissance de la population que l'on veut étudier et sur les mécanismes régulateurs de cette population. Il est donc primordial de connaître les facteurs de variations des densités, réelles ou apparentes, et en particulier ceux qui régissent le développement de la future glossine, à l'intérieur du puparium, pendant une durée qui dépasse souvent la moitié de la vie de l'insecte.

Cette étude présente un intérêt certain en épidémiologie : la présence dans les captures sur

hommes d'une forte proportion de glossines ténérales n'est pas due à la moindre disponibilité de certains groupes de glossines mais bien à un rajeunissement de la population ; il pourrait donc y avoir en cours d'année une période où les risques de contamination d'une population de glossines sont très élevés, plusieurs facteurs étant alors en jeu : forte proportion de ténérales, concentration des glossines au plus près de la rivière, état nutritionnel assez médiocre (repas sur reptiles), présence quasi constante de l'homme durant la période très sèche.

BIBLIOGRAPHIE

- BUXTON (P. A.), 1955. — The natural history of tsetse flies. Mem. Lond. Sch. Hyg. Med. n° 10, Lewis, London, 816 p.
- CHALLIER (A.), 1973. — Écologie de *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera-Muscidae) en savane d'Afrique Occidentale. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, n° 64, Paris, 274 p.
- DAVIDSON (J.), 1944. — On the relationship between temperature and rate of development of insect at constant temperature. *J. Appl. Anim. Ecol.*, 13 : 26-38.
- GRUVEL (J.), 1975. — Vie pré-imaginale de *G. tachinoides* W., larve libre, pupaison, lieux de ponte. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays. trop.*, 28 : 41-48.
- LAVEISSIÈRE (C.), 1977. — Écologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, en savane humide d'Afrique de l'Ouest. IV. Répartition des gîtes à pupes. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 15, 4 : 339-346.
- LAVEISSIÈRE (C.), 1978. — Écologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, en savane humide d'Afrique de l'Ouest. V. Les pupes dans le sol. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 16, 1 : 33-42.
- LAVEISSIÈRE (C.) et BOREHAM (P. F. L.), 1976. — Écologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, en savane humide d'Afrique de l'Ouest. I. Préférences trophiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 14, 3 : 187-200.
- NASH (T. A. M.), 1937. — Climate, the vital factor in the ecology of *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 28 : 75-127.
- POMEROY (A. W. J.) et MORRIS (K. R. S.), 1932. — The tsetse problem on the eastern cattle route in the Gold Coast. *Bull. ent. Res.*, 23 : 501-531.
- SIMPSON (J. J.), 1918. — Bionomics of tsetse and other parasitological notes in the Gold Coast. *Bull. ent. Res.*, 8 : 193-214.