

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

XI. Paramètres écidioclimatiques
des gîtes à pupes influençant la durée
du stade pupal (1)

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

Résumé

Parmi les caractéristiques écidioclimatiques des divers gîtes à pupes de *G. tachinoides* dans une galerie forestière, seule la température joue un rôle sur la durée du stade pupal. Cependant la variabilité des cycles nycthémeraux de température ne permet pas la prise en compte de la seule moyenne. Dans tous les gîtes, de terre ou de sable, les températures minimales ont un effet plus marqué que les températures maximales.

La durée du stade pupal, pour les femelles, peut être calculée par la formule : $d = 18 + e - 0,1183 m - 0,0871 M + 7,8707$ où m et M représentent les moyennes des températures minimales et maximales subies par la pupa.

Les températures minimales, dans tous les gîtes, peuvent, en saison froide et pendant une quinzaine de jours, atteindre un niveau trop bas pour permettre un bon développement de la pupa. Inversement en saison chaude, mais uniquement dans les gîtes sableux, les températures maximales atteignent un niveau mortel.

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

Summary

ECOLOGY OF *Glossina tachinoides* WESTW., 1850, IN HUMID SAVANNA OF WEST AFRICA. XI. CLIMATIC FACTORS IN THE BREEDING SITES HAVING AN EFFECT ON THE PUPARIAL DURATION. The authors have studied, in a riverine forest, different climatic factors in the breeding sites of *Glossina tachinoides* and their effects on the duration of pupal life. Temperatures only can induce some variations in this duration; the relative humidity, in all the breeding sites, never falls under the lower limit which causes failure to hatch. Owing to the variability of the daily rhythms of soils temperature, it is impossible to point out a high correlation between the mean temperatures and the duration of pupa development: in all the breeding sites (sand or clay soils) the minimum temperatures play a leading part. Therefore the puparial duration can be estimated by: $d = 18 + e - 0,1183 m - 0,0871 M + 7,8707$ in which m and M are the means of the minimum and maximum temperatures of the breeding site.

(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 bénéficié du 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.

In cold dry season, during 15 days, in all the breeding places, the minimum temperatures fall under the lower critical limit. In hot dry season, the maximum temperatures exceed the higher lethal limit only in sand, but in the same time, the females of G. tachinoides begin to deposit their larva everywhere in the riverine forest and not only on the sandy bank of the river.

Key words : Tsetse flies — *G. tachinoides* — Breeding sites — Climate — Riverine forest — West Africa.

1. Introduction

Lors de l'étude globale de la durée du stade pupal de *Glossina tachinoides* (Laveissière *et al.*, 1984), nous avons montré que la variabilité des émergences variait de façon parfois importante entre deux saisons, avec la nature (sableuse ou terreuse) du gîte à pupes et même entre deux gîtes de même nature. Sans entrer dans le détail nous avons conclu que chaque gîte doit être considéré séparément puisque chacun possède des caractéristiques écidioclimatiques particulières.

Dans le but de mieux comprendre les mécanismes de régulation d'une population naturelle, il faut donc analyser l'influence de ces caractéristiques sur la durée du stade pupal.

2. Méthodes d'études

2.1. CHOIX DES GÎTES A PUPES

Parmi tous les gîtes à pupes repérés au cours de prospections mensuelles (Laveissière, 1977), une douzaine fut retenue pour l'étude du stade pupal et, pour des raisons matérielles, cinq seulement ont fait l'objet d'un suivi des paramètres écidioclimatiques. Ces cinq gîtes correspondaient à des zones où les densités de pupes étaient particulièrement élevées.

Gîtes sableux : ce sont des amoncellements de sable au pied d'un tronc d'arbre couché ou près de blocs de roches ou alors des plages de sable au pied d'un bouquet de *Sizygium guineense* ; ils sont submergés par les eaux de juin à octobre.

— le gîte S1 (photo 1) est un tas de sable important entre des rochers, à 3 mètres de la berge, surplombé par une végétation claire donnant peu d'ombre.

— le gîte S2 (photo 2) est constitué d'une plage de sable autour d'un bouquet de *Sizygium* dispensant une ombre assez dense ; ce gîte est situé à 0,5 mètre de l'eau au plus fort de la saison sèche.

Gîtes terreux : la plupart sont situés dans le lit secondaire de la rivière, du moins ceux qui étaient fréquemment utilisés comme gîtes de reproduction ; leur sol est constitué d'argile très chargée en humus et de débris végétaux plus ou moins grossiers : dur et craquelé en saison sèche, ce sol devient pâteux en saison humide ; la végétation dominant ces gîtes est en général dense, constituée d'arbres, arbustes et plantes lianescentes donnant un ombrage important sauf durant la saison sèche froide.

— gîte T1 (photo 3) : les pupes étaient régulièrement découvertes dans ce gîte à la verticale d'un tronc d'arbre très incliné ; en saison sèche la distance du gîte à la berge est de 45 mètres mais lors de la montée des eaux cette distance est réduite à 5 mètres ;

— gîte T2 (photo 4) : constitué d'un enchevêtrement de troncs et de grosses lianes ce gîte se situe, en saison sèche, à 80 mètres de la berge, au cœur de la galerie forestière ;

— gîte T3 (photo 5) : situé à 68 mètres de la berge mais presque en lisière de la galerie forestière, ce gîte a toujours été riche en pupes de *G. tachinoides* car, constitué d'un buisson, il procurait un lieu de repos idéal aux petites antilopes et un terrain de chasse parfait pour les femelles gestantes.

2.2. MESURES DES CARACTÉRISTIQUES DES GÎTES

Teneur en eau : elle a été mesurée sur des échantillons de sol prélevés entre 0 et 3 cm et entre 3 et 6 cm de profondeur et conservés dans des sachets étanches ; la teneur en eau a été très simplement mesurée par différence des poids avant et après dessiccation complète à l'étuve (exprimée en pourcentage de poids sec).

Humidité relative : elle a été mesurée dans chaque gîte, à différentes heures de la journée, à l'aide de papier au thiocyanate de cobalt : des carrés de papier placés dans des petits cylindres de verre (photo 6) étaient enfouis à 3 et 6 cm de profondeur durant deux heures ; une fois retirés, les papiers étaient conservés dans de l'huile de paraffine avant d'être placés dans un comparateur de



PHOTO 1. — Gîte à pupes de type sableux, ensoleillé (S1).



PHOTO 2. — Gîte à pupes de type sableux, ombragé (S2).



Cliché J.-P. Hervy

PHOTO 3. — Gîte à pupes de type terreux, ombragé (T1).

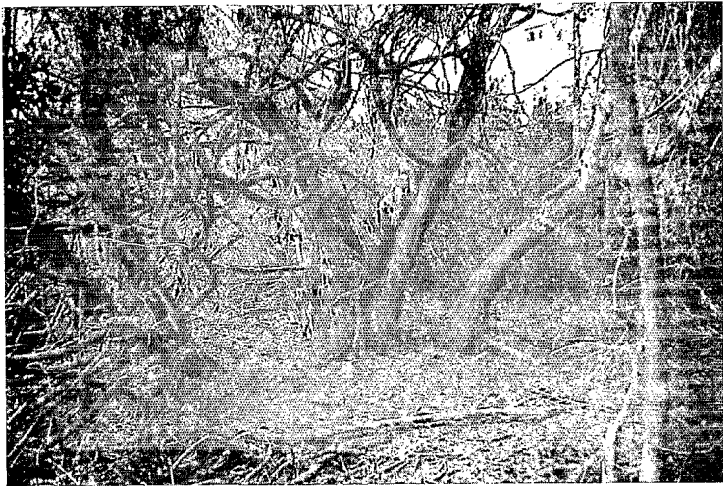


PHOTO 4. — Gîte à pupes de type terreux, au centre de la galerie forestière (T2).

Cliché J.-P. Hervy.

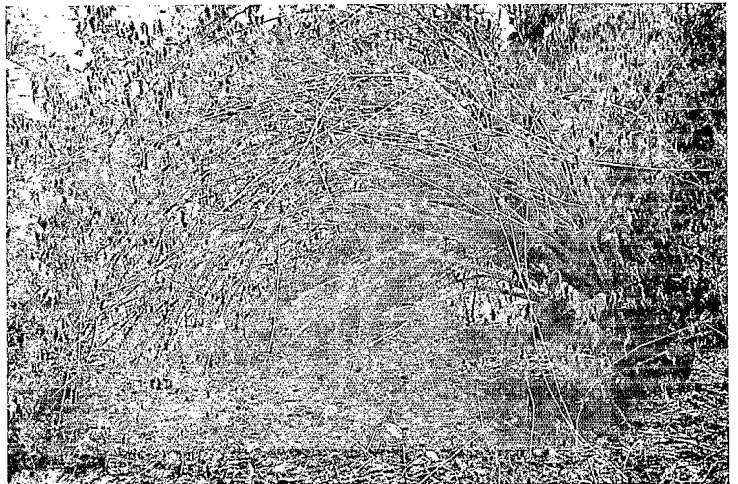
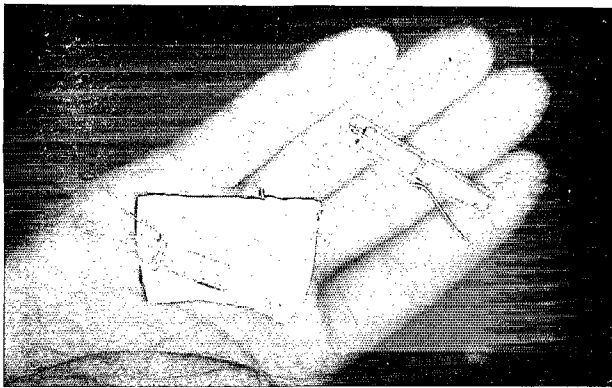


PHOTO 5. — Gîte à pupes de type terreux, en lisière de galerie forestière; gîte de repos de petites antilopes (T3).

couleur permettant d'apprécier, avec une bonne précision, la valeur de l'humidité relative (Solomon, 1957).



Cliché J.-P. Hervy.

PHOTO 6. — Rouleau de papier au Thiocyanate de Cobalt servant à mesurer l'humidité relative des sols.

Températures : dans chaque gîte à 0,5, 3 et 6 cm de profondeur et à 50 cm au-dessus du sol, nous avons placé des sondes à thermistances reliées soit à un lecteur (photo 7) soit à un enregistreur : les températures étaient relevées toutes les trois heures de 6 à 18 h.



Cliché J.-P. Hervy.

PHOTO 7. — Relevé des températures du sol à l'aide d'un lecteur branché sur les sondes à thermistances.

3. Résultats et comparaison avec d'autres zones bio-géographiques

3.1. L'EAU ET L'HUMIDITÉ RELATIVE

Le tableau I résume une partie des résultats

acquis au cours d'une période de sept mois couvrant les trois saisons principales.

TABLEAU I

Teneur en eau et humidité relative minimale des sols des gîtes de reproduction de *G. tachinoides* (entre 3 et 6 cm de profondeur).

NATURE DU GÎTE	MESURE	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avr.	Mai	Juin
SABLEUX ORBAGÉ S 2	QUANTITÉ D'EAU (2)	4,6	2,2	1,7	0,28	2,7	4,5	6,1
SABLEUX ENCOULETILLÉ S 1	H.R. MINIMALE (2)	65	65	52	48	68	60	-
	QUANTITÉ D'EAU (2)	-	1,1	1,0	0,3	2,4	1,5	5,4
TERREUX ENCOULETILLÉ T 1	H.R. MINIMALE (2)	72	73	70	71	75	80	-
	QUANTITÉ D'EAU (2)	22,7	16,5	13,5	14,0	15,3	14,2	24,0
PLUVIOMETRIE (mm)		12,9	6,8	0	0	18,2	38,0	159,4
ÉVAPORATION JOURNALIÈRE		2,3	3,3	3,4	3,6	3,0	2,0	1,6

La quantité d'eau libre dans le sol est évidemment liée à la pluviométrie (quantité d'eau tombée entre deux mesures) et à l'évaporation : le minimum se situe en début de saison chaude. De façon tout à fait logique on constate que la terre est toujours plus riche en eau que le sable ; cependant, il est particulièrement intéressant de noter que l'humidité minimale n'atteint jamais de valeurs très basses, quelle que soit la saison, quelle que soit la nature du sol du gîte. Les variations journalières de l'humidité relative dans tous les sols (tabl. II) sont très peu accentuées, particulièrement dans les sols argilo-humiques.

TABLEAU II

Variation journalière de l'humidité relative des sols des gîtes à pupes S1 et T1 en décembre (saison sèche froide).

SOL	PROFONDEUR (cm)	6 HEURES	12 HEURES	15 HEURES	18 HEURES
SABLEUX	3	85	65	65	73
	6	80	70	70	73
TERREUX	3	87	70	80	80
	6	85	72	75	80

Ces quelques observations correspondent à celles, peu nombreuses, faites par d'autres auteurs. En Ouganda, Mellanby (1936) et au Nigeria, Buxton (1936) remarquaient que dans des gîtes

apparemment très secs (4 % d'eau), l'atmosphère des interstices du sol était proche de la saturation. Bursell (1956) a relevé des taux d'humidité plus faibles dans les gîtes à *G. morsitans* en Tanzanie : 40 % durant la saison sèche. Atkinson (1971), au Botswana, a trouvé des taux d'humidité oscillant autour de 60-65 %. En zone de savane très sèche au Tchad, Gruvel (1975) a observé des taux d'humidité allant de 50 à 80 % selon l'emplacement et la nature des gîtes.

L'humidité relative des gîtes choisis dans la galerie forestière de la Léraba en Côte d'Ivoire est donc relativement importante et donc propice à un bon développement des pupes.

3.2. TEMPÉRATURES

L'étude de la température des sols est indissociable de celle de leur texture et de leur teneur en eau. Pour une même quantité d'énergie reçue, la température du sol augmentera plus ou moins selon sa chaleur spécifique : le réchauffement et le refroidissement dépendent à la fois de la conductivité calorifique et de l'homogénéité du substrat mais aussi de l'humidité (tabl. III). Ainsi, de façon générale, le sable se réchauffe plus vite que l'argile mais une terre sombre aura en surface une température supérieure à celle d'une terre blanche ; un sol humide conduit mieux la chaleur qu'un sol sec ; c'est-à-dire qu'un sol humide se réchauffe peu, lentement mais sur toute sa profondeur. Le refroidissement nocturne est d'autant plus grand que la conductivité du sol est plus faible. Enfin la conductivité du substrat diminue si celui-ci présente une discontinuité (sol amcubli en surface). En conséquence, dans nos gîtes d'étude le sable aura toujours une meilleure conductivité que la terre car l'un est homogène l'autre hétérogène du fait des grattages (animaux, installation des pupes...).

TABLEAU III

Caractéristiques calorifiques des sols sableux et argileux (d'après Hénin, 1977 et Hénin *et al.*, 1969).

SOL	NATURE	CHALEUR SPECIFIQUE CAL/G	CONDUCTIVITÉ CGS*10 ⁻³	DIFFUSIVITÉ CGS*10 ⁻³
SABLE	HUMIDE	0,19	4,00	7,0
	Sec		0,55	3,5
ARGILE	HUMIDE	0,27	3,50	11,0
	SÈCHE		0,17	1,2

Ces faits sont illustrés par les résultats obtenus au cours d'une année complète dans les différents gîtes à pupes (fig. 1). Dans deux gîtes particuliers, S1 (sable ensoleillé) et T2 (terre à 80 m de la berge) on constate :

— une inversion de température vers 9 h du matin : les couches superficielles du sable et de la terre sont plus fraîches que les couches profondes mais se réchauffent plus vite que ces dernières ;

— en saison froide, à 6 cm de profondeur, la terre est plus fraîche que le sable mais les écarts de températures y sont aussi faibles : de 19 à 22°C dans la terre contre 21 à 24°C dans le sable ;

— en saison chaude, entre les deux gîtes, les différences de température en profondeur sont très faibles et le réchauffement diurne est à peu près équivalent bien que la terre soit plus riche en eau que le sable.

TABLEAU IV

Coefficients de corrélation entre températures externes (50 cm du sol) et températures du sol, dans deux gîtes à pupes.

CORRELATION ENTRE TEMPÉRATURES ...	PROFONDEUR (cm)	SAISON FROIDE		SAISON CHAUDE		S. HUMIDE
		SABLE S1	TERRE T1	SABLE S1	TERRE T1	TERRE T1
MAXIMALES	-0,5	0,9176	0,8509	0,5665	0,4473	0,9556
	-3	0,8831	0,7738	0,6008	0,3151	0,9384
	-6	0,8137	0,7121	0,4509	0,1405	0,9125
MINIMALES	-0,5	0,9648	0,9822	0,9586	0,9699	0,9239
	-3	0,9499	0,9806	0,8875	0,9536	0,9230
	-6	0,9344	0,7711	0,8236	0,9291	0,8255
MOYENNES	-0,5	0,9545	0,9791	0,6698	0,6749	0,9786
	-3	0,9552	0,9633	0,7520	0,7572	0,9685
	-6	0,9652	0,9576	0,7473	0,7243	0,9600

Le rythme nyctéméral des températures du sol dépend évidemment de celui des températures externes, et on observe (tabl. IV) que :

— cette corrélation est maximum en saison humide (sols humides) ;

— dans le sable ou la terre la corrélation entre les maximums et les minimums du sol et ceux de l'air diminue avec la profondeur ;

— la corrélation des températures moyennes entre sol et air a tendance à devenir plus importante avec la profondeur ;

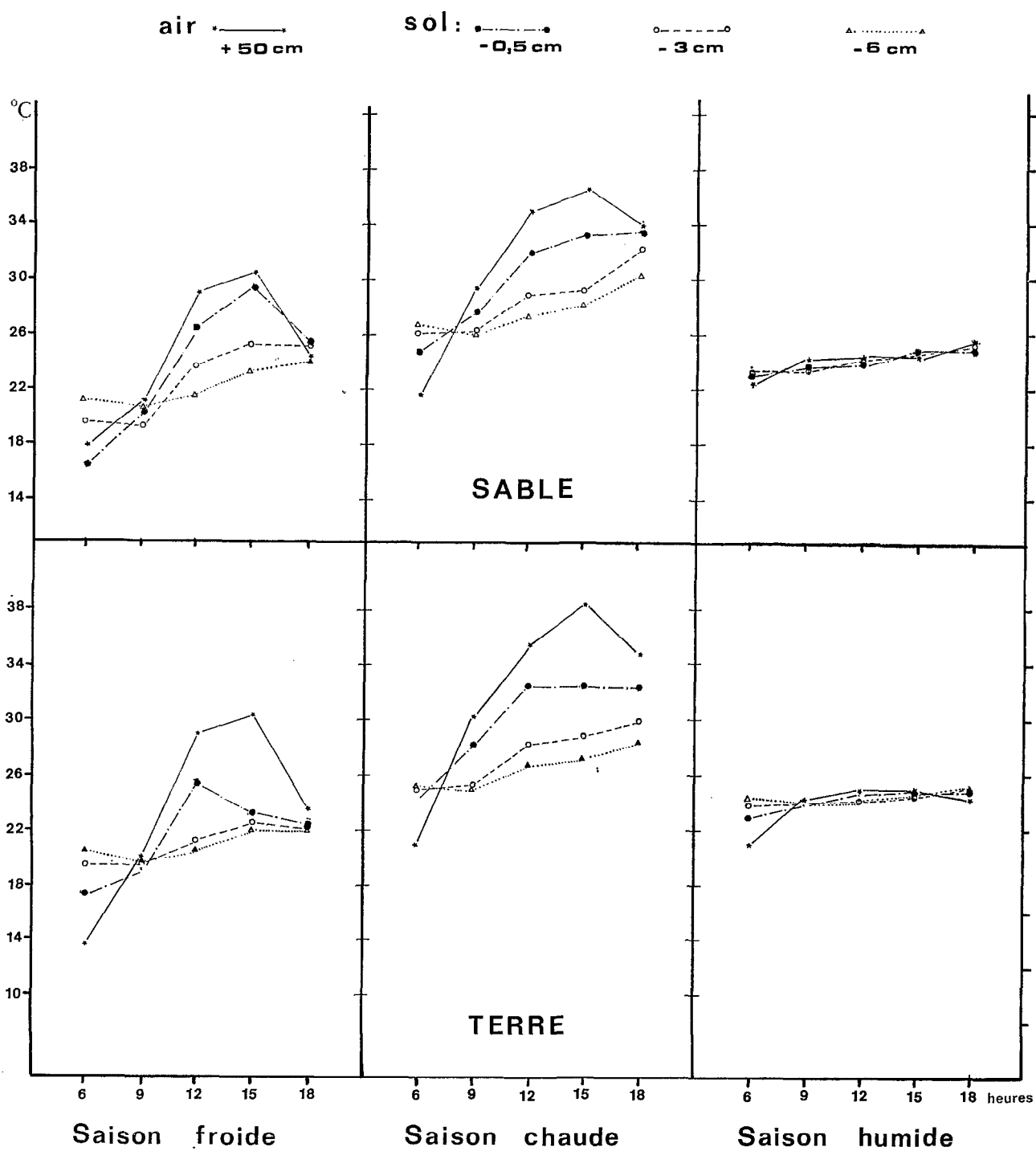


FIG. 1. — Températures des gîtes à pupes de *G. tachinoides* selon la nature du sol, la profondeur et la saison.

— en saison froide et en saison chaude, si dans les gîtes de sable et les gîtes de terre, les corrélations des températures moyennes sol/air sont voisines, les corrélations entre les maximums et les minimums diffèrent totalement.

Dans le tableau V, pour chaque saison, chaque type de sol et pour les trois profondeurs nous avons regroupé les moyennes et variances des températures moyennes. La comparaison intra-saisonnière des variances entre gîtes et entre profondeurs montre des différences très significatives. Il en est de même pour les comparaisons inter-saisonnières dans un même gîte et à une même profondeur (sauf dans le sable en saison chaude et en saison humide mais les relevés durant cette dernière période ont été faits en tout début de saison des pluies, avant les crues). Ces différences entre les variances empêchent toute comparaison des moyennes indiquant que les rythmes de température diffèrent totalement entre eux.

TABLEAU V

Moyenne et variance des températures moyennes relevées en chaque saison dans les différents types de sols (30 mesures chaque fois; $F_{20}^{20} = 2,10$ à la limite 2,5 %).

PROFONDEUR (cm)	SAISON FROIDE		SAISON CHAUDE		SAISON HUMIDE	
	SABLE	TERRE	SABLE	TERRE	SABLE	TERRE
	S1	T1	S1	T1	S1	T1
-0,5	22,9 30,827	20,0 7,646	29,0 13,539	26,1 3,671	27,3 7,358	24,5 0,919
-3	21,8 9,779	19,7 4,400	27,6 5,715	25,6 1,915	26,5 3,715	24,4 0,557
-6	21,4 6,655	19,8 2,597	27,0 2,930	25,4 1,109	26,3 2,641	24,4 0,306

Cette variabilité des températures entre sols, saisons et profondeurs, se retrouve lors de la comparaison des amplitudes (tabl. VI). A toutes les profondeurs il n'y a pratiquement pas de différences inter-saisonnières entre les variances dans les gîtes terreux. Par contre dans le sable, les variances diffèrent entre saison chaude et saison humide à 0,5 cm et 3 cm de profondeur mais sont identiques entre saison froide et saison chaude. Entre les gîtes de sable et de terre, seule les variances des amplitudes en surface diffèrent significativement.

Dans les cas où les variances ne diffèrent pas, la comparaison des moyennes montre que :

— il n'y a pas de différence entre saison chaude et saison humide (inter-sols et intra-profondeur) ;

— toutes les moyennes diffèrent entre la saison froide et la saison chaude ;

— pour une même saison (froide ou chaude) les moyennes diffèrent selon la profondeur.

TABLEAU VI

Moyenne et variance des amplitudes de température enregistrées dans les différents gîtes (en saison humide, mesures effectuées seulement en juin dans les gîtes sableux).

PROFONDEUR (cm)	SOL	SAISON FROIDE N = 17	SAISON CHAUDE N = 15	SAISON HUMIDE N = 16
- 0,5	SABLE	M = 12,1 s ² = 7,47	M = 7,7 s ² = 13,57	M = 4,3 s ² = 1,54
	TERRE	M = 5,1 s ² = 2,58	M = 3,5 s ² = 4,87	M = 2,9 s ² = 1,80
- 3	SABLE	M = 6,2 s ² = 1,99	M = 4,2 s ² = 3,69	M = 3,0 s ² = 0,78
	TERRE	M = 3,4 s ² = 1,44	M = 2,4 s ² = 1,54	M = 1,8 s ² = 0,69
- 6	SABLE	M = 3,7 s ² = 1,19	M = 2,6 s ² = 1,34	M = 2,2 s ² = 0,64
	TERRE	M = 2,2 s ² = 0,50	M = 1,6 s ² = 0,65	M = 1,1 s ² = 0,63

La dernière comparaison gîtes/saisons/profondeurs porte sur les minimums et maximums absolus enregistrés (tabl. VII). De façon générale, les extrêmes, dans le sable et la terre, sont relativement proches mais durant les mois secs, la terre reste toujours plus fraîche que le sable quel que soit le gîte, même ensoleillé, considéré. En outre, si en saison froide, les minimums des deux types de sol dépassent la limite inférieure supportable pour un bon développement de la puppe (selon Bursell, 1960), ce n'est que dans le sable, en saison chaude, que les maximums dépassent le seuil critique supérieur. Ce fait peut avoir une importance certaine dans la dynamique des populations imaginaires mais en fait la période où les minimums et les maximums atteignent des valeurs voisines des extrêmes ne dure qu'une quinzaine de jours.

L'analyse de la température des sols en relation avec l'écologie des insectes n'a pas fait l'objet d'études approfondies et les quelques données que l'on peut trouver dans la littérature portent essentiellement sur les moyennes. Or les comparaisons faites ci-dessus montrent que la prise en compte

de ce seul critère ne suffit pas. Comme Challier (1973) nous pouvons affirmer que « la méthode qui consiste à prendre comme moyenne, la température médiane, $1/2 (M + m)$ donne trop d'importance aux températures diurnes ».

TABLEAU VII

Minimums et maximums absolus enregistrés en chaque saison dans les différents gîtes de reproduction. (— = température plus basse que la limite inférieure supportable; + = température supérieure à la température léthale).

PROFONDEUR (cm)	SOL	SAISON FROIDE DÉCEMBRE		SAISON CHAUDE AVRIL		SAISON HUMIDE JUIN	
		MIN.	MAX.	MIN.	MAX.	MIN.	MAX.
-0,5	SABLE S1	12,8 ⁻	29,2	23,1	35,3 ⁺	24,2	32,3 ⁺
	TERRE T2	12,9 ⁻	27,2	22,7	34,2 ⁺	22,4	32,8 ⁺
-3	SABLE S1	16,4 ⁻	28,7	24,2	33,5 ⁺	22,7	30,2
	TERRE T2	15,6 ⁻	24,5	23,4	31,5	24,7	29,9
-6	SABLE S1	18,8	24,9	24,5	32,3 ⁺	23,4	29,8
	TERRE T2	16,9 ⁻	23,9	24,2	29,8	24,7	29,7

Pour une étude sur le terrain il est nécessaire de prendre en compte le facteur température globalement c'est-à-dire les maximums, les minimums, les amplitudes, les variations. L'analyse se révèle alors être singulièrement plus compliquée qu'au laboratoire.

4. Recherche des facteurs déterminants pour le stade pupal

D'après les résultats obtenus, on peut constater que du mois de décembre (saison sèche froide) au mois d'août (saison humide) les températures tendent à s'homogénéiser entre gîtes et entre profondeurs, mais avec une variabilité toujours supérieure dans le sable. Toutefois, si moyennes et amplitudes semblent pratiquement identiques, il est indispensable de considérer surtout la forme du cycle nyctéméral dans les différents sols car, leur conductivité et leur diffusivité ⁽¹⁾ étant dissemblables (tabl. III), l'un se réchauffe et se refroidit plus vite que l'autre. Il existe alors une dissymétrie dans le cycle nyctéméral, telle que la pupa pourra subir, selon les cas, une température « moyenne »

ne correspondant absolument pas à la valeur classiquement calculée par $1/2 (M + m)$.

Il est donc nécessaire de prendre en compte un certain facteur température résultant de la pondération du maximum et du minimum c'est-à-dire de l'affectation à chacun des paramètres d'un coefficient reflétant leur plus ou moins grande importance vis-à-vis de la pupa pour une saison donnée, un type de gîte et une certaine profondeur.

4.1. DÉTERMINATION DES FACTEURS PRINCIPAUX

Les données analysées dans un premier temps (Dr. Lafaye) sur ordinateur comprennent 369 octuples de variables soit 1 280 valeurs observées (avec les répétitions) de la durée du stade pupal. Ces variables sont :

— X1, X2, X3 : respectivement température maximale, minimale et moyenne à 50 cm au-dessus du gîte ;

— X4, X5, X6 : respectivement température maximale, minimale et moyenne du sol ;

— X7 : quantité de pluie ;

— X8 : profondeur d'enfouissement.

Le tableau VIII représente la matrice de corrélation des huit variables et de la durée. Les variables les plus étroitement corrélées à la durée du stade pupal sont par ordre décroissant : X6 (t^0 moyenne du sol) ; X5 (t^0 minimum du sol) ; X2 (t^0 minimum à 50 cm du sol) ; X3 (t^0 moyenne à 50 cm du sol) et X4 (t^0 maximum du sol). On peut constater que la profondeur d'enfouissement n'a pratiquement aucune importance : elle ne joue un rôle que dans la mesure où elle détermine des régimes de températures différents.

La sélection, par étapes successives, des huit variables montre une faible progression du coefficient de régression multiple : de 0,945 avec la seule variable X6 à 0,959 avec les huit variables. Prendre en compte toutes les variables ne réduit que très faiblement (8 à 10 %) le pourcentage inexpliqué de la variabilité totale des observations.

Le tableau IX regroupe les résiduelles directes par catégories. Un test de Bartlett, extrêmement significatif, permet d'affirmer l'hétérogénéité de ces 16 variances. En outre on peut montrer que la saison n'influence pas la variabilité résiduelle (non significatif à 50 %), le sexe que très peu (n.s. à 12 %) mais que le rôle du substrat est extrêmement

(1) Diffusivité : rapport conductivité calorique/chaleur spécifique.

TABLEAU VIII

Matrice de corrélation des variables retenues pour l'étude de la durée du stade pupal de *G. tachinoides* (mâles et femelles confondus).

VARIABLE	X 1 = TEMPÉRATURE MAXIMUM DE L'AIR								
X 1	1	X 2 TEMPÉRATURE MINIMUM DE L'AIR							
X 2	0,101	1	X 3 TEMPÉRATURE MOYENNE DE L'AIR						
X 3	0,653	0,782	1	X 4 TEMPÉRATURE MAXIMUM DU SOL					
X 4	0,560	0,641	0,791	1	X 5 TEMPÉRATURE MINIMUM DU SOL				
X 5	0,234	0,936	0,815	0,639	1	X 6 TEMPÉRATURE MOYENNE DU SOL			
X 6	0,427	0,890	0,887	0,883	0,916	1	X 7 PLUVIOMÉTRIE		
X 7	-0,724	0,507	-0,054	-0,066	0,367	0,178	1	X 8 PROFONDEUR	
X 8	-0,025	0,132	0,077	0,304	-0,102	0,098	0,123	1	Y DURÉE
Y	-0,052	-0,905	-0,848	-0,794	-0,913	-0,945	-0,277	-0,100	1

important (significatif à 10^{-5}). La variabilité des durées de pupaison observées dans le sable, toutes conditions étant égales par ailleurs, est presque deux fois plus grande que dans la terre.

TABLEAU IX

Résiduelles directes par catégorie selon les gîtes, la saison et le sexe).

GITES		MALES		FEMELLES	
		SAISON SÈCHE	SAISON HUMIDE	SAISON SÈCHE	SAISON HUMIDE
TERREUX	T 1	0,7161 57 DDL	1,6135 28 DDL	0,4539 62 DDL	0,7734 35 DDL
	T 2	0,6324 55 DDL	0,7798 57 DDL	0,6935 52 DDL	0,9421 47 DDL
	T 3	0,7451 17 DDL	0,4446 54 DDL	0,7149 53 DDL	0,9599 67 DDL
SABLEUX	S 1	1,5258 40 DDL	-	1,2694 56 DDL	-
	S 2	2,0104 37 DDL	-	0,9492 40 DDL	-

4.2. ÉTUDE DE LA DISSYMMÉTRIE DES CYCLES NYCTHÉMÉRAUX

Sur la figure 2 sont portés les cycles nycthémeraux des températures enregistrées dans quatre gîtes (S1, sableux ensoleillé ; T1 et T2, terreux dans la galerie ; T3, terreux en lisière de galerie) à différentes profondeurs et à deux périodes très différentes de l'année : décembre (saison froide) et juin (saison humide).

On constate immédiatement que la moyenne classique correspond mal à la réalité. Ainsi en

décembre, une puppe placée dans le gîte S1 à 0,5 cm de profondeur, restera seulement 7 heures 30 à une température supérieure à 26,3°C, tandis qu'une autre placée à 6 cm subira pendant 14 heures des températures supérieures à 23,7°C. Dans le même temps des pupes enfouies dans le gîte T1, aux mêmes profondeurs, subiront respectivement des températures supérieures à 22,3°C pendant 7 heures 30 (à 0,5 cm) et supérieures à 22,3°C pendant 17 heures (à 6 cm).

Seule une étude des corrélations multiples peut, au moins en grande partie, permettre de trouver une bonne relation entre la durée du stade pupal et les températures.

5. Analyse des coefficients de corrélation multiple

Suivant l'exemple de Phelps et Burrows (1969) nous avons reporté sur un graphique les durées du stade pupal (femelles) en fonction des températures moyennes. Ces points se distribuent approximativement selon une portion de courbe logistique dont l'équation est $d = A + e^{kt} + B$ où d représente la durée, t la température et A une valeur asymptotique. La recherche de cette valeur a été simplement faite par approche de façon à obtenir un coefficient de corrélation (durée/température) maximal. Nous avons considéré cette tactique suffisamment précise compte tenu du fait que les températures n'avaient pas pu être relevées quotidiennement durant toute la durée du stade pupal.

La valeur optimale de A est égale, pour les femelles à 18 jours.

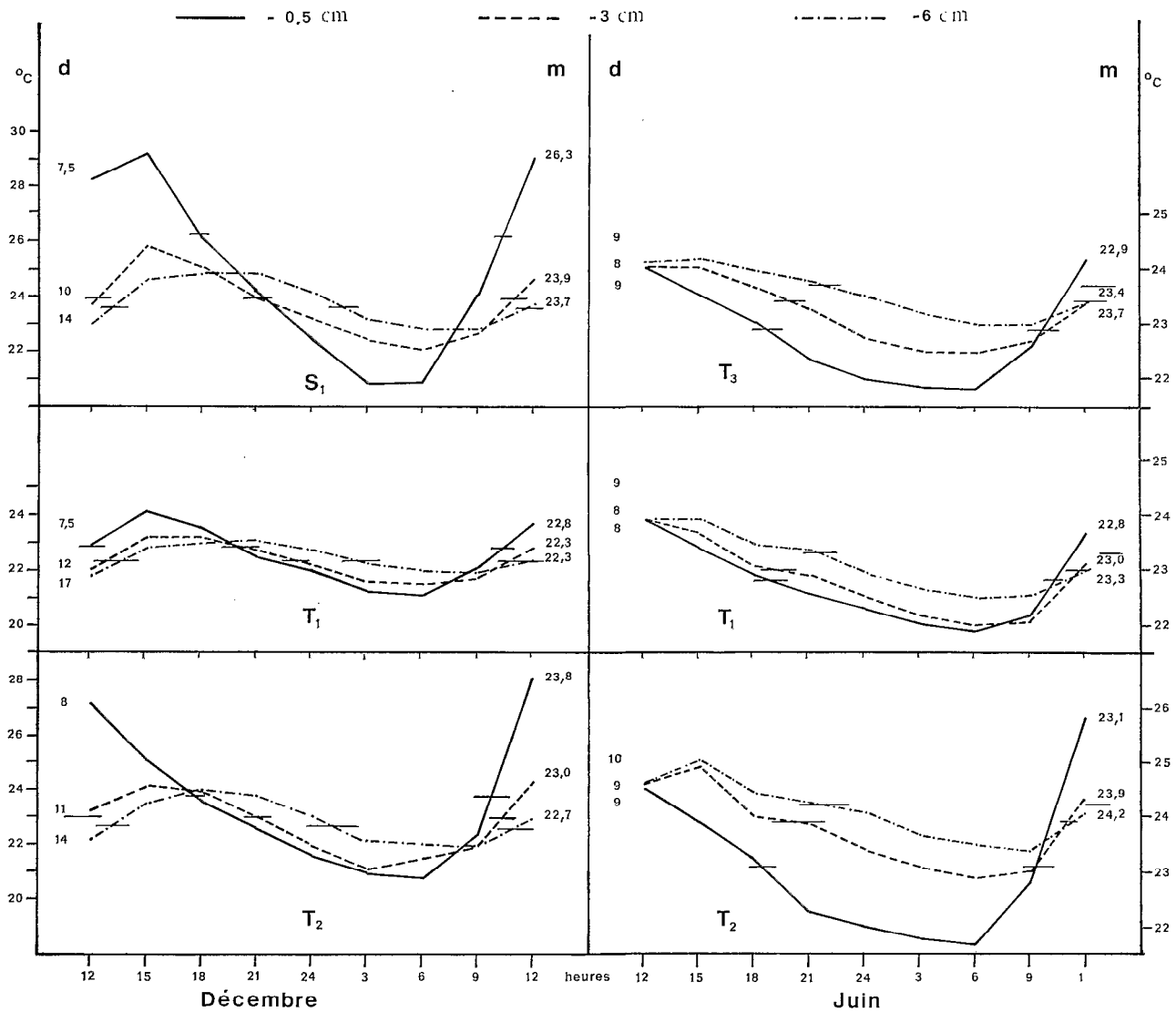


FIG. 2. — Cycles nycthémeraux des températures dans les gîtes à pupes de *G. tachinoides* (les segments horizontaux matérialisent la moyenne journalière enregistrée à différentes profondeurs ; m = moyenne journalière ; d = nombre d'heures où la température est supérieure à la moyenne classique).

Ne pouvant prendre en compte, ainsi qu'il a été dit plus haut, la température moyenne, l'équation de la courbe logistique a été transformée :

$$d = 18 + c \text{ am} + bM + c \quad (1)$$

où m et M représentent les températures minimales et maximales supportées par la puppe, affectées de leur coefficient de corrélation a et b.

L'influence relative des deux facteurs varie selon la saison, la nature du sol et la profondeur d'enfouissement de la puppe (tabl. X). En saison froide, à 0,5 cm et 3 cm, minimums et maximums ont une action à peu près équivalente dans le sable tandis qu'à 6 cm les maximums influencent plus nettement la durée du stade pupal. Dans la terre, par contre, à l'exception des couches superficielles,

la durée du stade pupal dépend surtout des maximums (3 et 6 cm). En saison chaude, dans tous les sols, les minimums jouent le rôle prépondérant à toutes les profondeurs. Enfin en saison humide les minimums ont un effet plus marqué que les maximums sauf dans les couches superficielles de terre humide.

TABLEAU X

Coefficients de corrélation multiple entre la durée du stade pupal et les températures minimales et maximales.

TERRAIN	SAISON	COEFFICIENT DE CORRELATION MULTIPLE					
		MINIMUM			MAXIMUM		
		0,5 CM	3 CM	6 CM	0,5 CM	3 CM	6 CM
SABLE	FROIDE	-0,032	-0,079	-0,088	-0,054	-0,081	-0,156
	CHAUDE	-0,095	-0,150	-0,055	-0,017	-0,030	-0,082
TERRE	FROIDE	-0,016	-0,022	-0,057	-0,019	-0,214	-0,176
	CHAUDE	-0,192	-0,140	-0,206	-0,026	-0,058	0,004
	HUMIDE	0,051	-0,139	-0,108	-0,100	-0,073	-0,057
SABLE	TOUTES SAISONS	- 0,1323			- 0,0871		
TERRE	TOUTES SAISONS	- 0,1052			- 0,0935		
TOUTS TERRAINS	TOUTES SAISONS	- 0,1183			- 0,0851		

Les chiffres donnés dans le tableau X reflètent tout ce qui a été énoncé dans les précédents chapitres : ainsi, en surface dans un terrain sableux, en saison froide, s'échauffant aussi vite qu'il se refroidit, les rôles respectifs des maximums et des minimums s'équilibrent ; par contre, en profondeur, le refroidissement est bien moins brutal et les maximums influencent plus la durée du stade pupal ; en saison des pluies, les sols terreux, humides, se réchauffant peu et lentement mais sur toute la profondeur, il est normal que nous observions une plus grande influence des minimums sauf en surface.

Sur l'ensemble de l'année, les coefficients de corrélation (durée/minimum) et (durée/maximum) sont respectivement égaux à $-0,1323$ et $-0,0871$ dans le sable et $-0,1052$ et $-0,0935$ dans la terre. Les différences entre ces valeurs sont le reflet des différences entre les caractéristiques de chaque type de sol : si le sable s'échauffe rapidement, il se refroidit très vite et sur toute sa profondeur tandis que si la terre s'échauffe plus lentement son refroidissement est moins important en profondeur (hétérogénéité du substrat) ; dans le sable les températures minimales sont les plus influentes tandis que dans la terre, minimums et maximums ont à peu près la même importance.

6. Calcul de l'équation de la courbe logistique

En réalité, le calcul de l'équation de la courbe logistique donnant la durée du stade pupal en fonction des températures minimales et maximales pour chaque saison, chaque sol et chaque profondeur, n'a que peu d'intérêt pratique. A titre indicatif nous ne donnons ici que les deux équations correspondant aux durées observées en toutes saisons dans le sable et la terre :

$$\begin{aligned} \text{sable : } d &= 18 + e^{-0,1323 m} - 0,0871 M + 7,8707 \\ \text{terse : } d &= 18 + e^{-0,1052 m} - 0,0935 M + 7,4132 \end{aligned}$$

Si l'on calcule pour toute l'année, tous terrains confondus, les trois coefficients a, b et c de l'équation (1), on trouve :

$$\begin{aligned} a &= -0,1183 \text{ (températures minimales)} \\ b &= -0,0851 \text{ (températures maximales)} \\ c &= 7,4990. \end{aligned}$$

On voit que de façon globale, toute l'année les températures minimales ont un effet plus important que les maximales. On obtient la nouvelle équation :

$$d = 18 + e^{-0,1183 m} - 0,0851 M + 7,499 \quad (2)$$

Si l'on considère une période théorique où la température du sol reste constante, soit $m = M$, l'équation (2) devient :

$$d = 18 + e^{-0,2034 m} + 7,4990 \quad (3)$$

Cette équation (3) est à rapprocher de celle trouvée par Phelps et Burrows (1969) pour *Glossina morsitans* sous des températures constantes (pour des femelles) :

$$d = 17 + e^{-0,216 t} + 7,716$$

Sans oublier que nous avons là deux espèces de glossines différentes, on constate que les équations sont proches l'une de l'autre sauf la valeur asymptotique.

L'équation (3) permet une approximation de la durée du stade pupal si l'on utilise la température moyenne du sol, mais ne permet pas de déceler toutes les variations inter-sols, inter-saisons et inter-profondeurs. Or ces variations ont une grande importance pour la dynamique d'une population naturelle.

7. Conclusion

Nous savions par les travaux de laboratoire quels paramètres jouent un rôle essentiel dans la

vie de la puppe. Sur le terrain les observations nous le confirment en apportant plus de précisions.

L'humidité relative, la pluviométrie et la nature du sol ne jouent qu'un rôle mineur, n'intervenant sur la durée du stade pupal que par les modifications des températures qu'elles induisent. Car les températures sont le seul paramètre important. Il faut cependant remarquer que la diversité des cycles nyctéméraux ou saisonniers des températures ne permettent pas de prédire avec une grande précision la durée du stade pupal pour une période déterminée, tout au plus doit-on se contenter d'une approximation. L'action prépondérante des minimums sur celle des maximums, modulée par l'influence des facteurs édaphiques et écoclimatiques et par celle aussi de la profondeur d'enfouissement de la puppe (donc de la nature même du microgîte) ne peut être quantifiée.

Deux faits importants pour la dynamique des

populations riveraines de *G. tachinoides* peuvent être mis en évidence par l'analyse des paramètres écoclimatiques des gîtes à pupes : en saison froide, dans tous les gîtes, durant une quinzaine de jours, les températures minimales atteignent un niveau suffisamment bas pour entraver le développement à l'intérieur du puparium ; en saison chaude, surtout dans les gîtes sableux, qui sont particulièrement utilisés par cette espèce, les températures peuvent atteindre un niveau léthal. Ces deux observations devront être confirmées par l'étude de la mortalité avant l'émergence.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le Docteur A. Lafaye, Statisticien, Chef de la Section Documentation de l'OCCGE et Monsieur D. Couret, Technicien en Entomologie médicale, d'avoir bien voulu procéder à l'analyse sur ordinateur des très nombreuses données acquises par cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- ATKINSON (P. R.), 1971. — Relative humidity in the breeding sites of *Glossina morsitans* Westw. in northern Botswana. *Bull. ent. Res.*, 61 : 241-246.
- BURSELL (E.), 1956. — Seasonal fluctuations in the humidity of pupal sites of *Glossina*. CCTA/CSIRTC, Salisbury, 1956 : 25-29.
- BURSELL (E.), 1960. — The effect of temperature on the consumption of fat during pupal development in *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 51 : 583-598.
- BUXTON (P. A.), 1936. — Studies on soils in relation to the biology of *Glossina submorsitans* and *tachinoides* in the north of Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 27 : 281-287.
- 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.
- 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.
- HÉNIN (S.), 1977. — Cours de physique du sol. II. L'eau et le sol. Les propriétés mécaniques. La chaleur et le sol. Init.-Docum. techn. ORSTOM, n° 29, Paris, 222 p.
- HÉNIN (S.), GRAS (R.) et MONNIER (G.), 1969. — Le profil cultural. L'état physique du sol et ses conséquences agronomiques. Masson et C^{ie}, éditeurs, Paris, 332 p.
- 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.), KIÉNON (J.-P.) et TRAORÉ (T.), 1984. — 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. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 22, 3 : 219-230.
- MELLANBY (K.), 1936. — Experimental work with the tsetse fly *Glossina palpalis* in Uganda. *Bull. ent. Res.*, 27 : 611-633.
- PHELPS (R. J.) et BURROWS (P. M.), 1969. — Puparial duration in *Glossina morsitans orientalis* under conditions of constant temperature. *Ent. Exp. Appl.*, 12 : 33-43.
- SOLOMON (M. E.), 1957. — Estimation of humidity with cobalt thiocyanate papers and permanent colour standard. *Bull. ent. Res.*, 48 : 439-506.