

**Variations morphologiques
chez les mâles de
Glossina palpalis palpalis
(Rob.-Desv.)
et *G.p. gambiensis* Vanderplank
Leurs implications taxinomiques**

Albert CHALLIER ⁽¹⁾, Jean DEJARDIN ⁽²⁾

Résumé

Les genitalia mâles de Glossina palpalis palpalis et ceux de G.p. gambiensis provenant de 53 localités de capture réparties dans 14 pays, du Sénégal à l'Angola, ont été examinés pour préciser les variations morphologiques et reconsidérer le statut taxinomique des deux taxons. Parmi les caractères étudiés sur les paramères, la largeur de la tête est celui qui permet, à lui seul, de déterminer la sous-espèce au niveau individuel ; il n'y a, en effet, pas de recouvrement des étendues de ce caractère ; des valeurs intermédiaires entre celles observées pour chacun des taxons sont mentionnées à la limite géographique entre ces derniers. La moyenne de la largeur de la tête des paramères de G.p. gambiensis diminue grosso modo du nord au sud et de l'ouest vers l'est tandis que celle de G.p. palpalis diminue d'ouest en est, en Afrique de l'Ouest ; du Cameroun à l'Angola l'échantillonnage n'est pas suffisant pour obtenir avec certitude le sens des variations clinales.

A partir de la position géographique des valeurs de la largeur de la tête des paramères, une carte des isophènes est proposée. Les valeurs minimales chez les deux sous-espèces semblent se situer dans deux régions particulières – l'une en Guinée, l'autre au Cameroun – où ont subsisté des refuges forestiers lors de la dernière période froide et aride du Quaternaire récent ; durant cette période, deux isolats géographiques se sont constitués pour devenir les deux taxons considérés jusqu'à présent comme deux sous-espèces.

L'existence, à la limite entre les aires de répartition des sous-espèces, d'individus présentant une largeur de tête des paramères intermédiaire entre celles observées chez les deux sous-espèces et l'étroitesse de la zone d'hybridation, ainsi que la stérilité complète chez les hybrides mâles observée par d'autres auteurs, sont autant d'arguments en faveur du statut d'espèces que devraient avoir les deux taxons jusqu'ici considérés comme sous-espèces. Des études sur la génétique et la structure biomoléculaire des taxons permettraient de confirmer cette opinion.

Mots-clés : Tsétsé-Afrique - Morphologie - Taxinomie - *Glossina palpalis* - Sous-espèces.

Summary

MORPHOLOGICAL VARIATIONS IN MALES OF *GLOSSINA PALPALIS PALPALIS* (ROB.-DESV.) AND *G.P. GAMBIENSIS VANDERPLANK* : THEIR TAXONOMIC INVOLVEMENTS. *Male genitalia of Glossina palpalis palpalis and G.p. gambiensis from 53 catching sites through 14 African countries, from Senegal to Angola, were examined in order to specify morphological variations and to reconsider their taxonomic status.*

(1) Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM). Centre de Bondy, 70-74 route d'Aulnay, 93140 Bondy, France.

(2) ORSTOM, 2051 avenue du Val de Montferrand, B.P. 5045, 34032 Montpellier Cedex.

Among the characters of inferior clasper the head width allows subspecies to be determined at the individual level. There is no overlapping at all of the values ranging from 64 to 135 μm for the first subspecies in the far-eastern Sierra Leone, Liberia, Southern Ivory Coast, Togo, Benin as well as in Cameroons, Gabon, Congo, Angola and Principe Island ; and from 145 to 213 μm for the second subspecies, in Senegal, Guinea, Mali, Burkina-Faso, Northern Ivory Coast and Northern Togo. Intermediate values were mentioned at the geographical limits between both subspecies. The means of the head width of inferior claspers of *G.p. gambiensis* (172 - 186 μm) decrease from the North to the South and from the West to the East in West Africa ; those of *G.p. palpalis* (79 - 109 μm) decrease from the West to the East in West Africa ; from Cameroons to Angola sampling operations are not numerous enough to obtain the right direction of clinal variations.

Using geographical localization of values, a map of isophens is proposed. Minimum values in both subspecies seem to be observed in two particular areas of West Africa – one in Guinea, the other in Cameroons – where forest relics remained during the last cool and dry period of the recent Quaternary ; during this period two geographic isolates appeared, separated by an area free of tsetse ; they became subspecies later.

New structures were discovered on inferior claspers : one is a ciliated funnel-like fold, the other, inside the inferior clasper, is a tissue stripe, possibly a nervous one, that divides itself into as many branches as bristles on the head of the clasper.

There is no correlation between the width of the head and that of the neck. For the latter, values of a subspecies overlap those of the other subspecies. The number of bristles of the head varies in both subspecies from one to seven ; three is the most frequent number of bristles, followed by four.

At the limit between the distribution areas of both subspecies, the existence of individuals with the head width intermediate between those observed in both subspecies and the narrowness of the hybridization area as well as complete sterility in male hybrids observed by other authors are as many arguments in favour of the species status to be applied to both taxa considered as subspecies up to now.

It is quite realistic to consider that speciation was able to take place within a few millenia in the same way as *Haplochromis* gave new fish species after a sand barrier had isolated Nabugabo Lake from Lake Victoria in Uganda.

Studies on genetics and biomolecular structure of taxa could confirm this opinion.

Key words : Tsetse - Africa - Morphology - Taxonomy - *Glossina palpalis* - subspecies.

1. Introduction

Glossina palpalis, l'espèce de glossine qu'a décrite Robineau-Desvoidy (1830) sous le nom de *Nemorhina palpalis*, a vu son statut taxinomique plusieurs fois modifié. D'après Machado (1954), l'emploi du nom *Glossina palpalis* repose sur une convention car aucun néotype n'a été désigné pour remplacer le type perdu (Hegh, 1929) ; et la base du concept actuel de *G. palpalis* se trouve dans la description et le dessin publiés par Newstead (1911).

En 1910, Newstead décrit *G. fuscipes* et lui donne le statut d'espèce tandis qu'un peu plus tard, ce même auteur (Newstead, 1912) ne lui reconnaît que le rang de race de *G. palpalis*. Après quelques décennies, Zumpt (1940) divise la grande espèce *G. palpalis* en deux espèces polytypiques (Huxley *sensu*, 1942) : *G. palpalis* et *G. fuscipes*, la seconde espèce comprenant les trois sous-espèces reconnues actuellement (*G. f. fuscipes*, *G. f. quanzensis* et *G. f. martinii*).

Vanderplank (1949) procède à des croisements expérimentaux variés. Se fondant sur la forme des paramères du mâle, il en vient à distinguer, au sein de l'espèce *palpalis* cinq sous-espèces : *G. p. gambiensis* au Sénégal et en

Gambie, *G. p. angolensis* en Angola, *G. p. fuscipes* le long du Nil supérieur et des rivières d'Ouganda, et enfin *G. p. palpalis* depuis le Mali jusqu'au fleuve Congo. Il faut attendre l'ouvrage magistral de Machado (1954) sur le sous-genre *Nemorhina* (ou groupe *palpalis*) pour disposer d'une étude morphologique très complète. A la lumière de la « Nouvelle systématique », tenant compte de la morphologie, de la distribution géographique et des croisements expérimentaux entre différentes sous-espèces Machado propose la classification suivante :

ESPÈCES	SOUS-ESPÈCES
<i>G. (N.) palpalis</i>	<i>palpalis</i> (Rob.-Desv., 1830) <i>gambiensis</i> Vanderplank, 1949
<i>G. (N.) fuscipes</i>	<i>fuscipes</i> Newstead, 1910 <i>quanzensis</i> Pires, 1948 <i>Martinii</i> Zumpt, 1935

Cette classification est maintenant reconnue par tous les entomologistes travaillant sur les glossines ; elle a été notamment adoptée dans la clé de Potts (*in* Mulligan, 1970) et dans la carte de répartition des glossines en Afrique de Ford et Katondo (1976).

TABLEAU I

Fréquence, dans diverses régions d'Afrique, des mâles de *G. palpalis* portant une soie forte et/ou basse sur le col du paramère.
Frequency through Africa of males of G. palpalis bearing a stout and/or low bristle on the neck of the inferior clasper.

Sous-espèces <i>Subspecies</i>	Région d'Afrique <i>African area</i>	Fréquence des mâles portant des paramères avec des soies			Nombre de mâles observés <i>Number of observed males</i>
		<i>Frequency of males bearing inferior claspers with bristles</i>			
		Fortes <i>Stout</i>	Basses <i>Low</i>	Fortes et basses <i>Stout and low</i>	
<i>G.p. palpalis</i>	Ouest <i>West</i>	1*	38	11	810
	Equat. <i>Central</i>	0	11	2	196
<i>G.p. gambiensis</i>	Bobo-Diou1.	0	0	1	504
	Autres <i>others</i>	35**	9	4	1 472

* Daloa

** 11/93 à Houndé

Au cours des trois dernières décennies, peu d'études morphologiques ont été consacrées au sous-genre *Nemorhina*. Popham et Tenabe (1972), au Nigéria, abandonnent l'étude des genitalia pour celle d'autres caractères tels que la largeur de la tête et des ailes, la longueur de la cellule en hache et de l'aile ainsi que le nombre des branches latérales primaires sur l'arista antennaire ; à l'intérieur du Nigéria ces auteurs ont relevé l'existence de variations subsécifiques.

Plusieurs auteurs ont tenté des croisements entre différents taxons de *Nemorhina* ; Machado (1954) a donné une synthèse de tous les travaux antérieurs à sa publication. Dans la nature, les variations de type clinal ajoutent à la difficulté de séparer les hybrides des types parentaux. Au Cameroun, Mouchet *et al.* (1958) n'ont pas trouvé d'hybrides ou de formes intermédiaires entre *G. p. palpalis* et *G. f. fuscipes* tandis que Machado (1954) pense avoir trouvé des signes de l'existence de croisements entre *G. f. fuscipes* et *G. f. martinii* dans la région de Kasongo, le long de la Lualaba, au Zaïre. Gouteux et Millet (1984) ont croisé des spécimens de *G. p. palpalis* et de *G. p. gambiensis* ; les mâles hybrides présentaient des paramères dont la largeur de la tête était de valeur intermédiaire entre les valeurs observées chez les deux sous-espèces ; les captures effectuées en Côte d'Ivoire ont montré qu'au point de contact entre les deux sous-espèces il existe des formes intermédiaires. Southern (1981) avait déjà signalé que le croisement entre les spécimens du Nigéria et du Burkina Faso (Haute-Volta, *auct.*) donne des formes intermédiaires mais que les hybrides mâles sont entièrement stériles tandis que les hybrides femelles sont en majorité pleinement fertiles.

Durant les deux dernières décennies, des auteurs ont étudié les chromosomes des glossines ; Itard (1973) a pré-

senté une revue des caryotypes de 12 espèces tandis que Southern (1981) et Gooding (1984) ont publié des synthèses sur la génétique des glossines ; le dernier auteur a inclus des études de génétique moléculaire.

A la suite d'une première publication sur la limite géographique entre les sous-espèces *G. p. palpalis* et *G. p. gambiensis* (Challier *et al.*, 1983), nous nous proposons, dans le présent article, de décrire en détail les caractères morphologiques des paramères des mâles des deux sous-espèces et d'étudier les variations de taille de ces caractères en fonction de l'origine géographique des échantillons.

2. Matériel et méthodes

2. 1. ECHANTILLONNAGE

La plupart des échantillons de glossines mâles et de glossines femelles étudiés dans ce travail ont été capturés, soit à l'aide du filet entomologique classique, soit au moyen de pièges biconiques (Challier et Laveissière, 1973 ; Challier *et al.*, 1977), au cours d'enquêtes effectuées de 1962 à 1977 dans le cadre des programmes de

TABLEAU II

Fréquence du nombre de soies sur la tête du paramère.
Frequency of the number of bristles on the head of inferior claspers.

	Nombre de soies du paramère <i>Number of bristles on inferior claspers</i>							Total
	1	2	3	4	5	6	7	
<i>G.p. palpalis</i>	9	172	550	404	62	3	1	1 201
<i>G.p. gambiensis</i>	2	119	765	741	69	2	0	1 698

TABLEAU III

Fréquence observée (et calculée pour une combinaison au hasard) du nombre de soies portées sur la tête des deux paramères du mâle chez *G. p. palpalis* capturé dans la région d'Ayamé (Côte d'Ivoire).
Observed and calculated frequency (for a random combination) of the number of bristles borne by the heads of both inferior claspers in G. palpalis males caught in the Ayame area, Ivory Coast.

Nombre de soies sur le paramère gauche Number of bristles on the left inferior clasper	Nombre de soies sur le paramère droit Number of bristles on the right inferior clasper					Groupement-analyse Grouping-analysis
	2	3	4	5	6	
2	1(0,12)	3(2,26)	0(1,75)	0(0,61)	0(0,14)	a
3		13(10,87)	16(16,75)	3(5,89)	0(1,36)	bcdd
4			7(6,46)	7(4,54)	0(1,05)	eff
5				1(0,80)	1(0,37)	aa
6					1(0,04)	a

recherches sur la lutte contre les glossines dans les états membres de l'O.C.C.G.E. (1). Un complément d'échantillons provient soit d'envois de collègues de l'ORSTOM, soit du prêt de matériel collectionné à la London School of Tropical Medicine.

Tandis que certains échantillons proviennent d'une seule localité, voire d'un seul piège quelquefois, d'autres sont composites mais néanmoins représentatifs d'une région ; il ne semble pas que ces derniers présentent une hétérogénéité rédhibitoire car la variation des caractères étudiés est de très faible gradient géographique.

2. 2. ORIGINE GÉOGRAPHIQUE DES ÉCHANTILLONS

Chaque échantillon est dénommé généralement par le nom d'une ville ou d'un village, rarement par celui d'un cours d'eau proche du lieu de capture ou d'une province en précisant que ce dernier peut comprendre en fait plusieurs points de capture.

Dans les tableaux IV et V, les échantillons sont numérotés dans l'ordre décroissant de la moyenne de la largeur de la tête des paramères ; les numéros de rang sont aussi reportés sur la carte de la figure 1 pour faciliter le repérage géographique des échantillons.

Sénégal

Somone (6) – La Somone est un petit fleuve côtier coulant au nord de M'Bour, ville située à environ 80 km

au sud de Dakar, en bordure de mer. Les glossines ont été capturées le long du fleuve, sur environ 25 km. Ce gîte est isolé de celui des Niayes, dans la région de Dakar, ainsi que des gîtes plus méridionaux. Laveissière et Touré (1982) ont publié une carte de répartition des espèces.

Casamance (21) – L'échantillon comprend des spécimens en provenance de gîtes riverains de ce fleuve dans la région de Kolda.

Guinée

Dalaba (28) – De très petits échantillons ont été récoltés dans la région de Dalaba, plus précisément sur la rivière Téné et près de Kouroumanika ; ainsi que dans la région de Pita.

Sierra Leone

Les quelques spécimens de ce pays ont été gracieusement mis à notre disposition pour étude par la London School of Tropical Medicine. Ils ont été capturés entre 1899 et 1925. Les exemplaires de *G. p. gambiensis* proviennent de Bo et Batkanu (27) (Challier *et al.*, 1983 ; carte de la fig. 3), ainsi que de la rivière Nyala, de l'embouchure de la Missy près de Freetown et de Robaini (cette localité, d'après le « Gazetteer », serait Robani, village situé près de Makeni, ville distante de 140 km au nord-est de Freetown). Un mâle de *G. p. palpalis* provient de Daru, dans l'est du pays (Challier *et al.*, 1983 ; carte de la fig. 3).

(1) Organisation de Coopération et de Coordination pour la lutte contre les Grandes Endémies.

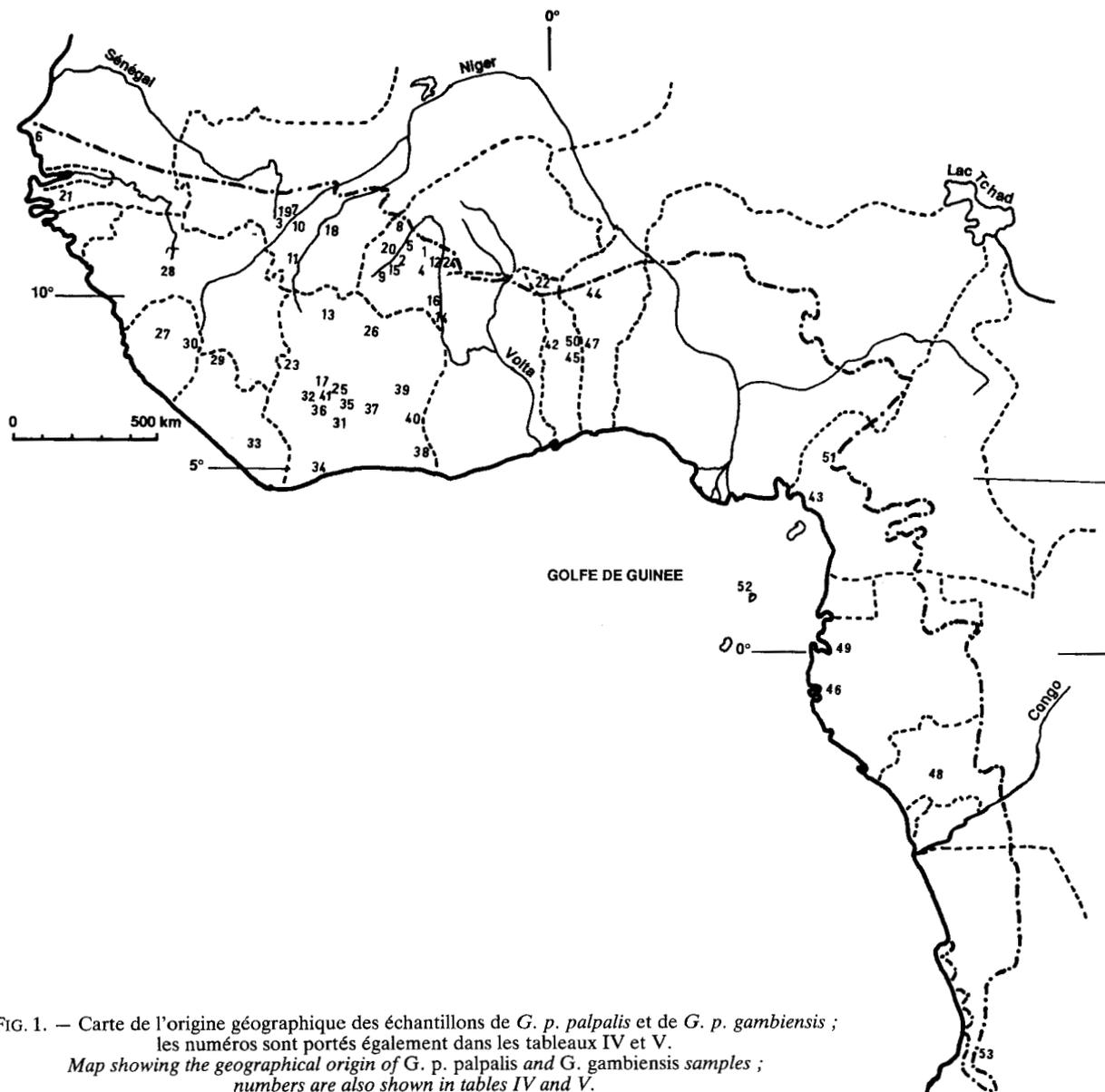


FIG. 1. — Carte de l'origine géographique des échantillons de *G. p. palpalis* et de *G. p. gambiensis* ; les numéros sont portés également dans les tableaux IV et V.
 Map showing the geographical origin of *G. p. palpalis* and *G. gambiensis* samples ; numbers are also shown in tables IV and V.

Liberia

Les spécimens prêtés par La London School ont été capturés entre 1908 et 1913, près de Da (33) et sur le fleuve Sangwin ; ils appartiennent à la sous-espèce *G. p. palpalis*. Un exemplaire de *G. p. gambiensis* a été capturé par notre collègue J. Brengues en 1964 sur la rivière

Zéliba près de Voinjama (29), dans l'angle nord-ouest du pays.

Mali

Les échantillons récoltés dans ce pays, de 1965 à 1977, ont pour origine trois régions différentes.

TABLEAU IV

Paramètres statistiques de la largeur de la tête des paramères chez les mâles de *G. p. gambiensis* capturés dans diverses localités d'Afrique occidentale.
Statistics of the head of inferior claspers in G. p. gambiensis males caught in various places of West Africa.

Pays et localité d'échantillonnage <i>Country and sampling sites</i>	Référence carte <i>Map Reference</i>	n	Etendue <i>Range</i>	Moyenne (U = 3,23 µm) <i>Mean</i>	Variance <i>Variance</i>	Moyenne (U = 1 µm) <i>Mean</i>	Er. type <i>standard error</i>
SENEGAL							
.Somone	6	71	50-63	56,5	10,511 defg*	182,5	1,24
.Casamance	21	39	48-59	54,1	8,442 c	174,7	1,50
GUINEE							
.Dalaba	28	35	45-57	50,3	7,726 a	162,3	1,52
SIERRA LEONE							
	27	10	46-54	50,7	6,233 ab	163,8	2,55
LIBERIA							
.Voinjama	29	2	48	-	-	-	-
MALI							
.Kati	3	44	51-65	57,0	10,139 fg	184,2	-
.Mafilagida	7	120	47-66	56,2	12,185 defg	181,5	-
.Bamako	10	100	46-62	55,5	8,150 cdef	179,1	0,92
.Yanfolila	11	79	46-62	55,4	11,530 cdef	178,8	1,23
.Koutiala	18	30	46-63	54,4	9,194 cd	175,8	0,86
.Ziracoro	19	104	47-62	54,4	10,137 cd	175,6	1,01
BURKINA FASO							
.Santidougou	1	133	51-65	57,6	9,412 g	186,0	0,8
.Niéritié	2	51	50-64	57,1	11,954 fg	184,4	1,56
.Poa	4	30	53-61	56,9	5,568 efg	183,7	1,39
.Nasso	5	57	47-65	56,8	13,051 efg	183,5	1,55
.Kéralié	8	68	49-63	55,9	11,090 cdef	180,5	1,30
.Loumana	9	84	51-62	55,8	7,651 cdef	180,3	0,97
.Badala	12	61	48-63	55,3	13,545 cdef	178,6	1,52
.Batié (Pouéné)	14	45	47-64	55,0	13,225 cdef	177,8	1,75
.Kankalaba	15	83	48-62	54,9	7,789 cde	177,5	0,99
.Batié (Dankana)	16	26	51-59	54,7	3,742 cde	176,6	-
.Gossimandiana	20	42	47-61	54,1	11,589 cd	174,9	1,70
.Houndé	24	93	46-62	53,9	11,840 c	174,1	1,15
TOGO							
.Dapango-Mango	22	48	46-63	54,0	12,915 c	174,5 c	1,68
COTE D'IVOIRE							
.Boundiali	13	53	51-61	55,1	6,386 cdef	178,1	1,12
.Vavoua (Transect)	17	18	50-61	54,6	11,428 cde	176,4	-
.Touba	23	58	46-61	54,0	14,228 c	174,4	1,61
.Mankono	25	16	47-60	53,6	10,650 bc	173,2	2,64
.Tafiré	26	3	48-56	53,3	-	172	-

* Groupement des valeurs ne différant pas significativement au seuil P = 0,05

Région de Bamako

- Kati (3) – Près de cette ville située sur le plateau au nord de Bamako, les captures ont été effectuées le long du Moussaboussila.
- Ziracoro (19) – Un seul piège a été placé à la source du petit ruisseau qui passe près de ce village situé au creux d'un vallon proche de Kati.
- Bamako (10) – Toutes les glossines prises dans un rayon

de 10-15 km autour de la capitale, le long du Niger et de ses affluents, ont été groupées en un seul échantillon.

- Mafilagida (7) – La capture effectuée le long de ce ruisseau est séparée de la précédente car il existe un gîte de source isolé des gîtes du Niger.

Région de Yanfolila (11)

Les mouches ont été capturées le long du Sankarani, un important affluent du Niger, et de ses tributaires, dans

TABLEAU V

Paramètres statistiques de la largeur de la tête des paramères chez les mâles de *G. p. palpalis* capturés dans diverses localités d'Afrique équatoriale.*Statistics of the head of inferior claspers in G. p. palpalis males caught in various places of Central Africa.*

Pays et localité d'échantillonnage <i>Country and sampling sites</i>	Référence carte <i>Map Reference</i>	n	Etendue <i>Range</i>	Moyenne (U = 3,23 µm) <i>Mean</i>	Variance <i>Variance</i>	Moyenne (U = 1 µm) <i>Mean</i>	Er. type <i>standard error</i>
SIERRA LEONE							
.Daru	30	2	38-40	39,0	-	126	-
LIBERIA	33	7	31-37	33,7	-	109	-
COTE D'IVOIRE							
.Bouaflé	31	47	26-42	33,9	14,940 g*	109,4	1,82
.Vavoua (Transect)	32	46	26-40	33,8	16,853 g	109,0	1,96
.San Pedro	34	76	27-40	33,0	10,172 g	106,5	1,18
.Kossou	35	87	26-39	32,7	11,546 g	105,6	1,18
.Daloa	36	187	24-38	31,9	9,134 fg	103,1	0,71
.Soungourou	37	4	27-36	31,8	-	103	-
.Ayamé	38	72	24-41	31,7	16,243 efg	102,4	1,53
.Serebou	39	16	25-38	31,6	14,663 efg	101,9	3,09
.Daoukro	40	35	25-38	31,3	12,928 efg	101,1	1,96
.Vavoua (Foyer)	41	133	25-39	31,2	8,851 ef	100,8	0,83
TOGO							
.Bassari	42	28	25-37	30,1	9,609 def	97,4	1,89
.Lama-Kara (sud)	45	70	23-35	29,6	5,519 de	95,6	0,91
.Lama-Kara (nord)	50	39	24-33	28,7	5,050 cd	92,8	1,16
BENIN							
.Natitingou	44	43	25-35	29,9	6,075 de	96,4	1,21
.Bassila	47	65	23-36	29,3	8,759 de	94,8	1,19
CAMEROUN							
.Manoka	43	27	26-38	30,1	8,687 def	97,1	1,83
.Fontem	51	47	22-32	27,3	5,257 bc	88,2	1,08
GABON							
.Port Gentil	46	5	25-32	29,6	-	96	-
.Estuaire	49	40	20-37	29,2	14,025 cde	94,4	1,91
CONGO							
.Loudima	48	29	20-37	29,3	19,330 cde	94,6	2,64
ILE DU PRINCE	52	35	22-31	26,3	6,020 ab	84,8	1,34
ANGOLA							
.Benguela	53	13	22-28	24,5	3,260 a	79,0	1,62

* Groupement des valeurs ne différant pas significativement au seuil P = 0,05

la région de Yanfolila, près de la frontière guinéenne.

Région de Koutiala (18)

Les échantillons ont été pris le long du Koni, en amont du pont sur la route de San.

*Burkina Faso**G. p. gambiensis* n'existe que dans le sud-ouest du

pays (voir carte de répartition : Challier et Laveissière, 1977).

Région de Tansila

● Keralié (8) – Cette rivière se trouve au nord de Bobo-Dioulasso, près de la frontière malienne.

Région d'Orodara

● Gossimandiana (20) – Les glossines ont été capturées près du village.

- Niéritié (2) – Capture près du village qui est situé au sud du village précédent.

Région de Bobo-Dioulasso

La falaise de Banfora constitue la ligne de partage des eaux entre les tributaires de la Volta Noire qui coulent du sud au nord et ceux qui rejoignent ce fleuve en coulant vers le sud.

Au premier groupe de cours d'eau se rattachent les lieux de capture de :

- Santidouougou (1)
- Badala (12)
- Nasso (5) – La forêt classée du Kou, qui a été pendant plusieurs années un gîte d'étude, est décrite en détail dans un travail antérieur (Challier, 1973). Au second groupe de cours d'eau appartient le gîte de la forêt classée de Poa (4), située à 9 km à l'est de Bobo-Dioulasso ; ce gîte a été décrit en détail (Challier, 1973).

Région de Houndé

- Houndé (24) – Les captures ont été effectuées près de la ville de Houndé, non loin de la limite orientale de la sous-espèce.

Région de Batié

Dans cette région, en forme d'appendice entre le Ghana et la Côte d'Ivoire, deux échantillons ont été collectés.

- Dankana (16), près du village.
- Pouéné (14), sur la rivière au sud de la localité précédente.

Côte d'Ivoire

La Côte d'Ivoire présente la particularité d'héberger largement les deux sous-espèces de *G. palpalis* (Challier *et al.*, 1983 ; carte des fig. 4, 5, 6 et Laveissière et Challier, 1981).

Région de Boundiali

- En pays Sénoufo, dans l'angle nord-ouest de la Côte d'Ivoire, les glossines ont été capturées le long de la Bagoué près de Kouto, village situé au nord de Boundiali (13).
- Route Ferkessedougou-Katiola – Trois spécimens ont été capturés à 35 km au sud de Tafiré (26) à l'occasion d'une halte.

Région de Touba

- Plusieurs tributaires du fleuve Sassandra ont été prospectés au nord et au sud-ouest de Touba (23), (Challier *et al.*, 1983 ; carte de la fig. 5).
- Transect Seguela-Vavoua (17) – Afin d'étudier au plus près le contact entre les deux sous-espèces, cinq points de capture ont été choisis le long de la route de Seguela à Vavoua (Challier *et al.*, 1983 ; carte de la fig. 5).

Région de Mankono

- L'échantillon (25), est composé des mouches capturées aux croisements de la route Mankono-Seguela, sur la Marahoué et sur le Fon (Challier *et al.*, 1983 ; carte de la fig. 4).

Région de Daloa

Dans le triangle Daloa-Bouaflé-Vavoua, de nombreux échantillons ont été récoltés en des points de capture groupés autour des villes et localités :

- Daloé (36).
- Bouaflé (31), le long du Bandama rouge.
- Vavoua (41), entre cette ville et Zouénoula.

Région de San Pedro

- San Pedro (34) – Une prospection a eu lieu aux alentours de la ville et du port alors qu'ils étaient en construction.

Région de Kossou

- Kossou (35) – La plupart des points de capture se trouvaient sur la rive orientale du lac et au sud-ouest du barrage.

Région de Sérébou-Groumania

- Sérébou (39) est situé au sommet de la branche orientale du « V Baoulé » ; la région est traversée par la Comoé au bord de laquelle ont été prélevés plusieurs échantillons.

Région de M'Bahiakro

Cette région est située entre Bouaké et Abengourou ; deux prélèvements ont été faits :

- Daoukro (40), près de la ville.
- Sounourou (37), au pont franchissant ce cours d'eau, sur la route de M'Bahiakro à Bouaké.

Région d'Ayamé

- Ayamé (38) – Entre cette ville et Aboisso les gîtes de la Bia et de ses affluents ont été prospectés.

Togo

Région de Dapango-Mango

La partie septentrionale du Togo héberge *G. p. gambiensis* ; tous les points de capture positifs pour cette sous-espèce sont situés au nord de l'Oti (Challier *et al.*, 1983 ; carte de la fig. 7).

- Dapango-Mango (22) – L'échantillon regroupe les captures faites en plusieurs points.

Région de Bassari

- Bassari (42) – Dans la région entourant cette ville, située à la limite des deuxième et troisième tiers septentrionaux du pays, existe *G. p. palpalis*.

Région de Lama-Kara

Dans cette région située au nord-est de la précédente, deux échantillons ont été collectés :

- Lama-Kara nord (50).
- Lama-Kara sud (45).

Bénin

Région septentrionale

● Natitingou (44) – L'échantillon est composé de petites captures effectuées dans les régions voisines de Natitingou, Djougou et Tanguieta.

Région centrale

● Bassila (47) – Située au sud de la région précédente, la région de Bassila est à peu près à la même latitude que celle de Bassari au Togo.

Cameroun

Cameroun occidental

● Fontem (51) – Autour de cette ville se trouvent des petites vallées encaissées qui hébergent de faibles populations de glossines.

Région côtière

● Manoka (43) – Cette île se situe à l'embouchure du Wouri, à l'ouest de Douala.

Gabon

Région de l'Estuaire

● Estuaire (49) – Une multitude de petites captures ont eu lieu aux embarcadères de la rive sud de l'estuaire.

Région de Port-Gentil

● Port-Gentil (46) – Quelques rares mouches ont été prises à Yombe.

Congo

Région du Niari

● Loudima (48) – Les rives du Niari et de ses affluents dans la région de Loudima ont été prospectées.

Ile du Prince (52)

Les spécimens nous ont été aimablement envoyés par le Dr Machado (A. de Barros).

Angola

● Benguela (53) – La collecte a également été réalisée par le Dr Machado le long de la rivière Cubal.

Dans notre précédent article (Challier *et al.*, 1983), nous avons déjà fait référence aux enquêtes entomologiques effectuées dans le cadre du programme de l'O.C.C.G.E. On peut y trouver les références des rapports concernant les points précis de capture des insectes.

2. 3. CRITÈRES MORPHOLOGIQUES UTILISÉS POUR SÉPARER LES DEUX SOUS-ESPÈCES DE *G. PALPALIS*

Le but de notre travail n'est pas d'entreprendre une nouvelle étude morphologique complète des glossines mais simplement de compléter les observations de Machado (1954) sur la répartition des sous-espèces de *G. palpalis* et sur les variations clinales, en se concentrant sur quelques caractères susceptibles de permettre de reconnaître sans ambiguïté l'une ou l'autre des sous-espèces.

Dans son ouvrage, Machado (1954) a décrit en détail plusieurs caractères morphologiques et leurs variations géographiques, chez les espèces et sous-espèces du groupe *palpalis*. Auparavant, Vanderplank (1949) avait reconnu chez les cinq sous-espèces qu'il avait décrites, des différences portant sur la taille de l'insecte ainsi que la couleur du fond et des bandes des tergites abdominaux. Parmi tous les caractères observés chez le mâle, c'est tout de même aux paramères que les deux auteurs précédents ont donné la plus grande valeur taxinomique pour définir espèces et sous-espèces, valeur que leur reconnaissaient déjà les travaux de Newstead (1911).

Nous nous en tiendrons donc, dans cette étude, à l'examen des paramères dont le caractère le plus intéressant est la largeur de la tête. Ce caractère, en effet, est facile à mesurer et, comme nous le verrons par la suite, suffisant pour délimiter le domaine géographique de chaque sous-espèce.

Vanderplank (1949) a dénommé les différentes parties du paramère en empruntant des termes à l'anatomie des vertébrés ; il a accordé une importance particulière à deux plis : F1 sur la tête et F2 sur le col du paramère ; en fait, d'après Machado (1954), ces éléments morphologiques ne sont que des courbures. Le premier auteur a aussi confirmé que le nombre de soies apicales est constant parmi les individus de chaque localité ; cela a, également, été infirmé par Machado (1954).

Dans le tableau qui suit nous donnons la liste des différents caractères du paramère dénommés par les auteurs :

Vanderplank (1949)	Machado (1954)	Présent article
heel (= talon)	–	talon
toe (= orteil, doigt)	pointe	pointe
bristle	tête soie apicale	tête soie apicale
leg (= jambe)	col	col
–	–	soie du col
hump 1 ou shoulder (= bosse ou épaule)	lobe externe	lobe externe
hump 2 ou shoulder	corps lobe interne	corps lobe interne
	macrotriches	macrotriches
	tache membraneuse	tache membraneuse
		pli cilié en entonnoir
		« bande nerveuse »
		(<i>cf. inf.</i>)

2. 4. PRÉPARATION DES GENITALIA

Les mâles entiers ont été préservés dans une solution d'alcool éthylique à 70 %. Les hypopygiums ont été prélevés et placés d'abord, pendant une demi-heure, dans une solution chauffée de potasse à 10 % et, ensuite, dans le liquide de Marc-André pendant quelques heures.

Les paramères ont été séparés et montés à plat dans l'Euparal (R) après un passage de quelques minutes dans l'essence de lavande. Le reste de l'appareil phallique et les cerques ont subi le même traitement et ont été montés de face. Les préparations terminées ont été mises à sécher en étuve.

2. 5. MESURES

Les mesures ont été prises à l'aide d'un micromètre oculaire étalonné à l'aide d'un micromètre objectif ; une division de l'oculaire correspond à une longueur de 3,23 μm sur l'objet, pour le grossissement choisi.

2. 6. ANALYSES STATISTIQUES

Des comparaisons de distributions et des comparaisons de moyennes ont été faites.

Pour les comparaisons de distributions le test de Kolmogorov-Smirnov a été utilisé, de manière tout à fait classique.

Pour les comparaisons de moyennes deux à deux le test de Ryan (1960) de comparaisons multiples aux seuils adaptés a été retenu. Les tests habituels n'ont en effet pu être utilisés face à l'inégalité des tailles d'échantillons et surtout face à l'hétérogénéité des variances. Ces dernières ont été comparées par le test de Bartlett qui donne :

— pour *G. palpalis palpalis*

● approximation $\chi^2 = 75,261$ à 19 ddl, significatif au seuil 1 % (valeur critique 36,191)

● approximation $F = 3,962$ à 19 et 231 640,4 ddl, significatif au seuil 1 % (valeur critique 1,90)

— pour *G. palpalis gambiensis*

● approximation $\chi^2 = 46,342$ à 26 ddl, significatif au seuil 1 % (valeur critique 45,642)

● approximation $F = 1,782$ à 26 et 379 661,2 ddl, significatif au seuil 1 % (valeur critique 1,76)

3. Résultats

3. 1. MORPHOLOGIE DES PARAMÈRES

Nouvelles structures

Deux nouvelles structures non décrites auparavant sont observées sur les paramères (fig. 2). L'une est un pli

en forme d'entonnoir situé sur le côté externe de la base de la tête du paramère ; ce pli porte de petites soies et se déroule facilement en manipulant le paramère ; ce qui peut expliquer qu'il soit passé inaperçu. La seconde structure est interne et visible surtout dans le col et la tête du paramère ; c'est une bande axiale ou subaxiale de tissu, sans doute nerveux, qui se divise en autant de branches qu'il y a de soies apicales sur le talon de la tête.

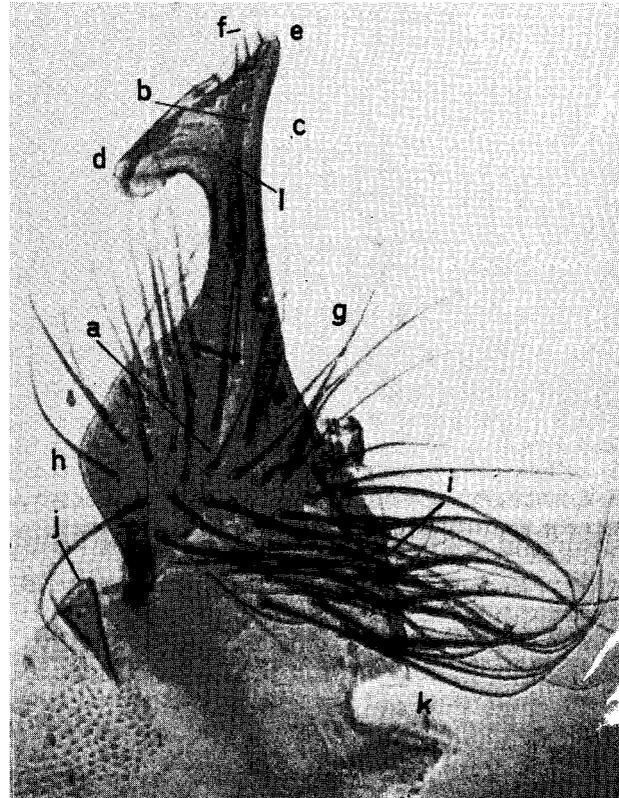


FIG. 2. — Caractères morphologiques d'un paramère (*G. p. gambiensis*) ;

a : corps du paramère, b : tête, c : col, d : pointe, e : talon, f : soie apicale, g : macrotriche, h : lobe externe, i : lobe interne, j : pli cilié en entonnoir, k : tache membraneuse, l : structure interne (nerveuse ?).

Morphological characters of an inferior clasper (*G. p. gambiensis*) ; a : body, b : head, c : neck, d : top, e : heel, f : apical bristle, g : macrotriche, h : external lobe (= hump 1 = shoulder), i : internal lobe (= hump 2), j : funnel-like ciliated fold, k : membranous area, l : internal structure (nervous ?).

Forme du corps du paramère

Il est facile de distinguer les individus appartenant à la sous-espèce *palpalis* — dont le corps du paramère porte un lobe externe en épaule carrée — des individus appartenant

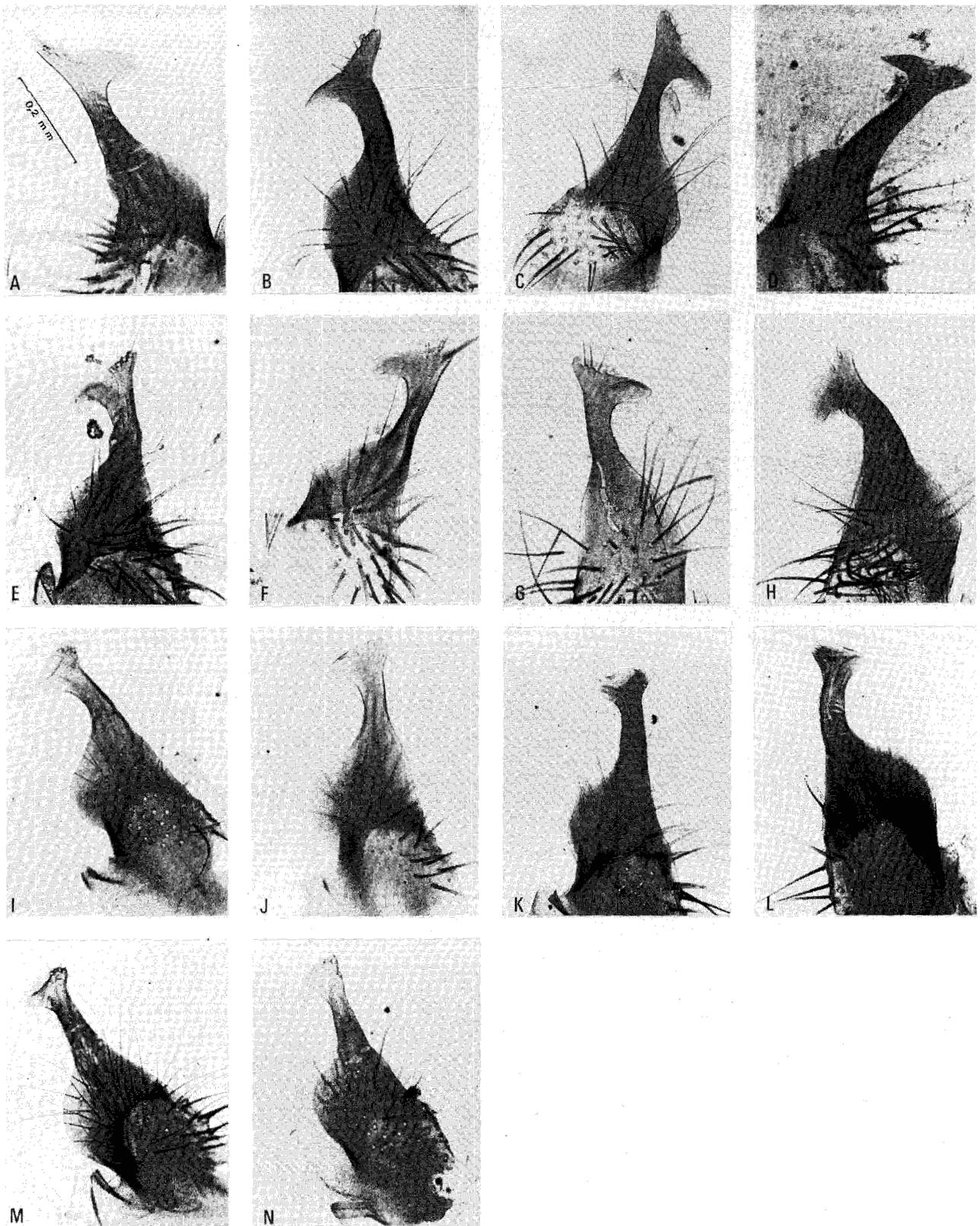


FIG. 3. — Paramères de *G. p. gambiensis* (A-H) et de *G. p. palpalis* (I-N).
Inferior claspers of G. p. gambiensis (A-H) and G. p. palpalis (I-N) from : A : Santidougou (1), B : Nériitié (2), C : Somone (6), D : Ziracoro (19), E : Koutiala (18), F : Houndé (24), G : Mankono (25), H : Voinjama (29), I : Vavoua (41), J : San Pedro (34), K : Bassari (42), L : Manoka (43), M : Bassila (47), N : Loudima (48). () : numéro de référence sur la carte (*reference number on the map*).

nant à la sous-espèce *gambiensis* – le lobe est en épaule tombante – et cela tout particulièrement lorsque les spécimens proviennent de localités éloignées du contact géographique entre les deux espèces. Cependant la forme du lobe externe est telle que l'on ne peut prendre des repères de mesure.

Forme de la tête du paramère

Il existe une nette variation clinale, difficile à mesurer, de la forme de la tête du paramère. Vers l'extrémité sud de l'aire de répartition de *G. p. palpalis*, la tête du paramère a la forme d'une spatule symétrique ; le volume de la tête et celui du talon se répartissent de façon grossièrement égale de part et d'autre de l'axe du col (fig. 3, I à N). La pointe se développe de plus en plus tandis que le talon demeure peu saillant lorsque les spécimens proviennent de localités de plus en plus au nord et à l'ouest de l'aire de répartition. Chez *G. p. gambiensis* (fig. 3, A à H)

la tête a plutôt la forme de l'ouverture évasée au sommet du col d'un vase ; elle n'est pas toujours symétrique ; la pointe est souvent plus proéminente que le talon.

3. 2. BIOMÉTRIE DES PARAMÈRES

Largeur du col

Le col est une partie du paramère qui parfois gonfle jusqu'à se déchirer sous l'effet du traitement à la potasse chauffée. Nous nous contentons donc de mesurer sa largeur dans sa partie la plus étroite sur les exemplaires intacts.

Pour faciliter l'analyse, nous utilisons le test non paramétrique de Kolmogorov-Smirnov. Les résultats pour les deux sous-espèces sont exposés sous forme de figures (fig. 4, A et B) qui permettent de comparer les échantillons deux à deux (différences significatives au seuil de $P = 0,05$). Comme le test n'est pas très puissant, cette

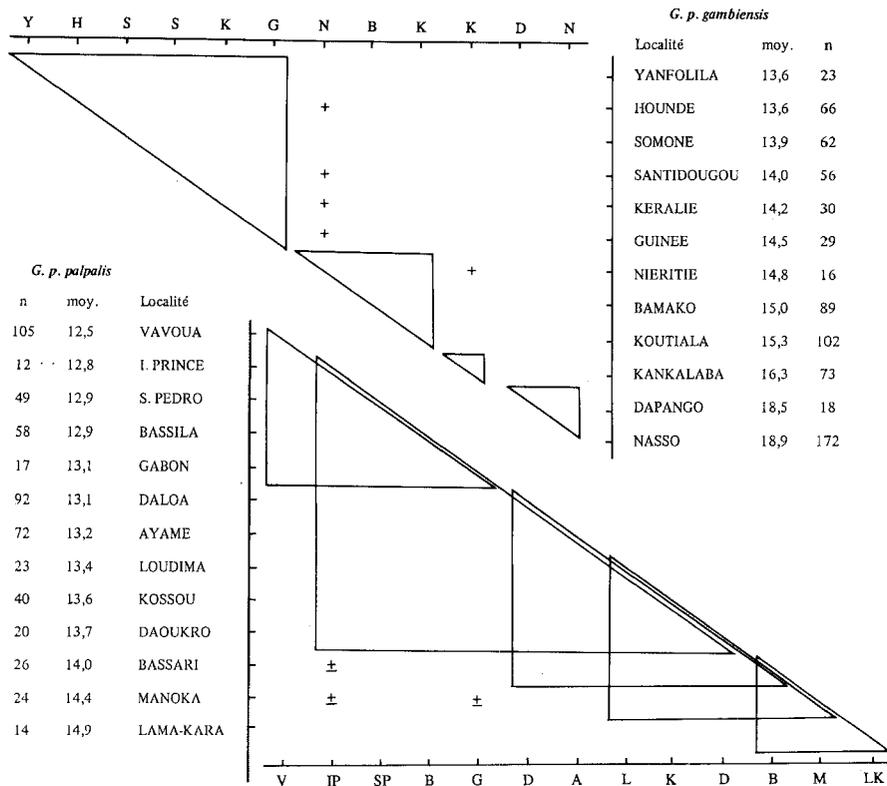


FIG. 4. — Comparaison, par le test de Kolmogorov-Smirnov, de la largeur du col des paramères des mâles ; échantillons collectés à travers les aires de répartition de *G. p. palpalis* (A) et de *G. p. gambiensis* (B). Les triangles renferment les valeurs qui (sauf quelques exceptions indiquées par « - ») ne diffèrent pas significativement au seuil de $P = 0,05$.

Kolmogorov-Smirnov test to compare the width of the neck of male inferior claspers ; samples collected through the distribution areas of G. p. palpalis and G. p. gambiensis. Triangles contain the values (except those indicated by « - ») not significantly different at $P = 0,05$.

forme de présentation permet de faire apparaître les quelques rares différences significatives parmi un ensemble de valeurs qui ne diffèrent pas entre elles ; ces dernières valeurs sont groupées à l'intérieur de triangles rectangles qui s'emboîtent plus ou moins les uns dans les autres.

Pour *G. p. palpalis*, les moyennes se groupent en cinq triangles et pour *G. p. gambiensis*, en quatre. Entre les deux sous-espèces existe un large chevauchement de leurs valeurs.

La largeur du col ne semble pas être associée étroitement à celle de la tête ; le coefficient de corrélation des rangs de Kendall pour 12 localités de l'aire de répartition de *G. p. gambiensis* ($= 0,030$) et pour 13 localités de l'aire de répartition de *G. p. palpalis* ($= 0,184$) est très loin d'être significatif.

Les soies de la tête du paramère

Le talon de la tête du paramère porte des soies dont la taille et le lieu d'implantation sont très variables chez *G. p. palpalis*. Ces soies sont plus ou moins serrées les unes contre les autres en un ou plusieurs groupes, alignées ou non. Il arrive rarement que l'une des soies soit de taille relativement énorme et encore plus rarement que cette

soie se trouve implantée en position basse sur le col. Dans le tableau I sont montrées les fréquences des paramères portant des soies fortes ou basses sur le col, ainsi que celles des paramères portant des soies fortes et basses à la fois. La proportion de soies anormales ne diffère pas entre sous-espèces. Il est cependant noté que dans la région de Bobo-Dioulasso une seule glossine portait une soie anormale sur 504 observées alors qu'à Houndé 11 sur 93 en portaient une.

Le nombre des soies sur la tête du paramère varie de un à sept (tabl. II) avec un maximum de fréquence très net pour le nombre trois suivi de près, chez *G. p. gambiensis*, par le nombre quatre, mais pour le nombre deux la fréquence est proportionnellement double de celle observée chez la première sous-espèce. Le test de Kolmogorov-Smirnov (fig. 5) montre que la répartition des fréquences du nombre de soies diffère significativement entre sous-espèces ($D = 0,08945$ pour une valeur tabulaire de $D_{0,05} = 0,06133$).

Les fréquences des combinaisons du nombre des soies portées par le paramère droit avec celui des soies du paramère gauche ne diffère pas de celles attendues du calcul des combinaisons théoriquement possible ($\chi^2_{[5]} = 3,53$). Ces derniers calculs ont été effectués pour les échantillons

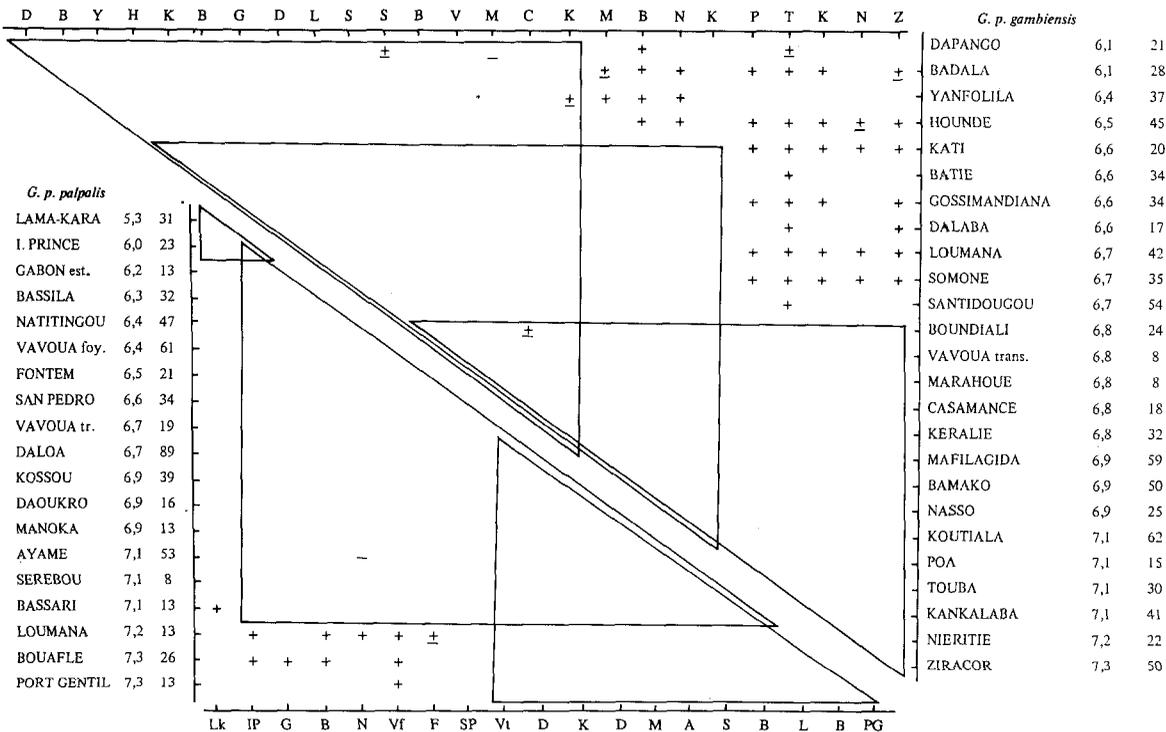


FIG. 5. — Comparaison, par le test de Kolmogorov-Smirnov, du nombre de soies sur la tête du paramère. *Kolmogorov-Smirnov test to compare the number of bristles on the head of inferior claspers.*

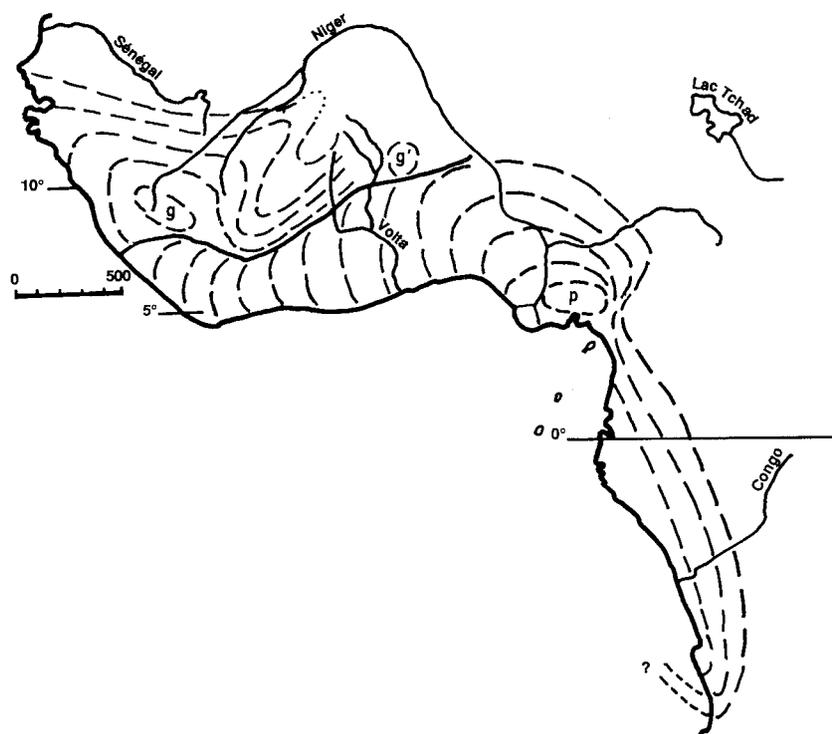


FIG. 6. — Esquisse des isophènes suggérée par les variations clinales de la largeur de la tête des paramères, à travers l'aire de répartition des deux sous-espèces de *G. palpalis*.
*Sketch of isophens suggested by the clinal variations of the width of the head of inferior claspers through the distribution areas of the *G. palpalis* subspecies.*

de plusieurs localités : nous en montrons un en exemple dans le tableau III pour l'échantillon d'Ayamé. Dans l'analyse, les effectifs trop faibles ont été regroupés comme il est indiqué par les lettres dans la dernière colonne du tableau.

Largeur de la tête du paramère

Les données statistiques concernant la largeur de la tête du paramère sont résumées dans les tableaux IV et V. Les moyennes sont classées par ordre décroissant de leur valeur dans deux groupes bien distincts, puisqu'il y a entre ces derniers un hiatus égal à la somme de l'étendue de leurs moyennes (environ 16,5 unités de mesure si l'on exclut l'échantillon minime de Daru).

Les moyennes classées en fonction de leur origine géographique forment deux groupes bien distincts : l'un (tabl. IV) groupe les moyennes des échantillons collectés de l'Angola au Libéria, l'autre (tabl. V) les moyennes des échantillons collectés du nord du Togo au Sénégal, y compris la partie nord de la Côte d'Ivoire et la quasi-totalité

de la Guinée et de la Sierra Leone. Dans la colonne réservée à la moyenne sont donnés également les groupements des valeurs de la moyenne qui ne diffèrent pas significativement au seuil de $P = 0,05$.

Le premier groupe, des valeurs inférieures, correspond au taxon actuellement dénommé *G. p. palpalis* et le second, des valeurs supérieures, au taxon *G. p. gambiensis*.

Dans le cas de *G. p. gambiensis*, les valeurs observées en Guinée et en Sierra Leone, bien que caractéristiques des formes *gambiensis* comparées à celles de *G. p. palpalis*, se détachent du reste des valeurs observées dans les autres pays, en particulier celles des pays septentrionaux de l'Afrique de l'Ouest.

4. Discussion

Dans ce travail, nous nous sommes limités à l'étude des paramères des mâles. Parmi les caractères morphologiques de ces pièces anatomiques, le nombre des soies por-

tées par la tête est le moins intéressant en raison de ses larges variations et du chevauchement des fréquences observées dans les deux sous-espèces.

Bien que variable en fonction de l'origine géographique des échantillons, la largeur du col, en son point le plus étroit, présente des valeurs qui s'échelonnent entre les extrêmes pratiquement identiques chez les deux sous-espèces.

Finalement, outre l'aspect du lobe externe du corps, en « épaulement tombant » chez *G. p. gambiensis* et en « épaulement carré » chez *G. p. palpalis*, le caractère le plus fiable et qui paraît suffisant pour distinguer les deux taxons est la largeur de la tête ; il présente aussi l'avantage de pouvoir être assuré avec assez de précision à l'aide d'un micromètre oculaire.

Les étendues observées sur les échantillons collectés dans des régions proches de la limite entre les aires de répartition des sous-espèces ne se recouvrent pas. Cependant, juste sur cette limite, des individus peuvent être capturés, qui présentent une largeur de tête intermédiaire entre celles des sous-espèces ; tel l'individu provenant du point de capture T2 sur le transect Seguela-Vavoua ; cette forme intermédiaire est très certainement un produit de l'hybridation entre les sous-espèces comme ceux que Gouteux et Millet (1984) ont pu observer en comparant à des hybrides obtenus au laboratoire, des individus capturés en Côte d'Ivoire, près de Katiola, à la limite des aires des sous-espèces.

Nous ne reprendrons pas ici la discussion sur la limite géographique entre les sous-espèces en relation avec la végétation, la paléoclimatologie et le réseau hydrographique déjà exposée dans notre article précédent (Challier *et al.*, 1983).

La répartition géographique des valeurs (fig. 1) données dans les tableaux IV et V où ces dernières sont rangées par ordre décroissant de la largeur de la tête des paramètres, indique qu'il existe une variation de type clinal ; elle suggère l'esquisse des isophènes (lignes d'égale expression d'un caractère croissant perpendiculairement les clines) montrée en fig. 6.

Pour *G. p. gambiensis*, les valeurs les plus basses se trouvent en Guinée et les plus élevées vers la limite septentrionale de l'aire de répartition de la sous-espèce. Dans la région de Dapango-Mango dans le nord du Togo, il existe un isolat géographique. Des enquêtes réalisées par l'auteur (Challier et Dedewanou, 1968) et Itard (1968) ont en effet montré que l'aire de répartition de *G. p. gambiensis* est entourée par celle de *G. p. palpalis* et de *G. tachinoides* (Challier *et al.*, 1983 ; carte de la fig. 7).

Pour *G. p. palpalis*, les valeurs élevées se trouvent au Cameroun (et secondairement en Angola) dans l'angle du fond du Golfe de Guinée là où Evens (1953) avait placé le

centre de dispersion des espèces du sous-genre *Nemorhina*. Les valeurs, en effet, vont en croissant de l'est vers l'ouest ; sans données du Nigeria, nous supposons que les isophènes s'incurvent, rendant compte d'un cline orienté nord-ouest vers le sud-est comme celui qu'ont observé Popham et Tenabe (1972) et qui affecte le nombre de soies de l'arista antennaire.

Du Cameroun à l'Angola, peu de données sont disponibles et les quelques valeurs observées ne permettent pas d'obtenir une esquisse bien valable ; nous sommes dans l'impossibilité de dire si les isophènes se succèdent *grossomodo* perpendiculairement à la Côte Atlantique comme en Afrique de l'Ouest ou s'ils sont orientés nord-sud. Le fait que la valeur observée en Angola est très élevée laisse plutôt penser à la seconde solution, celle qui est illustrée dans la fig. 6.

La situation actuelle des deux sous-espèces a été modelée par des événements paléo-écologiques majeurs au cours du Quaternaire. Nous avons déjà largement débattu (Challier *et al.*, 1983) du fractionnement de la population originelle de *G. palpalis* dont sont issues les deux sous-espèces. D'après Maley (1987), dans son article sur les refuges forestiers durant les périodes froides et arides au Quaternaire récent, il semble exister un consensus pour reconnaître trois régions principales ayant pu fonctionner comme refuges forestiers. Deux de ces refuges nous intéressent particulièrement : celui de Haute-Guinée qui occupe une aire comprenant l'est de la Guinée, le nord du Cameroun et l'ouest de la Côte d'Ivoire ; l'autre, situé dans le sud-ouest du Cameroun et l'ouest du Gabon (série des refuges Camerouno-gabonais). Ces deux refuges semblent bien correspondre aux points centraux minimaux des isophènes respectivement pour celui de *G. p. gambiensis* et celui de *G. p. palpalis*. Les isolats qui ont pu survivre dans les refuges forestiers pendant la période aride ont pu d'abord se différencier en sous-espèces (ou espèces parapatriques ?) et ensuite étendre leur aire de répartition à la faveur de la reconstitution de la forêt dans les espaces séparant les refuges ; le phénomène a dû avoir lieu vers 9 000- 10 000 BP.

Pendant les quelque milliers d'années de séparation des populations, quel niveau de différenciation ont pu atteindre les deux nouveaux taxons, subspéciation ou spéciation ?

Les relations entre les deux taxons qui se manifestent par l'hybridation stérile chez les mâles (Southern, 1981), l'étroitesse de la zone d'hybridation le long de la limite entre les aires de répartition et le hiatus séparant nettement les étendues de la largeur de la tête des paramètres avec variation clinale continue (Challier *et al.*, 1983), la distorsion du sex-ratio (Gouteux et Millet, 1984) militent en faveur de la spéciation. Notre opinion semble renforcée

par le fait que la situation observée entre les deux taxons considérés jusqu'à présent comme des sous-espèces de *G. palpalis* est tout à fait analogue à celle observée à la limite entre les aires de répartition de *G. p. palpalis* et de *G. fuscipes quanzensis* au Congo (étude en cours). Il existerait donc un processus d'hybridation stérile qui maintient les deux taxons en position sur une ligne d'affrontement dont le tracé est la résultante de l'action des facteurs écologiques, biotiques et abiotiques, sur *G. p. gambiensis*, une espèce des savanes sèches et des savanes humides et sur *G. p. palpalis*, une espèce de savane humide et de forêt en quelques millénaires. Que les populations isolées aient eu le temps d'atteindre à la spéciation en quelques millénaires n'est pas impossible ; Mayr (1974) a cité l'exemple des poissons Cichlidés du lac Nabugabo ; ce lagon a été séparé du lac Victoria, il y a cinq mille ans, par une barrière sableuse ; six espèces ont pu se former là ; le retrait des glossines dans des refuges forestiers relativement restreints serait comparable à l'isolement des petits groupes de poissons d'eau douce.

5. Conclusion

La largeur de la tête des paramères chez les mâles des sous-espèces de *G. palpalis* constitue un caractère suffisant pour déterminer les deux sous-espèces : *G. p. palpalis* et *G. p. gambiensis*.

La variation clinale du caractère de part et d'autre d'une zone d'hybridation très étroite ainsi que la production d'hybrides mâles entièrement stériles soulève le problème du statut taxinomique de ces deux taxons ; il serait fondé de considérer non pas deux sous-espèces mais deux espèces à part entière qui se sont formées au cours de la dernière période aride du quaternaire lorsque deux isolats sont apparus à partir d'une population unique *palpalis*.

L'étude morphologique a permis de bien cerner le problème du statut taxinomique des deux taxons ; des études génétiques et biomoléculaires permettraient de confirmer que *G. palpalis* et *G. gambiensis* sont deux bonnes espèces.

REMERCIEMENTS

Les auteurs renouvellent leurs plus vifs remerciements aux Docteurs A. de Barros Machado (Portugal), G.B. White (Grande-Bretagne), M. Coosemans (Belgique), Itard (I.E.M.V.T., France) ainsi qu'à leurs collègues, C. Lavessière, M. Eyraud, J.P. Eouzan et J.P. Gouteux.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 19 octobre 1988.

BIBLIOGRAPHIE

- CHALLIER (A.), 1973. — Ecologie de *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera-Muscidae) en savane d'Afrique occidentale. *Mém. ORSTOM, Paris*, 64, 274 p.
- CHALLIER (A.) et DEDEWANOU (B.), 1968. — Enquête sur les glossines du Nord-Togo (circonscriptions de Dapango et de Mango), du 12 au 24 mars 1968. Rapport O.C.C.G.E. Centre Muraz, n° 144/ENT, 21 p., multigr.
- CHALLIER (A.), EYRAUD (M.), LAFAYE (A.) et LAVEISSIERE (C.), 1977. — Amélioration du rendement du piège biconique pour glossines (Diptera, Glossinidae) par l'emploi d'un cône inférieur bleu. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 15 : 283-286.
- CHALLIER (A.), GOUTEUX (J.P.) et COOSEMANS (M.), 1983. — La limite géographique entre les sous-espèces *Glossina palpalis palpalis* (Rob.-Desv.) et *G. palpalis gambiensis* Vanderplank (Diptera : Glossinidae) en Afrique occidentale. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 21 : 207-220.
- CHALLIER (A.) et LAVEISSIERE (C.), 1973. — Un nouveau piège pour la capture des glossines (*Glossina* : Diptera, Muscidae) : description et essais sur le terrain. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 21 : 251-262.
- CHALLIER (A.) et LAVEISSIERE (C.), 1977. — La répartition des glossines en Haute-Volta. Carte à 1/2 000 000. Notice explicative n° 69, 34 p. O.R.S.T.O.M., Paris.
- EVENS (M.J.C.), 1953. — Dispersion géographique des glossines au Congo belge. Institut Royal Sciences Naturelles Belgique. Mémoires, deuxième série. Fasc. 48, 70 p.
- FORD (J.) et KATONDO (K.M.), 1976. — The distribution of tsetse flies (*Glossina*) in Africa 1973. Organization of African Unity-Scientific and Technical Research Commission (O.A.U./S.T.R.C.), 9 cartes.
- GOODING (R.H.), 1984. — Tsetse genetics ; a review. *Quaestiones Entomologicae*, 20 : 89-128.
- GOUTEUX (J.P.) et MILLET (P.), 1984. — Observations sur le contact entre *Glossina palpalis palpalis* (Rob. Desv., 1930) et *G. palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera), dans la région de Bouaké (Côte d'Ivoire). *Tropenmed. Parasit.*, 35 : 157-159.
- HEGH (E.), 1929. — Les tsetsets. Imprimerie Industrielle et Financière, Bruxelles. Ministère des Colonies, 742 p.
- HUXLEY (J.), 1942. — Evolution. The modern Synthesis. Allen and Unwin, London, 645 p.
- ITARD (J.), 1968. — Enquête entomologique dans la région des savanes (République du Togo). *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 21 : 375-385.
- ITARD (J.), 1973. — Revue des connaissances actuelles sur la cytogénétique des glossines (Diptera). *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 26 : 151-167.

- LAVEISSIERE (C.) et CHALLIER (A.), 1981. — La répartition des glossines en Côte d'Ivoire. Cartes à 1/2 000 000. Notice explicative n° 89, 33 p., O.R.S.T.O.M., Paris.
- LAVEISSIERE (C.) et TOURE (S.M.), 1982. — La répartition des glossines au Sénégal. Carte à 1/2 000 000. Notice explicative n° 93, 24 p., O.R.S.T.O.M., Paris.
- MACHADO (A. de Barros), 1954. — Révision systématique des glossines du groupe *palpalis* (Diptera). *Publ. cult. Co. Diam. Angola*, 22, 189 p.
- MALEY (J.), 1987. — Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. p. 307-334 in *Palaeoecology of Africa and the surrounding island.*, vol. 18, A. A. Balkema, Rotterdam.
- MAYR (E.), 1974. — Populations, espèces et évolution. Herman, Paris, 496 p.
- MOUCHET (J.), GARIOU (J.) et RAGEAU (J.), 1958. — Distribution géographique et écologique de « *Glossina palpalis palpalis* » Rob.-Desv. et « *Glossina fuscipes fuscipes* » Newst. au Cameroun. *Bull. Soc. Path. exot.*, 51 : 652-661.
- MULLIGAN (H.W.) (ed.) et POTTS (W.H.), 1970. — The African trypanosomiasis. Allen and Unwin Ltd., London, 950 p.
- NEWSTEAD (R.), 1910. — On three new species of the genus *Glossina* together with a description of the hitherto unknown male of *Glossina grossa* Bigot. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 4 : 368-375.
- NEWSTEAD (R.), 1911. — A revision of the Tsetse-Flies (*Glossina*), base on a study of the male genital armature. *Bull. ent. Res.*, 2 : 9-36.
- NEWSTEAD (R.), 1912. — On the characteristic of the newly discovered tsetse, *Glossina austeni* Newstead with descriptions of the genital armature of *Glossina fuscipleuris* Austen and *Glossina longipennis* Corti. *Bull. ent. Res.*, 3 : 355-360.
- PIRES (F.A.), 1948. — Subsídios para o estudo das glossinas das Colonias Portuguesas de Africa II : Contribuição para o estudo das glossinas de Angola. *Mocambique*, 53 : 133-146.
- POPHAM (E.J.) et TENABE (S.O.), 1972. — A preliminary investigation of subspecific variation in *Glossina palpalis* R.D. and *Glossina fusca* Walker (Diptera) in Nigeria. *Entomologist*, 105, 1312 : 251-255.
- ROBINEAU-DESVOIDY (J.B.), 1830. — Essai sur les Myodaires. *Mém. Math. Phys. présent. Acad. roy. Sc. p. div. Savants* (Paris), 2 : 389-390.
- RYAN (T.A.), 1960. — Significance tests for multiple comparison of proportions, variance and other statistics. *Psychological Bulletin*, 57 : 318-328.
- SOUTHERN (D.I.), 1981. — 14. Chromosome diversity in tsetse flies : 225-241, in *Insect Cytogenetics*, Symposia of the Royal Entomological Society of London : Number ten, edited by R.L. Blackman, G.M. Hewitt and M. Ashburner. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- VANDERPLANK (F.L.), 1949. — The classification of *Glossina palpalis*, including the description of new subspecies and hybrids. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A.)*, 18 : 69-77.
- ZUMPT (F.), 1935. — Zur Systematik der *Glossina palpalis* - grupp. *Arch. f. Schiffs- u. Tropen Hyg.*, 39 : 141-156.
- ZUMPT (F.), 1940. — Die Verbreitung der *Glossina palpalis* - Subspecies im Belgischen Kongogediet. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 33 : 136-149.