

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

III. Etat alimentaire d'une population ⁽¹⁾

Claude LAVEISSIERE *

RÉSUMÉ.

Dans un gîte de savane guinéenne, les pourcentages de *Glossina tachinoides* gorgées, capturées au filet, sont toujours très faibles. Ces pourcentages sont supérieurs pour les mâles qui sont activés par leur appétit sexuel. Dans les zones désertées par l'homme, donc très fréquentées par les antilopes, les pourcentages de mâles et de femelles gorgées sont respectivement maximum et minimum. Dans les lieux fréquentés par l'homme les glossines se nourrissent en grande partie sur reptiles et il semblerait que le régime alimentaire provoque une augmentation des besoins. Cela se reproduit dans tous les points de capture durant la saison froide, période pendant laquelle les antilopes sont moins disponibles.

Un fort pourcentage de glossines gorgées pourrait donc témoigner de la mauvaise qualité de l'alimentation. Le pourcentage de glossines au stade intermédiaire en relation avec les températures, reflète par contre les besoins de l'insecte.

Dans la zone où vient d'être étudiée *G. tachinoides* la nourriture est en quantité suffisante pour satisfaire, en toute saison, les besoins quantitatifs des populations; cependant les variations saisonnières de régime, dépendant de la disponibilité des hôtes et facilitées par l'opportunisme de cette espèce, si elles lui permettent de subsister, provoquent un accroissement de ses besoins sur le plan qualitatif.

MOTS CLÉS : Glossines — Nutrition.

ABSTRACT.

In Guinea savannah, percentages of active gorged *G. tachinoides* are always very low. The percentages of gorged females are lower than those of males which are activated by their sexual behaviour. In isolated parts of fringing forest where antelopes are numerous, proportions of gorged males and females are maximum and minimum respectively. In places where men have made the bovids run away, tsetse flies mainly feed on reptiles and it would seem that this feeding habit results in increasing needs, catches including more gorged *Glossina*. This happens again in all catching points during cold season when antelopes are less available.

Thus a high percentage of gorged *Glossina* could be a sign of bad quality of the alimentation. On the other hand, percentage of *Glossina* in intermediate stage, in relation with temperature, gives indications on their actual needs.

In the climatic zone we study *G. tachinoides* the amount of food is sufficient for the populations but the seasonal variations of the feeding habits which depend on the availability of hosts and which is made easier by the opportunism of this species, if they allow the tsetse flies to survive, involve a qualitative increase of their needs.

KEY WORDS : Tse-tse flies — Nutrition.

(1) Ce travail fait partie d'une série d'articles consacrés à l'écologie de *Glossina tachinoides* en savane guinéenne. Il a bénéficié d'une subvention de l'Organisation Mondiale de la Santé. Les précédentes parties ont paru in : *Cah. ORSTOM sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIV, n° 3 et 4, 1976.

* Entomologiste médical, Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E. — B.P. 171 Laboratoire d'Entomologie du Centre Muraz, Bobo Dioulasso (Haute-Volta).

1. INTRODUCTION.

L'état alimentaire d'une population c'est à dire la répartition des mâles et des femelles d'après leur degré de réplétion, peut-il donner des indications utiles sur les plus ou moins grandes difficultés que rencontrent les tsésés pour se nourrir et par conséquent peut-il en partie permettre d'expliquer les variations saisonnières d'une population ?

Nous avons montré dans la précédente publication (Laveissière & Boreham 1976) que *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, est une glossine opportuniste adaptant son régime alimentaire selon la densité de ses hôtes et ne s'inféodant à un hôte unique qu'exceptionnellement. Nous avons aussi montré que les reptiles, en savane humide, jouent un rôle important dans l'alimentation de cette glossine. Aussi avons-nous essayé de savoir, par l'étude de l'état alimentaire si, au cours de l'année, existent des périodes de disette pouvant induire des baisses de densité de population.

2. MÉTHODES.

Cette étude porte sur des individus capturés au filet entre mars 1973 et juin 1974, le long de la galerie forestière bordant la Léraba (5°06' W — 10°08' N) en zone de savane guinéenne.

Nous avons classé les glossines en trois groupes :

— les « gorgées » dont l'intestin rempli de sang distend suffisamment le tégument abdominal pour que l'on puisse repérer ces individus sans dissection. Dans cette catégorie nous n'avons pas tenu compte des glossines dont l'intestin contenait du sang encore frais d'homme ou de « primate indéterminé » car, nous l'avons signalé (Laveissière & Boreham, *loc. cit*) ces repas ont été pris sur captureurs durant les heures de travail. Ces glossines ont été classées avec les affamées.

— les « intermédiaires », glossines qui n'ont dans le tube digestif qu'une petite quantité de sang digéré, quantité insuffisante pour être étalée sur papier filtre en vue de la détermination de l'origine du repas. L'expérience nous a montré qu'il est difficile de distinguer les glossines au stade intermédiaire par la méthode habituelle (observation de l'abdomen par transparence); un grand nombre de mâles, après dissection, ont été classés dans la catégorie des affamés alors que par transparence leur abdomen présentait une plage obscure vers l'hypopygium; cette plage sombre n'était due qu'au refoulement des viscères par le gonflement du

jabot. La recherche des lieux de repos nocturnes effectuée à cette époque nécessitant le lâcher du plus grand nombre possible d'individus, nous n'avons pas disséqué les mâles. L'étude du stade intermédiaire a été faite uniquement sur les femelles réservées pour la détermination de l'âge physiologique.

— les « affamées », glossines dont l'intestin moyen est presque ou totalement vide et dont l'intestin postérieur contient encore les résidus du dernier repas.

3. RÉSULTATS.

3.1. Glossines gorgées.

3.1.1. EFFECTIFS CAPTURÉS.

Entre mars 73 et juin 74 ont été capturés au filet 43 183 mâles et 34 285 femelles parmi lesquels on comptait respectivement 257 et 78 individus gorgés, soit en pourcentage 0,595 et 0,228 %.

Le test du χ^2 de Pearson montre une différence très significative entre les deux proportions : celle des mâles est supérieure à celle des femelles.

Le test des « corrélations des rangs de Kendall » fait apparaître une corrélation négative nette entre les effectifs mensuels de mâles capturés (dans l'ensemble des points de captures) et la proportion des mâles gorgés ($t = 0,75758$, $p < 5\%$ pour $N = 12$; voir tabl. III, colonnes J et K).

La corrélation est très nette, aussi, entre les effectifs de captures et les pourcentages de femelles gorgées ($t = 0,57576$, $p < 5\%$ pour $n = 12$; voir tabl. III, colonnes G et H).

Cela signifie qu'au cours de l'année on capture d'autant plus d'individus de *G. tachinoides* gorgés que les effectifs capturés sont plus faibles.

3.1.2. VARIATIONS ENTRE LIEUX DE CAPTURE.

Dans le tableau I sont portés les effectifs capturés dans deux types de gîtes le long de la Léraba : le gîte 1 est peu éloigné du campement de pêcheurs et de notre station; les gîtes 2 et 4 en sont très éloignés et fréquentés presque uniquement par les captureurs.

Chez les mâles, la proportion de gorgés est significativement plus grande dans les gîtes 2 et 4 que dans le gîte 1 ($\chi^2 = 14,6794$, $ddl = 1$ $p < 1\%$). Par contre, dans le gîte 1, la proportion de femelles gorgées est plus importante que dans les deux autres ($\chi^2 = 7,3405$, $ddl = 1$, $p < 1\%$).

TABLEAU I. — Proportions de *G. tachinoides* capturées gorgées selon le point de capture, le sexe et la saison.

Sexe	Saison	Gîte 1			Gîtes 2 + 4			TOTAL		
		Capturés	Nombre de gorgés	Gorgés %	Capturés	Nombre de gorgés	Gorgés %	Capturés	Nombre de gorgés	Gorgés %
Mâles	Humide (J.A.S.)	4 295	11	2,56	4 461	21	4,71	8 756	32	3,65
	Froide sèche (N.D.J.F.)	968	7	7,23	1 449	28	19,32	2 417	35	14,48
	Chaude (M.A.M.)	1 060	8	7,55	2 001	20	9,99	3 061	28	9,15
	TOTAL	6 323	26	4,43	7 911	69	8,72	14 234	95	6,67
Femelles	Humide (J.A.S.)	3 506	18	5,13	3 229	4	1,24	6 735	22	3,27
	Froide sèche (N.D.J.F.)	676	13	19,23	943	2	2,12	1 619	15	9,26
	Chaude (M.A.M.)	783	11	14,42	1 025	0	0	1 788	11	6,15
	TOTAL	4 945	42	8,49	5 197	6	1,15	10 142	48	4,73

3.1.3. VARIATIONS SAISONNIÈRES.

Pour chaque type de gîte nous portons dans le tableau I les pourcentages de glossines gorgées capturées durant les trois saisons principales déterminées comme suit :

- Saison chaude : mars, avril, mai.
- Saison des pluies : juillet, août et septembre.
- Saison froide et sèche : novembre, décembre, janvier et février.

Il apparaît que :

— Chez les mâles le pourcentage total d'individus gorgés est maximum durant la saison froide; il décroît en saison chaude et atteint un minimum en saison humide. Les variations sont identiques dans les gîtes 2 et 4 tandis que dans le gîte 1 la fraction de gorgés capturés en saison froide est légèrement inférieure à celle de la saison chaude.

— Chez les femelles, malgré les faibles effectifs obtenus dans les gîtes 2 et 4, on retrouve les mêmes variations saisonnières avec un maximum de gorgés en saison froide.

3.2. Glossines au stade intermédiaire.

Cette étude n'a été faite que sur les femelles capturées au gîte 1 (tabl. II).

La comparaison des répartitions saisonnières des femelles entre les trois stades (gorgé, intermédiaire et affamé) montre une différence très significative. Le pourcentage de femelles au stade intermédiaire est au maximum durant la saison chaude et minimum durant la saison des pluies.

Il n'y a aucune corrélation entre les pourcentages de femelles au stade intermédiaire et les effectifs des captures mensuelles ou le pourcentage de gorgées (voir tabl. III, col. G, H et I).

3.3. Influence des facteurs externes.

Nous avons essayé de mettre en évidence une relation entre les pourcentages d'individus gorgés ou au stade intermédiaire et chacune des principales composantes climatiques relevées sous abri dans la galerie forestière (tabl. III).

TABLEAU II. — Effectifs de femelles gorgées, intermédiaires et affamées capturées dans le gîte 1, selon les saisons (pourcentages entre parenthèses).

Saison	Effectif Capturé	Gorgés	Intermédiaires	Affamées	Comparaison statistique
Humide (J.A.S.)	3 506	18 (5,13)	267 (7,62)	3 221 (91,87)	$\chi^2 = 58,6546$ ddl = 4 P < 1 ‰
Froide (N.D.J.F.)	676	13 (19,23)	73 (10,80)	590 (87,28)	
Chaude (M.A.M.)	763	11 (14,42)	112 (14,68)	640 (83,88)	

TABLEAU III. — Pourcentages de *G. tachinoides* gorgées ou intermédiaires et composantes climatiques (effectifs entre parenthèses).

Mois	Facteurs climatiques (moyenne mensuelle)					Déficit de saturation mb	Femelles (gîtes 1)			Mâles (Σ des gîtes)		
	Maximum °C	Minimum °C	Amplitude °C	Evaporation mm	H.R. Minimum %		Capturées	Gorgées ‰	Intermédiaires %	Capturés	Gorgés	Nourris sur reptiles %
Juillet 73	30,2	22,5	7,8	1,2	68	13,1	1 040	6,73 (7)	10,87 (113)	3 545	4,23 (15)	20,00 (3)
Août	29,2	22,2	7,0	0,9	72	11,3	1 433	5,58 (8)	8,72 (125)	6 735	3,56 (24)	16,67 (4)
Septembre	28,8	22,1	6,7	0,9	69	12,8	1 033	2,90 (3)	2,81 (29)	2 474	1,21 (3)	0 (0)
Octobre	31,2	22,6	8,7	1,4	61	18,5	1 123	8,90 (10)	11,22 (126)	2 990	5,69 (17)	47,08 (8)
Novembre	34,6	15,1	19,4	2,5	32	33,4	254	27,56 (7)	11,42 (29)	1 263	9,50 (12)	66,67 (8)
Décembre	31,8	10,1	21,7	2,8	21	35,4	195	15,38 (3)	9,74 (19)	924	17,32 (16)	75,00 (12)
Janvier 74	31,4	11,6	19,7	3,4	19	34,3	59	33,89 (2)	5,08 (3)	650	15,38 (10)	20,00 (2)
Février	35,7	15,0	20,7	4,5	18	44,0	168	5,95 (1)	13,10 (23)	1 545	5,18 (8)	12,50 (1)
Mars	35,2	21,1	14,1	3,0	56	19,9	143	27,97 (4)	9,09 (13)	1 736	9,22 (16)	31,25 (5)
Avril	37,2	24,2	12,9	2,5	38	35,5	331	12,08 (4)	22,96 (76)	2 111	7,11 (15)	33,33 (5)
Mai	35,2	23,1	12,0	2,3	46	30,0	289	10,38 (3)	7,96 (23)	1 081	10,18 (11)	36,36 (4)
Juin	31,6	22,9	8,6	1,6	65	16,4	457	15,32 (7)	7,22 (33)	656	10,67 (7)	42,86 (3)
Colonne	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L

3.3.1. FEMELLES GORGÉES.

Pour toutes les analyses qui suivent, nous avons utilisé le test des « corrélations des rangs de Kendall » en faisant correspondre les pourcentages aux valeurs du facteur climatique, rangées par ordre croissant.

Il existe une corrélation significative ($p < 5\%$) entre le pourcentage des femelles gorgées capturées chaque mois et :

— l'humidité relative minimum : le pourcentage croît lorsque celle-ci décroît;

— l'évaporation journalière : le pourcentage croît avec l'évaporation;

— l'amplitude thermique : le pourcentage et l'amplitude varient dans le même sens.

Il n'existe pas de corrélation avec les températures maximum ou minimum ou le déficit de saturation.

3.3.2. FEMELLES AU STADE INTERMÉDIAIRE.

Il existe une corrélation significative entre le pourcentage de femelles au stade intermédiaire et les maximum de température. Le pourcentage augmente lorsque les maximum s'élèvent.

Il n'y a aucune corrélation avec les autres caractéristiques du climat.

3.3.3. MALES GORGÉS.

Il existe une corrélation entre le pourcentage de mâles gorgés dans l'ensemble des gîtes et :

— l'humidité relative minimum : corrélation négative;

— l'évaporation journalière : corrélation positive.

— l'amplitude thermique : corrélation positive.

Les pourcentages de mâles et de femelles capturés gorgés sont donc influencés par les mêmes composantes climatiques.

3.4. Influence du régime alimentaire.

On trouve une corrélation très nette entre les pourcentages de mâles gorgés capturés et la fraction de ces mâles nourris sur reptiles (tabl. III, col. J et K). Ainsi, dans les captures mensuelles, la proportion de mâles gorgés est d'autant plus grande qu'une plus grande proportion d'entre eux s'est nourrie sur reptiles.

On retrouve la même situation en comparant les captures faites entre les deux types de gîtes. Là où la proportion de glossines nourries sur reptiles est plus grande on capture plus d'individus gorgés mâles ou femelles (tabl. IV).

DISCUSSION.

Dans la fraction de population gorgée récoltée au filet, les mâles sont toujours plus nombreux que les femelles. Après un repas ces dernières ont moins tendance à se présenter sur le capteur que les mâles. Des essais limités de capture-marquage-recapture de *G. tachinoides* nourries sur chèvre le prouvent : pour 36 mâles recapturés dans les 2 jours suivant le repas on ne compte que 5 femelles. Plus que la recherche de nourriture il semble donc que c'est l'appétit sexuel qui augmente l'activité des mâles et par là même la probabilité de rencontre avec le capteur, hypothèse déjà émise par GRUEL 1975.

TABLEAU IV. — Pourcentages de glossines capturées gorgées et gorgées sur reptiles dans deux types de gîtes — Mars 1973 à mai 1974 (effectifs entre parenthèses).

Point de capture	Mâles			Femelles		
	Capturés	Gorgés ‰	Gorgés sur reptiles ‰	Capturées	Gorgées ‰	Gorgées sur reptiles ‰
1 + 5	22 572	4,52 (102)	1,02 (23)	19 351	2,89 (56)	0,78 (15)
2 + 4	14 761	8,40 (124)	2,85 (42)	10 549	0,95 (10)	0,38 (4)

Malgré les faibles effectifs de glossines gorgées obtenues tout au long de l'année peut-on trouver une relation entre l'état alimentaire des échantillons capturés et celui des populations ?

Une population bien nourrie est une population dont les besoins sont quantitativement satisfaits. L'état alimentaire des populations de *G. tachinoides* dépendra donc de la disponibilité de ses hôtes. Par échantillonnage au filet les pourcentages d'individus gorgés seront d'autant plus grands que l'activité sera grande, que la digestion sera longue et que les hôtes seront plus disponibles. La disponibilité des antilopes durant la saison froide est réduite mais la capacité d'adaptation de *G. tachinoides* lui permet de se nourrir pour une grande part sur les reptiles (Laveissière et Boreham, *loc. cit.*). En saison chaude au contraire les antilopes se réfugient dans la galerie et offrent une masse de nourriture abondante et facilement accessible. Donc on peut estimer *a priori* que l'opportunité de *G. tachinoides* lui permet en toute saison de trouver les rations nécessaires à sa survie. Entre la saison froide et la saison chaude seuls varient les facteurs activité et digestion. Or l'influence de ces deux facteurs est contradictoire (en saison froide le taux d'activité est faible et la digestion lente, en saison chaude l'activité est élevée et la digestion rapide. Les pourcentages de glossines gorgées sont respectivement fort et faible). Il n'est donc pas possible de rapporter à la population les résultats obtenus par échantillonnage à la main.

L'état alimentaire d'une population naturelle peut être estimé indirectement par l'analyse de certains caractères biologiques de *G. tachinoides* et des comportements respectifs de la glossine et de ses hôtes.

Nash (1936) a montré que la longévité de *G. tachinoides* est plus grande en saison froide qu'en saison chaude. La durée de vie de la glossine dépend des maximum de températures. Les pourcentages d'individus capturés au stade intermédiaire sont eux aussi en relation avec ces composantes du climat. Ils traduisent les besoins de la glossine : faibles en saison froide, élevés en saison chaude. Durant la saison froide l'allongement de la vie de la glossine ne peut avoir lieu que si elle peut se nourrir suffisamment. Ses besoins, très réduits du fait du ralentissement du métabolisme, sont certainement satisfaisants : les antilopes encore dispersées sont en grande partie remplacées par les reptiles. En saison chaude le raccourcissement de la durée de vie ne peut être imputé au manque de nourriture malgré des besoins élevés : les antilopes se sont réfugiées dans la galerie à proximité des glossines. En saison des pluies la clémence du climat permet la dispersion des glossines augmentant les chances de rencontre avec les mammifères.

Au cours de l'année nous assisterons donc à une variation des besoins quantitatifs de l'insecte, variations sous la dépendance du climat. Mais il est certain que ces besoins peuvent être satisfaits. Le facteur nourriture ne serait peut-être pas le facteur le plus important dans la régulation des populations du moins dans un gîte tel que celui où nous travaillons. L'opportunité de *G. tachinoides* lui permet toujours de trouver les relations nécessaires.

Si en toute saison les glossines sont bien nourries quelle est l'origine des variations des pourcentages de gorgées ?

La corrélation existant entre pourcentage global de gorgées et pourcentage de gorgées sur reptiles peut avoir une signification importante si l'on se réfère aux travaux de Weitz & Buxton (1953) et de Jackson (1949). Pour les premiers la vitesse de digestion varie selon la nature de l'hôte. Pour Jackson le sang de reptile coagulerait plus vite que le sang de mammifère et bloquerait le proventricule (du moins chez *G. morsitans*), les glossines du groupe *palpalis* auraient une meilleure digestion grâce à des glandes salivaires plus volumineuses.

Si le sang de reptile qui constitue de 54 à 67 % des repas a tendance à s'éliminer moins rapidement du jabot de la glossine, les chances de capture d'une glossine ainsi nourrie sont plus fortes (d'autant plus fortes que les basses températures ralentissent la digestion) que celles de capturer en saison chaude une glossine nourrie sur mammifère. Cependant il est aussi possible que la sensation de faim ne soit pas entièrement assouvie au cas où les reptiles ne fourniraient pas la quantité de sang nécessaire pour remplir le jabot.

On peut aussi penser que les reptiles ne satisfont pas qualitativement les besoins de la glossine, celle-ci étant obligée de prendre rapidement un deuxième repas.

CONCLUSION.

L'interprétation des pourcentages de glossines gorgées capturées au filet reste assez délicate et les résultats obtenus sur des échantillons ne peuvent être rapportés à une population qu'avec circonspection. La capture de ces individus est sous la dépendance de nombreux facteurs biotiques et abiotiques dont il est difficile d'apprécier le rôle respectif et parmi lesquels on ne peut distinguer de facteur prédominant.

L'état alimentaire d'une population dépend surtout des besoins des individus qui la composent et de la disponibilité des hôtes. Ces besoins et l'accessibilité des hôtes sont eux-mêmes directement liés au climat.

Les besoins nutritifs de *G. tachinoides* en saison froide, relativement restreints eu égard aux conditions climatiques supportables sont largement satisfaits malgré la faible disponibilité des antilopes. A cette période de l'année la glossine a à sa disposition les reptiles qui peuvent offrir des rations suffisantes mais peut-être qualitativement déficientes obligeant l'individu à reprendre rapidement un deuxième repas. En saison chaude les besoins de *G. tachinoides* augmentent du fait des hautes températures mais la présence des antilopes dans la galerie forestière au moment des heures d'activité de la glossine lui permet de subsister.

Dans un gîte de savane guinéenne peu influencé par l'homme les populations de *G. tachinoides* ont à leur disposition suffisamment de nourriture tout au long de l'année. La capacité d'adaptation de cette espèce lui permet de trouver les moyens de subsister même si en changeant son régime elle accroît ses besoins. Dans ces conditions le facteur nourriture ne serait peut-être pas un facteur important dans la régulation des populations.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M
le 17 mai 1977

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- GRUVEL (J.), 1975. — Nutrition de *Glossina tachinoides* W. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.*, 28 : 49-60.
- JACKSON (C.H.N.), 1949. — The biology of tsetse flies. *Biol. Rev.*, 24 : 174-199.
- LAVEISSIÈRE (C.) & BOREHAM (P.F.L.), 1976. — Ecologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, en savane humide de l'Afrique de l'Ouest. I. Préférences trophiques. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. et Parasitol.*, vol. XIV, n° 3, 187-200.
- NASH (T.A.M.), 1936. — The relationship between the maximum temperature and the seasonal longevity of *Glossina submorsitans* Newst. and *G. tachinoides* Westw., in Northern Nigeria. *Bull. Ent. Res.*, 27 : 273-279.
- WEITZ (B.) & BUXTON (P.A.), 1953. — The rate of digestion of blood meals of various haematophagous arthropods as determined by the precipitin test. *Bull. Ent. Res.*, 44 : 445-450.