

Vie pré-imaginale de *G. tachinoides* W., larve libre, pupaison, lieux de ponte (II)

par J. GRUVEL (*)

RESUME

La larve libre a une vie brève. Elle s'immobilise et se transforme en pupa là où les conditions sont les plus favorables à la pupaison qui lui succède. Cependant l'action sur les pupes de facteurs externes, abiotiques (température, humidité) et biotiques (prédateurs, parasites, germes pathogènes), modifie la durée de pupaison et les taux d'éclosion. Dans les lieux de ponte, un équilibre de ces conditions favorables se maintient le plus souvent, mais il peut parfois être rompu, ce qui détermine alors une mortalité en pupes entraînant une diminution appréciable de la densité des populations adultes à venir.

CONSIDERATIONS GENERALES

Les pontes des larves de glossines semblent, selon la majorité des auteurs, se situer dans l'après-midi (10; 6). Les étapes de la vie de la larve dans le milieu extérieur ont été précisées par FINLAYSON (14) qui observe, ainsi que de nombreux auteurs, que la durée totale de l'évolution est affectée par les conditions environnantes. Les facteurs agissant sur le comportement de la larve sont :

- la texture du sol; les larves s'enfouissent plus facilement dans du sable grossier que du sable fin (28);
- la lumière; l'enfouissement résulte d'un phototropisme négatif (9, 31);
- la température; les larves pénètrent d'autant plus facilement dans le sol que la température extérieure est plus élevée (8);
- l'humidité; les larves s'orientent vers une humidité élevée (28, 2, 14).

Les différentes phases de l'évolution de la pupa de glossine ont été précisées chez *G.m. submorsitans* par POTTS (32), puis par BURSELL (7). La durée du stade pupal varie en raison inverse de la température, dans les limites compatibles avec la vie, selon la formule indiquée par GLASGOW (18) :

$$\frac{1}{0,0323 + 0,0028 (t-24)}$$

Cette formule n'est qu'approchée et ne met pas en évidence la différence qui existe entre les durées de pupaison des mâles et des femelles; différence qui pour des pupes de *G. tachinoides* maintenues à 25° est en moyenne de 3 jours. Au cours de la pupaison, le poids des pupes diminue jusqu'à l'éclosion. Cette diminution de poids est due à des pertes d'eau (12, 23, 6). Elle est d'autant plus importante que l'humidité ambiante est plus basse et ce dernier auteur a montré que les pertes par deshydratation sont plus élevées au stade larvaire de la pupa. L'humidité joue ainsi un rôle déterminant sur les éclosions; à température constante (24°), les taux d'éclosion de *G. tachinoides* passent de 100

(*) Laboratoire de Farcha, B.P. 433, N'Djamena, Tchad.

à 86 p. 100 lorsque l'humidité décroît de 88 à 44 p. 100 (12).

Dans la nature, les endroits où les femelles déposent leur larve sont le plus souvent situés dans les habitats normaux des adultes. Ils présentent les caractéristiques générales suivantes :

- protection d'une insolation intense par des feuillages plus ou moins élevés, des plantes basses, des troncs abattus, des cavités naturelles du sol ou des arbres;
- un sol meuble en surface, souvent piétiné par les animaux et recouvert de feuilles, reposant sur un substrat profond plus humide.

Les lieux de ponte sont ainsi localisés selon la protection végétale (15, 3, 4, 5), selon la nature du sol (28, 25) où l'humidité au niveau des pupes est comprise entre 48 et 84 p. 100. Les conditions favorables à la pupaison peuvent être modifiées par les variations climatiques saisonnières qui expliquent les changements de lieux de pupaison et déterminent des mortalités des pupes, ou par noyade, ou par dessiccation.

Des facteurs biotiques sont souvent la cause de la baisse des taux d'éclosions.

Des germes pathogènes mortels tels que *Absidia repans* J. Tiegh et *Penicillium lilium* Thom. provoquent parfois certaines formes d'altération des pupes (35). Mais ce sont parmi ces facteurs biotiques, surtout des invertébrés et vertébrés qui causent le plus de dommages aux pupes. Une longue liste des ennemis naturels des glossines a été donnée par D. JENKINS (24) en 1964. Parmi eux, quelques prédateurs et parasites sont à retenir en raison de l'intensité et de la fréquence de leur action.

— Les principaux prédateurs de pupes appartiennent aux Invertébrés : Hyménoptères *Formicidae* (13, 26, 16, A. ROGERS, non publié, 1974) et Coléoptères (15, 30). Quelques Vertébrés, pintades et francolins (11) ainsi que musaraignes et mangoustes, pourraient exercer un certain rôle prédateur (33, 34).

— Les parasites les plus fréquemment signalés dans les pupes de glossines sont des Hyménoptères *Eulophidae* (g. *Syntomosphyrum*), *Mutillidae* (g. *Mutilla*) et des Diptères *Bombyliidae* (g. *Thyridanthrax*).

ETUDE DES STADES PRE-IMAGINAUX DE *G. TACHINOIDES* W.

Les observations relatives aux stades préimaginaux de *G. tachinoides* ont été effectuées à la Réserve de Kalamaloué (*) et à l'élevage maintenu au Laboratoire de Farcha. Elles examinent successivement le comportement de la larve libre, les aspects physiologiques et écologiques de la pupaison.

I. LARVE LIBRE

En élevage, le maximum des pontes de *G. tachinoides* est enregistré au début de l'après-midi, entre 14 et 16 heures. Le comportement des larves est influencé par la lumière ambiante et par l'humidité du substrat sur lequel elles sont déposées.

A partir d'un certain seuil d'intensité lumineuse qui n'a pu être précisé, les larves montrent un phototropisme négatif.

Pondues sur du sable sec ou saturé d'eau, les larves restent en surface et se déplacent pendant parfois plusieurs heures avant de se transformer en pupes. Placées sur une couche de sable sec de 2 à 3 cm d'épaisseur recouvrant un fond sableux mouillé, les larves s'enfouissent immédiatement et les pupes peuvent être trouvées moins d'une heure après, incrustées dans la surface du sable humide. Les larves refusent ainsi un substrat ou trop sec, ou trop humide. La durée de la vie larvaire est abrégée lorsqu'elles peuvent se placer dans une hygrométrie convenable, optimale, perceptible à travers quelques centimètres de terrain sec, à la limite des couches profondes saturées qu'elles ne peuvent d'ailleurs pas pénétrer en raison de leur compacité.

Le comportement des larves vis-à-vis de l'humidité du sol se retrouve dans les conditions naturelles et explique la dispersion ou la concentration des pupes, ainsi que les variations de leur profondeur d'enfouissement selon les saisons ou la nature du terrain.

(*) Voir description dans la publication précédente.

II. PUPES ET PUPAISON

1. Poids des pupes

A la formation, le poids des pupes de *G. tachinoides* obtenu au laboratoire varie sensiblement; sur 171 pupes pesant de 10,5 à 22,5 mg, le poids moyen est de 16,77 mg \pm 0,28.

Une différence semble exister entre le poids des pupes mâles et celui des pupes femelles, puisque d'une part les femelles adultes sont légèrement plus grandes que les mâles et que, d'autre part, les poids moyens des pupes de moins de 24 heures apparaissent plus élevés pour les femelles que pour les mâles. Les pesées effectuées montrent qu'au premier jour les pupes mâles pèsent 14,92 mg \pm 1,82 avec des maximums de 21,7 mg et des minimums de 10,5 mg et que les pupes femelles pèsent 15,27 mg \pm 1,85 avec des écarts allant de 11,3 mg à 21,2 mg. Ces poids ne diffèrent pas significativement l'un de l'autre; la séparation des sexes par pesée des pupes de même âge s'avère ainsi irréalisable.

Les poids d'un lot de pupes ont été suivis chaque jour pendant toute la durée de pupaison. On a ainsi observé, dans les conditions de laboratoire, des différences de 2,96 mg pour les pupes mâles et de 2,75 mg pour les pupes femelles entre la première et la dernière pesée. En étudiant les variations quotidiennes des poids des pupes ayant donné des mâles et de celles ayant donné des femelles, les calculs statistiques indiquent qu'au cours de la pupaison les poids des pupes diffèrent d'une manière hautement significative et que les variations de poids des pupes mâles et des pupes femelles n'ont aucune différence significative.

2. Durées de pupaison

L'estimation des durées de pupaison de *G. tachinoides* au laboratoire donne des résultats tout à fait comparables à ceux notés par les auteurs ayant élevé cette espèce. A Farcha, on trouve (à 24°5 \pm 0,5) une durée moyenne de 31,6 jours \pm 0,48 pour un lot de 150 pupes et les écarts moyens de 2,8 jours entre les durées de pupaison des pupes mâles et des pupes femelles.

Après un transport de pupes de l'élevage de Maisons-Alfort à celui de Farcha, on observe

un léger allongement de la période pupale causé par l'effet inhibiteur prolongé dû à l'abaissement de la température pendant le voyage, alors que les conditions thermiques sont identiques dans les deux élevages. La différence entre les durées de pupaison des mâles et des femelles est hautement significative. Pour les 289 mâles, elle est de 34,72 \pm 0,12 contre 32,57 \pm 0,18 pour les 337 femelles examinées, avec des écarts d'éclosion respectivement de 33 à 37 jours et de 29 à 37 jours.

Dans les conditions naturelles, l'estimation des durées de pupaison a été faite en plaçant des lots de pupes, d'âges connus et produits en laboratoire, dans les lieux de ponte habituels des gîtes et en contrôlant les éclosions. Au niveau des pupes, les températures s'étalent de 19 à 25° en saison fraîche et de 23 à 33° en saison chaude; si l'on admet qu'en ces deux saisons extrêmes du point de vue thermique, les températures moyennes aux lieux de ponte sont de 22° et 28°, les durées de pupaison déterminées par la formule sont respectivement de l'ordre de 38 et 23 jours, soit en moyenne sensiblement 1,6 fois plus longues en saison fraîche qu'en saison chaude.

III. LIEUX DE PONTE : RELATIONS DES PUPES AVEC LE MILIEU EXTERIEUR

1. Lieux de ponte

1. Situation

A Kalamaloué (*), les pupes de *G. tachinoides* se rencontrent en règle générale dans les gîtes fréquentés par les adultes, dans des endroits protégés de l'insolation par les voûtes végétales peu élevées des arbres *Mitragyna* et *Morelia*. Au niveau des lieux de ponte, l'ombre n'est pas toujours très dense et les sous-bois sont souvent dégagés, faciles d'accès; les animaux sauvages peuvent s'y déplacer et s'y coucher. En période de fortes chaleurs, lorsque le feuillage supérieur est moins touffu, les pupes sont dissimulées dans les dépressions à sous-sol encore humide, en bordure des gîtes, où persistent des plantes serrées, telles que *Mimosa pigra*.

(*) Voir publication antérieure pour la description de la Réserve et la désignation des gîtes.

2. Nature du sol

Deux types fondamentaux de lieux de ponte peuvent être distingués selon la nature du sol.

Les langues de sable de certains gîtes comptent de très nombreuses pupes après la baisse des eaux d'inondation. Dans le gîte C₅ leur présence n'y est cependant pas prolongée au-delà des mois de saison fraîche (novembre, décembre et janvier). Dans le gîte C₃, d'un niveau moins élevé, les nappes sableuses hébergent des pupes dès le retrait des eaux (janvier), jusqu'en mars.

Pendant la plus grande partie de l'année, les pupes sont récoltées dans les couches superficielles des sols argileux qui ont été ameublés par les passages répétés d'animaux ou lorsque la saison est trop rigoureuse, au plus profond des fentes de rétraction de l'argile, mais toujours sous les couverts végétaux.

3. Microclimat

Les pupes de *G. tachinoides* se trouvent enfouies dans le sol à des profondeurs variables, le plus souvent à la limite de la couche meuble superficielle et de la couche compacte profonde plus humide.

Des mesures de température et d'humidité ont été effectuées au niveau des pupes dans ces gîtes sableux et argileux.

1) Dans les sols sableux :

+ en novembre, au gîte C₅, alors que la température ambiante atteint 25°, celle au niveau des pupes n'est que de 20°5 avec une humidité de 80 p. 100, pratiquement constante au cours de la journée;

+ au gîte C₃, en janvier, plus tardivement libéré des eaux, les pupes se trouvent en quelques endroits sableux à 20° et 70 p. 100 d'humidité.

2) Dans les sols argileux du gîte C₃ :

+ en janvier, trois lieux de pontes occupant des situations différentes ont été observés : sur une proéminence sous *Crateva*, à mi-pente et dans un bas-fond sous *Morelia*. La température ambiante étant de 27°, les pupes se trouvent : au premier lieu à 21° avec 60 p. 100 d'humidité, au deuxième à 21° avec 70 p. 100, au troisième à 20° avec 75 p. 100. Dans tous les cas, des sondages à 10 cm de profondeur, dans le

substrat argileux compact, indiquent près de 80 p. 100 d'humidité;

+ bien plus tard, en saison chaude (mars-avril), les pupes se rencontrent dans les dépressions sous des mottes argileuses où la température ne dépasse pas 33° et où l'humidité est encore de 60 p. 100. Aux mêmes endroits, la surface du sol est à 38° avec moins de 30 p. 100 d'humidité relative et, à 20 cm de profondeur, la température est de 27° et l'humidité de 70 p. 100.

Les températures auxquelles sont soumises les pupes se maintiennent entre 19° et 25° pour les mois les plus froids et 23° et 33° pour les plus chauds. Elles varient toujours dans des limites extrêmes beaucoup plus étroites que celles du gîte et, pour l'ensemble de l'année, les plus grands écarts dans le sol ne dépassent guère une quinzaine de degrés contre une trentaine pour les variations ambiantes. Dans les gîtes, les larves sont ainsi pondues dans des lieux où les variations thermiques ont une faible amplitude journalière oscillant autour d'une valeur moyenne placée entre 22° et 28° selon les saisons. La température de 25° choisie généralement dans les élevages de glossines se situe à la moyenne des écarts maximaux annuels observés dans les gîtes.

4. Variations

Les gîtes à pupes des galeries forestières varient selon les saisons, suivant ou précédant les mouvements de descente et de montée des eaux d'inondation.

- En saison des pluies les lieux de ponte sont difficilement discernables; les pontes sont distribuées çà et là sans concentration particulière, sur les parties exondées protégées. Les récoltes de pupes sont alors exceptionnelles, en quantité infime, hors de proportion en regard du nombre élevé de mouches adultes rencontrées.

- Tout le reste de l'année, les larves sont pondues dans les gîtes sableux ou argileux.

— Les pupes n'abondent dans le sable que pendant une période limitée de l'année. Elles ne sont présentes dans un même lieu de ponte que pendant environ un mois, en saison fraîche, après le retrait des eaux. Ceci s'explique aisément : le sable perd rapidement son eau d'imbibition et la voûte végétale des *Mitragyna* s'éclaircit progressivement, éliminant les condi-

tions favorables à la ponte et au maintien des pupes.

— Les gîtes de terrain argileux inondés pendant près de six mois conservent beaucoup plus longtemps la possibilité d'héberger des pupes. La partie profonde du sol restitue lentement l'eau qui l'a imbibée et conserve pendant plusieurs mois une humidité élevée dans les couches superficielles.

Les délais pendant lesquels les pupes peuvent se rencontrer en un même lieu sont variables. Ils sont liés à la durée de persistance d'un taux élevé d'humidité dans le sol. La protection de l'insolation à la surface du sol limite les élévations thermiques et l'intensité d'évaporation. Au niveau des pupes, la température est maintenue relativement basse par l'évaporation de l'eau retenue dans le substrat à humidité élevée. L'évolution favorable des pupes est assurée tant que persiste l'association de ces conditions thermohygro-métriques. Elle ne pourra être entravée que par une modification importante, occasionnelle de celles-ci, ou par l'action d'un parasite ou d'un prédateur.

Les lieux de ponte situés dans les endroits où l'humidité du sol se maintient élevée pendant une longue période renferment des pupes de tous âges. Lorsque cette humidité décroît rapidement (sols argileux pendant la forte chaleur en fin de saison sèche, sols sableux libérés progressivement par la décrue) des pupes jeunes sont trouvées dans les parties les plus humides non saturées, alors que dans les zones plus sèches ne se rencontrent que des pupes vides et âgées. Les larves semblent ainsi être pondues de préférence dans les parties ombragées des gîtes où le sol est plus humide, sans toutefois atteindre la saturation. Ceci s'accorde avec le fait qu'une humidité élevée est nécessaire aux pupes en début de pupaison, à une période de leur développement où les pertes par déshydratation sont les plus importantes.

2. Altérations des pupes

Maintenues dans une ambiance trop humide, proche de la saturation, ou trop sèche, les pupes subissent des altérations mortelles. Celles dues à la dessiccation se rencontrent en saison sèche et chaude; ainsi dans un lot de pupes récoltées en mai et disséquées dès retour au laboratoire, 33 p. 100 des pupes avaient un contenu desséché.

L'origine de telles altérations peut se trouver :

— dans des lieux de ponte où l'humidité a atteint par sa décroissance un niveau inférieur à celui indispensable à la survie des pupes;

— dans des bouleversements des lieux de ponte, par destruction de la végétation protectrice (passage d'éléphants) ou par déplacement des pupes (passage de divers animaux), les exposant à une plus forte insolation et à une dessiccation intense. Les pupes mentionnées ci-dessus provenaient d'un endroit peu ombragé où la plupart d'entre elles se trouvaient pratiquement à la surface du sol.

Les pupes mortes peuvent se déceler par pesée, les altérations s'accompagnent d'une perte de poids importante. On remarque que les pupes de *G. tachinoides* pesant moins de 10 mg présentent toujours un contenu mort.

3. Prédateurs et parasites des pupes

On peut observer un parasitisme des pupes de *G. tachinoides* à Kalamaloué par des Hyménoptères du genre *Syntomosphyrum* et des Diptères Bombylides du genre *Thyridanthrax*. Ces parasites sont mis en évidence par dissection des pupes ou après attente des éclosions.

1. Parasites du genre *Syntomosphyrum*

La présence de ces Hyménoptères n'a été observée qu'une seule fois dans un lot de pupes récoltées au gîte C₅, en bordure du Chari, au mois de décembre. Dix-sept adultes ont pu être comptés, sortant d'une seule de ces pupes par un orifice à contours irréguliers situé sur l'une des faces latérales de la pupa; près des lobes polypneustiques.

Quelques pupes vides présentant une brèche identique ont pu être rencontrées çà et là; elles témoignent du parasitisme par cet hyménoptère dont l'incidence sur les populations de glossines apparaît très faible à Kalamaloué.

2. Parasitisme par *Thyridanthrax beckerianus* Bezzi

Le parasitisme des pupes de *G. tachinoides* par ce Diptère Bombylide peut être observé régulièrement chaque année dès la fin de la saison fraîche jusqu'aux premières pluies. Hors de cette période, il n'est que très exceptionnellement rencontré dans les lots de pupes trouvés

TABLEAU I

Parasitisme par *T. beckerianus*

	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Totaux
Nb. pupes	150-6	100-4	438-118	172-30	33-3	893-161
Nb. <i>Thyri.</i>	4,00	4,00	26,94	17,44	9,09	18,02
Pourcentages ±	3,13	3,84	4,15	5,67	9,80	2,52

TABLEAU II

Parasitisme et altération des pupes récoltées en saison chaude (avril-mai 1971)

Pupes récoltées	Glossines écloses	Pupes parasitées	Pupes altérées	Pourcentage de parasites parmi les éclosions
180	96 (53,33)	49 (27,22)	35 (19,44)	33,79

en des lieux protégés ayant échappé aux inondations.

Les taux de parasitisme les plus forts sont notés au cœur de la saison chaude (gîte C₃ notamment) ainsi qu'en témoignent les nombres donnés dans le tableau précédent où les pourcentages expriment la quantité de pupes parasitées par rapport à celles récoltées, sur 7 années.

Pour l'ensemble des pupes récoltées chaque mois, le taux d'infestation parasitaire est maximal en avril, mais reste encore élevé en mai. Compte tenu des stades d'évolution observés au moment de la dissection des pupes parasitées, on peut supposer que les pontes des *Thyridanthrax* s'effectuent abondamment dans les gîtes dès le mois de mars, c'est-à-dire lorsque les conditions climatiques déterminent le groupement des pontes de glossines et des *Thyridanthrax* dans les mêmes biotopes.

L'incidence de ce parasitisme sur les populations de *G. tachinoides* apparaît loin d'être négligeable, notamment en saison chaude où les altérations naturelles des pupes s'associent à son action pour réduire le nombre des futures éclosions, comme le précise le tableau n° II.

CONCLUSION

Les observations faites sur les larves et les pupes de *G. tachinoides*, à l'élevage de Farcha ou à la Réserve de Kalamaloué conduisent dans l'ensemble à des résultats identiques à ceux obtenus par d'autres auteurs avec des espèces différentes.

Les périodes de ponte et le comportement des larves vis-à-vis de la lumière, de l'humidité et de la structure du sol se révèlent tout à fait comparables.

Les poids des pupes, différents statistiquement à la formation pour les mâles et les femelles, diminuent parallèlement au cours de la pupaison. Les imagos sont viables tant que l'humidité ambiante reste largement supérieure à 40 p. 100 pendant la pupaison; condition le plus souvent réalisée dans les lieux de ponte des gîtes.

Les durées de pupaison varient en raison inverse de la température et sont plus longues pour les mâles que pour les femelles. Dans les conditions naturelles, les durées moyennes sont d'environ 1,6 fois plus longues en saison fraîche qu'en saison chaude.

Les lieux de ponte de *G. tachinoides* sont toujours bien protégés de l'insolation par la végétation des gîtes, mais l'ombre qui y règne n'est jamais très dense et ils ne s'étendent jamais dans la profondeur des formations végétales obstructives courant au ras du sol que les glossines ne peuvent atteindre en volant.

Au niveau des pupes de *G. tachinoides*, la température, comprise entre 19° et 33°, selon les saisons, est toujours largement inférieure à celle ambiante et l'humidité, élevée, s'étale entre 50 et 80 p. 100. La profondeur d'enfouissement des larves dépend de la structure du sol et de ses caractéristiques microclimatiques au moment de la ponte. Les jeunes pupes

sont récoltées dans les lieux où l'hygrométrie est la plus forte par rapport à celle des endroits où se trouvent les plus âgées. Ce fait explique les variations des lieux de ponte selon les saisons et confirme la nécessité d'un taux élevé d'humidité au début de la pupaison, comme cela a été observé au laboratoire.

L'association de températures élevées et d'humidités encore basses détermine du mois de mars au mois de juin la période la plus critique de l'année. Dans les gîtes fréquentés, sous l'action conjuguée de ces facteurs climatiques et du parasitisme par *Thyridanthrax beckerianus*, les taux d'éclosion accusent une baisse sensible qui retentit nettement sur les populations de *G. tachinoides*.

SUMMARY

Pre-imaginal life of *Glossina tachinoides* Westwood : larva stage, pupation oviposition places

The life of the larva is short. The larva comes to rest and develops to pupa where the conditions are most suitable to pupation the next stage. Nevertheless the effect of external factors, abiotic factors (temperature, moisture) and biotic factors (predators, parasites, pathogenic germs) on pupae modifies pupation time and hatching rate. In the oviposition places, the equilibrium of these suitable conditions is maintained most often but can sometimes be broken, which results in pupa mortality and consequently a significant decrease in the density of the next adult populations.

RESUMEN

Vida de *G. tachinoides* West. antes de su forma definitiva : larva libre, pupa, sitios de puesta

La larva libre tiene una vida breve. Se inmoviliza y se hace pupa ahí donde las condiciones son más favorables para esta transformación. Sin embargo, la acción sobre las pupas de factores externos, abióticos (temperatura, humedad) y bióticos (depredadores, parásitos, germen patógenos) modifica la duración de transformación en pupa y las tasas de rompimiento. En los sitios de puesta, lo más a menudo estas condiciones favorables quedan equilibradas, pero a veces pueden romperse, lo que determina entonces una mortalidad de las pupas seguida por una disminución importante de la densidad de las poblaciones adultas venideras.

BIBLIOGRAPHIE

1. ATKINSON (P. R.). Relative humidity in the breeding sites of *Glossina morsitans* W. in northern Botswana. *Bull. ent. Res.*, 1971, **61** (2): 241-246.
2. AZEVEDO (J. F. de) et PINHAO (R.). The maintenance of a laboratory colony of *Glossina morsitans* since 1959. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 1964, **31**: 835-841.
3. BALDRY (D. A. T.). Observations on a close association between *Glossina tachinoides* and domestic pigs near Nsukka, Eastern Nigeria. II. Ecology and trypanosome infection rates in *G. tachinoides*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 1964, **58** (1): 32-44.
4. BALDRY (D. A. T.). *Lantana camara* L. as a breeding site for *Glossina tachinoides* W. in south eastern Nigeria. *Public. Scient. tech. Res. Comm., Org. Afr. Unity*, n° 100, Lagos, 91-93.
5. BALDRY (D. A. T.). Variations in the ecology of *Glossina* sp. with special reference to Nigerian populations of *Glossina tachinoides*. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 1969, **40** (6): 859-869.
6. BURSELL (E.). The water balance of tse-tse pupae. *Phil. Trans. r. Soc. Lond. (B)*, 1958, **241**: 179-210.

7. BURSELL (E.). Determination of the age of tse-tse puparia by dissection. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* (A), 1959 **34**: 23-24.
8. BURSELL (E.). The effect of temperature on the consumption of fat during pupal development in *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 1960, **51** (3): 583-598.
9. BURTT (E.). The occurrence in nature of tse-tse pupae *Glossina swynnertonii* Austen. *Acta trop.* 1952, **2**: 304-344.
10. BURTT (E.) & JACKSON (C. H. N.). Illustrations of tse-tse larvae. *Bull. ent. Res.*, 1951, **41**: 523-527.
11. BUXTON (P. A.). The natural history of tse-tse flies. London, H. K. Lewis, 1955, *Mem. Lond. Sch. Hyg. trop. Med.*, n° 10, 816 p.
12. BUXTON (P. A.) et LEWIS (D. J.). Climate and tse-tse flies: laboratory studies upon *Glossina m. submorsitans* and *G. tachinoides*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* (B), 1934, **224**: 175-240.
13. CARPENTER (G. D. H.). Progress report on investigations into the bionomics of *Glossina palpalis*. July 27, 1910 to August 5, 1911. *Rep. sleep. Stck. Comm. Roy. Soc.*, 1912, **12**: 79-111.
14. FINLAYSON (L. H.). Behaviour and regulation of puparium formation in the larva of the tse-tse fly *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank in relation to humidity, light and mechanical stimuli. *Bull. ent. Res.*, 1967, **57** (2): 301-313.
15. FISKE (W. F.). Investigations into the bionomics of *Glossina palpalis*. *Bull. Ent. Res.*, 1920, **10**: 347-463.
16. FORD (J.). The action of predators on tse-tse pupae. *Tse-tse Research Report*. Dar es Salam, Govt. Printer, 1940, **38**: 53-56.
17. GLASGOW (J. P.). Seasonal changes in the breeding places of *Glossina morsitans morsitans* Westwood. *Acta tropica*, 1961, **18**: 252-254.
18. GLASGOW (J. P.). The distribution and Abundance of tse-tse. Oxford, London, Pergamon Press, 1963, 252 p.
19. GRUVEL (J.). Elevage de *Glossina tachinoides* W. dans les conditions tropicales au Tchad. *Criação de mosca tsetse em laboratorio e sua aplicação pratica*. 1^{er} Symp. intern. Lisboa, 1969, 117-123.
20. GRUVEL (J.). Observations concernant *Thyridanthrax argentifrons* A. parasite de pupes de *Glossina tachinoides* W. *Criação de mosca tsetse em laboratorio e sua aplicação pratica*. 1^{er} Symp. intern. Lisboa, 1969, 311-316.
21. GRUVEL (J.) et BALIS (J.). Note sur la présence de *Thyridanthrax argentifrons* Austern (*Diptera Bombyliidae*), parasite des pupes de *Glossina tachinoides* W. dans la région du bas-Chari, environs de Fort-Lamy. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1964, **17** (3): 567-568.
22. ITARD (J.) et MAILLOT (L.). Notes sur un élevage de glossines (*Dipt. Muscidae*) entrepris à partir de pupes expédiées d'Afrique, à Maisons-Alfort (France). *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1966, **19** (1): 29-44.
23. JACK (R. W.). Studies in the physiology and behaviour of *Glossina m. morsitans* W. in Southern Rhodesia. *Mem. Dept. Agric.*, Rhodesia, 1939, **1**, 203 p.
24. JENKINS (D. W.). Pathogens, parasites and predators of medically important arthropods. Annotated list and bibliography. *Bull. Wild. Hlth. Org.*, 1964, **30** (suppl.), 150 p.
25. JOHNSON (W. B.) et LLOYD (L.). First report of the tse-tse fly investigations in the Northern Provinces of Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 1923, **13**: 373-396.
26. LAMBORN (W. A.). A preliminary report on the problem of controlling *Glossina* in Nyassaland. *Bull. ent. Res.*, 1915, **6**: 59-65.
27. LAMBORN (W. A.). An attempt to control *G. morsitans* by means of *Syntomosphyrum glossinae*. *Bull. ent. Res.*, 1925, **15**: 303.
28. LEWIS (D. J.). The behaviour of the larvae of tsetse flies before pupation. *Bull. ent. Res.*, 1934, **25**: 195-199.
29. MULLIGHAN (H. W.). The african trypanosomiasis. London, George Allen Unwin Ltd., 1970, 950 p.
30. NASH (T. A. M.). The effect of high maximum temperature and the seasonal longevity of *Glossina submorsitans* and *Glossina tachinoides* in Northern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 1935, **27**: 273-281.
31. PARKER (A. H.). Laboratory studies on the selection of the breeding site by *Glossina palpalis*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 1956, **50**: 49-68.
32. POTTS (W. H.). Observations on *Glossina morsitans* W. in East Africa. *Bull. ent. Res.*, 1933, **24**: 293-300.
33. SWYNNERTON (C. F.). An examination of the tsetse problem in North. Mossurise Portuguen East Africa. *Bull. ent. Res.*, 1921, **11**, 315-385.
34. SWYNNERTON (C. F.). The tse-tse flies in East Africa. A first study of their ecology, with a view to their control. *Trans. R. ent. Soc. London*, 1936, **84**: 1-579.
35. VEY (A.). Recherches sur les champignons pathogènes pour les glossines. Etudes sur *G. fusca congolensis* N. et E. en République Centrafricaine. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1971, **24** (4): 577-579.